# Approche méthodologique pour l'évaluation des populations de deux rapaces nocturnes nicheurs en Deux-Sèvres : la Chevêche d'Athéna (Athene noctua) et le Petit-duc scops (Otus scops)

Damien Chiron

▶ **To cite this version:**

Damien Chiron. Approche méthodologique pour l'évaluation des populations de deux rapaces nocturnes nicheurs en Deux-Sèvres : la Chevêche d'Athéna (Athene noctua) et le Petit-duc scops (Otus scops). Sciences de l'environnement. Ecole Pratique des Hautes Etudes, 2014. Français. NNT : . tel-01103242

**HAL Id: tel-01103242**
**https://hal.science/tel-01103242**

Submitted on 13 Feb 2020

**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.

**MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE**

**ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES**

**Sciences de la Vie et de la Terre**

**MÉMOIRE**

Présenté

par

***Damien Chiron***

Pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

# Approche méthodologique pour l'évaluation des populations de deux rapaces nocturnes nicheurs en Deux-Sèvres : la Chevêche d'Athéna *(Athene noctua)* et le Petit-duc scops *(Otus scops)*

Soutenu le 29/10/2014 devant le jury suivant :

*M. Delesalle Bruno* - Président de Jury
*M. Bretagnolle Vincent* - Tuteur scientifique
*M. Prodon Roger* - Tuteur pédagogique
*M. Hardouin Loïc* - Rapporteur
*M. Bost Charles-André* - Examinateur

**Mémoire préparé sous la direction de :**

*M. Bretagnolle Vincent*
Laboratoire du : Centre d'Études Biologiques de Chizé (U.M.R. 7372 - CNRS & Université de La Rochelle)
*M. Prodon Roger*
Laboratoire de : Biogéographie et Écologie des Vertebrés (UMR 5175 - Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive - CNRS)

**MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE**

**ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES**

**Sciences de la Vie et de la Terre**

**MÉMOIRE**

Présenté

par

***Damien Chiron***

Pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

# Approche méthodologique pour l'évaluation des populations de deux rapaces nocturnes nicheurs en Deux-Sèvres : la Chevêche d'Athéna *(Athene noctua)* et le Petit-duc scops *(Otus scops)*

Soutenu le 29/10/2014 devant le jury suivant :

*M. Delesalle Bruno* - Président de Jury
*M. Bretagnolle Vincent* - Tuteur scientifique
*M. Prodon Roger* - Tuteur pédagogique
*M. Hardouin Loïc* - Rapporteur
*M. Bost Charles-André* - Examinateur

**Mémoire préparé sous la direction de :**

*M. Bretagnolle Vincent*
Laboratoire du : Centre d'Études Biologiques de Chizé (U.M.R. 7372 - CNRS & Université de La Rochelle)
*M. Prodon Roger*
Laboratoire de : Biogéographie et Écologie des Vertebrés (UMR 5175 - Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive – CNRS

# REMERCIEMENTS

*Une page va bientôt se tourner, mais j'en suis encore à celles-ci ; celles des remerciements qui méritent à mes yeux de s'y attarder quelques temps et ceci malgré la rudesse des derniers mois… On m'avait prévenu que ce serait « coton » de réaliser un diplôme à l'EPHE en étant parallèlement salarié en milieu associatif… un joli marathon ! Ces trois (bientôt quatre…) années ont été et resteront une expérience hors pair, tant sur le plan des acquisitions de connaissances et de réflexions scientifiques que sur le plan humain. Voici donc venu le moment essentiel de remercier l'ensemble des personnes qui m'ont entouré ou accompagné durant la réalisation de ce mémoire et qui y ont contribué chacune à leur manière.*

*Comme le veut la tradition, les premiers remerciements vont aux encadrants de l'étude…donc :*

*Merci tout d'abord à* ***Vincent Bretagnolle****, chercheur et ancien directeur du Centre d'Études Biologiques de Chizé, pour ton encadrement durant ce diplôme. Tu ne m'auras pas rendu la tâche facile tous les jours, mais je n'oublie pas tes conseils avisés et ciblés indispensables à la conception de ce mémoire. Je retiens également que tu t'es rendu disponible dans les moments d'urgence, même quand cela concernait des projets externes à ce diplôme. En espérant que le partenariat entre le monde de la recherche et le milieu associatif se renforcera et perdurera.*

*Merci également, à* ***Roger Prodon****, pour m'avoir accueilli au sein de ce diplôme lorsque vous étiez encore directeur du laboratoire de Biogéographie et d'Écologie des Vertébrés (CEFE/UMR 5175). Bonne retraite à vous…*

*Mes remerciements vont ensuite à* ***Xavier Fichet****, directeur du Groupe Ornithologique des Deux-Sèvres, pour m'avoir fait confiance en me permettant de réaliser ce diplôme malgré les diverses études ornithologiques à gérer en parallèle ; l'expérience en aura valu la chandelle, même si ça n'a pas été toujours de la « dentelle »…*

*Mon plus profond et sincère remerciement ira à* ***Kévin Le Rest****. Trente ans après le leaving « Stone » One Out de 1974, est apparu the « Slooman show » de 2014. Statisticien de formation, tu as été pour moi l'encadrant officieux de ce mémoire qui m'aura appris énormément. Je ne sais comment te remercier, toi « le druide », pour ton dévouement, ton aide très précieuse sur les statistiques et l'initiation à l'analyse spatiale. Des méthodes d'analyses jusqu'alors inconnues à mes yeux mais qui m'ont été très bien expliquées avec patience et envie. D'ailleurs… j'allais oublier : il y a quelqu'un qui te cherche désespérément pour que tu lui signes un autographe…*

*Un très grand MERCI à* ***Loïc Hardouin****, ancien « Chizéen », qui a longtemps travaillé sur la communication acoustique chez la Chevêche d'Athéna et le Petit-duc Scops. Au-delà de ton aide précieuse, tu as toujours été très réactif et enthousiaste au fait que l'on échange sur ces deux espèces. Merci aussi pour tes conseils précieux et réfléchis, toujours accompagnés d'encouragements… des petites choses qui font la différence !!*

*Merci à **Alexandre Villers** qui, malgré le peu de créneaux libres, s'est toujours rendu disponible pour des questions stats, nous amenant à des cours spécifiques improvisés… non aléatoirement, tu m'auras alors fait découvrir les modèles mixtes.*

*À **Thomas de Cornulier**, qui a su m'apporter des instructions précises et des remarques pertinentes dès le commencement de ce diplôme. Des recommandations précieuses que j'ai gardées en tête jusqu'à l'aboutissement de ce mémoire où nous avons pu de nouveau échanger.*

*Je remercie également **Aurélien Besnard**, pour son expérience apportée sur le Distance Sampling, ses conseils et sa pédagogie inégalable lors des modules d'enseignements à l'EPHE.*
*Merci d'ailleurs à l'ensemble des autres **formateurs de l'EPHE** qui dispensent des cours concrets et de qualité avec des modules d'enseignements pleinement adaptés à la formation professionnelle.*

*Merci énormément à **Michel Fouquet**, principal correcteur de ce mémoire qui aura pris le temps nécessaire pour relire minutieusement et avec rigueur mon mémoire, corriger les fautes d'orthographe et m'apporter de nombreuses suggestions ouvertes à la réflexion.*

*Merci à **Paul Miguet**, second collègue de second bureau et furieux de statistiques pour m'avoir apporté son aide lors de mes débuts sous R.*

*Grazie mille à **Victor Turpaud-Fizzala**, collègue mais avant tout ami, « Totor », pour ta disponibilité et tes encouragements toujours percutants. En espérant que « l'Orignal » perdure encore quelques temps dans les locaux du GODS…*
*Merci d'ailleurs aux **collègues du GODS,** et tout particulièrement à **Jean-François Berthomé** pour l'accès aux couches SIG, ses astuces et conseils efficaces en cartographie.*

*Merci à **Steve Augiron** alias « **Johny Smith** » qui, bien que pleinement débordé lors de sa fin de thèse et ses à-côtés, a su prendre le temps de m'apporter ses réflexions critiques sur l'ensemble des travaux mis en œuvre lors de cette première année au labo.*
*Merci également à **Mister Blanc Jean-François** et sa terrible « Marsh harrier » ; un Fertois aussi « blanc » par le nom que par l'esprit et on en restera là… Des discussions enrichissantes, des nuits bien arrosées et rythmées par des chansons improvisées… bref, de bons souvenirs dont certains inoubliables.*

*Merci à **Vincent Rocheteau** et aux quatre autres loulous déjà cités pour leur participation à plusieurs manips nocturnes. Alors que le rush de terrain en avait déjà entamé plus d'un, vous avez fait le choix de m'accompagner... merci les gars … « début d'écoute à 00:27 ».*

*À **Dominique Robert** pour m'avoir permis l'utilisation de ses enregistrements sonores indispensables aux « manips » de terrain.*

***Aux équipes support de Météo-France** pour m'avoir autorisé l'accessibilité aux données météorologiques nécessaires à certaines analyses présentées dans ce mémoire.*

*Mes remerciements vont ensuite à l'ensemble de **l'équipe AgriPop** du CEBC, les anciens comme les nouveaux, les étudiants comme les chercheurs, pour ces réflexions collectives très constructives. Je pense particulièrement à **Isabelle Badenhausser** et **Sylvie Houte** pour leurs attentions ; **Eduardo Tedesco** et **Nicolas Gross** pour leur sympathie, **Luca Borger** pour les pistes apportées, **Patrick Duncan** pour son enthousiasme et ses félicitations encourageantes sur les études effectuées ; **David Pinaud** pour mes débuts en statistiques, les contractuels…*

*Un remerciement particulier :*

*Au Chef cuisto du labo, **Christophe Coiffet** pour la qualité de ses repas toujours saucés d'un « caractère singulier ». Merci Chef !*
*À **André Mariani** pour la maintenance informatique et acoustique, ce qui m'a permis de me mettre sereinement dans la création des repasses nécessaires aux manips…*

*Ce mémoire doit également beaucoup **à l'ensemble des bénévoles, salariés, contractuels**, qui ont passé une ou plusieurs de leurs soirées à écouter et à recenser les rapaces nocturnes sur le département. Merci à vous ! J'en profite également pour remercier les personnes m'ayant permis de réaliser des focales nocturnes au sein de leur propriété.*

*MERCI à cette collocation inégalable, partagée avec de véritables amis. Merci pour tous ces bons moments partagés et à venir. De la simplicité, de la complicité, de l'entraide et de la solidarité, des bonnes parties de rires, et j'en passe… Merci donc au confrère deux-sévrien **Mathieu Liaigre** pour ton savoir vivre, tes déconnades et tes qualités de cuisto… Merci à notre toulousaine **Jade Vacquie-Garcia**, pour ta simplicité, ton sourire, ton caractère et…ta patience pour avoir supporté ces trois gars, leur humour décalé et leurs discussions des dites « piafs » ; quelle chanteuse ! « Trugarez » **au Breton** ; ce coup-ci pour ta générosité, ton grand coeur et ton côté pragmatique.*

*Je n'oublie pas non plus de remercier le **frère maraichin, Valentin Biraud** pour m'avoir permis des temps de déconnexion dans le mitan du marais, mais aussi pour notre complicité partagée depuis de nombreuses années.*

*Enfin, je finirai en remerciant très profondément mes proches : **mes parents, ma sœur, et Aline** qui m'ont encouragé tout au long de ce diplôme m'apportant l'énergie nécessaire à sa conception ; sans oublier les **grands parents…**Un ENORME MERCI à vous, et désolé pour les périodes de « speed », les oublis, et le manque de disponibilité…*

# TABLE DES MATIÈRES


## CHAPITRE I - INTRODUCTION GENERALE ..... 1

1. L'avancée d'une Science ; de la description à la conservation. ..... 2
2. La conservation des populations d'oiseaux : l'importance des études à grande échelle ..... 4
3. Méthodes de recensement basées sur la communication acoustique : le principe des points d'écoute ..... 6
4. La communication chez les rapaces nocturnes ..... 7
5. La méthode de la repasse comme outil de recensement nocturne ..... 8
6. La complexité du recensement des rapaces nocturnes ..... 9

## CHAPITRE II – MODELES & SITES D'ÉTUDES ..... 14

### I. MODELES D'ETUDES ..... 15

#### A. LA CHEVECHE D'ATHENA *ATHENE NOCTUA* ..... 16

1. Phylogénie et aire de répartition mondiale ..... 16
2. Morphologie et description de la Chevêche d'Athéna *Athene noctua vidalii* ..... 17
3. Distribution, effectifs et tendances d'évolution ..... 18
4. Sélection des habitats de reproduction ..... 19
5. Régime alimentaire ..... 20
6. Reproduction ..... 21
7. Territoire, Domaine Vital et dispersions ..... 22
8. Menaces, Survie et Longévité ..... 24
9. Vocalises ..... 25

#### B. LE PETIT-DUC SCOPS *OTUS SCOPS* ..... 26

1. Phylogénie et aire de répartition mondiale ..... 26
2. Morphologie et description du Petit-duc scops Otus scops scops ..... 28
3. Distribution, effectifs et tendances d'évolution ..... 29
4. Sélection des habitats de reproduction ..... 31
5. Régime alimentaire ..... 33
6. Reproduction ..... 33
7. Territoire, Domaine Vital et Dispersions ..... 35
8. Menaces, Survie et Longévité ..... 36
9. Vocalises ..... 38

II. SITES D'ETUDES ..... 39
A. LES DEUX-SEVRES, UN DEPARTEMENT VOUE A L'AGRICULTURE ..... 39
1. Localisation, topographie et climatologie ..... 39
2. Les principaux milieux composant les paysages des Deux-Sèvres ..... 40
B. LA ZONE ATELIER « PLAINE & VAL DE SEVRE » ..... 41
C. ÉVOLUTION DES MILIEUX EN DEUX-SEVRES ..... 42

CHAPITRE III – DETECTION ET ERREURS DE PLACEMENT DES RAPACES NOCTURNES ..... 44

I. COMPORTEMENTS VOCAUX DE LA CHEVECHE D'ATHENA ..... 46
A. INTRODUCTION ..... 46
B. METHODOLOGIE ..... 47
1. Création des bandes sonores ..... 47
2. Protocole de la repasse ..... 48
3. Recueil et analyses statistiques des données ..... 49
C. COMPORTEMENTS VOCAUX DE LA CHEVECHE D'ATHENA ..... 52
1. Taux de réponse à la repasse ..... 52
2. Temps de latence à la repasse ..... 55
3. Nombre de chants émis en réponse ..... 58
4. Type de vocalises émises ..... 61
D. DISCUSSION ..... 62
II. ACUITES AUDITIVES D'UN OBSERVATEUR A DETECTER UN RAPACE NOCTURNE ..... 64
A. INTRODUCTION ..... 64
B. METHODOLOGIE ..... 65
1. Protocole expérimental d'évaluation des acuités auditives des observateurs ..... 65
2. Recueil et analyses statistiques des données ..... 66
C. TAUX DE DETECTION DE LA CHEVECHE D'ATHENA PAR L'OBSERVATEUR ..... 67
D. DISCUSSION ..... 70

III. CAPACITES AUDITIVES DE L'OBSERVATEUR A LOCALISER UN RAPACE NOCTURNE .....72

A. INTRODUCTION ..... 72

B. METHODOLOGIE ..... 73

1. Protocole expérimental d'évaluation des acuités auditives des observateurs à localiser un rapace nocturne ..... 73

2. Recueil et analyses statistiques des données ..... 74

C. RESULTATS ..... 75

1. Erreur de localisation ou distances d'erreurs « brutes » ..... 75

2. Surestimation et sous-estimations des distances ou distances d'erreurs « corrigées » ..... 79

3. Angles d'erreurs ou erreurs de direction ..... 82

D. DISCUSSION ..... 85

CHAPITRE IV – APPLICATION DES RESULTATS : EFFECTIFS, DISTIBUTION ET TENDANCES D'EVOLUTION DE LA CHEVECHE D'ATHENA ET DU PETIT-DUC SCOPS A L'ECHELLE DU DEPARTEMENT DES DEUX-SEVRES .....88

I. L'ENQUETE NOCTURNE DEPARTEMENTALE .....89

A. PROTOCOLE DE L'ENQUETE NOCTURNE : UN RECENSEMENT DEPARTEMENTAL ..... 89

1. Contexte et objectif ..... 89

2. Champ d'application ..... 89

3. Protocole ..... 90

B. DESCRIPTION DES DONNEES : ..... 91

1. Effort de prospection ..... 91

2. Données recueillies ..... 92

II. STANDARDISATION ET DISTINCTION DES CONTACTS AUDITIFS .....97

A. PROBLEMES RENCONTRES ..... 97

1. Nature des contacts auditifs ..... 97

2. Distinction et dénombrement des contacts auditifs ..... 98

B. SOLUTIONS METHODOLOGIQUES PROPOSEES .....100

1. Sélection des mâles chanteurs ..... 100

2. Prise en compte des individus non détectés ..... 102

3. Discrimination et dénombrement des mâles chanteurs à partir de contacts auditifs spatialisés ..... 102

C. LIMITES ET DISCUSSION DE LA METHODE DE SELECTION ET DE STANDARDISATION DES DONNEES .....108

1. Mâles chanteurs ..... 108

2. Subjectivité des règles de décision ..... 109

**IV. ABONDANCE RELATIVE, DISTRIBUTION ET TENDANCE D'EVOLUTION DE LA CHEVECHE D'ATHENA ET DU PETIT-DUC SCOPS EN DEUX-SEVRES ..... 112**

**A. METHODOLOGIE ..... 112**

1. Nature et échelle spatiale des variables environnementales ..... 112
2. Analyses statistiques des données ..... 113

**B. RESULTATS PAR ESPECE ..... 115**

1. Caractéristiques environnementales influençant l'abondance relative de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops en Deux-Sèvres ..... 115
2. Effectifs, distribution et tendances d'évolution en Deux-Sèvres ..... 118

**C. DISCUSSION ..... 122**

1. Chevêche d'Athéna ..... 122
2. Petit-duc scops ..... 127
3. Conclusion : améliorations relatives aux modèles de prédiction des deux espèces en Deux-Sèvres ..... 131

**CHAPITRE V : CONCLUSION GENERALE, DISCUSSION FINALE ET PERSPECTIVES ..... 133**

1. Comportements vocaux des rapaces nocturnes suite à la repasse et difficultés rencontrées ..... 134
2. L'influence de la distance sur le taux de détection ..... 135
3. Une méthode robuste mais inadaptée au recensement des rapaces nocturnes : le « distance sampling » ..... 136
4. Le recours aux méthodes de calibration et de discrimination : ..... 137
5. Suivis à petites ou grandes échelles ? ..... 138
6. Agrégation spatiale et distribution en noyaux ..... 139
7. Améliorations proposées ..... 139
8. Conclusion générale : ..... 140

***BIBLIOGRAPHIE*** ..... 142

***ANNEXES***

Annexe I : localisation du département des Deux-Sèvres et de ses limites administratives

Annexe II : principales entités paysagères présentes sur le département des Deux-Sèvres

Annexe III : localisation et typologie des habitats de la Zone Atelier « Plaine et Val de Sèvre »

Annexe IV : localisation des 11 sites de nidification et desciption du protocole expérimental « repasse » sur l'un de ces sites

**Annexe V :** localisation des 10 points d'émission de la « fausse chevêche » sur la Zone Atelier « Plaine et Val de Sèvre »

**Annexe VI :** description du protocole expérimental sur un point d'émission de la « fausse chevêche »

**Annexe VII :** champ d'application de l'enquête nocturne départementale

**Annexe VIII :** effort de prospection assuré au cours des deux enquêtes départementales nocturnes

**Annexe IX :** illustration concrète de la règle de décision n°1

**Annexe X :** illustration concrète de la règle de décision n°2

**Annexe XI :** illustration concrète de la règle de décision n°3

**Annexe XII :** regroupement des nomenclatures Corine Land Cover niveau 3

**Annexe XIII :** description des 19 varaibles bioclimatiques prises en compte

**Annexe XIV :** localisation des communes et des différents secteurs géographiques présents en Deux-Sèvres

**Annexe XV :** distribution départementale de la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* en 1999/2000 suite à la première enquête nocturne

**Annexe XVI :** distribution départementale de la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* en 2009/2010 suite à la seconde enquête nocturne

**Annexe XVII :** distribution départementale du Petit-duc scops *Otus scops* en 1999/2000 suite à la première enquête nocturne

**Annexe XVIII :** distribution départementale du Petit-duc scops *Otus scops* en 2009/2010 suite à la seconde enquête nocturne

# TABLE DES FIGURES

**FIGURE 1 :** *ACCROISSEMENT DE LA POPULATION HUMAINE DES REGIONS DEVELOPPEES ET EN DEVELOPPEMENT DE 1750 A 2150. D'APRES MARZLUFF ET AL., 2001.* ..... 2

**FIGURE 2 :** *POURCENTAGE D'ESPECES INSCRITES SUR LA LISTE ROUGE MONDIALE ET MENACEES PAR L'AGRICULTURE SELON DIFFERENTS TAXONS BIOLOGIQUES. D'APRES NORRIS, 2008.* ..... 3

**FIGURE 3 :** *DIMINUTION DES CAPACITES AUDITIVES DE L'HOMME EN TERMES DE FREQUENCE EN FONCTION DE L'AGE. D'APRES BOSSUS ET CHARRON, 2010.* ..... 9

**FIGURE 4 :** *DISTRIBUTION MONDIALE DE LA CHEVECHE D'ATHENA* ATHENE NOCTUA *ET DES SOUS-ESPECES (D'APRES CRAMP, 1985). SOUS-ESPÈCES 1. A. N. VIDALII - 2. A. N. NOCTUA - 3. A. N. SARDA – 4. A. N. INDIGENA - 5. A. N. LILITH - 6. A. N. GLAUX. - 7. A. N. SAHARAE - 8. A. N. BACTRIANA- 9. A. N.ORIENTALIS – 10. A. N. LUDLOWI - 11. A. N. PLUMIPES -12. A. N. SPILOGASTRA –13. A. N. SOMALIENSIS.* ..... 16

**FIGURE 5 :** *AIRE DE REPARTITION DE LA CHEVECHE D'ATHENA EN FRANCE (D'APRES DUBOIS ET AL., 2008).* ..... 19

**FIGURE 6 :** *FORME D'ONDE ET SPECTOGRAMME D'UNE SERIE DE HULULEMENT D'UN MALE DE CHEVECHE D'ATHENA (A GAUCHE) ET D'UN SEUL CHANT (A DROITE). D'APRES HARDOUIN, L. A. (2006)* ..... 25

**FIGURE 7 :** *DISTRIBUTION MONDIALE DU PETIT-DUC SCOPS* OTUS SCOPS *EN PERIODE DE REPRODUCTION ET D'HIVERNAGE (D'APRES MIKKOLA, 1983).* ..... 27

**FIGURE 8 :** *AIRE DE REPARTITION DU PETIT-DUC SCOPS EN FRANCE (D'APRES DUBOIS ET AL., 2008).* ..... 30

**FIGURE 9:** *FORME D'ONDE ET SPECTOGRAMME D'UNE SERIE DE CHANTS D'UN MALE DE PETIT-DUC SCOPS (A GAUCHE) ET D'UN SEUL CHANT (A DROITE). D'APRES HARDOUIN, L. A. (2006)* ..... 38

**FIGURE 10 :** *EVOLUTION D'UN MEME SECTEUR CEREALIER DES DEUX-SEVRES DE 1958 A 1990 (D'APRES THOMAS, 2005)*... 43

**FIGURE 11 :** *ILLUSTRATION DE 3 BANDES SONORES UTILISEES, HOMOGENEISEES A PARTIR DU LOGICIEL GRATUIT AUDACITY. CHACUNE DE CES REPASSES SE VOIT COMPOSEE D'UN INDIVIDU DIFFERENT.* ..... 48

**FIGURE 12 :** *OCCURRENCE DES VALEURS OBSERVEES AU SEIN DE LA VARIABLE REPONSE DU TEMPS DE LATENCE A LA REPASSE.* 50

**FIGURE 13 :** *TAUX DE REPONSE A LA REPASSE PAR COUPLE (I.E. INDIVIDU MALE) ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 % ASSOCIES. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ET SES INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %(TRAITS EN POINTILLES).* ..... 52

**FIGURE 14 :** *TAUX DE REPONSE DE LA CHEVECHE D'ATHENA EN FONCTION DE LA DISTANCE DE REPASSE ET DE LA PHENOLOGIE DE REPRODUCTION DE L'ESPECE. LES COURBES REPRESENTENT LES VALEURS PREDITES (MOYENNE ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %) PAR LE MEILLEUR MODELE (DISTANCE DE LA REPASSE + PERIODE DU RELEVE).* ..... 54

**FIGURE 15 :** *TEMPS DE LATENCE (EN SEC.) EN FONCTION DES DIFFERENTS COUPLES TESTES. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ± SON ECART-TYPE (TRAITS EN POINTILLES).* ..... 55

**FIGURE 16 :** *TEMPS DE LATENCE DE LA CHEVECHE D'ATHENA EN FONCTION DE LA DISTANCE DE REPASSE ET DE LA PHENOLOGIE DE REPRODUCTION DE L'ESPECE. LES COURBES REPRESENTENT LES VALEURS PREDITES (MOYENNE ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %) PAR LE MEILLEUR MODELE (DISTANCE DE LA REPASSE + PERIODE DU RELEVE).* ..... 57

**FIGURE 17 :** *NOMBRE DE CHANTS EMIS (PAR MIN.) EN FONCTION DES DIFFERENTS MALES TERRITORIAUX TESTES. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ± SON ECART-TYPE (TRAITS EN POINTILLES).* ..... 58

**FIGURE 18 :** *NOMBRE DE CHANTS EMIS (PAR MIN.) EN FONCTION DES DIFFERENTES REPASSES. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ± SON ECART-TYPE (TRAITS EN POINTILLES).* ..... 59

**FIGURE 19 :** *NOMBRE MOYEN DE CHANTS TERRITORIAUX PRODUITS (PAR MINUTE) PAR UN MALE DE CHEVECHE D'ATHENA EN FONCTION DE LA PHASE LUNAIRE ET DE LA PHENOLOGIE DE REPRODUCTION DE L'ESPECE. LES COURBES REPRESENTENT LES VALEURS PREDITES (MOYENNE ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %) PAR LE MEILLEUR MODELE (PERIODE DU RELEVE + PHASE DE LA LUNE CORRESPONDANTE). PHASE DE LA LUNE : UN INDICE DE 0 CORRESPOND A UNE PLEINE LUNE ; UN INDICE DE 50 EQUIVAUT A UNE NOUVELLE LUNE ; LE PREMIER ET DERNIER QUARTIER DE LUNE SONT DONC REPRESENTES PAR UN INDICE DE 25.* ..... 61

**FIGURE 20 :** *PROPORTION DE LA DUREE DE CHACUNE DES VOCALISES EMISES PAR LA CHEVECHE D'ATHENA EN REPONSE A LA REPASSE.*..... 61

**FIGURE 21 :** *TAUX DE DETECTION DE LA CHEVECHE D'ATHENA PAR POINTS D'ECOUTE ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95% ASSOCIES. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ET SES INTERVALLES DE CONFIANCE A 95%(TRAITS EN POINTILLES).*..... 67

**FIGURE 22 :** *TAUX DE DETECTION DE LA CHEVECHE D'ATHENA PAR 5 OBSERVATEURS ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95% ASSOCIES. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ET SES INTERVALLES DE CONFIANCE A 95%(TRAITS EN POINTILLES).*..... 68

**FIGURE 23 :** *TAUX DE DETECTION DE LA CHEVECHE D'ATHENA EN FONCTION DE LA DISTANCE DE REPASSE ET DES NUISANCES SONORES PRESENTES LORS DU POINT D'ECOUTE. LES COURBES REPRESENTENT LES VALEURS PREDITES (MOYENNE ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %) PAR LE MEILLEUR MODELE (DISTANCE DE « FAUSSE CHEVECHE » + NUISANCES SONORES).*..... 69

**FIGURE 24 :** *COMPARAISON DE L'EVOLUTION DU TAUX DE REPONSE DE LA CHEVECHE D'ATHENA ET DE L'EVOLUTION DE SON TAUX DE DETECTION EN FONCTION DE LA DISTANCE A L'OBSERVATEUR. LES COURBES REPRESENTENT LES VALEURS PREDITES (MOYENNE ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %).*..... 70

**FIGURE 25:** *SCHEMATISATION DES ERREURS DE LOCALISATION ET DE DISTANCE D'UNE « FAUSSE CHEVECHE » PAR UN OBSERVATEUR. L'ERREUR DE LOCALISATION (I.E. DISTANCE D'ERREUR « BRUTE ») TIENT COMPTE DE L'ERREUR DE DIRECTION (I.E. ANGLE D'ERREUR) ; IL S'AGIT ALORS DE LA DISTANCE DU SEGMENT |BC|. LA DISTANCE D'ERREUR « CORRIGEE » (I.E. PROFONDEUR) VIENT A REVISER LA DISTANCE D'ERREUR « BRUTE » EN CONSIDERANT UN ANGLE D'ERREUR NUL ; CELA REVENANT A EFFECTUER LA DIFFERENCE |AC| - |AB |. L'ANGLE D'ERREUR (EN °) A ETE CALCULE SELON LES REGLES DE TRIGONOMETRIE : ANGLE D'ERREUR = (ARCCOSINUS* $((|AC|^2+|AB|^2-|BC|^2)/(2x(|AC| \times |AB|)) \times 180)/\Pi$*).*..... 74

**FIGURE 26 :** *ERREURS DE LOCALISATION DE LA FAUSSE CHEVECHE PAR 5 OBSERVATEURS EN FONCTION DES DIFFERENTS POINTS D'ECOUTE. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ± SON ECART-TYPE (TRAITS EN POINTILLES).* ..... 75

**FIGURE 27 :** *ERREURS DE LOCALISATION DE LA « FAUSSE CHEVECHE D'ATHENA » PAR CINQ OBSERVATEURS EN FONCTION DE SA DISTANCE D'EMISSION VIS-A-VIS DE CES DERNIERS. LES COURBES REPRESENTENT LES VALEURS PREDITES (MOYENNE ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %) PAR LE MEILLEUR MODELE (DISTANCE DE LA « FAUSSE CHEVECHE » * OBSERVATEURS).*..... 78

**FIGURE 28 :** *ERREURS DE SURESTIMATIONS ET DE SOUS-ESTIMATIONS DE LA DISTANCE REELLE DE LA « FAUSSE CHEVECHE » PAR 5 OBSERVATEURS EN FONCTION DES DIFFERENTS POINTS D'ECOUTE. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ± SON ECART-TYPE (TRAITS EN POINTILLES).* ..... 79

**FIGURE 29 :** *ERREURS DE SUR ET SOUS-ESTIMATIONS DES DISTANCES DE LA « FAUSSE CHEVECHE D'ATHENA » PAR CINQ OBSERVATEURS EN FONCTION DE SA DISTANCE D'EMISSION VIS-A-VIS DE CES DERNIERS. LES COURBES REPRESENTENT LES VALEURS PREDITES (MOYENNE ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %) PAR LE MEILLEUR MODELE (DISTANCE DE LA « FAUSSE CHEVECHE » + OBSERVATEURS).*..... 81

**FIGURE 30 :** *ANGLE D'ERREUR LIE A LA DIRECTION ESTIMEE DE LA « FAUSSE » CHEVECHE PAR 5 OBSERVATEURS EN FONCTION DES DIFFERENTS POINTS D'ECOUTE. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ± SON ECART-TYPE (TRAITS EN POINTILLES).* ..... 82

**FIGURE 31 :** *ANGLE D'ERREUR LIE A LA DIRECTION ESTIMEE DE LA « FAUSSE CHEVECHE » PAR 5 OBSERVATEURS. LES LIGNES HORIZONTALES REPRESENTENT LA MOYENNE (TRAIT PLEIN) ET SES INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %(TRAITS EN POINTILLES).* ..... 83

**FIGURE 32 :** *ANGLE D'ERREUR LIE A LA DIRECTION ESTIMEE DE LA « FAUSSE CHEVECHE » PAR CINQ OBSERVATEURS EN FONCTION DE SA DISTANCE D'EMISSION VIS-A-VIS DE CES DERNIERS. LES COURBES REPRESENTENT LES VALEURS PREDITES (MOYENNE ET INTERVALLES DE CONFIANCE A 95 %) PAR LE MEILLEUR MODELE (DISTANCE).* ..... 84

**FIGURE 33 :** *PROPORTION DES CONTACTS DE CHEVECHE D'ATHENA OBTENUS AVANT ET APRES LA REPASSE LORS DE CHACUN DES PASSAGES DES DEUX ENQUETES NOCTURNES* ..... 93

**FIGURE 34 :** *PROPORTION DES CONTACTS DE PETIT-DUC SCOPS OBTENUS AVANT ET APRES LA REPASSE LORS DE CHACUN DES PASSAGES DES DEUX ENQUETES NOCTURNES* ..... 95

**FIGURE 35 :** *TAUX D'OCCURRENCE OBSERVE DU PETIT-DUC SCOPS – OTUS SCOPS EN FONCTION DE LA DATE.* ..... 96

**FIGURE 36 :** *NIVEAU D'INFORMATION LORS DU SUIVI DES RAPACES NOCTURNES*..... 98

**FIGURE 37 :** *DISTINCTION DES CONTACTS AUDITIFS A L'INTERIEUR D'UNE MEME PHASE D'ECOUTE SELON LA REGLE DE DECISION N°1. LES CROIX BLEUES REPRESENTENT LES CONTACTS DE MALES CHANTEURS DETECTES DEPUIS LE POINT D'ECOUTE N° 1. LES CROIX ROUGES REPRESENTENT LES CONTACTS DE MALES CHANTEURS DETECTES DEPUIS LE POINT D'ECOUTE N°2. LES BUFFERS TIENNENT COMPTE DE L'ERREUR DE POSITIONNEMENT DES CONTACTS AUDITIFS PAR L'OBSERVATEUR* ..... 104

**FIGURE 38 :** *DISTINCTION DES CONTACTS AUDITIFS DETECTES AVANT ET APRES LA REPASSE DEPUIS UN MEME POINT D'ECOUTE SELON LA REGLE DE DECISION N°2. LA CROIX BLEUE REPRESENTE UN CONTACT DE MALE CHANTEUR DETECTE AVANT LA REPASSE. LES CROIX MARRONS REPRESENTENT LES CONTACTS DE MALES CHANTEURS APRES LA REPASSE. LES BUFFERS TIENNENT COMPTE DE L'ERREUR DE POSITIONNEMENT DES CONTACTS AUDITIFS PAR L'OBSERVATEUR + DE L'ATTRAIT MOYEN DE L'ESPECE PAR LA REPASSE.* ..... 105

**FIGURE 39 :** *DISTINCTION DES CONTACTS AUDITIFS DETECTES AU PREMIER ET SECOND PASSAGE SELON LA REGLE DE DECISION N°3. LES CROIX REPRESENTENT LES POSITIONNEMENTS DES MALES CHANTEURS DE CHEVECHE D'ATHENA. LES ETOILES REPRESENTENT LES POSITIONNEMENTS DE MALES CHANTEURS DE PETIT-DUC SCOPS. LA COULEUR JAUNE CONCERNE CEUX DETECTES AU 1ER PASSAGE ET LA COULEUR POURPRE CEUX DETECTES LORS DU SECOND. LES BUFFERS TIENNENT COMPTE DE L'ERREUR DE POSITIONNEMENT DES CONTACTS AUDITIFS PAR L'OBSERVATEUR + DE LA SUPERFICIE THEORIQUE DU TERRITOIRE DES DEUX ESPECES.* ..... 106

**FIGURE 40 :** *EXEMPLE DU SPATIAL LEAVE ONE-OUT SUR UNE SURFACE DONNEE COMPRENANT 500 OBSERVATIONS SPATIALEMENT CORRELEES (D'APRES LE REST ET AL., 2014).* ..... 113

**FIGURE 41 :** *VARIOGRAMME DE LA DEVIANCE DES RESIDUS DU MODELE COMPLET EXPLIQUANT L'ABONDANCE RELATIVE DU PETIT-DUC SCOPS.* ..... 114

**FIGURE 42 :** *VARIOGRAMME DE LA DEVIANCE DES RESIDUS DU MODELE COMPLET EXPLIQUANT L'ABONDANCE RELATIVE DE LA CHEVECHE D'ATHENA.* ..... 114

**FIGURE 43 :** *TEMPERATURES MOYENNES ANNUELLES OBSERVEES EN POITOU-CHARENTES ENTRE 1961 ET 1990. D'APRES METEO FRANCE.* ..... 121

**FIGURE 44 :** *INDICE D'ABONDANCE (NOMBRE DE CONTACTS DE MALES CHANTEURS/NOMBRE DE POINTS EFFECTUES) ET INDICES D'OCCURRENCE (NOMBRE DE POINTS AVEC CONTACTS DE MALES CHANTEURS/NOMBRE DE POINTS EFFECTUES) DE MALES CHANTEURS DE CHEVECHE D'ATHENA PAR ANNEE.* ..... 126

# TABLE DES TABLEAUX

**TABLEAU 1 :** *EFFICACITE DES DIFFERENTS SIGNAUX DANS L'ESPACE – D'APRES CATCHPOLE ET SLATER, 1995.* ..... 7

**TABLEAU 2 :** *PROPORTION DE L'OCCUPATION DU TERRITOIRE PAR DEPARTEMENT EN POITOU-CHARENTES (D'APRES IFEN, 2000).* ..... 41

**TABLEAU 3 :** *MATRICE DE CORRELATION ENTRE LES DIFFERENTES VARIABLES REPONSES ETUDIEES RELATIVES AU COMPORTEMENT VOCAL DE LA CHEVECHE D'ATHENA* ..... 50

**TABLEAU 4 :** *RESULTATS DES PRINCIPAUX MODELES MIXTES GENERALISES (GLMM) REALISES SUR LA VARIABLE REPONSE «REPONSE ». ABREVIATIONS DES EFFETS FIXES : D=DISTANCE ; M=MINUTES ECOULEES APRES LE COUCHER DU SOLEIL ; T=TEMPERATURE ; L=PHASE LUNAIRE ; I=TAUX D'ILLUMINATION ; P=PERIODE ; R=TYPE DE REPASSE ; V=VITESSE DU VENT. « + » EFFET ADDITIF ENTRE EFFETS FIXES ; « * » INTERACTION COMPLETE ENTRE EFFETS FIXES.* ..... 53

**TABLEAU 5 :** *RESULTATS (AVEC UN LIEN LOGIT) DU MEILLEUR MODELE MIXTE OBTENU SUR LE TAUX DE REPONSE A LA REPASSE DE LA CHEVECHE D'ATHENA.* ..... 54

**TABLEAU 6 :** *RESULTATS DES PRINCIPAUX MODELES MIXTES GENERALISES (GLMM) REALISES SUR LA VARIABLE REPONSE « LATENCE ». ABREVIATIONS DES EFFETS FIXES : D=DISTANCE ; M=MINUTES ECOULEES APRES LE COUCHER DU SOLEIL ; T=TEMPERATURE ; I=TAUX D'ILLUMINATION ; P=PERIODE ; R=TYPE DE REPASSE ; V=VITESSE DU VENT. « + » EFFET ADDITIF ENTRE EFFETS FIXES ; « * » INTERACTION COMPLETE ENTRE EFFETS FIXES.* ..... 56

**TABLEAU 7 :** *RESULTATS (AVEC UN LIEN LOG) DU MEILLEUR MODELE MIXTE OBTENU SUR LE TEMPS DE LATENCE A LA REPASSE DE LA CHEVECHE D'ATHENA.* ..... 57

**TABLEAU 8 :** *RESULTATS DES PRINCIPAUX MODELES MIXTES GENERALISES (GLMM) REALISES SUR LA VARIABLE REPONSE « NOMBRE DE CHANTS PAR MINUTE ». ABREVIATIONS DES EFFETS FIXES : L=PHASE DE LA LUNE ; D=DISTANCE ; T=TEMPERATURE ; R=TYPE DE REPASSE ; P=PERIODE ; V=VITESSE DU VENT ; M=MINUTES ECOULEES APRES LE COUCHER DU SOLEIL. « + » EFFET ADDITIF ENTRE EFFETS FIXES ; « * » INTERACTION COMPLETE ENTRE EFFETS FIXES.* ..... 59

**TABLEAU 9 :** *RESULTATS (AVEC UN LIEN LOG) DU MEILLEUR MODELE MIXTE OBTENU SUR LE NOMBRE DE CHANTS TERRITORIAUX EMIS (PAR MIN.) PAR UN MALE DE CHEVECHE D'ATHENA.* ..... 60

**TABLEAU 10 :** *RESULTATS DES PRINCIPAUX MODELES MIXTES GENERALISES (GLMM) REALISES SUR LA VARIABLE REPONSE « DETECTION ». ABREVIATIONS DES EFFETS FIXES : D=DISTANCE ; O= OBSERVATEUR ; B=NUISANCE SONORE ; V=VITESSE DU VENT ; H=HYGROMETRIE. « + » EFFET ADDITIF ENTRE EFFETS FIXES ; « * » INTERACTION COMPLETE ENTRE EFFETS FIXES.* ..... 68

**TABLEAU 11 :** *RESULTATS (AVEC UN LIEN LOGIT) DU MEILLEUR MODELE MIXTE OBTENU SUR LE TAUX DE DETECTION DE LA CHEVECHE D'ATHENA PAR 5 OBSERVATEURS EXPERIMENTES.* ..... 69

**TABLEAU 12 :** *MATRICE DE CORRELATIONS ENTRE LES DIFFERENTES VARIABLES REPONSES ETUDIEES RELATIVES AUX CAPACITES AUDITIVES DES OBSERVATEURS A LOCALISER UNE CHEVECHE D'ATHENA* ..... 75

**TABLEAU 13 :** *RESULTATS DES PRINCIPAUX MODELES MIXTES GENERALISES (GLMM) REALISES SUR LA VARIABLE REPONSE « ERREURS DE LOCALISATION ». ABREVIATIONS DES EFFETS FIXES : D=DISTANCE D'EMISSION ; B=NUISANCE SONORE ; O= OBSERVATEUR ; H=HYGROMETRIE, T=TEMPERATURE ; V=VITESSE DU VENT. « + » EFFET ADDITIF ENTRE EFFETS FIXES ; « * » INTERACTION COMPLETE ENTRE EFFETS FIXES.* ..... 76

**TABLEAU 14 :** *RESULTATS (AVEC UN LIEN LOG) DU MEILLEUR MODELE MIXTE OBTENU SUR LES ERREURS DE LOCALISATION DE LA « FAUSSE CHEVECHE » (I.E. DISTANCES D'ERREURS « BRUTES ») PAR 5 OBSERVATEURS EXPERIMENTES.* ..... 77

**TABLEAU 15 :** *RESULTATS DES PRINCIPAUX MODELES MIXTES GENERALISES (GLMM) REALISES SUR LA VARIABLE REPONSE « ERREURS DE DISTANCE CORRIGEES ». ABREVIATIONS DES EFFETS FIXES : D=DISTANCE D'EMISSION ; O=OBSERVATEUR ; B=NUISANCE SONORE ; V=VITESSE DU VENT ; H=HYGROMETRIE ; T=TEMPERATURE. « + » EFFET ADDITIF ENTRE EFFETS FIXES ; « * » INTERACTION COMPLETE ENTRE EFFETS FIXES.* ..... 80

**TABLEAU 16 :** *RESULTAT DU MEILLEUR MODELE MIXTE OBTENU SUR LES ERREURS DE SURESTIMATION ET DE SOUS-ESTIMATIONS DES DISTANCES DE LA « FAUSSE CHEVECHE » (I.E. DISTANCES D'ERREURS « CORRIGEES ») PAR 5 OBSERVATEURS EXPERIMENTES.* ..... 81

**TABLEAU 17 :** *RESULTATS DES PRINCIPAUX MODELES MIXTES GENERALISES (GLMM) REALISES SUR LA VARIABLE REPONSE « ANGLES D'ERREUR ». ABREVIATIONS DES EFFETS FIXES : D=DISTANCE D'EMISSION ; B=NUISANCE SONORE ; O=OBSERVATEUR ; V=VITESSE DU VENT. « + » EFFET ADDITIF ENTRE EFFETS FIXES ; « * » INTERACTION COMPLETE ENTRE EFFETS FIXES.* ..... 83

**TABLEAU 18 :** *RESULTATS (AVEC UN LIEN LOG) DU MEILLEUR MODELE MIXTE OBTENU SUR LES ERREURS DE DIRECTION ESTIMEES DE LA « FAUSSE CHEVECHE » (I.E. ANGLES D'ERREUR) PAR 5 OBSERVATEURS EXPERIMENTES.* ..... 84

**TABLEAU 19 :** *NOMBRE DE CONTACTS DE CHEVECHE D'ATHENA OBTENUS AU COURS DES DEUX ENQUETES NOCTURNES PAR PASSAGE TENANT COMPTE DE LA REPASSE.* ..... 92

**TABLEAU 20 :** *NOMBRE DE CONTACTS DE PETIT-DUC SCOPS OBTENUS AU COURS DES DEUX ENQUETES NOCTURNES PAR PASSAGE TENANT COMPTE DE LA REPASSE.* ..... 94

**TABLEAU 21 :** *NOMBRE ET PROPORTION DE CONTACTS AUDITIFS DE MALES CHANTEURS DE CHEVECHE D'ATHENA OBTENUS AU COURS DES DEUX ENQUETES NOCTURNES PAR PASSAGE TENANT COMPTE DE LA REPASSE.* ..... 100

**TABLEAU 22 :** *NOMBRE ET PROPORTION DE CONTACTS AUDITIFS DE MALES CHANTEURS DE PETIT-DUC SCOPS OBTENUS AU COURS DES DEUX ENQUETES NOCTURNES PAR PASSAGE TENANT COMPTE DE LA REPASSE.* ..... 101

**TABLEAU 23 :** *ATTRIBUTION PAR POINT D'ECOUTE DES DIFFERENTES PHASES D'ECOUTE TENANT COMPTE DE LA REPASSE ET DU PASSAGE (15 MARS-15 AVRIL / 15 MAI-15 JUIN).* ..... 103

**TABLEAU 24 :** *NOMBRE DE MALES CHANTEURS DE CHEVECHE D'ATHENA PAR ENQUETE PASSAGE ET REPASSE RESULTANT DES DIFFERENTES REGLES DE DECISION.* ..... 106

**TABLEAU 25 :** *NOMBRE DE MALES CHANTEURS DE PETIT-DUC SCOPS PAR ENQUETE PASSAGE ET REPASSE RESULTANT DES DIFFERENTES REGLES DE DECISION.* ..... 107

**TABLEAU 26 :** *NATURE DES 20 VARIABLES ENVIRONNEMENTALES RETENUES* ..... 113

**TABLEAU 27 :** *RESULTATS (AVEC UN LIEN LOG) DU MEILLEUR MODELE MIXTE OBTENU SUR L'ABONDANCE RELATIVE DE LA CHEVECHE D'ATHENA. « : » : INTERACTION ENTRE VARIABLES ; « $()^2$ » : EFFET QUADRATIQUE.* ..... 116

**TABLEAU 28 :** *RESULTATS (AVEC UN LIEN LOG) DU MEILLEUR MODELE MIXTE OBTENU SUR L'ABONDANCE RELATIVE DU PETIT-DUC SCOPS SUITE A UNE SELECTION DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES OBTENUE PAR SLOO. « : » : INTERACTION ENTRE VARIABLES ; « $()^2$ » : EFFET QUADRATIQUE.* ..... 117

**TABLEAU 29 :** *ESTIMATION DU NOMBRE DE MALES CHANTEURS DE CHEVECHE D'ATHENA EN DEUX-SEVRES PAR ENQUETE..* 119

**TABLEAU 30 :** *ESTIMATION DU NOMBRE DE MALES CHANTEURS DE PETIT-DUC SCOPS EN DEUX-SEVRES PAR ENQUETE.*..... 120

**TABLEAU 31 :** *SYNTHESE DES ESTIMATIONS DE DENSITE DU PETIT-DUC SCOPS AU COURS DE DIFFERENTES ANNEES DANS PLUSIEURS PAYS EN EUROPE* ..... 130

*« Une recherche n'est jamais complète. C'est la gloire d'un travail bien fait qui ouvre la voie à un autre, meilleur encore, et amène ainsi rapidement à sa propre éclipse. L'objet de la recherche est l'avancement, non du chercheur, mais de la science. »*

*Alexander Fleming (1881-1955)*

*Illustrations page de garde : Denis CLAVREUL*

# CHAPITRE I - INTRODUCTION GÉNÉRALE

## 1. L'avancée d'une Science ; de la description à la conservation.

John Ray, Carl Von Linné, Buffon, John Gould, Charles Darwin, autant de personnages pionniers qui ont marqué de temps forts l'histoire de l'ornithologie, faisant cheminer cette discipline tant par leurs descriptions d'espèces que par la classification qu'ils ont su mettre en évidence. Science ancienne, l'étude des oiseaux fut même abordée dès l'Antiquité, bien avant l'an 0, quand Aristote décrivit pas moins de 170 espèces d'oiseaux dans son « Histoire des animaux » (Beddall, 1957). Jusqu'alors considéré comme figure tutélaire et symbolique de la nature idéalisée durant près de 24 siècles, l'oiseau est devenu depuis peu, source de préoccupations car de nombreuses espèces sont en danger d'extinction (Owens et Bennett, 2000). Phénomène ancien passé inaperçu auparavant et apparu parallèlement à l'avancée de cette science, ou processus lié à un changement radical des pratiques récentes ? Il faudra alors attendre l'industrialisation galopante du 18ème siècle pour que naissent les premières interrogations du potentiel impact de l'homme sur l'avifaune, en proie désormais à un système productiviste.

À ce jour, et ceci depuis la seconde moitié du 20ème siècle, les activités anthropogéniques s'accélèrent (Sanderson *et al.*, 2002) ; l'empreinte humaine est telle que près de la moitié de la surface terrestre a été transformée par l'homme (à des degrés divers) tandis que plus aucun écosystème n'est totalement libre de son influence (Vitousek *et al.*, 1997).

Cet impact sans précédent dans l'histoire de la Terre n'est pas sans conséquence sur l'ensemble des organismes vivants (Jenkins, 2003) et les populations avifaunistiques n'échappent pas à ce phénomène (Butchart *et al.*, 2004).

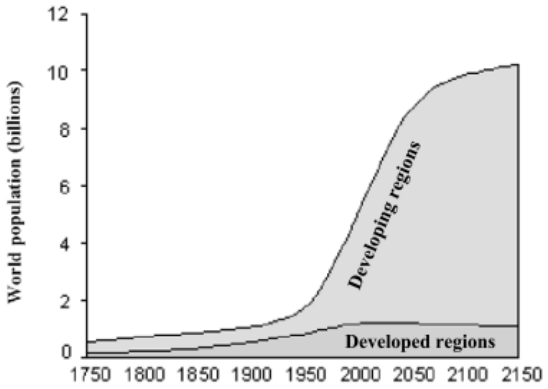



***Figure 1 : accroissement de la population humaine des régions développées et en développement de 1750 à 2150. D'après Marzluff et al., 2001.***

L'expansion de l'urbanisation de plus en plus oppressante, liée à l'accroissement exponentiel de la population humaine (***cf. Figure 1, ci-dessus*** ; Marzluff *et al.*, 2001), est l'une des raisons citées comme mettant en danger certaines communautés d'oiseaux (Czech *et al.*,2000).

Mais bien plus que l'urbanisation, l'intensification des pratiques agricoles (i.e. homogénéisation des paysages, utilisation de produits phytosanitaires, arrachages de haies…) apparaît comme la cause première du déclin des populations d'oiseaux au moins en Europe (Donald *et al.*, 2001 ; Norris, 2008), à tel point qu'elle en impacte les espèces les plus communes (Tucker et Heath, 1994 ; Newton, 2004). Les oiseaux sont aujourd'hui l'une des classes biologiques les plus menacés par ces pratiques (***cf. Figure 2, page 3***).

Ainsi, par le développement de l'urbanisation et l'intensification de l'agriculture, les populations d'oiseaux assistent à une perte directe de leurs habitats de reproduction et d'hivernage, qui, de manière induite, se voient de plus en plus fragmentés (Skole et Tucker, 1993). La fragmentation des habitats, conséquence de l'expansion des activités humaines, est

devenue une nouvelle cause du déclin des populations avifaunistiques mise en évidence par de nombreux auteurs (*voir* Stephens *et al.*, 2003).

En opérant rapidement à travers de nombreuses régions, l'effet de cette fragmentation affecte aussi bien les communautés d'oiseaux forestiers (Robinson *et al.*, 1995) que celles inféodées aux milieux prairiaux (Herkert, 1994) et agricoles (Donald et Evans, 2006). La raréfaction des sites favorables, leur rétrécissement ainsi que leur isolement sont autant de facteurs qui influent négativement sur le succès de reproduction et la survie d'une population (Stephens *et al.*, 2003). Cette fragmentation peut devenir d'autant plus dramatique pour la viabilité d'une population lorsque les habitats favorables sont séparés par des distances importantes limitant les déplacements de ses individus dans les milieux restants (Baillie *et al.*, 2000).

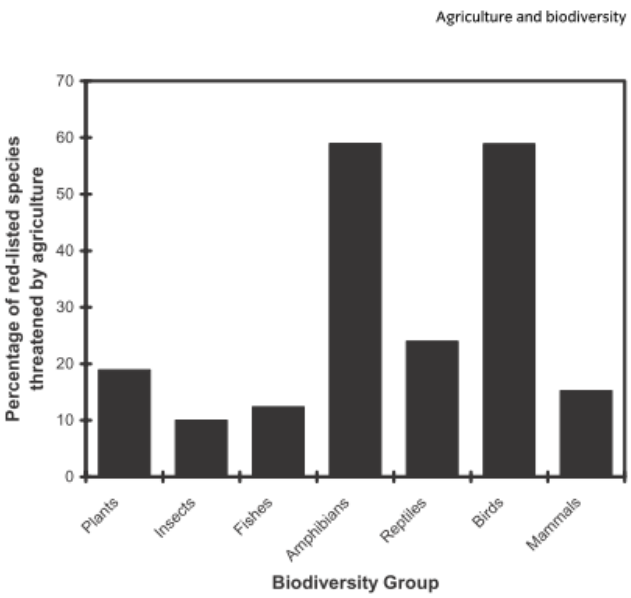



***Figure 2 : Pourcentage d'espèces inscrites sur la liste rouge mondiale et menacées par l'agriculture selon différents taxons biologiques. D'après Norris, 2008.***

C'est ainsi que, loin des célèbres Pinsons de Darwin, quand l'ornithologie demeurait purement descriptive et basée sur la taxonomie et l'anatomie, cette discipline est dorénavant devenue une science militante en faveur de la protection d'espèces menacées.

Dans ce contexte de crise biologique (Eldredge, 2001), divers outils ont été mis en œuvre durant ces quarante dernières années dans le but d'évaluer au mieux l'état de santé des espèces. Le suivi des populations animales est ainsi devenu l'une des principales activités développées dans la biologie de la conservation (Soulé, 1985) pour évaluer l'abondance de ces populations à différentes périodes afin d'en déduire leur tendance d'évolution (Marsh et Trenham, 2008). Depuis peu d'ailleurs, le monitoring[1] est identifié comme la base de la conservation de la biodiversité à travers le globe (Schmeller, 2008) ; étape préalable essentielle pour établir des mesures de conservation appropriées (Kéry et Schmidt, 2008). Ainsi, si l'utilisation de la taille des populations comme mesure de l'état de santé d'une espèce demeurait l'outil principal des ornithologistes depuis longtemps (Ralph *et al.*, 1995), elle est actuellement considérée comme l'un des indicateurs phares pour déterminer les espèces avifaunistiques en déclin, donc celles à conserver (Dunn, 2002).

*1 Nous entendons ici par monitoring, « le processus permettant la collecte d'informations sur l'abondance ou la répartition d'une espèce à différentes périodes pour évaluer l'état de ce système au fil du temps et ainsi tirer des conclusions sur les divers changements qui ont pu s'opérer » (Yoccoz et al., 2001)*

## 2. *La conservation des populations d'oiseaux : l'importance des études à grande échelle*

Afin d'évaluer les tendances d'une population, il convient au préalable de déterminer la surface de la zone à étudier, laquelle va essentiellement dépendre de l'écologie de l'espèce considérée et de sa distribution (Pettifor *et al.*, 2000). Si cette zone d'étude peut être facilement identifiable pour des espèces en voie d'extinction à l'aire de distribution très retreinte (Scott *et al.*, 2008), sa délimitation demeure plus problématique dans le cadre d'espèces en déclin ayant une large distribution (Huettmann et Diamond, 2006).

Pour des raisons souvent budgétaires et logistiques, la réalisation de tels suivis se voit généralement menée sur des territoires relativement restreints (au plus quelques kilomètres carrés), tenant seulement compte d'une infime partie de la zone réellement occupée par la population étudiée, donc d'un sous-ensemble potentiellement non représentatif de ses individus (Baillie *et al*., 2000).

De manière similaire, les efforts de conservation sont traditionnellement réalisés sur des sites de faibles superficies (i.e. Parc naturel, Zone de Protection Spéciale…). Cette stratégie de conservation pourrait se justifier pleinement puisque le suivi des populations se voit lui aussi effectué sur de petites zones géographiques ; or, comme nous avons pu le constater auparavant, les principales causes du déclin des espèces avifaunistiques tendent plutôt à opérer à l'échelle du paysage (***voir page 3***).

D'autant plus que ces mesures de conservation réalisées sur des sites restreints ne prennent pas en considération les phénomènes de dynamique de population agissant à large échelle. Pourtant, l'effectif des oiseaux présents sur ces sites risque d'être particulièrement affecté par le processus de dispersion (d'émigration et/ou d'immigration) largement mis en évidence chez les oiseaux (Baillie et Doherty, 2004). Il est effectivement fort probable que la densité d'une espèce à l'intérieur d'une zone protégée soit directement dépendante de son abondance au sein des milieux adjacents (Paradis *et al.*, 1999).

Dans ce contexte de fragmentation toujours plus prégnante des habitats, (Skole et Tucker, 1993), le concept de métapopulation[1] a peu à peu émergé, mettant l'accent sur le maintien d'une population à l'échelle d'un paysage fractionné aux habitats favorables isolés.

Il devient donc difficile, voire impossible dans de tels cas, de mener à bien la conservation de la population d'une espèce sur le long terme sans tenir compte des habitats et populations environnants, rendant caduque la mise en place de conservation sur des zones réduites, isolées, et dénuées de tous liens avec les habitats avoisinants.

Ainsi, les mesures de conservations actuelles, visant à élargir ou connecter ces aires protégées (*voir* par exemple la Trame Verte et Bleue), sont un bon moyen de surmonter de telles problématiques. Le maintien et la création de corridors écologiques peut ainsi faciliter la dispersion des individus entres ces zones protégées (Rosenberg *et al.*, 1997).

[1] *Le concept de métapopulation et un terme relativement récent qui fut développé par Levins en 1970. Une Métapopulation est un ensemble de sous-populations d'une même espèce qui se voient spatialement structurés en étant séparés les unes des autres par des barrières naturelles ou anthropiques, mais reliées entre elles par des mouvements de dispersion (Opdam, 1991).*

Depuis ces deux dernières décennies, les approches de conservation à large échelle trouvent tout leur sens dans la mesure où elles tiennent compte de l'importance des échanges entre sous-populations qui s'opèrent au-delà des sites protégés.
La considération de ces dynamiques à grande échelle permet ainsi de répondre aussi bien au fonctionnement des métapopulations (Rouquette et Thompson, 2007) qu'au maintien des zones non protégées, et conduit donc à harmoniser la matrice agriculturale entre les aires de conservation (Donald et Evans, 2006).
Dans le but d'évaluer au mieux l'efficacité de telles approches de conservation à large échelle et afin de les améliorer (Yoccoz *et al.*, 2001), le suivi de population doit également se voir réalisé à grande échelle. Là où les recensements avifaunistiques locaux se montrent insuffisants en ignorant complètement les phénomènes de dynamique des populations précédemment cités qui peuvent conduire à des mesures de conservations trop hâtives, les suivis avifaunistiques à large échelle apparaissent indispensables. Ils permettent de déterminer une distribution plus large de la population ainsi que ses potentiels phénomènes d'agrégats tout en tenant compte des flux d'individus entre les populations « sources » (caractérisées par un taux d'émigration supérieur au taux d'immigration en raison d'un taux de survie excédant le taux mortalité) et les populations « puits » (où le taux d'émigration est inférieur au taux d'immigration lié à un taux de mortalité élevé) (Pulliam, 1988).

- **Application des suivis à large échelle**

Ces suivis d'espèces à l'échelle du paysage présentent toutefois deux contraintes majeures (Jones, 2011) qu'il est nécessaire de prendre en considération afin de s'en affranchir au mieux.
D'une part, ils sont intrinsèquement très couteux tant en temps passé sur le terrain qu'en terme de moyens humains déployés, ce qui fait que dans un contexte de ressources budgétaires limitées, l'ambition de tels recensements peut devenir rapidement irréalisable ou se voir fortement amoindrie.
D'autre part, lors d'un suivi de grande ampleur où divers milieux sont prospectés au cours de différentes périodes, il est indéniable que la détectabilité de l'espèce recensée varie à travers le temps et l'espace, ce qui peut biaiser fortement les résultats.
Ainsi, l'un des principaux objectifs des suivis à grande échelle repose sur un compromis permettant de réduire les coûts de ces recensements afin de couvrir une surface maximale, tout en assurant une robustesse des données récoltées.
Pour répondre à un tel compromis, de plus en plus de partenariats voient le jour entre diverses structures aux compétences complémentaires. Alors que les Organisations Non Gouvernementales ont la capacité de réaliser des suivis de grande ampleur à moindre coût grâce à leur réseau de bénévoles-prospecteurs, ces structures peuvent se voir appuyées par un organisme de recherche qui assurera quant à lui, aussi bien la mise en place du protocole spécifique à ce recensement que l'analyse des résultats obtenus.

L'étude présentée dans ce mémoire s'inscrit parfaitement dans ce contexte de mutualisation des compétences entre deux structures. Basée sur une étroite collaboration entre le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (Cebc-CNRS), et le Groupe Ornithologique des Deux-Sèvres (G.O.D.S), cette étude s'est intéressée à évaluer au mieux l'abondance et la distribution de deux espèces de rapaces nocturnes à l'échelle de l'ensemble du département des Deux-Sèvres : la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* et le Petit-duc scops *Otus scops*.

### 3. *Méthodes de recensement basées sur la communication acoustique : le principe des points d'écoute*

Plusieurs méthodes de recensement avifaunistiques standardisées sont à ce jour développées (Bibby *et al.*, 1998) et le choix de l'une plutôt qu'une autre dépendra alors des questions que l'on se pose tout en tenant compte d'un certain nombre de facteurs, qu'ils soient logistiques, budgétaires ou tout simplement intrasèques à l'espèce (Järvinen, 1978).

Parmi celles-ci, la méthode des points d'écoute (Blondel *et al.*, 1970) demeure la technique de recensement la plus employée pour évaluer les tailles ou tendances de populations d'oiseaux nicheurs (Rosenstock *et al.*, 2002) sur de grandes superficies. Elle consiste à se stationner en différents points définis préalablement, et d'y renseigner le positionnement des individus chanteurs entendus sur une durée donnée, habituellement comprise entre 5 et 20 minutes.

Cette méthode trouve sa popularité tout d'abord pour des raisons logistiques ; elle apparaît comme le meilleur compromis entre l'effort, le temps et le coût du recensement ainsi que la robustesse des données recueillies et permet une évaluation précise des tendances des populations (Ralph *et al.*, 1995).

Sur des études à grande échelle, on préférera généralement la technique des Indices Ponctuels d'Abondance (IPA) plutôt que celle de Capture-Marquage-Recapture (CMR), logistiquement et temporellement plus couteuse (Alldredge *et al.*, 2008).

Cette méthode des points d'écoute offre par ailleurs un lien direct entre l'espèce et son habitat, permettant de suivre l'évolution temporelle et spatiale des populations en réponse au changement d'habitat (Thompson, 2002).

Enfin, elle demeure primordiale pour recenser la plupart des oiseaux qui se manifestent principalement, voire exclusivement, par des vocalisations (Emlen, 1972) : leur communication acoustique les rendant principalement détectables de façon auditive. Comparée à la détection visuelle, ce type de détection peut devenir indispensable de jour dans des milieux fermés en représentant jusqu'à 94 % des observations dans une forêt dense (Dejong et Emlen, 1985), tandis qu'elle sera bien évidemment incontournable lors de recensements nocturnes. C'est également l'opportunité d'obtenir des indices de reproduction puisque le chant permet à son auteur, habituellement le mâle qui vocalise plus que les femelles (Finck, 1990), de se manifester soit auprès d'un intrus (i.e. délimitation de territoire) (De Kort *et al.*, 2009), soit vis-à-vis d'un partenaire (i.e. appariement) (Byers et Kroodsma, 2009).

Certaines périodes de l'année, de la journée, sont plus propices à la communication acoustique chez les oiseaux (Mills *et al.*, 2000). D'autant plus que ces vocalisations demandent un coût énergétique à l'émetteur l'incitant à choisir les meilleurs instants pour assurer l'efficacité de son chant. D'où l'importance de choisir un protocole adapté à l'espèce

recherchée en déterminant au préalable les meilleures conditions pour la recenser (Boscolo *et al.*, 2006).
En effet, pour être fiable et refléter au mieux les densités absolues d'une espèce (ou d'un groupe d'espèces), leur recensement requière une détection la plus élevée possible ; laquelle est habituellement imparfaite lorsqu'elle concerne des populations animales (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008).

### 4. *La communication chez les rapaces nocturnes*

Ceci est particulièrement vrai chez les rapaces nocturnes (familles des Strigidés & Tytonidés) qui constituent un exemple typique d'espèces sur lesquelles il est nécessaire d'établir des protocoles de suivis élaborés, sans quoi les résultats et leurs interprétations peuvent être fortement biaisés (Conway *et al.*, 2008). Leur recensement est d'ailleurs souvent considéré comme un véritable challenge (Bibby *et al.*, 2000) du fait de leur grande discrétion en journée, ce qui les rend essentiellement détectables de nuit, uniquement par leurs vocalisations. Liées à leurs mœurs principalement nocturnes, ces espèces ont su développer une communication acoustique sophistiquée ainsi qu'un sens auditif extraordinairement développé (Mikkola, 1983).
Chez tous les Strigidés, le mâle est territorial (König et Weick, 2008) et émet des chants pour attirer des femelles, acquérir un territoire et le maintenir comme cela a pu être mis en évidence chez la Chevêche d'Athéna (Schönn *et al.*, 1991) ou la Chouette hulotte *Strix aluco* (Galeotti, 1998). De plus, ces manifestations vocales permettent d'échanger des informations élaborées nécessaires à l'ensemble des interactions intra-spécifiques (Galeotti, 1998 ; Hardouin *et al.*, 2009) et interspécifiques (Parejo *et al.*, 2012). Enfin, grâce à cette communication acoustique aux signaux très efficaces la nuit (***cf. Tableau 1, ci-dessous***), ces rapaces échangent des informations précises, par exemple sur leur condition corporelle (Hardouin *et al.*, 2007).

| | Acoustique | Visuel | Chimique | Tactile |
|---|---|---|---|---|
| Utilisation nocturne | bonne | pauvre | bonne | Bonne |
| Contourner les obstacles | bonne | pauvre | bonne | Pauvre |
| Echelle de distance | longue | moyenne | longue | Courte |
| Taux de changement | rapide | rapide | lent | Rapide |
| capacité à localiser | moyenne | bonne | pauvre | Bonne |
| Coût énergétique | Moyen | faible | faible | Faible |

***Tableau 1 : efficacité des différents signaux dans l'espace – d'après Catchpole et Slater, 1995.***

Cela suppose l'utilisation de manifestations vocales différentes aux caractéristiques diverses. Ainsi selon les espèces le répertoire de cris et chants possibles varie sensiblement allant de 7 types de « phrases » distincts chez le Petit-duc scops (Koenig, 1973) à 22 manifestations différentes pour la Chevêche d'Athéna (Exo et Scherzinger, 1989).
Les périodes d'activités de ces manifestations vocales ont lieu principalement au crépuscule (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008) ce qui serait en adéquation avec la théorie du « dawn chorus » (i.e. le cœur matinal) chez les passereaux. Effectivement, chanter tôt le matin pour les passereaux diurnes, lorsque la température est faible et sans rien avoir mangé durant une nuit, serait un indice de la qualité des mâles chanteurs, offrant ainsi une indication fiable aux

femelles sur leur faculté à acquérir des ressources alimentaires (Thomas et Cuthill, 2002) indispensables à l'élevage des jeunes.
Il se passerait alors le phénomène inverse chez la plupart des rapaces nocturnes, ce qui a d'ailleurs été montré chez la Chevêche d'Athéna. En chantant au crépuscule, quelques temps après le coucher du soleil, les mâles indiquent leur capacité à chanter alors qu'ils ne se sont pas nourris de la journée (Hardouin *et al.*, 2008).

Le fait ou non qu'un rapace nocturne se manifeste dépendra alors d'une multitude de facteurs. On comprend donc que leur détection demeure complexe même lors d'une écoute standardisée de leurs vocalisations ; méthode de recensement pourtant bien plus adaptée et efficace qu'une recherche visuelle des sites de nidification (Zuberogoitia et Campos, 1998).

### *5. La méthode de la repasse comme outil de recensement nocturne*

Ainsi, dans le cas d'un recensement spécifique aux rapaces nocturnes, les protocoles standardisés des points d'écoute se voient régulièrement complétés par la technique de la repasse. Principe qui consiste à émettre le chant de l'espèce recherchée afin de l'inciter à chanter, donc d'augmenter la probabilité de la contacter durant la période de recensement (Johnson *et al.*, 1981) en réduisant l'intervalle de temps nécessaire pour le premier contact (Mosher *et al.*, 1990). Son efficacité a été démontrée chez la plupart des rapaces nocturnes dont certaines espèces se montrent très réactives. Ceci est notamment le cas de la Chevêche des terriers *Athene cunicularia* (Crowe et Longshore, 2010), du Petit-duc scops (Galeotti *et al.*, 1997) ainsi que de la Chevêche d'Athéna pour laquelle jusqu'à 90 % des individus sont détectés grâce à la repasse (Hardouin *et al.*, 2006) !
Cette technique est à ce jour la meilleure méthode pour recenser la plupart des rapaces nocturnes (Zuberogoitia et Campos, 1998 ; Hardy et Morrison 2000 ; Conway et Simon, 2003 ; Kissling *et al.*, 2010), logiquement la plus utilisée pour ce type d'espèces territoriales afin étudier leurs tendances d'évolution (Fuller et Mosher, 1981 ; Martínez et Zuberogoitia, 2004).
En limitant au maximum le phénomène des « fausses absences » (c'est-à-dire qu'un individu est présent mais non détecté), elle permet ainsi de se rapprocher des densités réelles (Zuberogoitia *et al.*, 2011). Or, bien qu'indispensable, cette technique trouve ses limites en augmentant inévitablement le nombre de facteurs influençant la réponse de l'individu testé ; lequel choisit ou non de répondre à la repasse à partir des informations transmises par cette dernière (Zuberogoitia *et al.*, 2011). Ainsi, même à partir de la méthode la plus efficace pour recenser les rapaces nocturnes, il reste inévitable qu'un certain nombre d'individus ne répondent pas à la repasse, ce qui engendre indéniablement une sous-estimation des densités absolues.
Il est donc nécessaire de tenir compte de ces individus non détectés afin d'obtenir des estimations d'abondance précises (Flesch et Steidl., 2007) chez ce groupe d'espèces singulières.

### 6. *La complexité du recensement des rapaces nocturnes*

Le taux de détection est défini comme la probabilité de détecter un individu s'il est présent durant un temps donné (Boulinier *et al.*, 1998). Dans le cas d'un recensement des rapaces nocturnes avec utilisation de la repasse, cette probabilité de détection est dépendante de trois étapes principales. D'abord, l'oiseau présent à proximité du point d'écoute doit entendre l'émission de la repasse ; lequel doit ensuite choisir d'y réponde ou non et, s'il y a réponse, cette dernière doit alors être perçue par l'observateur présent lors du recensement.

Ce processus de détection déjà compliqué peut le devenir plus encore car de nombreux facteurs déterminent le choix de réponse des rapaces nocturnes lorsque la repasse est employée. Il peut s'agir d'éléments relatifs à l'espèce (Galeotti *et al.*, 1997 ; Zuberogoitia et Campos, 1998 ; Currie *et al.*, 2002), de facteurs météorologiques (Lengane et Slater, 2002) et temporels (Navarro *et al.*, 2005) ou simplement des capacités auditives de l'observateur qui peuvent par exemple diminuer avec l'âge (***cf. Figure 3, ci-contre*** ; Bossus et Charron, 2010).

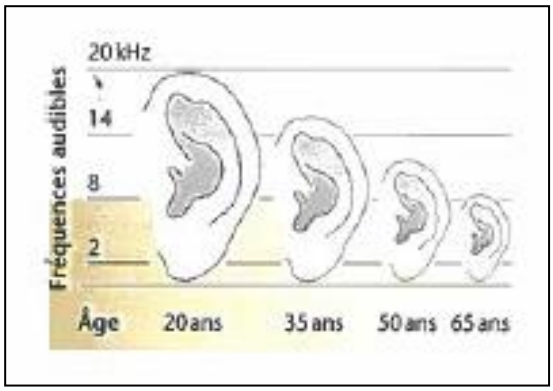



***Figure 3 : diminution des capacités auditives de l'homme en termes de fréquence en fonction de l'âge. D'après Bossus et Charron, 2010.***

Outres toutes ces caractéristiques propres à l'espèce et à l'observateur, d'autres facteurs peuvent parallèlement compliquer ce processus de détectabilité en rajoutant des étapes intermédiaires entre l'individu et l'observateur. En effet, le recensement par l'écoute requiert une bonne diffusion du son dans l'air (i.e. transmission du signal sonore), laquelle peut se voir modifiée par des facteurs météorologiques, des éléments du paysage ou encore par des nuisances sonores quelconques. Ces complications potentielles viennent une nouvelle fois faire varier la détection des vocalises de l'espèce par l'observateur et il devient donc d'autant plus difficile pour ce dernier d'estimer précisément la localisation des individus de façon auditive (Alldredge *et al.*, 2007b).

En effet, une dernière difficulté majeure lors d'un recensement par point d'écoute nocturne résulte dans la localisation souvent imprécise et la distinction subjective des différents individus contactés. Localiser une source sonore de nuit, sans aucun repère visuel, demeure un exercice laborieux entrainant indéniablement des erreurs de direction et d'estimation des distances des individus. Celles-ci peuvent elles-mêmes provoquer une sous ou surestimation des effectifs lorsque l'on cherche à corriger les abondances relatives d'une espèce par sa distance de détection (Buckland *et al.*, 2001).
Sans s'en apercevoir, des problèmes de « doubles comptages » peuvent facilement avoir lieu lors de tels recensements surtout lorsque la repasse, connue pour engendrer un attrait des rapaces nocturnes (Zuberogoitia *et al.*, 2011), est utilisée. Ainsi, la discrimination des individus demeure souvent très subjective puisque l'observateur ne peut que supposer qu'il s'agit de deux individus distincts ou d'un même individu qui s'est déplacé sans connaître l'ampleur de ces déplacements nocturnes.

## ➢ Cadre de la présente étude

Au vu de tous ces facteurs qui rendent complexe le recensement et affectent la détection des rapaces nocturnes, nous comprenons qu'il devient très difficile d'obtenir des effectifs précis de leurs populations permettant une évaluation non biaisée de leurs tendances d'évolution ; ceci même lorsque le protocole le plus efficace pour les recenser est utilisé. De ce fait, la distribution de ces espèces demeure difficilement appréciable et les liens avec les habitats qu'elles occupent sont parfois difficiles à établir.

Pourtant, eu égard au statut de conservation très précaire d'un grand nombre d'espèces de rapaces nocturnes (Collar *et al.*, 1994 ; BirdLife international, 2004), une évaluation précise de leurs populations sur de vastes territoires en lien avec les habitats qu'elles occupent devient plus que primordiale.

Cela est notamment le cas pour la Chevêche d'Athéna et le Petit-duc scops, qui, dans ce contexte de modifications rapides de leur environnement, connaissent des déclins plus ou moins marqués selon les pays qu'ils occupent.

Parmi les neuf espèces de rapaces nocturnes nicheurs en France, la Chevêche d'Athéna est considérée comme celle ayant subi le déclin le plus marqué lors de ces dernières décennies (Génot, 1996). Il en est de même pour le Petit-duc scops indiqué en régression dans de nombreux pays d'Europe (Marchesi et Sergio, 2005 ; BirdLife international, 2004 ; Martínez *et al.*, 2007), notamment en Espagne (Gragera, 1996) qui accueille pourtant la plus forte population du paléarctique occidental (BirdLife international, 2004).

Ce constat est d'autant plus alarmant lorsque l'on sait qu'en se situant au sommet du réseau trophique, ces espèces bio-indicatrices[1], attestent de la diminution de la qualité de l'environnement (Sergio *et al.*, 2005 ; Sergio *et al.*, 2009).

Plusieurs enquêtes ont ainsi été menées à travers la France ou en Espagne afin de recenser les effectifs de Chevêche d'Athéna et de Petit-duc scops et déterminer leur statut de conservation sur des territoires relativement restreints. Cependant, la plupart de ces travaux prennent uniquement en considération les individus détectés pour estimer l'état de leurs populations (Zuberogoitia et Campos, 1998 ; Navarro *et al.*, 2005) sans par ailleurs tenir compte des erreurs de localisation des individus (Alldredge *et al.*, 2007b) rendant difficile toute interprétation des résultats.

En outre, même chez des rapaces très étudiés et bénéficiant d'un Plan National d'Action comme la Chevêche d'Athéna[2], aucun des protocoles de grande ampleur proposés (*voir* Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008 ; Johnson *et al.*, 2009) n'a été jusqu'à aujourd'hui réalisé à l'échelle de la France ; faute d'une coordination lourde à mettre en place.

Les évaluations des effectifs nationaux de ces deux rapaces nocturnes se basent alors au mieux sur des densités relatives obtenues à petite échelle, ou bien à dires d'experts qui se contentent uniquement de simples indices de nidification[3] observés à l'issue de données non protocolaires. De ce fait, ces résultats obtenus conduisent inévitablement à des erreurs

[1] *Le Petit-duc scops a d'ailleurs été récemment considéré comme une des espèce bio-indicatrices (Sergio et al., 2005)*

[2] *Un plan national de restauration de la Chevêche d'Athéna a été validé en 2001 ; lequel n'a cependant jamais pu êtremis en œuvre de façon officielle (Masson et Nadal, 2010).*

[3] *On entend par « indices de nidification », les critères de reproduction couramment utilisés en ornithologie qui sont destinés à classifier les indices de nidification selon une échelle de certitudes répartie en 3 groupes : indice de nidification possible, probable et certain.*

importantes ou des biais dans l'évaluation des effectifs ; lesquels ne tiennent, en plus, pas forcément compte des habitats qu'elles occupent pouvant conduire à des mesures de conservation inadaptées.

Ainsi, si la plupart des listes rouges régionales s'accordent pour dire que ces deux espèces sont en déclin, leurs effectifs nationaux, régionaux ou départementaux divergent fortement selon les auteurs (Génot et Lecomte 1998 ; Dubois *et al.*, 2008) et nous sommes à ce jour dans l'impossibilité de quantifier l'ampleur de ce déclin aussi bien temporellement que spatialement, et encore moins de donner une estimation de leurs effectifs (bien que certains auteurs s'y soient laissés tenter).

Ceci était notamment le cas en Deux-Sèvres jusqu'à la fin des années 1990, où bien que le Petit-duc scops et la Chevêche d'Athéna étaient connus comme nicheurs dans le département, leurs effectifs et statuts de conservation respectifs demeuraient très mal connus. L'évaluation de leurs effectifs départementaux souffrait clairement d'une sous-estimation certaine pour chacune de ces espèces. Ainsi, dans « *l'essai de synthèse sur la population de Chevêche d'Athéna en France* » publiée en 1998, la population deux-sévrienne était estimée à un minimum de 40 couples nicheurs (Génot et Lecomte, 1998), évaluation plus que pessimiste basée sur des données de présence d'atlas déparmentaux (GODS, 1995). Pour ce qui est du Petit-duc scops, la principale référence datant de 1999 était celle indiquée dans le livre rouge des Oiseaux nicheurs du Poitou-Charentes, indiquant des effectifs départementaux compris entre 10-20 couples nicheurs (Bavoux, 1999b) ; estimation une nouvelle fois issue de données départementales (GODS, 1995).

Ne parlons pas de leur distribution respective qui demeurait totalement inconnue à cette époque en ne sachant pas quels types d'habitats étaient préférentiellement occupés par chacune de ces espèces.

Du fait de leur statut de conservation alarmant dans de nombreuses régions ainsi que par le manque partiel de connaissance (i.e. effectif et distribution) en Deux-Sèvres, il a été décidé de mettre en œuvre un recensement spécifique à ces deux rapaces nocturnes à l'échelle départementale. Ce protocole, mis en place en 1999 par le Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC, CNRS) (Bretagnolle *et al.*, 2001), et conduit en partenariat par le Groupe Ornithologique des Deux Sèvres, constituera l'un des premiers recensements à une échelle aussi vaste. Construit à partir de points d'écoute et utilisation de la repasse, il avait pour objectif premier de connaitre l'abondance et la répartition de ces deux espèces au sein du département, constitué de deux entités paysagères majeures : le bocage et les plaines céréalières. De surcroit, cette enquête a été reconduite en 2009/2010 selon un protocole similaire à la première, dans le but d'établir des tendances d'évolution de ces espèces, toutes deux inscrites sur la liste rouge des oiseaux nicheurs du Poitou-Charentes.

## ➢ Problématique et objectifs de l'étude

Comme nous venons de l'évoquer, le monitoring de ces deux rapaces nocturnes est un véritable challenge (Bibby *et al*., 2000), leur détection restante imparfaite même lors d'un recensement par points d'écoute nocturnes avec repasse tandis que les estimations de localisation demeurent imprécises. Malgré les nombreux recensements menés sur la Chevêche d'Athéna et le Petit-duc scops, trop peu d'études se sont attachées à analyser et calibrer certains de ces biais relatifs à la détection de ces deux espèces (Zuberogoitia *et al*., 2011), à leurs erreurs de localisation par l'observateur, ou encore aux habitats qu'elles occupent (Bavoux *et al.*, 2012).

L'objectif premier de mon étude est d'évaluer au mieux l'état des populations de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops à l'échelle des Deux-Sèvres ainsi que leurs tendances d'évolution sur un intervalle de 10 ans.

Néanmoins, avant toute interprétation des résultats cela implique de vérifier un certain nombre d'hypothèses relatives à la détectabilité de ces espèces, aux erreurs de localisation de celles-ci par les observateurs, et aux habitats respectifs qu'elles occupent. Une approche méthodologique constituera donc une partie importante de mon étude.

Nous tenterons tout d'abord d'identifier et de comprendre quels sont ces principaux facteurs qui affectent le processus de détection lors des enquêtes par points d'écoute chez ces deux rapaces nocturnes. En quantifiant le phénomène des « fausses absences » (i.e. individu présent mais non détectés), et en mesurant les erreurs de localisation de ces individus par les observateurs, cela devrait alors nous permettre par la suite d'approcher au mieux les abondances réelles des deux espèces sur le département.

- ✓ Ainsi, dans un premier temps, nous chercherons à **mesurer l'effet de la repasse sur le comportement des réponses vocales** de la Chevêche d'Athéna : taux de réponse, temps de latence, durée de la réponse et taux de chant. Par exemple, l'espèce réagit-elle de façon plus accrue lorsqu'un intrus vient à chanter à proximité de son territoire ?
- ✓ Dans un deuxième temps, nous analyserons **les capacités auditives de l'observateur, à détecter cette espèce en fonction en autres de la distance à laquelle elle se manifeste.** Nous supposons ici que le taux de détection des vocalises de ces espèces par l'observateur n'évolue que très peu en fonction de la distance.
- ✓ Dans une troisième partie nous mesurerons les capacités des observateurs **à estimer correctement la distance (i.e. profondeur) et la localisation (i.e. direction) de l'individu chanteur en fonction de la distance à laquelle il se situe.**

Une fois ces analyses effectuées, nous chercherons dans une seconde partie à appliquer l'ensemble de ces résultats au cas de ces deux rapaces nocturnes nicheurs en Deux-Sèvres tout en tenant compte des variables environnementales présentes sur le département.

- ✓ Pour cela, **nous essaierons de tenir compte des principaux biais observés lors des protocoles expérimentaux qui peuvent affecter la perception de l'abondance réel de ces deux espèces lors des deux enquêtes nocturnes départementales.**
- ✓ Par la suite, **nous tiendrons compte de certaines variables d'habitats et bioclimatiques pouvant affecter la distribution de ces espèces sur le département et ainsi prédire leur répartition sur des secteurs non échantillonnés**.

De par la prise en compte de ces biais potentiels et à partir des critères de sélection d'habitat, nous tenterons de prédire la répartition et l'abondance de ces deux rapaces nocturnes en Deux-Sèvres ainsi que leurs tendances d'évolution respectives.

# CHAPITRE II – MODÈLES & SITES D'ÉTUDES

*Avant de rentrer dans le vif du sujet, il convient de décrire, d'une part ces deux rapaces nocturnes, et d'autre part le site d'étude sur lequel ils ont été recensés. Ces informations seront utiles pour la lecture des prochains chapitres de ce mémoire.*

# I. Modèles d'études

***Les Strigidés***

La famille des strigidés rassemble à ce jour plus de 200 espèces (Gill et Donsker, 2012), présentant des divergences morphologiques importantes où la variation de poids atteste à elle seule de ces dissimilitudes entre espèces allant de 35 grammes pour la Chevêchette des saguaros *Micrathene whitneyi* (*voir* Ligon, 1968) à plus de 4 kilos pour la femelle de Grand-duc d'Europe *Bubo bubo* (del Hoyo *et al.*, 1999).

***Chouette épervière* – Surnia ulula.**
***© Rachel Bilodeau***

Malgré ces fortes disparités, les proportions corporelles et les principaux traits morphologiques restent similaires pour chacune de ces espèces chez lesquelles un dimorphisme sexuel inversé (femelles plus grandes que les mâles) est par ailleurs apparent sur la taille (Krüger, 2005) mais non sur la coloration de leur plumage. Leur aspect robuste et ramassé, le bec et les serres puissants, la tête large constituée d'un disque facial rond, les yeux fixes disproportionnés ainsi que des plumes singulières et cryptiques sont autant de traits distinctifs que l'on peut observer chez les Strigidés (Mikkola, 1983 ; König et Weick, 2008).

De plus, des similitudes sont notées quant à leur écologie. Bien que des colonies puissent se former en période internuptiale notamment lors des migrations (König et Weick, 2008), les mâles sont tous territoriaux en période de reproduction (Mikkola, 1983). À l'exception de 8 strigidés connus pour être polygames (del Hoyo *et al.*, 1999), ils sont pour la plupart monogames, tandis que la majorité des couples s'unissent pour la vie ou du moins durant plusieurs années (König et Weick, 2008). Une autre particularité des Strigidés provient du fait qu'ils ne confectionnent pas de nids, ou alors des nids très grossiers (Géroudet, 2000). Ils occupent des cavités naturelles ou encore des nids construits par d'autres espèces. Enfin, sous peine que la nourriture soit suffisante, la grande majorité (>90 %) de ces espèces sont sédentaires et restent sur leur site d'hivernage même sous des conditions extrêmes ; les rares cas de migration notable concernent alors certains strigidés insectivores ainsi que ceux dits erratiques.

Étroitement liée à cette diversité d'espèces, la multitude d'habitats occupés explique en grande partie le fait que les Strigidés occupent la quasi-totalité du globe. Excepté l'Antarctique, les altitudes extrêmes ou encore certaines zones de déserts, cette famille est quasi cosmopolite et se retrouve sur la plupart des îles océaniques dans le monde.
Alors qu'environ 95 % de ces espèces occupent des milieux fermés de type forestier, une faible proportion peut être considérée comme des espèces non forestières (del Hoyo *et al.*, 1999). C'est le cas notamment de la Chevêche d'Athéna et plus partiellement du Petit-duc scops (Sergio *et al.*, 2009 ; Šušmelj, 2011 ; Bavoux *et al.*, 2012), deux rapaces nocturnes aux mensurations modestes. Bien que l'une soit sédentaire (Chevêche d'Athéna) et l'autre migratrice (Petit-duc scops), ces deux espèces nidifient dans le département des Deux-Sèvres.

# A. La Chevêche d'Athéna *Athene noctua*

## 1. *Phylogénie et aire de répartition mondiale*

La Chevêche d'Athéna est l'une des quatre espèces appartenant au genre *Athene* auquel s'ajoute la Chevêche brame *Athene brama* répandue à travers toute l'Asie, la Chevêche forestière *Athene blewitti* localisée en Inde (Rasmussen et Collar, 1998) et la Chevêche des terriers *Athene cunicularia*, présente, quant à elle, en Amérique du Nord (del Hoyo *et al.*, 1999).

Avec une distribution mondiale occupant la plupart des régions du paléarctique comprises entre le 20ème et le 56ème parallèles nord, la Chevêche d'Athéna est la plus répandue des quatre espèces de son genre. Concrètement, son aire de répartition s'étend des côtes atlantiques jusqu'à l'est de la Chine incluant la péninsule coréenne. L'espèce est également présente en Angleterre où elle fut réintroduite à la fin du 19ème siècle après une probable extinction durant la dernière période glaciaire (Mikkola, 1983) ainsi qu'en Océanie avec une introduction en Nouvelle-Zélande en 1906 (Marples, 1942). La colonisation relativement récente de la chevêche au nord de son aire de répartition est essentiellement liée au défrichement global causé par le développement de l'agriculture (del Hoyo *et al.*, 1999), cette espèce étant inféodée aux milieux ouverts (Van Nieuwenhuyse et Bekaert, 2001b ; Ferrus *et al.*, 2002 ; Génot, 2005).

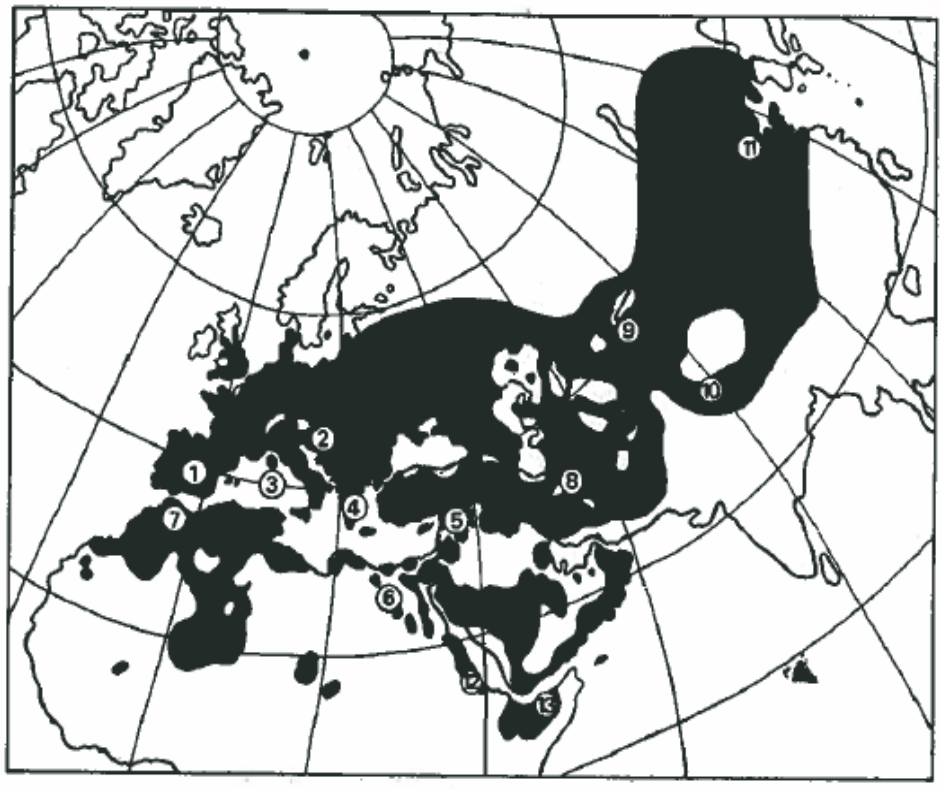



***Figure 4 : distribution mondiale de la Chevêche d'Athéna* Athene noctua *et des sous-espèces (d'après Cramp, 1985). Sous-espèces 1. A. n. vidalii - 2. A. n. noctua - 3. A. n. sarda – 4. A. n. indigena - 5. A. n. lilith - 6. A. n. glaux. - 7. A. n. saharae - 8. A. n. bactriana- 9. A. n.orientalis – 10. A. n. ludlowi - 11. A. n. plumipes -12. A. n. spilogastra – 13. A. n. somaliensis.***

Distinguées essentiellement par des traits morphologiques, Vaurie (1965) distingue 13 sous-espèces de Chevêche d'Athéna (Vaurie, 1965) qui se partagent ce vaste territoire (***cf. Figure 4 , page 16***) auxquelles s'ajoute depuis *A. n. impasta* distincable d'*A. n. plumipes* seulement par des analyses génétiques (Qu *et al.*, 2002). Les variations géographiques à travers le paléarctique, corrélées à divers autres facteurs (contraintes climatiques, habitats...), permettent d'expliquer en grande partie les différences de mensurations et de coloration du plumage au sein de cette espèce. Dans le cadre de ce mémoire, nous travaillerons sur la sous-espèce *Athene noctua vidalii - Brehm (1857)*, présente à travers de nombreux pays de l'Europe occidentale prenant la Pologne comme limite est de sa répartition et l'Espagne au sud-ouest. On la retrouve alors en France, en Belgique, en Allemagne, aux Pays-Bas, au Danemark ainsi qu'en Angleterre.

### 2. *Morphologie et description de la Chevêche d'Athéna* Athene noctua vidalii

***Chevêche d'Athéna***
**Athene noctua vidalii**
***© Guy-Noël You***

Du haut de ces 22 centimètres en moyenne, la Chevêche d'Athéna est l'une des plus petites espèces de rapaces nocturnes que l'on rencontre en France. Son aspect compact conforté par des pattes courtes aux tarses robustes, lui confère une silhouette trapue malgré sa faible taille. Ses gros yeux jaunes citron sont dominés par un liseré blanc ; des semblants de « sourcils » se poursuivent sous les joues jusqu'au niveau du bec pour constituer un disque facial spécifique qui lui donnent un aspect « sévère ». Ces traits caractéristiques du plumage ne s'arrêtent pas là puisque la Chevêche d'Athéna possède un « V » blanc distinctif derrière la tête, donnant l'impression d'une seconde face à grande distance. Le bec est d'un jaune vert pâle.

*Athene noctua vidalii* demeure la forme la plus sombre de l'espèce (Mikkola, 1983), et la couleur de fond « marron-sable » particulière à la Chevêche d'Athéna, tend vers un brun-ambré chez cette sous-espèce (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008). Ces teintes foncées contrastent alors clairement avec les taches claires d'un blanc pur, visibles sur le dos et les couvertures sus-alaires. Les rectrices de coloration similaires à la teinte générale de l'oiseau sont, quant à elles, délimitées par 4 à 5 bandes intermittentes chamois-clair. Une analyse détaillée du plumage permet de distinguer les adultes des juvéniles, car ces derniers ont les rémiges primaires à la fois pointues et composées de grandes taches blanches diffuses.

Or, toutes ces caractéristiques ne permettent guère de différencier les sexes même si les mâles ont tendance à avoir la face plus claire (Génot et Lecomte, 2002). Pourtant, un dimorphisme sexuel est notable et, bien qu'invisible à l'œil nu, il peut être mis en évidence par des critères biométriques tels que la taille et le poids. Ainsi, si la masse corporelle moyenne d'une femelle est de l'ordre de 180g, elle sera d'environ 164g pour les mâles (Génot, *données non publiées*). Ce poids est par ailleurs très variable chez les deux sexes en fonction du cycle annuel ; il atteint des valeurs maximales durant les mois d'hiver, pour diminuer progressivement au cours de la période de reproduction et d'élevage des jeunes où les plus faibles valeurs sont notées (Génot et Sturm, 2001). C'est durant cette phase de territorialité, puis d'incubation, que les différences de poids entre mâles et femelles sont les plus importantes pour s'atténuer à la fin de l'été et en automne avec alors une masse quasi-similaire entre les sexes.

### 3. Distribution, effectifs et tendances d'évolution....

- **En Europe**

Si la Chevêche d'Athéna occupe la plupart des pays d'Europe, sa répartition apparait toutefois hétérogène et l'espèce est absente sur de l'Ecosse, du nord de la Russie et de l'Estonie. De plus, sa présence reste accidentelle sur certaines îles (Crête, Malte), en Irlande et en Islande, tout comme dans les pays scandinaves. Cela est dû probablement aux hivers rigoureux et enneigés ; lesquels limitent la distribution de l'espèce aussi bien en latitude qu'en altitude (Génot et Lecomte, 2002), à tel point que dans certains pays nordiques, elle effectue des migrations partielles alors qu'elle est exclusivement sédentaire dans les autres pays d'Europe. D'ailleurs, au nord de son aire de répartition ou bien même au sein des montagnes d'Europe centrale, l'espèce niche rarement au-delà de 600 mètres d'altitude. Pourtant, plus au sud, la Chevêche d'Athéna peut être observée au-delà de 2300 mètres ce qui est le cas en Espagne (Olea, 1997) ou en Bulgarie (Simeonov, 1983).

L'évaluation de la population européenne[1] varie selon les auteurs entre 560 000 et 1 300 000 couples d'après BirdLife International (2004), contre 235 000 à 650 000 couples selon Van Nieuwenhuyse *et al.* (2008). Il n'empêche que ces auteurs se rejoignent pleinement quant au déclin modéré de l'espèce durant ces 40 dernières années touchant de nombreux pays d'Europe de l'ouest et du centre (Máñez, 1994a). Cette baisse des effectifs, également constatée dans une moindre mesure dans certains pays méditerranéens comme la Grèce et l'Espagne, se poursuit dans d'autres régions d'Europe. C'est le cas entre autres, en Allemagne (Van Nieuwenhuyse *et al*., 2008), au Danemark (Thorup *et al.*, 2010), et aux Pays-Bas (Le Gouar *et al.*, 2011) où les effectifs sont considérés en baisse. Les populations les plus orientales semblent stables (Bulgarie, Albanie, Croatie…), voire en augmentation (Roumanie, Ukraine).
À ce jour, les effectifs les plus importants sont localisés en Turquie, au Portugal, en Espagne et en Roumanie. À l'inverse, il ne subsiste plus que 70 couples en Suisse (Meisser, 1998), et une soixantaine en Autriche (Ille et Grinschgl, 2001). De par son statut défavorable à travers de nombreux pays d'Europe, l'espèce est considérée « en déclin » sur le continent (BirdLife International, 2004).

- **En France**

En France, bien que quelques indices de reproduction de la sous-espèce nominale *Athene noctua noctua* aient été notés en Corse, *Athene noctua vidalii* est la plus représentée sur le territoire (Dubois *et al.*, 2008).
Elle occupe donc la majeure partie du territoire à l'exception de quelques zones qui lui sont défavorables comme les hauts massifs montagneux (***cf. Figure 5 ; page 19***) ; sa répartition ayant été observée jusqu'à 1 100 mètres d'altitude sur le Causse Méjean en Lozère (Juillard *et al*.,

[1] *Sont considérées comme « population européenne », les populations comprises sur l'ensemble du territoire européen délimité à l'ouest par l'océan Atlantique, au nord par l'océan glacial Arctique et au sud par la mer Méditerranée. À l'est, les limites étant moins nettes, il a été décidé d'inclure l'ensemble des données comprises jusqu'à l'Oural et le Caucase prenant en compte une partie de la Russie, les pays baltes ainsi que les Balkans. De plus, les effectifs collectés en Turquie ont également été intégrés dans les estimations de populations*

1992), voire à plus de 1 400 mètres en Aubrac. Cependant, l'espèce peut être absente de certaines zones de plaines et, qui plus est, de faibles altitudes comme les îles de Bretagne. Pourtant, elle reste bien représentée sur d'autres îles de la façade atlantique où elle est commune, par exemple sur l'île d'Oléron (Bavoux et Burneleau, 1983).

***Figure 5 : aire de répartition de la Chevêche d'Athéna en France (d'après Dubois et al., 2008).***

Il n'en demeure pas moins que là où l'espèce est présente, elle se distribue fréquemment sous forme d'agrégats ; phénomène particulier qui semble même parfois être pris en compte par l'espèce indépendamment de la qualité apparente de l'habitat avoisinant (Génot et Lecomte, 1998). L'espèce peut d'ailleurs atteindre localement des densités importantes comme cela a pu être montré sur l'île d'Oléron (6,7 mâles chanteurs/km² ; Bretagnolle *et al.*, 2001). À partir d'une centralisation nationale des données relatives à l'espèce, Génot et Lecomte (1998) estiment que les effectifs les plus importants sont localisés en Auvergne, dans le Languedoc-Roussillon, et le Nord-Pas-de-Calais, avec au moins 1 000 couples dans chacune de ces régions. Alors que la population française de Chevêche d'Athéna était estimée entre 5 000 et 50 000 couples au début des années 1990 (Génot, 1994), elle fut révisée à la fin du siècle pour atteindre entre 11 000 et 35 000 couples (Génot et Lecomte, 1998) ; soit environ 10 % de l'effectif nicheur européen.

L'espèce a vu ses populations se réduire sur une grande partie du territoire notamment depuis le début des années 1980 (Génot, 1990). Face à l'effondrement de ses effectifs, l'espèce a bénéficié d'un Plan National d'Action de 2001 à 2007 (Masson et Nadal, 2010) ; lequel devrait se voir prochainement réactualisé. Par ailleurs, elle est inscrite dans de nombreuses listes rouges régionales et est désignée « en déclin » à l'échelle de la France (Génot *in* Rocamora et Yeatman-Berthelot, 1999).

### 4. *Sélection des habitats de reproduction*

Selon les principales exigences écologiques de l'espèce citées dans la littérature, l'habitat « type » de la Chevêche d'Athéna doit être composé de territoires de chasse dégagés où les petites proies sont nombreuses. Il doit inclure également des perchoirs pour l'affût et abriter bien évidement des cavités, élément crucial pour la nidification de cette espèce exclusivement cavernicole (Génot et Van Nieuwenhuyse, 2002).

Ces caractéristiques de milieu regroupent de nombreux habitats qui lui sont potentiellement favorables et que l'on trouve aussi bien au cœur des steppes naturelles et des déserts arides (Schönn *et al.*, 1991) que dans des paysages fortement anthropisés comme les villages des plaines agricoles intensives (Cornulier et Bretagnolle, 2006).

Pourtant, cette espèce « plastique » quant à son habitat de reproduction ne se localise pas dans tous les types de milieu et apparait même, dans certains cas, très sélective dans son choix de site de nidification (Tomé *et al.*, 2004). Toujours est-il qu'elle évite clairement les milieux strictement homogènes comme peuvent l'être les habitats forestiers denses (Żmihorski *et al.*, 2009) ou à l'inverse les grandes étendues de terres arables (Blache 2004, Bretagnolle *et al.*, 2001) dépourvues d'éléments paysagers verticaux (i.e. arbres, murs…). L'hétérogénéité des

paysages est alors un élément décisif dans le choix de l'habitat par l'espèce ; qui plus est, c'est d'ailleurs l'unique facteur déterminant la présence de l'espèce dans de nombreuses régions de France (Ferrus *et al*., 2002) au détriment de certains éléments paysagers *a priori* favorables.

L'importance de cette mosaïque d'habitats dans le territoire de la chevêche est par ailleurs confortée par une étude menée en Flandres, où Van Nieuwenhuyse *et al.* (2001) ont montré que l'espèce préférait des milieux intermédiaires composés à la fois de zones très ouvertes (dunes, lacs, grandes parcelles) et de secteurs très fermés (forêts, bâtis..). Ainsi, la structure de l'habitat semble plus déterminante que la nature du couvert végétal qui le compose. Ces auteurs montrent également que le nombre de parcelles en prairies a un effet plus favorable que la superficie même de ces parcelles ; preuve que la Chevêche d'Athéna apparait sensible aux petits parcellaires (Bretagnolle et *al.*, 2001) créant de nombreux effet lisières.

En France concrètement, les principaux types d'habitats utilisés par la Chevêche d'Athéna sont les pâturages humides à arbres têtards, ainsi que les vastes prairies comme les steppes des grands Causses. On l'a retrouve encore au cœur des plaines céréalières, à proximité des villages et bâtiments isolés, ou bien même dans des secteurs de polyculture-élevage avec des vergers traditionnels.

### 5. *Régime alimentaire*

Que ce soit par l'analyse stomacale, la dissection de pelotes, les suivis à l'aide d'un appareil photographique infrarouge ou grâce à un équipement vidéo spécifique (Blache, 2001), le régime alimentaire de la Chevêche d'Athéna a été très étudié. Considérée comme un rapace nocturne éclectique, l'espèce possède un régime alimentaire très varié allant d'une modeste fourmi (env. 0,01gr) jusqu'à de jeunes lapins (env. 200gr) en passant par des amphibiens, des passereaux, ou encore des crustacés (Bavoux *et al*., 2000 ; Bavoux *et al*., 2002).

Ce large spectre trophique de près de 550 espèces différentes identifiées (Van Nieuwenhuyse *et al*., 2008) sur l'ensemble du paléarctique occidental varie en fonction des localités géographiques, de la saison, des conditions météorologiques et du type d'habitat dans lequel l'espèce se situe. Toutefois, du fait de sa petite taille, la chevêche se nourrit essentiellement de micromammifères qui demeurent la clé de sa nourriture en terme de biomasse ingérée, même si les insectes constituent la ressource la plus abondante en nombre de proies capturées (Génot et Bersuder, 1995). Sur les 9 181 proies analysées à partir de pelotes récoltées en Alsace-Lorraine (Génot et Bersuder, 1995), 3 118 étaient des vertébrés (34 %) dont 32,3 % de micromammifères. La proportion d'insectes en termes de fréquence constituait, quant à elle, la majeure partie des 6 063 (66 %) invertébrés, représentant plus de 64 % du nombre total des proies. Or, en terme de biomasse, cette proportion d'insectes est négligeable (2,3 %) par rapport à celle des micromammifères (90,4 %), des oiseaux (3,5 %), ou encore des amphibiens (2,9 %).

Indécelables par l'analyse des pelotes, les lombrics constituent également une ressource importante dans le régime alimentaire de l'espèce en pouvant représenter jusqu'à 50 % du nombre de proies destinées au nourrissage des jeunes (Blache, 2001). Cette consommation de vers de terre apparait d'ailleurs plus élevée les années de fortes précipitations (Blache, 2001). Enfin, la chevêche peut faire preuve de nécrophagie (Blanc, 1958 ; Blache, 2001) en se

nourrissant de cadavres frais lorsque l'occasion se présente, ce qui témoigne du caractère opportuniste de l'espèce et illustre une nouvelle fois son large spectre alimentaire.

### 6. *Reproduction*

Exceptés les rares observations de bigamie (Leigh, *comm.pers. In* Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008), la Chevêche d'Athéna est monogame et super-territoriale. La plupart des couples sont liés pour la vie, à l'exception de rares cas où, en hiver, certains mâles quittent leur femelle pour s'apparier à une autre.

Les couples commencent réellement à s'impliquer dans la reproduction à partir de janvier-février (Glue et Scott, 1980) lorsque le mâle vient à délimiter les frontières de son territoire par son chant. C'est généralement à cette période que les liens du couple se concrétisent par une offrande du mâle à sa partenaire, laquelle sera ensuite amenée à visiter, puis à choisir une des cavités proposées par ce dernier afin d'assurer la couvaison.

Les cavités utilisées pour la nidification sont très diversifiées et dépendent du milieu occupé par l'espèce. Si dans ses milieux originels, la chevêche nichait dans les crevasses de falaises ou à même le sol dans des pierriers, elle a su d'adapter aux structures anthropiques que l'homme a involontairement mis à sa disposition (Génot et Lecomte, 2002). On la retrouve aussi bien dans des arbres creux (têtards, fruitiers) que dans toutes sortes de constructions offrant des cavités (granges, maisons, hangars agricoles, églises… ; (Clech, 2001a) ou encore dans des lieux plus insolites tels que les tas de bois et de foin, ainsi qu'au sein de cavités créées par d'autres espèces (i.e. loge de Sitelle de Neumayer, terrier de Lapin…).

En France, sur 530 nids occupés, 41 % se situaient dans des arbres creux (dont 18 % dans des fruitiers, 11 % dans des têtards et 12 % dans d'autres types d'arbres), 32 % étaient établis dans des bâtiments, tandis que les 27 % restants se trouvaient principalement en nichoirs (Génot, 1992a). Notons que, dans certains cas, l'espèce montre une très grande fidélité à son site de nidification (Génot et Lecomte, 2002).

Les premiers accouplements ont lieu dès le mois de février mais peuvent se poursuivre jusqu'à début mai. Des copulations sont aussi observées en automne (Etienne, 2003) mais ont alors comme principale fonction d'assurer la cohésion sociale du couple. Il faudra ensuite attendre la seconde quinzaine d'avril, voire le début du mois de mai, pour qu'apparaissent les premières pontes en Europe de l'Ouest (Génot, 1992b ; Bultot *et al.*, 2001).

La femelle déposera généralement 3 à 5 œufs (moyenne de 3,67 en France ; Génot, 2005) de couleur blanche sur une litière composée de restes de pelotes. En fonction de divers facteurs (disponibilité alimentaire, conditions météorologiques…), la taille de la ponte peut néanmoins varier de 1 à 9 œufs à travers l'Europe, avec une tendance à être plus conséquente dans les pays de l'est et du sud (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008). Cette évolution de la taille de ponte suivant un gradient longitudinal a d'ailleurs été constatée en France où Génot (1992a) a noté une augmentation du nombre d'œufs en relation avec les variations climatiques propres à chaque territoire.

L'incubation, assurée par la femelle, dure en moyenne 28 jours (Génot et Lecomte, 2002). Selon différentes observations, elle peut débuter dès la ponte du premier œuf, lors du second, ou bien même une fois la ponte achevée (Génot et Sturm, 2001). Néanmoins, l'éclosion a lieu de manière pratiquement simultanée, donnant des poussins pesant entre 11 et 12 grammes (Mikkola, 1983). Durant leurs 16 premiers jours, les jeunes seront alimentés par le mâle qui

continuera à nourrir aussi la femelle restée au nid. Au-delà de cette période, ils seront ravitaillés par le couple dont les nourrissages peuvent devenir très réguliers (i.e. une vingtaine de nourrissage par heure ; Génot et Lecomte, 2002).
Une fois âgés de 30 - 35 jours, les jeunes ont quasiment atteint leur poids moyen d'adulte (i.e. 170g), et sont capables de voler. Il est toutefois fréquent que les jeunes sortent du nid et explorent les alentours avant même de savoir voler, lorsqu'ils sont âgés d'une vingtaine de jours. Par la suite, ils séjourneront sur le territoire des parents durant environ 2 mois pour finalement se disperser au cours de l'automne (de début septembre à début novembre) et partir à la recherche de leur propre territoire.
D'après la littérature, le succès reproducteur (défini ici par le nombre de jeunes à l'envol) demeure très faible chez la Chevêche d'Athéna dans de nombreuses régions d'Europe.
Ainsi, en France, dans les Vosges du nord, le nombre de jeunes à l'envol apparait relativement faible (1,79 jeunes à l'envol par couple nicheur ; Génot, 2005) mais peut toutefois être plus élevé dans d'autres pays d'Europe, dépassant les 2,5 dans certaines régions d'Allemagne (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008).

Les causes d'échecs sont diverses (Glue et Scott, 1980) ; il peut alors s'agir :

- des facteurs anthropiques, tels que l'abandon suite aux dérangements, à l'abattage d'arbres….
- des facteurs propres à l'espèce, dus à l'infertilité des œufs ou encore aux conditions corporelles de la femelle…
- et surtout de facteurs extérieurs comme la disponibilité de la ressource alimentaire, les conditions météorologiques, la prédation (essentiellement par la Fouine *Martes foina*)…

Les échecs peuvent avoir des causes multiples et se produire pendant chacune des phases de la nidification allant de la reproduction elle-même jusqu'à l'envol des jeunes. Le taux de mortalité varie de plus en fonction des divers stades de développement et entre les régions. Ainsi, si en Angleterre Leigh (2001) montre que le plus fort taux de mortalité se produit au stade œuf, en Allemagne Zens (2005), montre le contraire en obtenant un taux de mortalité plus élevé chez les jeunes.
En cas d'échec, les pontes de remplacements sont très rares : moins de 2 % (soit 25 / 1 446 pontes) lorsque l'on cumule les divers travaux réalisés dans plusieurs pays d'Europe (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008).

### 7. *Territoire, Domaine Vital et Dispersions*

- **Territoire et Domaine Vital**

Le territoire d'un oiseau est défini comme le *« domaine autour du nid qui est défendu durant un temps donné »* (Newton, 1979), « *pour assurer la nidification et l'accès à la nourriture »* (Finck, 1990). Dans la plupart des cas, il concerne une zone restreinte du domaine vital de l'espèce concernée ; lequel est lui-même désigné couramment comme : *« la surface traversée par un individu lors de ces activités habituelles de recherches alimentaires, de reproduction, et d'élevage des jeunes »* (Burt, 1943).

Ces deux termes primordiaux, nécessitent une différenciation précise pour des espèces super-territoriales telle que la Chevêche d'Athéna délimitant leur territoire notamment par leur chant.

Les principaux travaux réalisés à ce sujet sont dus à Finck (1990) qui a cherché à évaluer la corrélation entre le domaine vital et le territoire de l'espèce compte tenu d'une possible variation saisonnière de leur superficie. Pour cela, l'auteur a équipé d'émetteurs 19 mâles, qu'il a par la suite suivi à différentes périodes l'année ; ceci tout en observant leurs réactions face à un leurre accompagné d'une enceinte sonore. Il signale ainsi que l'espèce défend son territoire tout au long de l'année en ayant toutefois une agressivité plus ou moins marquée selon l'individu et la saison, et que le territoire défendu varie de 1 à 68 ha ($\bar{x}$=12,3 ha).

Au cours d'une année, et ceci pour chacun des mâles, c'est au moment de l'appariement (mars/avril) que le territoire défendu est le plus vaste ($\bar{x}$=28,1 ha), pour ensuite diminuer lors de la période de reproduction/nidification ($\bar{x}$=12,6 ha), puis se restreindre ($\bar{x}$=1,6 ha) pendant l'élevage des jeunes (i.e. juillet/août).

Une fois la dispersion des jeunes effectuée, le territoire défendu par l'adulte s'agrandit ($\bar{x}$=9,5 ha), pour atteindre une moyenne de 19,8 ha en hiver ; période durant laquelle les mâles apparaissent pourtant moins agressifs.

L'auteur note par ailleurs que le domaine vital, dont la superficie occupée varie entre 2 et 107 ha ($\bar{x}$=14,6 ha) selon les individus, est plus grand que le territoire. Or, sa superficie ne varie pas de façon proportionnelle à l'évolution de la taille du territoire. En automne, le territoire défendu pouvait parfois apparaitre plus grand que le domaine vital utilisé lorsqu'aucun leurre n'était présent. Finck suggère, étant donné que les domaines vitaux des mâles et des femelles diffèrent (Exo, 1987), qu'il est possible que les mâles défendent le leur en addition à celui de leur partenaire.

Plusieurs travaux de suivis télémétriques effectués sur la Chevêche d'Athéna mettent d'ailleurs en évidence une évolution de la taille du domaine vital en fonction de divers facteurs. Tout d'abord, il peut varier en fonction du sexe et du statut des individus, les mâles ayant tendance à occuper un territoire plus vaste que celui de leur femelle (Génot et Wilhelm, 1993) ; notamment ceux qui occupent un territoire pour la première fois (Finck, 1990).

La structure de l'habitat a également une influence importante sur la taille du domaine vital de l'espèce où elle peut survivre sur seulement 3 ha de prairies rases (Exo, 1987). Enfin, plus anecdotique mais tout aussi intéressant, l'espèce apparait plus active durant les nuits de pleine lune tandis qu'elle limitera ses déplacements lorsqu'il pleut et que la puissance du vent est élevée (Exo, 1989).

De ce fait, la taille du domaine vital enregistré diffère selon les études. En Espagne par exemple, cette surface moyenne occupée varie de 10.9 ± 5,5ha sur les côtes de la Catalogne (Framis *et al.*, 2011) à 15.1 ± 2,4 ha dans la province de Biscaye (Zuberogoitia *et al.*, 2007).

En France, dans les Vosges du Nord, le domaine vital annuel est quant à lui en moyenne de 30,6 ha, avec cependant des variations importantes du domaine d'activité mensuelle allant de 5,4 à plus de 107 ha (Génot et Wilhelm, 1993).

Notons que les individus passent 80 % de leurs temps sur un domaine d'activité compris entre 3,5 et 6 ha des 30,6 ha parcourus (Génot et Wilhelm, 1993).

➢ **Dispersions**

Il existe deux types de dispersion. D'une part, la dispersion natale qui concerne les déplacements d'individus immatures entre leur site de naissance et leur premier site de reproduction ; et d'autre part, la dispersion de reproduction désignant les mouvements potentiels d'adultes entre deux sites de reproduction consécutifs (Greenwood, 1980).
Dans le cas de la Chevêche d'Athéna, espèce sédentaire, il s'agira alors essentiellement de dispersion natale, bien que la femelle puisse changer de nid d'une année à l'autre malgré une forte fidélité du couple à leur site de reproduction (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008).
Ainsi, plusieurs études de baguages traitent de la dispersion natale de l'espèce et la plupart d'entre elles montrent que les jeunes se dispersent généralement dans un rayon de moins de 20 km de leur lieu de naissance, sans direction préférentielle apparente (Ullrich, 1980).
Cela n'exclut en rien qu'une faible proportion des jeunes bagués (de 4 à 9 %) puissent se disperser à plus de 100km de leur lieu de naissance comme en témoignent plusieurs contrôles atteignant, dans des cas exceptionnels, 230 km ou plus (Ullrich, 1980). Enfin, les femelles, comme chez de nombreuses espèces, se dispersent presque deux fois plus loin de leur lieu de naissance que les mâles (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008). Ce qui est notamment le cas en France où, dans les Vosges du Nord, la distance moyenne de dispersion des femelles est de 9 km (n=11) contre seulement 5,6 km pour les mâles (n=12) (Génot, 2005).
En ce qui concerne la dispersion de reproduction, la fidélité au territoire et ses alentours apparait encore plus accrue comme l'attestent les faibles distances parcourues par les adultes. Selon une étude menée par Exo et Hennes (1980), 74 % des adultes bagués (n=78) ont été contrôlés à moins de 10 km de leur site de capture, avec une distance médiane de 7,5 km (n=53) en Allemagne.
Tout comme lors de la dispersion natale, des individus adultes peuvent toutefois entreprendre de longs déplacements comme le prouve le contrôle d'une femelle, baguée adulte au sud de l'Angleterre, et ré-observée à 182 km au nord 13 mois plus tard (Glue, 2002).
Notons par ailleurs que la Chevêche d'Athéna est considérée comme une espèce nomade en hiver au Kazakhstan, où elle quitte alors le centre du pays pour se diriger vers le sud du fait des conditions climatiques difficiles. Dans, les Vosges du Nord, deux femelles adultes ont été contrôlées à 12 et 32 km de leur site respectif (Génot, 2001).

### 8. *Menaces, Survie et Longévité*

Alors qu'une chevêche peut vivre jusqu'à 18 ans en captivité (Génot et Lecomte, 2002), les espérances de vie maximales enregistrées en milieu naturel varient autour d'une dizaine d'années ; le record allant jusqu'à 12 ans et 7 mois pour une femelle belge, voire 15 ans et et 7 mois en Allemagne (*voir* Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008).
En France, les contrôles effectués en 1999 et 2000 dans les Vosges du Nord indiquent un record de longévité d'un mâle âgé de 9 ans, tandis que 2 oiseaux de 4 ans, et 3 individus de 6 ans ont été contrôlés (Génot, 2001). Par ailleurs, des études sur la dynamique des populations de l'espèce mettent en évidence que près de la moitié des individus contrôlés ont plus de trois ans (Génot et Lecomte, 2002). Comme chez de nombreuses espèces d'oiseaux, le taux de mortalité chez la Chevêche d'Athéna apparait plus élevé au cours de la première année (85 %)

que durant celles qui suivent (36 % pour les adultes ; Letty *et al.*, 2001) sans différences significatives entre les sexes.
Génot (1991) note que le pic principal de mortalité en France à lieu entre les mois d'avril et juin chez les adultes et plutôt entre juillet et septembre chez les jeunes.
Les causes de mortalité sont diverses et variées et, bien qu'une partie ne soit pas liée à l'homme, la plupart sont dues aux activités anthropiques. Parmi celles-ci, on retrouve l'intensification des pratiques agricoles engendrant une modification rapide des habitats, la rénovation des anciennes bâtisses, l'utilisation de pesticides et autres produits chimiques, le trafic routier, l'électrocution, la noyade, l'emprisonnement dans les poteaux téléphoniques creux…etc….
À titre d'exemple, le trafic routier peut représenter en France près de 40 % des causes de mortalité sur la partie est ou ouest du pays (Génot, 1995 ; Clech 2001b). Ce facteur à une telle incidence que les sites de nidifications tendent à s'éloigner des infrastructures routières où Clech (2001b) note que 68 % des sites occupés se situent à plus d'un kilomètre des routes principales ; phénomène ré-observé au sud-est du Portugal, dans une étude récente de Silva *et al.* (2012) effectuée.

D'autre part, des facteurs biotiques tels que la prédation, la compétition interspécifique, les parasites et maladies diverses sont autant de causes pouvant affaiblir ou tuer la Chevêche d'Athéna. Dans certains cas, plusieurs de ces facteurs, comme la prédation, peuvent représenter une forte proportion des causes de mortalité connues. Enfin les conditions météorologiques, comme les hivers froids et enneigés sont sources d'un très fort taux de mortalité chez cette espèce sédentaire. À titre d'exemple, sur 24 cas de mortalité enregistrés dans les Vosges du Nord, 9 étaient dus au trafic routier, 8 à la prédation, 2 autres à des asphyxies dans une cheminée. Les autres cas concernent 1 individu mort après l'hiver, 1 autre déniché, tandis que pour les 3 derniers, les causes sont indéterminées (Génot et Lecomte, 2002).

## 9. *Vocalises*

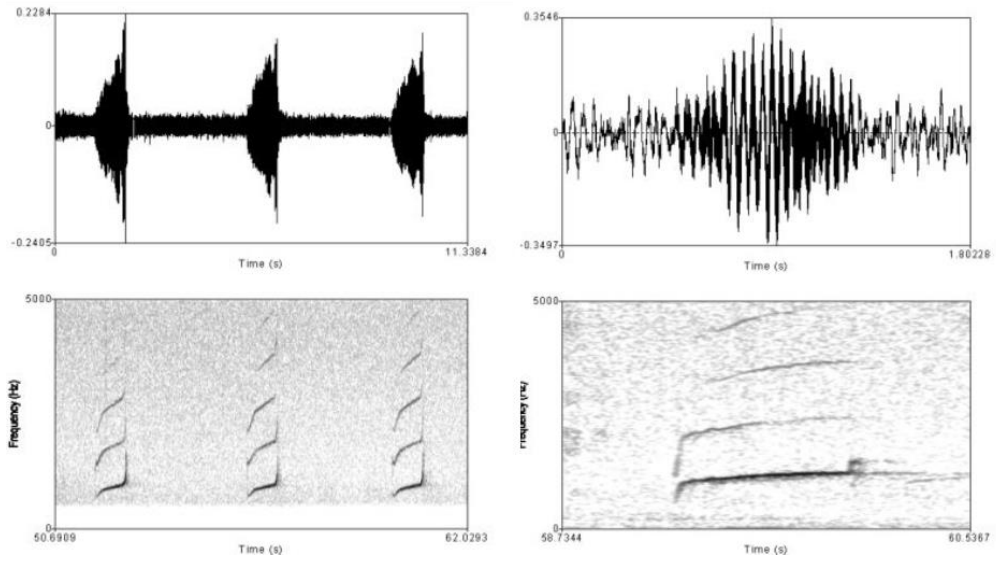



***Figure 6 : forme d'onde et spectogramme d'une série de hululement d'un mâle de Chevêche d'Athéna (à gauche) et d'un seul chant (à droite). D'après Hardouin, L. A. (2006)***

Avec 22 vocalisations distinctes, la Chevêche d'Athéna possède un large répertoire vocal dans lequel chaque vocalise est émise de façon différentielle en fonction de l'âge (juvénile/adulte), du sexe (mâle/femelle) et bien entendu du contexte (Exo et Scherzinger, 1989). Le mâle et la femelle peuvent chacun produire 15 vocalises différentes avec respectivement 3 et 2 types d'émission spécifiques à chaque sexe ; soit une vingtaine de « sons » distincts émis par le couple (Exo et Scherzinger, 1989). Pourtant, deux manifestations vocales prédominent (Hardouin *et al.*, 2006 ; *observation personnelle*) : le chant du mâle et le cri de contact. Essentiellement émis lors de la défense du territoire (Schönn *et al.*, 1991) et pour l'appariement du couple, le hululement du mâle constitue un chant interrogatif produit au cours de la période de reproduction. Emis le plus souvent en strophe de manière relativement régulière toutes les 4.02 ± 1.12 sec (***cf. Figure 6, page 25 ;*** Hardouin, 2006), ce chant trouve son pic d'activité en mars (Génot, 2001 ; *observation personnelle*). Durant cette période, la femelle peut également émettre quelques syllabes du hululement en réponse au mâle ; ce son plus court produit exclusivement en note unique sera plus rauque, sourd et plus nasillard que celui du mâle (Exo et Scherzinger, 1989 ; *observation personnelle*). Le cri de contact, un « Kiou » court bien plus aigu et puissant que le chant, peut être émis indifféremment par les deux sexes. Il est d'ailleurs souvent produit en duo par les couples appariés et succède régulièrement au chant du mâle lors des réponses à la repasse (Hardouin *et al.*, 2008 ; *observation personnelle*).

## B. Le Petit-duc scops *Otus scops*

Contrairement à la Chevêche d'Athéna, très peu de références bibliographiques existent sur le Petit-duc scops *Otus scops*. Certains auteurs le classent d'ailleurs comme le rapace nocturne européen le moins connu (Marchesi et Sergio, 2005 ; Sergio *et al.*, 2009). Nous détaillerons donc ici les principaux traits biologiques du Petit-duc scops, sa répartition mondiale, européenne et nationale ainsi que ses tendances d'évolution estimées, à partir de l'essentiel de la bibliographie disponible sur l'espèce.

### *1. Phylogénie et aire de répartition mondiale*

Avec une nouvelle espèce de petit-duc récemment découverte (Sangster *et al.*, 2013), le genre *Otus* regroupe à ce jour le plus d'espèces reconnues chez les Strigiformes ; soit plus d'une soixantaine (König et Weick, 2008).

Parmi celles-ci, on retrouve le Petit-Duc scops *Otus scops* qui se distingue de la plupart des autres espèces de son genre en raison de sa répartition relativement étendue. En effet, alors que la plupart des autres espèces sont inféodées au milieu insulaire en y étant généralement endémique, le Petit-duc scops est, quant à lui, une espèce continentale principalement représentée dans les régions méditerranéennes. En partie liée à cette répartition, l'espèce est, avec le Petit-duc de Bruce *Otus brucei*, le Petit-duc d'Orient *Otus sunia*, et le Petit-duc nain *Otus flammeolus*, l'un des rares migrateurs de son genre (del Hoyo *et al.*, 1999). À l'exception de quelques zones situées en dessous du 40° N où il est noté sédentaire ou migrateur partiel (del Hoyo *et al.*, 1999), l'espèce est la seule du genre *Otus* à effectuer une migration transsaharienne stricte (Marchesi et Sergio, 2005).

Cette migration au long court lui permet de rejoindre ses quartiers d'hivers et ses quartiers d'été qui se ne chevauchent guère en comparaison avec les trois autres petits-ducs migrateurs (del Hoyo *et al*., 1999).

En période de reproduction, l'espèce se distribue sur une partie du Paléarctique occidental, occupant même, dans sa limite est, certaines régions du centre de l'Asie appartenant à la Sibérie occidentale. Sa distribution estivale, comprise entre le 35ème et le 60ème parallèle Nord, est délimitée par l'Océan atlantique à l'ouest et la région du lac Baïkal à l'est (König et Weick, 2008). La limite septentrionale de l'espèce évolue néanmoins selon un gradient longitudinal en se situant au-delà du 55°N dans les pays d'Europe de l'Est et d'Asie alors qu'elle descend en deçà du 50ème parallèle Nord dans sa partie ouest. À titre informatif, la limite septentrionale suit grossièrement les lignes isothermes de 16 à 19°c (Géroudet, 2000).

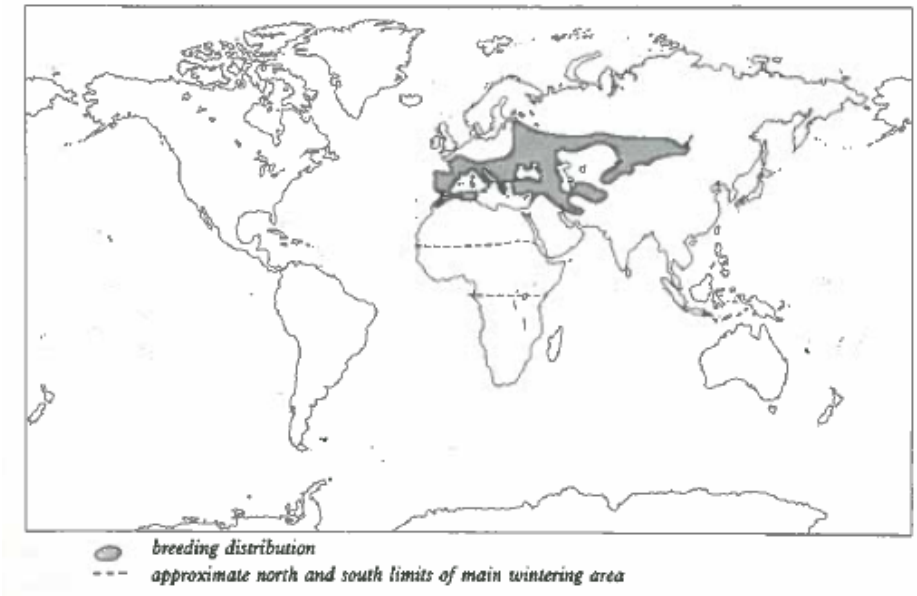



***Figure 7 : distribution mondiale du Petit-duc scops* Otus scops *en période de reproduction et d'hivernage (d'après Mikkola, 1983).***

Au regard de la littérature, il existe très peu d'éléments sur la répartition du Petit-duc scops en hiver et les limites de son aire de distribution durant cette période restent relativement floues (***cf. Figure 7, ci-dessus***). Ses principaux quartiers d'hivernage seraient délimités au nord, par le désert saharien (Mikkola, 1983), et au sud par les forêts tropicales humides (König et Weick, 2008).

Ils occuperaient alors les savanes subsahariennes de l'est et l'ouest de l'Afrique (i.e. du Sénégal au Kenya). Même si la majeure partie des individus sont migrateurs, il existe localement quelques populations sédentaires dans le sud de l'Europe (i.e. Chypre) et en Afrique. Certains cas d'hivernage réguliers sont notamment reportés en Europe comme par exemple en Andalousie et aux Baléares sur l'île de Majorque (König et Weick, 2008).

Espèce polyptique, 6 sous-espèces ont été décrites chez le Petit-duc scops *Otus scops* (del Hoyo *et al.*, 1999), avec une répartition globale s'étendant de l'Europe à l'Asie Centrale, avec aussi quelques populations présentes en Afrique du Nord : du Maroc à la Tunisie (König et Weick, 2008).

Nous nous intéresserons dans ce mémoire à la sous espèce nominale *Otus scops scops* - Linnaeus, (1758) qui se distribue essentiellement sur la partie ouest de l'Europe en occupant la France, l'Italie, le nord et le centre de l'Espagne ainsi que le Portugal. Plus au sud, des populations de cette sous-espèce sont présentes dans la partie est de l'Europe jusqu'au nord de la Grèce et de la Turquie, habitant même les pays de la Transcaucasie. Elle reste localisée et accidentelle en Allemagne ainsi que dans d'autres régions du centre de l'Europe comme la Pologne.

## 2. *Morphologie et description du Petit-duc scops* Otus scops scops

***Petit-duc scops* – Otus scops scops**
**© *Damien Chiron***

Après la Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum*, le Petit-duc scops est le plus petit des rapaces nocturnes occupant l'Europe. De la taille d'un Merle noir *Turdus merula,* il ne mesure que 16 à 20 cm de haut pour une envergure comprise entre 53 et 64 cm (del Hoyo *et al.*, 1999). Son aspect général est néanmoins bien plus svelte que celui de la Chevêchette d'Europe ou encore de la Chevêche d'Athéna. Cette posture élancée s'accroit d'autant plus lorsqu'il se sent dérangé ; attitude que le Petit-duc scops peut maintenir longuement lors de ses phases de repos journalières (Mikkola, 1983). Sa tête semble alors pratiquement plus haute que large laissant apparaitre de courtes aigrettes, tandis que ses yeux jaunes orangés, habituellement ronds, ne sont plus que deux fines stries noirâtres quand l'espèce les tient fermés. L'espèce est difficilement détectable visuellement et peut être facilement confondue avec une branche morte ; mimétisme conforté par la couleur de son plumage ressemblant à de l'écorce (Géroudet, 2000). L'apparence générale du petit-duc est un plumage très minutieux aux couleurs variées et finement délimitées (i.e chamarré). La partie supérieure est d'un gris brunâtre tendant au brun-roux finement rayé et vermiculé de noir. Ce plumage dans les tons et la diversité des couleurs du « poivre » est tacheté de fines zones chamois-crèmes en haut du dos ; couleur que l'on retrouve sur les scapulaires qui forme une ligne singulière, ce qui constitue un des traits diagnostiques de l'espèce. De couleur gris pâle finement pointillé de brun, le disque facial est moins visible que chez d'autres rapaces nocturnes, quoique bien délimité par une bordure noire dans sa partie inférieure (Mikkola, 1983). Le bec est noir bleuâtre et les parties inférieures sont d'un gris roussâtre pâle avec des stries longitudinales noirâtres particulièrement visibles sur le haut de la poitrine, lesquelles disparaissent progressivement pour laisser place à un ventre plus blanc. Enfin, les rectrices et l'ensemble des rémiges sont traversés de barres blanchâtres, chamois, et grises (Mikkola, 1983).

Notons que les deux sexes sont indissociables visuellement, sachant de plus, qu'une forte variation individuelle du plumage existe pour cette espèce chez laquelle on retrouve deux morphes distincts : une forme grise, et une forme roux pâle qui, par ailleurs, devient de plus en plus fréquente (Galeotti *et al.*, 2009). Pourtant un dimorphisme sexuel (Koenig, 1973) se révèle dès que l'on tient compte des mesures biométriques (Blasco-Zumeta et Heinze, 2013). Si une variation annuelle peut faire fluctuer le poids de cette espèce avec des individus plus massifs en automne ($\bar{x}$= 92,6g, n= 111 ind.) qu'au printemps ($\bar{x}$= 78,6g, n= 54 ind.) (Blondel, comm. pers. *In* Géroudet, 2000), les femelles sont, en règle générale, plus corpulentes que les

mâles. Alors que ces dernières pèsent en moyenne 106 ± 12,7g (Rang = 82 - 130g) pour une longueur d'aile pliée mesurant en moyenne 161 ± 4mm, le poids des mâles n'excède guère 77,2 ± 4,2g en moyenne (Rang = 69 - 86g) avec une longueur d'aile pliée moyenne de 158 ± 4mm (Bavoux et Burneleau, *données non publiées*). La capture des individus est indispensable pour « âger » le Scops. D'une part, les juvéniles ont un iris plus pâle que celui des adultes et, d'autre part, ils se distinguent essentiellement par l'extrémité encore pointue de leurs rémiges primaires et secondaires, ainsi que par le pattern des rectrices centrales (Blasco-Zumeta et Heinze, 2013).

### 3. *Distribution, effectifs et tendances d'évolution....*

- **En Europe**

Malgré la grande diversité d'espèces d'*Otus* présentes dans le monde, le Petit-duc Scops est le seul représentant de son genre en Europe (König et Weick, 2008). L'espèce est présente dans 19 pays européens, où elle est, dans la plupart d'entre eux, seulement une visiteuse estivale (Géroudet, 2000). Particulièrement inféodé au climat méditerranéen, le Petit-duc scops est bien représenté dans le sud de l'Europe où les effectifs les plus importants se trouvent, par ordre décroissant, en Espagne, Roumanie, Turquie, Chypre, Croatie, Grèce, Bulgarie, Italie ainsi qu'en France (BirdLife International, 2004). Notons que l'espèce peut, lors des étés chauds, nicher occasionnellement au sud de l'Allemagne et de la Pologne, qui constituent alors les limites septentrionales de son aire de répartition en Europe de l'Ouest (Mikkola, 1983). De plus, il peut être accidentel en Belgique, Suède et sur les îles britanniques (Géroudet, 2000). On peut le retrouver localement en altitude comme en témoigne un individu entendu à 1650 mètres en Suisse (Arlettaz, 1990), voire même jusqu'à 3000 mètres au Pakistan (del Hoyo *et al.*, 1999).
Des densités remarquables sont par ailleurs notées en milieu insulaire sur l'île de Brač en Croatie où l'on rencontre plusieurs chanteurs au km² (Bordjan et Rozoničnik, 2010), phénomène également observé sur l'île d'Oléron (Bavoux *et al.*, 2011). En revanche, l'espèce peut être présente avec des densités relativement basses ne dépassant pas les 0,4 ind./km² en Slovénie (Denac, 2003 ; Krofel, 2008) voire 0,2 ind/km² dans certaines régions d'Italie (Sacchi *et al.*, 1999).
Plusieurs auteurs mettent en évidence un déclin de l'espèce (Arlettaz *et al.*, 1991 ; Denac, 2003 ; BirdLife International, 2004) dans de nombreux pays d'Europe. C'est par exemple le cas en Suisse depuis les années 1950, où l'on assiste à une contraction de son aire de répartition dans les Alpes valaisannes jusqu'en 1988 (Arlettaz, 1990). Ce déclin modéré se généralise particulièrement au cours des années 1970 à 1990 (Sacchi *et al.*, 1999 ; BirdLife International, 2004), voire même au début des années 2000 dans certains pays comme la Slovénie (Denac, 2003) ainsi qu'au sud de l'Espagne (Martínez *et al.*, 2007) .
Pourtant d'autres études mettent en évidence une augmentation locale des effectifs du Petit-duc scops (Marchesi et Sergio, 2005 ; Bavoux *et al.*, 2011) ; phénomène observé à l'échelle nationale en Hongrie, unique pays où l'espèce est considérée en augmentation (Géroudet, 2000 ; BirdLife International, 2004).

Malgré le manque de recensements nationaux adaptés, sa population européenne est estimée entre 157 000 et 176 000 couples selon del Hoyo *et al.*, (1999) tandis qu'elle a été dernièrement estimée à un minimum de 210 000 couples par BirdLife International (2004).

- **En France**

À l'exception de la Corse où le petit-duc est sédentaire (Dubois *et al.*, 2008), de l'île de Port-Cros (Zammit, 1999) et possiblement de Porquerolles où quelques individus hivernent, l'espèce est un migrateur strict en France, présent uniquement durant sa période de reproduction.

La plupart de ses populations se situent dans la région méditerranéenne (Bavoux, 1994), zone en dehors de laquelle le Petit-duc scops a une répartition assez irrégulière et instable sur le territoire national (Bavoux *et al.*, 2011).

Il est alors essentiellement présent au sud-est avec, par exemple, 500 - 1 000 couples recensés dans le Var (Orsini, 1994), et 100 à 200 couples dans la Drôme (Dinatale, 2007). L'espèce se distribue le long de la vallée du Rhône jusqu'aux environs de Valence, tandis que plus à l'est, elle remonte en Haute Loire (Pialoux, 1996) atteignant l'Aveyron (***cf. Figure 8, ci-contre***).

***Figure 8 : aire de répartition du Petit-duc scops en France (d'après Dubois et al., 2008).***

Notons toutefois que deux autres noyaux se dessinent : l'un en Poitou-Charentes, notamment sur l'île d'Oléron où l'espèce atteint une des plus fortes densités connues en Europe (Bavoux *et al.*, 2011) ; l'autre en Midi-Pyrénées comprenant le Lot et le piémont de la chaîne pyrénéenne (Dubois *et al.*, 2008). Il existe par ailleurs quelques petites populations annexes présentes dans l'Allier et le Puy-de-Dôme (Lallemant 2006 ; Brugerolle, 2010) ainsi qu'en Côtes d'Or. Sinon, le Petit-duc scops est à ce jour absent de vastes régions et sa présence est soumise à de fortes fluctuations annuelles (Géroudet, 2000).

Quelques rares observations sont notées dans les Yvelines, notamment dans la forêt domaniale d'Ermenonville située au nord de Paris (Barrailler, 2001). Notons que, lorsque l'espèce est présente et recherchée, elle peut se révèler très abondante localement comme le montre les résultats insulaires obtenus sur l'île d'Oléron (Bavoux et *al.*, 2011), sur l'île de Ré ainsi qu'à Port-Cros (Vidal, 1986).

Si dans les années 1940, le Petit-duc scops était noté nicheur sur toute la France à l'exception de l'extrême nord et du nord-est (Mayaud, 1936), sa répartition est à ce jour bien plus délimitée et fragmentaire. Une diminution des effectifs, traduite notamment par cette contraction de son aire de distribution, a débuté dans les années 1960-1970, où Mikkola (1983) indique que : « l'espèce a possiblement disparu au nord de la Loire, en Normandie, Picardie, et Lorraine, tandis qu'elle demeure accidentelle en Ile-de-France ainsi qu'en Champagne ». Le phénomène s'est accéléré dans les années 1970 et 1980 avec une disparition du Petit-duc scops en Bretagne, dans la Marne, en Aquitaine ainsi qu'en Camargue (Dubois *et al.*, 2008). Si depuis les années 1980 l'aire globale de répartition de l'espèce ne semble pas avoir régressée (Bavoux, 1999b) contrairement à d'autres région d'Europe, l'espèce apparait encore en déclin localement, comme en Drôme où une baisse de 50 % des effectifs a été

constatée lors du dernier quart du 20ème siècle (Dinatale, 2007). Une diminution a également été constatée en Rhône-Alpes entre 1976 et 1997 (Dubois *et al.*, 2008).
Pourtant, le phénomène inverse est noté sur certaines îles de la façade atlantique comme en témoignent les suivis à long terme effectués sur l'île d'Oléron depuis maintenant une trentaine d'années (Bavoux *et al.*, 2011). Ces auteurs notent que l'espèce a connu une certaine stabilité dans les années 1980 pour voir ensuite ses effectifs augmenter nettement au début des années 1990 jusqu'à aujourd'hui. En outre, quelques réapparitions, le plus souvent temporaires, ont eu lieu depuis les années 2000 là où le Petit-duc scops avait disparu (Dubois *et al.*, 2008).
L'estimation de sa population nationale n'est pas chose aisée ; la principale référence qui a fait foi est celle de Yeatman qui estimait cette population grossièrement comprise entre 1 000 et 10 000 couples dans les années 1970 (Yeatman, 1976). Actuellement, cette même population serait de l'ordre de 3 000 à 12 000 couples selon BirdLife International (2004), voire plus précisément estimée aux alentours de 5 000 couples nicheurs dans les années 2000 (Dubois *et al.*, 2008) ; cela toujours selon des « dires d'experts » ***(voir introduction, page 10)***.
L'espèce est considérée « en déclin » dans de nombreuses listes rouges régionales et est classée comme étant « à surveiller » dans le livre des oiseaux menacées et à surveiller en France (Bavoux, 1999a).

### *4. Sélection des habitats de reproduction*

Le Petit-duc scops est une espèce des milieux xérothermiques, au climat principalement méditerranéen (Bavoux *et al.*, 2011). On le rencontre habituellement au sein des habitats ouverts et semi ouverts en évitant clairement les forêts denses pourvues de conifères (Mikkola, 1983). Tout comme la Chevêche d'Athéna, il occupe divers types de milieux présentant une hétérogénéité du paysage offrant à l'espèce un site de nidification proche de ses territoires de chasse riches en gros insectes (Mikkola, 1983 ; Arlettaz, 1990).
Plusieurs types de milieux peuvent alors présenter ces caractéristiques. Par exemple, ces habitats aux milieux hétérogènes peuvent se voir composés de boisements entrecoupés de prairies sèches, préférentiellement loin des pentes abruptes comme c'est le cas en Suisse (Arlettaz, 1990). On retrouvera l'espèce plus occasionnellement au sein des haies denses (Mikkola, 1983), voire, comme dans certaines régions de Russie aux habitats acides, au cœur des forêts mixtes et ouvertes de bouleaux et de conifères (del Hoyo *et al.*, 1999).
À partir du positionnement de 1 812 mâles chanteurs, Bavoux *et al.*, (2012) ont cherché à caractériser l'habitat d'émission autour de ces mâles sur l'île d'Oléron. Les auteurs notent que 79,7 % des mâles contactés l'ont été en zone boisée avec toutefois de fortes variations d'occurrence en fonction de la nature du boisement.
En effet, l'espèce occupe essentiellement les boisements à dominance de feuillus (43,8 %) ainsi que ceux dominés par les conifères et/ou les Chênes (25,2 %) alors que les boisements clairsemés sont pratiquement inutilisés (1,7 %). D'autres habitats bien plus anthropisés comme les zones bâties ou de camping sont bien moins utilisés avec respectivement une proportion des contacts de 10,8 % et 5,9 % (Bavoux *et al.*, 2012). Cette prédilection pour les zones boisées est en adéquation avec les résultats obtenus sur les îles d'Hyères (Vidal *et al.*, 1984), région qui présente un caractère xérothermique certain.
En revanche, cela contraste avec les autres habitats habituellement utilisés ailleurs en Europe où l'espèce occupe alors des zones agropastorales proches des zones bâties (Máñez, 1994b).

Ceci est particulièrement le cas dans le sud de l'Europe où le Petit-duc scops a tendance à occuper des villages proches de milieux agricoles extensifs. Ainsi, une étude menée au cœur du centre-est des Alpes italiennes montre que l'habitat type occupé par l'espèce est majoritairement composé de villages entourés de prairies extensives (79 %). Secondairement, l'espèce utilise des zones arides avec des affleurements rocheux (12 %) tandis qu'une part minime de cette population utilise les étendues urbaines constituées de parcs et jardins (6 %) (Marchesi et Sergio, 2005). Dans le Puy de Dôme, cette attirance pour les milieux anthropiques, probablement en raison de la disponibilité en cavités, induit la présence du Petit-duc scops au sein même des parcs urbains proches de zones pavillonnaires avec maintien de rares arbres fruitiers (n = 8 mâles chanteurs). L'espèce utilise secondairement les zones agricoles à cultures intensives (blé et tournesol), entrecoupées de haies et morcelées par des vergers et des vignes de faible superficie (n =7 mâles chanteurs). Dans une moindre mesure (n = 5 mâles chanteurs), elle est observée au cœur des pelouses sèches en cours de boisement suite à l'arrêt du pacage. Notons toutefois que dans ces trois types de milieux occupés, la présence de vieux arbres avec des cavités est avérée, c'est-à-dire que des sites de nidification potentiels sont bel et bien présents (Brugerolle, 2010).

La présence à proximité ou au sein même de ces zones habitées a d'ailleurs valu au Petit-duc scops la qualification d'espèce « fortement synanthropique » (Šušmelj, 2011 ; Bavoux *et al.*, 2011) puisque jusqu'à 80 % des chanteurs peuvent s'y concentrer (Bordjan et Rozoničnik, 2010). Cette tendance est en outre notée aussi au sud-ouest de la Slovénie où les territoires occupés par l'espèce sont surtout situés dans les villages et leurs alentours proches (Šušmelj, 2011). Cet auteur indique que l'occurrence du Petit-duc scops est négativement corrélée à la distance des grandes routes alors qu'elle est positivement corrélée au nombre de vieilles bâtisses présentes. Pourtant, toujours en Slovénie mais cette fois au centre du pays, l'espèce est absente des secteurs fortement urbanisés et des forêts denses ainsi que des zones de cultures intensives et préfère des prairies naturelles entrecoupées par de longues allées de vieux arbres, et dans une moindre mesure, des peupleraies entourées de terres arables (Denac, 2009). Ces résultats apparaissent déjà plus en adéquation avec ceux observés dans le sud-est de l'Espagne où l'habitat utilisé par le Scops a été analysé à trois échelles différentes. Dans ce contexte de milieux semi-arides, Martínez *et al.*, (2007) mettent en évidence une préférence marquée pour les plantations d'arbres sur les terrains secs ainsi que pour les abords de rivières éphémères (i.e. Ramblas) ; que cela soit au niveau du noyau d'activité de l'espèce ou à l'échelle de son domaine vital.

Enfin, dans les Alpes italiennes, les variations spatiales de la distribution et de l'abondance de l'espèce suivent le gradient de l'intensification des pratiques agricoles et le petit-duc est nettement moins présent voire absent des vastes zones homogènes. On le retrouve alors là où il y a une diversité paysagère marquée incluant de ce fait, une plus grande diversité avifaunistique (Sergio *et al.*, 2009). Notons que cette distribution est également en partie structurée par la présence de la Chouette hulotte *Strix aluco*, prédatrice connue du Petit-duc scops (Galeotti et Gariboldi 1994 ; Marchesi et Sergio, 2005).

Ces différentes études sur l'habitat de l'espèce montrent qu'elle est donc relativement éclectique, profitant probablement d'une certaine souplesse dans le choix des cavités utilisées. En effet, la nidification peut avoir lieu dans des cavités de vieux arbres, mais aussi dans des constructions humaines ou encore dans d'anciens nids de corvidés ou de rapaces diurnes. Or,

du fait de ses exigences alimentaires, cette sélection d'habitats est très probablement, voire certainement, influencée et limitée par la disponibilité en proies, constituée essentiellement d'insectes chez cette espèce macro-insectivore (Arlettaz *et al.*, 1991 ; Bavoux *et al.*, 1993).

### 5. *Régime alimentaire*

Contrairement à la Chevêche d'Athéna, le régime alimentaire du Petit-duc scops a été très peu étudié. Les 4 principaux travaux traitant de ce sujet ont été réalisés en Espagne (Herrera et Hiraldo, 1976), en Suisse (Arlettaz *et al.*, 1991), en France (Bavoux *et al.*, 1993) et plus récemment en Roumanie (Latková *et al*. 2012).

Ces diverses études, effectuées par l'observation des apports en proies, montrent que l'espèce a un régime alimentaire éclectique, avec néanmoins une forte dominance pour les insectes et autres invertébrés du fait de sa taille réduite (Krištín et Sárossy, 2002). Cela n'exclut pas que le Petit-duc scops puisse, dans une moindre mesure, capturer des proies plus conséquentes comme des chiroptères (*pipistrelles sp.)* ou même des passereaux.

Ainsi, sur les 2365 proies rapportées aux poussins par 6 couples sur l'île d'Oléron, 89,3 % d'entre elles correspondaient à des insectes, dont une très forte proportion d'orthoptères (N=1099) et de lépidoptères (N=653). Les autres groupes présents dans une moindre mesure étaient, les arachnides (4,6 %), les micromammifères (2,5 %) ainsi que les passereaux (0,3 %) cumulant 174 proies (Bavoux *et al.*, 1993).

Cette proportionnalité d'apport en proie par taxon est confortée par les résultats semblables obtenus en Suisse (Arlettaz *et al.*, 1991) où les insectes représentaient 96 % (74 % d'orthoptères et 22 % de lépidoptères) des 659 proies observées. Il en est de même concernant la récente étude effectuée dans le centre de la Roumanie (Latková *et al*. 2012) avec une proportion d'orthoptères représentant 86,8 % des 831 proies identifiées dont 53 % d'entre elles correspondaient à la Sauterelle verte (*Tettigonia viridissima*), espèce déjà connue comme étant prédominante dans le régime alimentaire de l'espèce (Bavoux *et al.*, 1993).

Or, si les invertébrés constituent dans chacune de ces études plus de 90 % du régime alimentaire du Petit-duc scops, les proies marginales peuvent, quant à elles, varier d'un site à l'autre en fonction du milieu avoisinant, comme en témoigne le suivi réalisé par Herrera et Hiraldo (1976) au sud de l'Espagne. Outre le fait que les auteurs évoquent également une proportion d'invertébrés très élevée (94,3 % des 159 proies identifiées), ils notent la capture de 4 reptiles (2,5 %) et de 2 amphibiens (1,2 %).

Notons aussi un apport singulier de phasmes sur l'île d'Oléron, espèce très rarement victime des prédateurs, et qui représentait pourtant 13 % du nombre de proies apportées aux poussins de petit-duc (Bavoux *et al.*, 1993). Enfin, parmi les rares passereaux capturés, nous retrouvons la Mésange charbonnière *Parus major*, la Fauvette grisette *Sylvia communis*, ou encore le Moineau domestique *Passer domesticus* (Bavoux *et al.*, 1993) et la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* (Latková *et al*. 2012) qui représente près du tiers de son poids.

### 6. *Reproduction*

Que ce soit pour le mâle ou la femelle, l'espèce est capable de se reproduire au cours de sa seconde année civile (i.e. environ 8 mois ; Mikkola, 1983), autrement dit dès leur premier retour sur leur site de reproduction (Bavoux *et al.*, 1991), phénomène qui avait été montré auparavant par Koenig (1973) mais sur des individus détenus en captivité.

Les premiers Petit-ducs scops arrivent sur leur quartier de nidification à partir de la mi-mars, voire dès fin février, bien que la plupart des individus apparaissent en Europe Centrale à partir de la seconde quinzaine d'avril jusqu'à la mi-mai (Géroudet, 2000).
En raison d'une certaine philopatrie, la plupart des couples sont fidèles d'une année à l'autre. L'espèce est toutefois moins fidèle que d'autres rapaces nocturnes comme la Chevêche d'Athéna. En outre, le Scops semble essentiellement monogame bien qu'un cas de polygynie ait été observé sur l'île d'Oléron où deux femelles ont chacune couvé 5 œufs dans un même nichoir (Bavoux *et al.*, 1991).
Les travaux publiés montrent que les pontes ont lieu entre début mai et début juillet, avec un pic très net entre fin mai et début juin en milieu insulaire (Bavoux *et al.*, 1991), ce qui est similaire aux résultats obtenus dans les Alpes italiennes avec une date moyenne de ponte au 29 mai (Marchesi et Sergio, 2005).
La taille moyenne de ponte observée par Bavoux *et al.*, (1991) est de 4,2± 0,8 œufs (n=137), ce qui est en accord avec celles observées en région méditerranéenne ($\bar{x}$=4,2± n= 35 ; Vidal, 1984). Ainsi, la femelle produit généralement 4 à 5 œufs, (rang : 1-7), qu'elle déposera soit au sein de cavités urbaines (Marchesi et Sergio, 2005), soit dans des sites naturels (arbres creux…) ou encore dans d'anciens nids, avec une asynchronie de 2 jours (Mikkola, 1983). En effet, espèce majoritairement cavernicole, le petit-duc peut toutefois nicher dans d'anciens nids de corvidés (i.e. Pie bavarde *Pica pica*, Corneille noire *Corvus corone*…), ou de rapaces diurnes tels que l'Epervier d'Europe *Accipiter nisus*.
Lorsqu'il occupe une cavité, la création de cette dernière aura été précédemment conçue naturellement (trou d'arbre), artificiellement (anciennes bâtisses) ou par une autre espèce comme le Guêpier d'Europe *Merops apiaster* tandis qu'aucun matériau ne sera apporté ultérieurement au nid.
Une fois ses œufs pondus, la femelle assure seule la couvaison durant 24 à 25 jours (Mikkola, 1983) pour donner naissance à des poussins en duvet blanc grisâtre dont le premier né est généralement un mâle (Blanco *et al.*, 2002). Par la suite, la femelle restera seule au nid avec les jeunes durant leurs premiers jours. Si Mikkola (1983) annonçait que seule la femelle alimentait les poussins jusqu'à leur 18$^{ème}$ jour, l'étude de Bavoux *et al.* (1993) sur l'île d'Oléron démontre que les deux adultes alimentent des poussins âgés d'une dizaine de jours. Le couple nourrit les poussins exclusivement de nuit, bien que de rares nourrissages puissent avoir lieu en pleine journée comme l'atteste les 2 observations d'apport de Musaraigne musette *Crocidura russula* sur l'île d'Oléron (Bavoux *et al.*, 1993). La fréquence d'apports en proies, très élevée chez ce rapace nocturne (Mikkola, 1983), apparait bien plus marquée en début de nuit s'étalant de 30 minutes à 2h30 après le coucher du soleil, période durant laquelle environ 50 % des proies sont capturées (Bavoux *et al.*, 1991).
Aux alentours de leur 21$^{ème}$ jour, leur poids atteint un peu plus de 80g (Kadochnikov, 1963) et les jeunes sortent alors du nid. Ils commencent à voleter vers 24 jours pour ensuite devenir plus agiles à la fin de leur premier mois (Mikkola, 1983). Sur l'île d'Oléron, le taux d'éclosion est d'environ 78 % sur 571 œufs suivis (Bavoux *et al.*, 1991). Parmi les principales causes d'échec, notons en premier lieu l'abandon des pontes sans raison apparente, secondairement, l'installation du Frelon européen *Vespa crabro* dans les nichoirs durant l'incubation, puis les pontes infertiles (9 % des œufs). La prédation des œufs et/ou des poussins par des prédateurs comme la Belette *Mustela nivalis* (Vidal *et al.*, 1984) et le lézard

ocellé *Timon lepidus* constitue également des cas d'échecs plus ou moins réguliers selon la localisation des nichées (i.e. continent versus îles : *voir* Vidal *et al.*, 1984). Plus singulièrement, la prédation par l'Effraie des clochers *Tyto alba* constitue un cas très occasionnel mais avéré (Bavoux *et al*., 1991).

Toujours à partir de l'étude de Bavoux *et al*., (1991), le succès à l'envol a été de 64,4 % pour 368 jeunes envolés. Notons par ailleurs que ces auteurs indiquent que ce succès diminue au cours de la saison, les périodes d'incubation précoce induisant plus de jeunes à l'envol (Bavoux *et al.*, 1991 ; Marchesi et Sergio, 2005). Ce phénomène est bien connu chez les oiseaux, les hypothèses y étant associées étant : la ressource alimentaire diminue pendant la saison, les individus nichant plus tard sont souvent des immatures, moins expérimentés dans la reproduction (Bavoux *et al.*, 1991 ; Marchesi et Sergio, 2005).

Globalement, le nombre moyen de jeunes volants sur l'île d'Oléron est de 2,04 ± 1,55 (n = 27) par couple nicheur, et de 3,00 ± 0,76 (n = 21) par nichée réussie (Bavoux et Burneleau, 1985), ce qui est légèrement supérieur aux résultats obtenus par Marchesi et Sergio (2005) dans les Alpes italiennes.

En cas d'échec de la nichée, les pontes de remplacement sont très rares mais possibles comme l'atteste les résultats menés par Bavoux *et al.*, (1991) qui, sur 142 femelles suivies, ont observé l'une d'entre elles effectuée une ponte de remplacement de même amplitude que la première et ceci à moins de 50 mètres du nid précédent.

Une fois la phase de nidification puis d'émancipation terminées, la migration postnuptiale débute à la fin août et s'étale jusqu'au mois de septembre. La totalité de la population purement migratrice a disparu d'Europe en octobre (Géroudet, 2000), voire à la mi-novembre (Dubois *et al.*, 2008).

### 7. *Territoire, Domaine Vital et Dispersions*

- **Territoire et Domaine Vital**

Si le Petit-duc scops apparait fidèle à son territoire sur l'île d'Oléron où plus des 2/3 des mâles reviennent nicher dans un rayon de 500 mètres de leur site de nidification précédent (Bavoux *el al.*, 1991), une autre étude évoque un « turn-over » relativement important chez cette espèce (Galeotti et Sacchi, 2001). Selon ces derniers auteurs, bien que l'occupation des sites perdure d'une année sur l'autre, le « turn-over » des mâles concerne entre 55 à 78 % des territoires étudiés ; résultats obtenus à partir de l'analyse spectrométrique des chants, individualisables chez cette espèce (Galeotti et Sacchi, 2001).

Malgré le peu de suivis effectués sur la niche écologique de l'espèce, le Scops requiert un domaine vital relatif à sa taille, caractéristique logique du fait que la variation du domaine vital est connue pour avoir tendance à augmenter avec la taille de l'espèce concernée (del Hoyo *et al*., 1999).

Ainsi, sur les 5 mâles équipés d'émetteurs et suivis sur l'île d'Oléron, le domaine vital variait de 4 à 40 ha selon les individus. Or, l'essentiel de leur activité s'exerçait sur des surfaces bien plus réduites (Bavoux et Burneleau, *données non publiées*).

Dans l'étude réalisée sur la caractérisation de l'habitat de l'espèce à différentes échelles au sud de l'Espagne, Martínez *et al.*, (2007) ont analysé le territoire occupé par le Petit-duc scops dans un rayon de 183 mètres autour de la localisation des individus ; soit une superficie

équivalente à 10,5 ha. Cette surface a été étendue à 30 ha pour simuler sommairement la taille du domaine vital de l'espèce, correspondant alors à un « buffer[1] » de 309 m de rayon autour des nids.
Dans les Alpes valaisannes, le territoire défendu par un couple cantonné varie généralement entre 4,2 et 6 ha ; lequel peut néanmoins atteindre 13 à 18 ha selon le type habitat occupé (Arlettaz, 1990). Ces faibles superficies de territoire augmentent la probabilité de trouver des nids relativement proches les uns des autres lorsque les densités sont élevées. Ainsi plusieurs auteurs signalent des nids actifs, distants de moins de 50 mètres (Psenner *in* Mikkola, 1983) ; distance pouvant même être réduite dans certains cas à 10 mètres entre deux nids voisins (del Hoyo *et al*., 1999 ; Sierro et Arlettaz, 2013).

- **Migration et Dispersions**

Le pic de passage de la migration prénuptiale a lieu au cours de la seconde quinzaine d'avril au cap Bon (Tunisie), où des oiseaux bagués en Italie et en Yougoslavie ont été retrouvés.
En France, les premiers chants printaniers peuvent être notés exceptionnellement dès la fin février (23 février 1961 à Valence ; 26 février 1963 en Camargue) mais la plupart des observations ont lieu entre la mi-mars et la mi-avril au sud du pays (Géroudet, 2000).
Bien que les contrôles ou reprises d'individus bagués soient rares, ils attestent des mouvements importants de l'espèce : un juvénile bagué durant l'été 1986 sur l'île d'Oléron a été retrouvé le 27 janvier 1987 en Côte d'Ivoire (Bavoux *et al.*, 1991), soit à une distance approximative de 4 330km. De plus, un oiseau capturé au cap Bon (Tunisie) le 28 avril 1965, a été repris en Corse en décembre de la même année (Dubois *et al*., 2008). Tandis qu'un autre individu bagué à Barcaggio (Corse) le 15 avril 1991, a été retrouvé le 10 août 1992 en Italie.
Malgré leur longue migration transsaharienne représentant 7 000 à 8 000 kilomètres parcourus en approximativement deux mois (Mikkola, 1983), il s'avère que le Petit-duc scops est philopatrique. Ainsi, sur 45 contrôles effectués sur l'île d'Oléron 35 d'entre eux ont été réalisés dans un rayon de 500 mètres autour de leur premier site de nidification ; soit près de 78 % des contrôles (Bavoux *et al.*, 1991). Au vu de ces mêmes résultats, il y a des différences intra-spécifiques car certains individus sont contrôlés pendant plusieurs années consécutives sur le même site de nidification (i.e. maximum 6 années) tandis que d'autres changeront régulièrement de sites d'années en années s'éloignant jusqu'à 2,5 km de leur premier site de nidification. Les femelles auront tendance à changer plus fréquemment de site de nidification que les mâles (Bavoux *et al.*, 1991).

### 8. *Menaces, Survie et Longévité*

La longévité maximale de l'espèce connue à ce jour est de 12 ans et demi pour un individu détenu en captivité (Koenig, 1973) et de 6 ans à l'état sauvage (Glutz et Bauer, 1980).
Par ailleurs, et toujours à partir des mêmes individus détenus en captivité, il semblerait que les femelles perdent leur fertilité vers l'âge de 6 ans tandis qu'elle s'arrêterait aux alentours d'une dizaine d'années pour les mâles (Koenig, 1973).

[1] *Un buffer est défini comme une zone tampon autour d'une entité surfacique ou d'un point. Dans le cadre d'un point, un buffer est donc représenté par un cercle dont la longueur du rayon est définie en fonction de l'objectif recherché.*

Une nouvelle fois, les références bibliographiques manquent pour cette espèce, et particulièrement sur la dynamique de ses populations. Or, les principales menaces et causes du déclin du Petit-duc scops commencent à être identifiées.

Si l'espèce a su s'adapter aux modifications agropastorales extensives et traditionnelles, l'ensemble des auteurs sont d'accord pour évoquer qu'elle souffre actuellement de la modification brutale de ses habitats due à des activités agricoles modernes bien plus intensives (Arlettaz, 1990). Ce facteur, lié à l'utilisation massive de pesticides, est d'ailleurs considéré comme la principale cause du déclin de l'espèce en Italie (Sachhi *et al.*, 1999), et sans doute dans d'autres pays d'Europe. Ces pratiques agricole actuelles, que ce soit par l'utilisation de produit chimiques, ou par l'augmentation des cultures annuelles, entrainent immanquablement la raréfaction des gros insectes qui, rappelons-le, constituent la principale ressource alimentaire du Petit-duc scops.

D'autres facteurs tels que l'expansion de l'urbanisation, l'impact de la circulation routière, sont également cités comme sources de mortalité chez ce rapace nocturne (Arlettaz, 1990 ; Géroudet, 2000).

Parmi douze cas de mortalité enregistrés dans les Alpes italiennes, la principale cause (n=3) vient des collisions routières, suivie par la prédation par les animaux domestiques, notamment celle des chats (n=2) (Marchesi et Sergio, 2005). Ces auteurs évoquent aussi deux autres cas de prédation : l'un par la Chouette hulotte et l'autre par le Grand-duc d'Europe. Les 5 derniers cas de mortalité concernent 1 individu tué suite à un tir illégal et les 4 restants sont de causes inconnues.

Enfin, il semblerait que, dans certaines régions, la raréfaction des cavités disponibles favorables à la nidification de l'espèce soit également une cause du déclin de l'espèce. Elle résulte, soit de l'arrachage des vieux arbres (Bavoux, 1999b ; Šušmelj, 2011), soit de la rénovation des anciennes bâtisses, ou tout simplement de la compétition à l'accès aux cavités avec diverses espèces cavernicoles. Il peut alors s'agir de l'Etourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*, du Moineau friquet *Passer montanus* (Sárossy et *al.*, 2002), du Choucas des tours *Corvus monedula* ou encore de l'Effraie des clochers. Dans tous les cas, la nature de l'espèce compétitrice dépend en grande partie du diamètre du trou d'envol (Bavoux *et al.*, 1991).

### 9. Vocalises

Le Petit duc scops à la capacité de produire 7 types de vocalises différents (Koenig, 1973). Parmi celles-ci, le plus habituel est le hululement du mâle qu'il produit lors de l'acquisition et la défense d'un territoire (Galeotti *et al.*, 1997), et pour attirer une partenaire (Koenig, 1973).
Ce hululement est un « tiuu » court (i.e. moyenne 0,25 sec, n=20 ; Galeotti et Sacchi, 2001), mais dissyllabique qui est proche d'un sifflement humain (i.e. fréquence moyenne de 1.28kHz ; Galeotti et Sacchi, 2001) avec une attaque sèche poursuivant sur un sifflement doux (***cf. Figure 9, ci-dessous***). Cette note est d'ailleurs facilement reproductible en sifflant pour l'inciter à chanter (Arlettaz, 1988). Une vocalise, qualifiée de mélancolique, qui reste très monotone et est répétée de manière très régulière, environ toutes les 2,46 ± 0,23 sec (Hardouin, 2006), que le mâle peut émettre pendant des heures d'affilées (Mikkola, 1983).
Bien qu'émis essentiellement après la tombée de la nuit, ce son caractéristique peut être entendu en pleine journée durant la période de reproduction (Witherby *et al.*, 1943). Notons également que ces vocalises peuvent être émises aussi bien par des individus reproducteurs que par des individus erratiques (i.e. flotteurs) en période de reproduction ou encore lors de la période internuptiale, voire en hivernage (Zammit, 1999). La femelle émet également ce hululement, lequel est distinguable de celui du mâle, d'une part en étant plus aigu mais tout aussi doux, et d'autre part en apparaissant plus dissyllabique (Mikkola, 1983 ; *obs. personnelle*). De plus, cette vocalise produite par la femelle est émise de façon très irrégulière, souvent en réponse au mâle (i.e. chant de duo) ou bien même parfois de façon unique.
Notons par ailleurs que chaque mâle de Petit-duc scops produit un à deux hululements uniques (Dragonetti, 2007) plus ou moins courts et à intervalles différents (Denac et Trilar, 2006) ; lesquels deviennent alors individualisables par l'homme grâce à l'analyse spectrométrique de leurs chants (Galeotti et Sacchi, 2001).

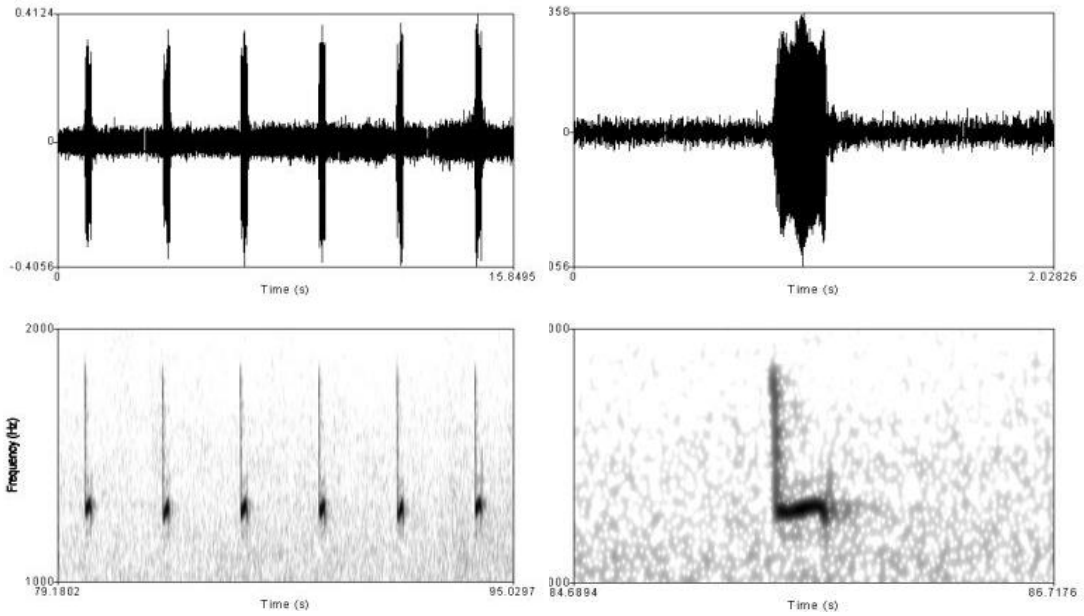



***Figure 9: forme d'onde et spectogramme d'une série de chants d'un mâle de Petit-duc scops (à gauche) et d'un seul chant (à droite). D'après Hardouin, L. A. (2006)***

Ces performances vocales permettent par ailleurs de préjuger de la qualité des mâles émetteurs dont la fréquence des hululements est négativement corrélée à leur masse corporelle respective (Hardouin *et al.*, 2007 ; Hardouin *et al.*, 2009). Ces caractéristiques individuelles ont été étudiées très finement en Italie. À partir de l'analyse de 831 hululements de mâles, Dragonetti (2007) montre que 60 % des individus ne changent pas de caractéristiques vocales avec le temps. Un résultat qui démontre, de fait, qu'une légère variabilité existe entre deux émissions vocales successives d'un même mâle dans 40 % des cas.
Notons que ce hululement, bien que plus puissant et résonnant, évoque vaguement les vocalises produites par l'Alyte accoucheur *Alytes obstetricans* qui sont cependant bien moins audibles sur de longues distances.
D'autres vocalises, bien moins fréquentes, sont décrites par plusieurs auteurs comme par exemple des miaulements d'inquiétude doux et plaintifs « *mia-ôôô…* », ou encore un « *hiii* » d'alarme court et aigu (Mouillard *in* Géroudet, 2000).

# II. Sites d'études

## A. Les Deux-Sèvres, un département voué à l'agriculture

### *1. Localisation, topographie et climatologie*

Situé dans le Centre-Ouest de la France, le département des Deux-Sèvres, d'une superficie de 605 434 hectares, dépend de la région Poitou-Charentes. Ce sont 303 communes qui composent le territoire deux-sévrien (***cf. Annexe I***). Le relief du département alterne entre marais, vastes plaines et collines, dont le point le plus haut culmine à 272 mètres d'altitude.
Humide et doux, le climat est tempéré et soumis à une influence océanique du fait de sa proximité avec l'Atlantique situé à moins d'une cinquantaine de kilomètres à l'ouest.
Les précipitations moyennes annuelles varient entre 650 mm et 900 mm, avec toutefois de nettes variations saisonnières et géographiques où le centre du département apparait plus sujet aux précipitations (données Météo France). Si les hivers sont souvent pluvieux, l'automne et le printemps reçoivent 15 à 20 % de précipitations en moins. L'été, bien plus sec, est marqué par un déficit pluviométrique important, compensé par des pluies d'orages relativement fréquentes.
Les températures subissent elles-aussi l'influence de l'océan donnant lieu à des amplitudes limitées. Ainsi, la température moyenne hivernale est de l'ordre de 8°c tandis qu'en été, elle atteint les 21°c. Cette relative douceur permet l'hivernage de quelques individus d'espèces nicheuses normalement migratrices comme l'Œdicnème criard *Burhinus oedicnemus* par exemple. Le département est donc très rarement soumis à des conditions extrêmes continues telles que l'enneigement et les fortes gelées pouvant décimer des populations entières d'oiseaux sédentaires comme la Chevêche d'Athéna.
Enfin, avec en moyenne 2 600 heures de soleil par an, soit un peu plus de 108 jours d'ensoleillement sur une année, les Deux-Sèvres demeurent un des départements les plus ensoleillés de France et ne compte qu'une cinquantaine de journées à insolation nulle.

## 2. Les principaux milieux composant les paysages des Deux-Sèvres

Si en 2006 la typologie du Corine Land Cover à détaillé jusqu'à 21 types d'habitats présents sur le département, 5 grandes entités paysagères caractérisent les Deux-Sèvres (***cf. Annexe II***) :

- ✓ **Les plaines agricoles,** où deux zones distinctes peuvent être signalées : la plaine de Niort-Brioux-Lezay d'une superficie d'environ 213 000 hectares comprenant la totalité sud du département, et la Plaine de Thouars, au nord-est, totalisant environ 54 900 ha. Le parcellaire, très simplifié suite à divers remembrements, est voué de manière quasi-exclusive aux cultures céréalières, oléagineuses, et protéagineuses donnant lieu à de vastes parcelles, qui représentent alors une surface équivalente à 44 % du département. Ces plaines constituent l'entité paysagère dominante des Deux-Sèvres. Bien que rares, on y retrouve quelques zones relictuelles de prairies naturelles, de haies, de jardins maraichers et de vignes permettant le maintien d'une certaine hétérogénéité au cœur ce paysage très ouvert.

- ✓ **Le Bocage** est défini comme un *« paysage agraire caractérisé par la présence de haies vives qui entourent les parcelles de culture et de prairie. Ces haies forment des réseaux connectés aux bois, landes ou autres zones incultes »* (Burel et Baudry, 1999). En Deux-Sèvres, cette entité paysagère d'une superficie d'environ 147 000 ha, se rencontre essentiellement au nord-ouest du département formant ainsi la région du « Bocage bressuirais ». Le milieu est constitué de terrains relativement anciens difficiles à travailler. On y retrouve alors de petites parcelles, souvent inférieures à 1 hectare, entrecoupées par un maillage complexe de haies denses. Le parcellaire accueille essentiellement des troupeaux de bovins et d'ovins où les cultures fourragères, dominées par les prairies, constituent la majorité du couvert.

- ✓ **La Gâtine poitevine,** située au centre du département, ressemble beaucoup au Bocage auquel elle est d'ailleurs souvent associée. D'une superficie d'environ 142 700 ha, elle est toutefois plus aérée que le bocage bressuirais avec un réseau de haies moins dense, et présente un paysage de type collinaire où l'altitude varie entre 150 et 200 m (Boissinot, 2009). La Gâtine est par ailleurs caractérisée par la présence d'une bande granitique non négligeable qui s'étale de Parthenay jusqu'à Chantecorps/Ménigoute. Les terres humides y sont particulièrement inhospitalières aux cultures laissant place à l'élevage ainsi qu'à la production de pommes.

- ✓ **Transition Plaines/Gâtine.** La limite entre plaine et bocage n'est pas toujours aisée et cette zone de transition est fréquemment rattachée à la Gâtine du fait de sa forte ressemblance. Le relief est alors irrégulier, ponctué par de nombreuses petites vallées de la Sèvre nantaise et de l'Autize. Cette entité paysagère est également reconnaissable par ses types de sol dominés par des terres rouges et de Groies tandis que les parcelles, plus vastes qu'au cœur de la Gâtine, sont vouées à l'élevage de vaches laitières.

- ✓ **Le Marais mouillé** est localisé à l'extrême sud-ouest du département. Ce milieu singulier totalise une superficie équivalente à 16 280 hectares en Deux-Sèvres. Il est caractérisé par un réseau hydraulique très dense façonné par l'homme ; lequel sépare des parcelles souvent inférieures à un hectare et entourées de frênes têtards. Autrefois dédiés à la culture maraichère, la plupart des terrains sont devenus des zones enfrichées et des boisements mixtes. En effet, l'accessibilité limitée des parcelles rend difficile leur mise en culture, l'élevage, ainsi que le maintien en prairie. On rencontre tout de même des peupleraies ainsi que des cultures céréalières sur les parties hautes.

Chacune de ces entités paysagères est le résultat d'un agencement singulier de 10 principaux types de milieux[1] présents sur le département. Chaque milieu possède ses propres caractéristiques et détermine souvent le cortège d'espèces avifaunistiques qui lui sont inféodées.

Or, malgré cette diversité de milieux, le département des Deux-Sèvres est en grande partie voué aux activités agricoles où 80,8 % de sa surface est dédiée à l'agriculture (***cf. Tableau 2, ci-dessous***). Ainsi, en 2000 la surface agricole utile était de l'ordre de 473 800 hectares (Perron, 2007). Notons que cette proportion de terres arables vis-à-vis d'une surface donnée descend à 73,3 % à l'échelle du Poitou-Charentes tandis qu'elle avoisine un peu plus de la moitié à l'échelle du territoire national (IFEN, 2000).

Occupation du territoire en 1999 - utilisation physique (en %)

| | Deux-Sèvres | Charente | Charente-Maritime | Vienne |
|---|---|---|---|---|
| "Zones naturelles" rapportées à la surface totale | 12 | 24,8 | 20,2 | 17,2 |
| "Zones agricoles" rapportées à la surface totale | 80,8 | 68,4 | 69,6 | 75 |
| "Zones artificielles" rapportées à la surface totale | 7,2 | 7 | 10,2 | 8 |

Source : EIDER, 2000, version 3, IFEN

***Tableau 2 : proportion de l'occupation du territoire par département en Poitou-Charentes (D'après IFEN, 2000).***

Cette vocation agricole extrêmement marquée en Deux-Sèvres laisse très peu d'espaces aux « zones naturelles », tandis que les zones urbanisées sont encore bien moins présentes en ne représentant que 7,2 % de la surface du département en 2000 (***cf. Tableau 2, ci-dessus***). En effet, les grandes agglomérations ne font pas la caractéristique principale de ce département encore rural. Au contraire, que ce soit en plaine céréalière ou en milieu bocager, les zones bâties sont très éclatées et dispersées sur l'ensemble du territoire, vestige d'une tradition agricole ancienne.

## B. La zone atelier « Plaine & Val de Sèvre »

D'une superficie avoisinant les 460 km², la Zone Atelier[2] « Plaine & Val de Sèvre » se situe au sud-est de Niort, autrement dit dans la partie sud du département (***cf. Annexe III***). Il s'agit d'une vaste plaine calcaire qui, suite à d'importants remembrements et à l'intensification des pratiques agricoles, est dédiée essentiellement aux cultures intensives de céréales.

*1 Il s'agit ici des 10 grands types de milieux décrits dans le livre « Oiseaux nicheurs des Deux-Sèvres » (1995) : à savoir : la plaine ; les friches et jachères ; les rivières ; la forêt ; les lacs, étangs et roselières ; les marais et prairies humides ; le bocage ; les landes ; les pelouses naturelles : les zones bâties.*

*2 Les ZA sont des fédérations de recherche interdisciplinaire, inter instituts et inter organismes, portées par le CNRS. Pour plus d'informations sur les zones atelier se référer à : http://www.cnrs.fr/inee/outils/docs/zone_atelier_francais_final.pdf*

Pourtant, la taille moyenne des 19 000 parcelles présentes sur cette zone demeure étonnamment faible en atteignant environ 4 hectares. Ainsi, 83 % d'entre-elles sont inférieures à 5 hectares, 13 % sont comprises entre 5 et 10 ha, tandis que les 4 % restants concernent des parcelles supérieures à 10 ha donnant lieu à une certaine hétérogénéité du paysage. Chaque année, et cela depuis 1994, l'occupation des sols est inventoriée exhaustivement par le CEBC (Centre d'Études Biologiques de Chizé) puis spatialisée permettant alors d'affirmer que les céréales (i.e. blés et orges) représentent en moyenne un peu plus de 40 % de la superficie totale. On y retrouve également, mais à moindre mesure, des cultures de maïs, de tournesol, de pois et de colza. Les surfaces en herbes (incluant les prairies de fauche, la luzerne, les prairies pâturées et les jachères) représentent 15 % de l'occupation des sols. L'élevage de bovins et de caprins demeure encore présent çà et là sur la zone. En dehors des deux cordons bocagers composés de prairies et de maïs qui traversent cette vaste plaine, le linéaire de haies et les arbres isolés sont rares et limités aux périphéries des villages. Enfin, quelques bois et bosquets viennent structurer ponctuellement ce paysage de cultures.

Grâce à la richesse avifaunistique présente dans cette plaine reliant Niort à Brioux, avec notamment 17 espèces d'intérêt communautaire, près de la moitié de la Zone Atelier a été désignée en 2003 en tant que Zone de Protection Spéciale (Plaine de Niort Sud-Est - FR5412007).

## C. Évolution des milieux en Deux-Sèvres

Que ce soit à l'échelle du département ou à celle de la Zone Atelier, les milieux ont subi et continuent à subir des changements importants depuis la seconde moitié du 20ème siècle. Ces modifications se sont avérées particulièrement radicales dans les espaces agricoles. L'instauration de la Politique Agricole Commune est la principale cause de ces changements des milieux qui s'est traduite rapidement par la surexploitation des ressources naturelles et la modification de l'utilisation des sols.

Ainsi, la gestion, la nature et l'abondance relative des différentes cultures ont drastiquement changé (Chamberlain *et al.*, 2000). Du fait de sa vocation purement agricole, le département des Deux-Sèvres fut particulièrement affecté par cette intensification à tel point que certaines zones de bocages furent transformées en plaine ouverte. Ceci est notamment le cas des paysages de la Gâtine poitevine qui, entre 1959 et 2002, ont connu une réduction moyenne de 27,5 % de leur linéaire de haies tandis que dans le même temps la taille du parcellaire est passé de 1,6 ha en moyenne à 2,8 en 2002 (Boissinot, *données non publiées*). Le résultat est tel qu'en 2000, plus de 78 % de ce territoire est utilisé à des fins de productions agricoles (Boissinot, 2009).

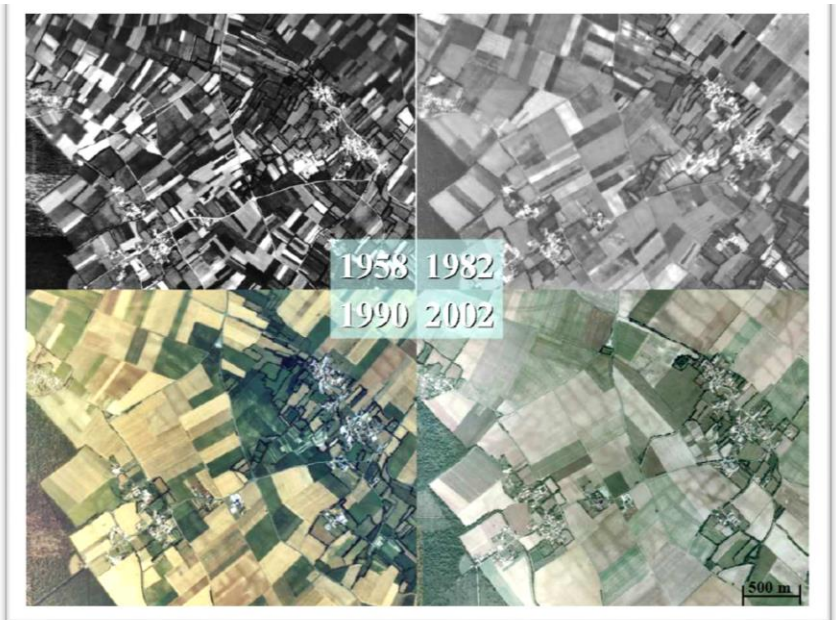



***Figure 10 : évolution d'un même secteur céréalier des Deux-Sèvres de 1958 à 2002 (d'après Thomas, 2005).***

Les plaines céréalières se sont également transformées très rapidement. À titre d'exemple, la proportion de prairies présentes sur les plaines de Niort est passée de 60 % dans les années 1970 à seulement 15 % actuellement. Le parcellaire de ces plaines s'est aussi largement homogénéisé et le nombre de parcelles a été divisé par 4 entre 1958 et 1990 (***Cf. Figure 10, ci-dessus***) parallèlement à une augmentation de la taille des parcelles qui est passé d'une moyenne de 0,61 à 2,16ha (Thomas, 2005).

# CHAPITRE III – DÉTECTION ET ERREURS DE PLACEMENT DES RAPACES NOCTURNES

***Avant-propos**:*

Si l'objectif annoncé de tout recensement est un comptage total de chaque individu dans une population donnée (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008), ceci est très rarement réalisable pour des populations animales, dont le dénombrement demeure en fait une simple estimation du nombre d'individus réellement présents (Mackenzy *et al.*, 2002).
Cela est particulièrement vrai pour les rapaces nocturnes où, lors d'un recensement par points d'écoute, la localisation des territoires occupés est inconnue, ce qui suggère qu'une absence de réponse peut d'une part signifier l'absence d'un individu, ou d'autre part, une présence qu'il n'a pas manifesté (Centili *in* Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2001a). Ce phénomène de « fausses absences » est particulièrement aigu chez les espèces discrètes, en demeurant étroitement lié à leur probabilité de détection généralement nettement inférieure à 1[1] (Zuberogoitia *et al*., 2011).
Ce processus de détection très complexe lors d'un recensement nocturne avec utilisation de la repasse peut être divisé en trois composantes majeures, où la probabilité de détecter l'espèce si elle est présente va dépendre :

- d'une part, des capacités auditives de l'espèce à entendre l'émission de la repasse que nous appellerons « **acuité auditive de l'espèce** » ;
- d'autre part, de son choix de répondre ou non à la repasse, désigné comme le « **taux de réponse** »
- et enfin des capacités auditives de l'observateur à discerner cette potentielle réponse que l'on nommera « **acuité auditive de l'observateur** ».

Or, de nombreux facteurs sont à même de moduler une ou plusieurs de ces trois composantes pouvant ainsi faire varier la probabilité de détecter l'espèce recherchée.
En outre, les ondes sonores des vocalises émises par l'espèce peuvent être altérées par des facteurs météorologiques ou environnementaux avant d'arriver à l'observateur. Il se peut donc que ce dernier ne perçoive pas ces manifestations vocales ou dans le cas contraire, qu'il ait des difficultés à localiser précisément la position de l'individu.
Ainsi, Pacifici et *al.* (2008) ont démontré que, dans le cadre d'indice ponctuel d'abondance, l'interaction de certains de ces facteurs produisait une variabilité importante du taux de détection allant de 3 à 99 % !
Il apparaît alors nécessaire d'identifier et de quantifier l'effet de ces principaux facteurs qui peuvent moduler la détection et la localisation estimée des rapaces nocturnes et de ce fait affecter leurs abondances. Pour cela, nous allons dans ce chapitre travailler isolément sur chacune des composantes du processus de détection dans le but de limiter le nombre de facteurs les affectant, afin de pouvoir les quantifier.

Nous étudierons également les erreurs de localisation des individus afin de quantifier leur amplitude. Malgré cette multitude de facteurs potentiels, nous nous focaliserons principalement sur l'effet de la distance, variable que nous supposons être la cause principale

*1 Une probabilité de détection de « 1 » correspond à un pourcentage de détection égal à 100 % ; autrement dit lorsque tous les individus sont détectés.*

à la fois de la diminution du taux de détection, et de l'augmentation des erreurs de localisation par l'observateur.

En effet, une simple augmentation de la distance entre l'espèce et l'observateur/haut-parleur engendrera probablement une diminution du taux de réponse chez ces espèces très territoriales, et qui plus est, leurs réponses seront moins audibles par l'observateur, en raison de la perte d'intensité sonore liée à la distance (Junker *et al.*, 2005). En outre, la perception des sons par l'observateur, alors plus vague sur de grandes distances, entrainera possiblement une augmentation de l'imprécision de la localisation des individus.

Nous étudierons dans un premier temps l'effet de la distance de la repasse sur **le taux de réponse** et les comportements vocaux de la Chevêche d'Athéna, espèce la plus représentée dans notre département parmi les deux rapaces nocturnes étudiées dans ce mémoire.
Dans une deuxième partie, nous évaluerons les **acuités auditives des observateurs** à détecter les vocalisations de cette espèce en fonction de la distance à laquelle elle émet on chant.
Enfin, dans une troisième partie, nous mesurerons **leurs capacités à estimer correctement la distance (i.e. profondeur de champ) et la localisation (i.e. direction) de l'individu chanteur** en fonction de la distance à laquelle il se situe.

# I. Comportements vocaux de la Chevêche d'Athéna

## A. Introduction

L'efficacité de la repasse lors d'un recensement des rapaces nocturnes est telle que cette méthode est devenue indispensable, et de ce fait, la plus employée pour recenser ce groupe d'espèces (Zuberogoitia *et al.*, 2011). Toutefois, une réponse de l'individu suite à cette technique n'est pas systématique et peut varier en fonction de plusieurs facteurs.
Sachant que certaines espèces de Strigidés comme la Chouette hulotte ou la Chevêche d'Athéna sont capables de discriminer l'identité de leur voisins (Galeotti et Pavan 1993 ; Hardouin *et al.*, 2006), il est imaginable que les informations transmises par la repasse (i.e. singularité des vocalises de la bande sonore) provoquent une réaction plus ou moins agressive de la part de l'individu qui la perçoit. La position de la repasse (Hardouin *et al.*, 2006), la nature et la qualité de l'individu émis (Hardouin *et al.*,2009) ainsi que la répétition de cette dernière (Hardouin *et al.*, 2006) sont susceptibles de faire varier le taux de réponse de l'espèce considérée.
Ce taux de réponse peut parallèlement fluctuer selon des caractéristiques propres à l'espèce (Zuberogoitia et Campos, 1998) telles que son sexe (Galeotti *et al.* 1997 ; Appleby *et al.*, 1999 ; Currie *et al.*, 2002), son âge (Flesch et Steidl., 2007), son cycle biologique (Barnes et Belthoff, 2008 ; Zuberogoitia *et al.*, 2011) ou bien même selon la densité d'individus présents (Hardouin, 2002 ; Penteriani *et al.*, 2002 ; Penteriani, 2003).
Enfin, des variables purement temporelles (période de l'année, heure de la journée… ; Navarro *et al.*, 2005) ainsi que certaines conditions météorologiques comme le vent, la pluie (Lengane et Slater, 2002), la température (Conway *et al.*, 2008 ; Hardouin *et al.*, 2008), voire la phase de lune (Braga et Motta-Junior, 2009), peuvent possiblement faire fluctuer ce taux de réponse.

Plusieurs publications ont mis en évidence l'effet de la repasse en lien avec certains facteurs mais, curieusement, très peu ont cherché à quantifier son effet en fonction de la distance d'émission (Centili *in* Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2001b ; Proudfoot *et al.*, 2002 ; Hardouin, 2002), facteur qui, rappelons le, nous semble être celui qui influe le plus sur le taux de réponse de l'espèce, notamment dans le cas d'espèces super-territoriales. En effet, par l'imitation d'un intrus, la distance de la repasse a probablement une importance pour l'individu percevant cette émission sonore, lequel décidera de ne pas répondre s'il juge cet intrus (repasse) suffisamment loin de son territoire.
Nous chercherons donc prioritairement à quantifier l'effet de la distance de la repasse sur le taux de réponse de la Chevêche d'Athéna. Nous en profiterons également pour évaluer l'impact de certains autres facteurs potentiels précédemment cités sur le comportement vocal de l'espèce.
Sachant que **l'acuité auditive des rapaces nocturnes** est très développée, nous supposons que la repasse émise lors d'un point d'écoute sera forcément entendue par les individus se situant dans un rayon d'un kilomètre autour du point. Ainsi, les réponses vocales suite à la repasse seront uniquement liées au choix que l'individu fait de répondre ou non à cette dernière. Nous émettons enfin l'hypothèse que plus la repasse sera émise loin de la chevêche plus le taux de réponse de cette espèce sera faible.

## B. Méthodologie

### 1. *Création des bandes sonores*

***Décibelmètre Voltcraft SL-200 © Damien Chiron***

La repasse utilisée lors de cette expérimentation est composée aussi bien de hululements de mâles que des cris qui leurs sont associés pour simuler au mieux l'intrusion d'un mâle territorial. Ces diverses vocalisations ont été enregistrées dans les Yvelines, à proximité de Paris, dans le but d'imiter celles de mâles étrangers ; la chevêche étant capable de discriminer les chants de ses voisins de ceux produit par un autre individu (Hardouin *et al*., 2006).
Afin de reproduire les vocalisations d'un individu de manière quasi-similaire, nous avons mesuré sur le terrain la puissance d'émission des hululements et des cris respectifs de plusieurs mâles territoriaux depuis plusieurs distances à l'aide d'un décibelmètre (*Voltcraft® Inc., SL-200, pondération de fréquence de type A, temps de réponse lent, précision ± 1,5 %*). L'approche de ces individus en milieu naturel étant difficile, ces mesures se sont vues complétées par une référence bibliographique qui nous a été très utile pour quantifier la puissance sonore de ces vocalises sur de très faibles distances (Schönn *et al.*, 1991). Ainsi la moyenne du volume sonore de la repasse a été calibrée et émise à une puissance de 64.92 (SD=1.63) dB à dix mètres.

***MP4 Sony connecté à une mini-enceinte RadioShack. © Damien Chiron***

Les bandes sonores ont été retravaillées et homogénéisées à partir du logiciel libre *Audacity* (*D.M. Mazzoni, Canada,* http://audacity.sourceforge.net/) dans l'objectif de réduire le bruit de fond et de normaliser chacun des 5 enregistrements à une amplitude maximale similaire (***cf. Figure 11, ci-dessous***).

Les bandes sonores ont été émises sur le terrain pendant 30 secondes (15 sec. de hululements et 15 sec. de cris plus ou moins intenses) à volume constant et à partir du même équipement d'émission : un lecteur MP4 Sony relié à une mini-enceinte RadioShack (réponse en fréquence 100 Hz ; puissance de sortie 1 KHz: 200mV).

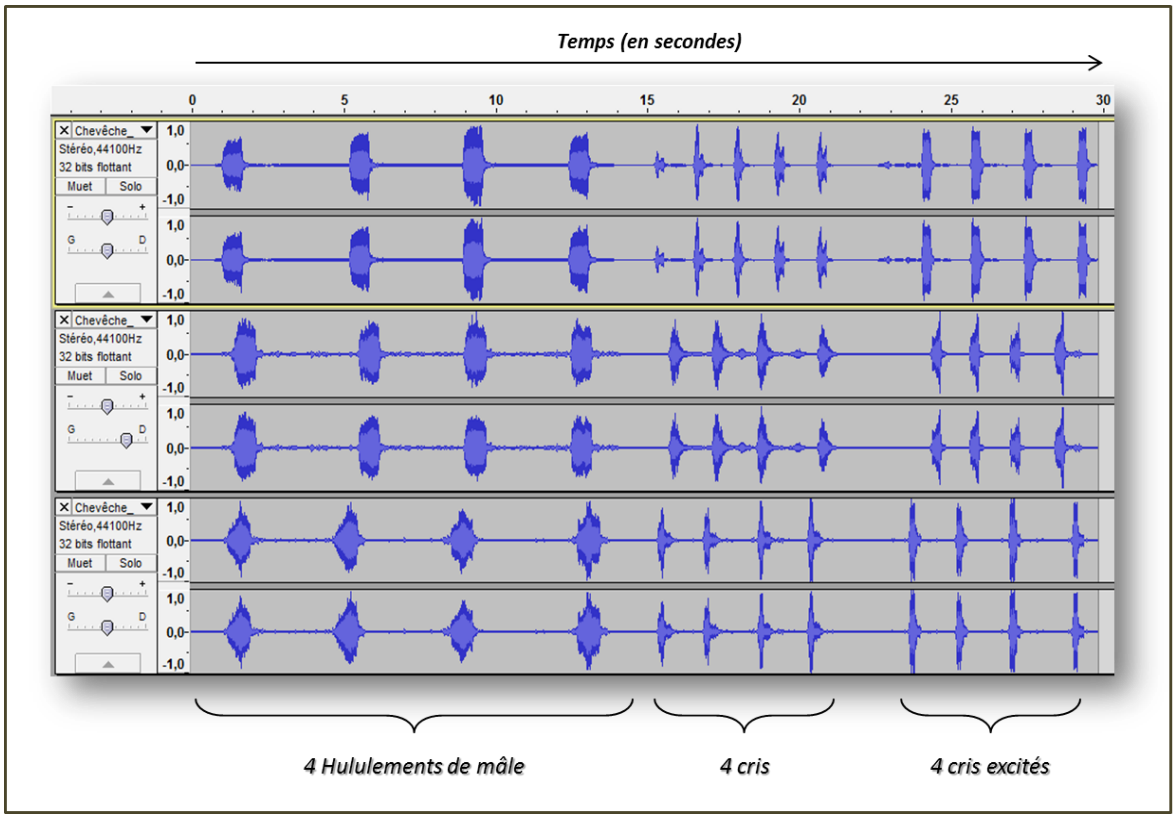



***Figure 11 : illustration de 3 bandes sonores utilisées, homogénéisées à partir du logiciel gratuit Audacity. Chacune de ces repasses se voit composée d'un individu différent.***

## 2. *Protocole de la repasse*

Ce protocole expérimental a été réalisé durant deux passages distincts, le premier ayant eu lieu du 1er au 23 avril 2011, tandis que le second fut effectué entre le 23 mai et le 14 juin 2011, en conformité avec les dates du protocole départemental de l'enquête nocturne coïncidant avec les pics d'activité du chant de l'espèce (Génot, 2001)

Les prospections débutaient à partir de l'heure suivant le coucher officiel du soleil pour se terminer aux alentours de deux heures du matin ; horaire après lequel la Chevêche d'Athéna semble moins active (Exo, 1989 ; Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008), donc probablement moins réactive.

L'étude a ainsi porté sur 11 mâles territoriaux présents sur la Zone Atelier « *Plaine et Val de Sèvres* ». L'occupation de leur territoire a été préalablement vérifiée lors de plusieurs passages au mois de mars afin de s'assurer d'une activité pérenne sur les sites.

Enfin, pour s'assurer que les réponses provenaient bien des individus testés, nous avons préférentiellement sélectionné des mâles territoriaux isolés.
Les repasses ont été émises en direction des individus ciblés et diffusées depuis 5 classes de distances différentes ([0-100m] ; [100-250m] ; [250-500m] ; [500-750m] ; [750-1 000m]) du site de nidification en suivant un même axe d'émission (***cf. Annexe IV***).
Chacun des couples n'a été testé qu'une seule fois par soirée tandis que les soirs de repasse s'effectuaient une nuit sur deux afin de limiter le dérangement trop répétitif pouvant engendrer une habituation à la repasse, ou au contraire une désertification des sites par l'espèce. Nous avons également pris soin d'utiliser cinq types de repasse différentes en veillant à ne pas utiliser la même lors de deux sorties consécutives, à une même classe de distance pour un même couple testé.
Les classes de distance d'émission ont été, quant à elles, sélectionnées aléatoirement et sans remise chaque soir de repasse. Dix soirées ont été réalisées par passage afin que chaque couple puisse être testé deux fois sur chacune des classes de distances durant un même passage. Au total, chacun d'eux s'est donc vu testé quatre fois pour chacune des classes de distance.
Les sessions de repasse se sont déroulées sous des conditions météorologiques favorables (vent nul à faible, absence de pluie). Aussi, puisque la période de la nuit durant laquelle chacun des mâles a été testé pouvait introduire un biais temporel (augmentation de la probabilité de partir en chasse au fur et à mesure que le temps passe), un circuit prédéfini a été établi pour réduire le temps de trajet entre les territoires. Toutefois, pour limiter un effet potentiel de l'ordre de la repasse, le premier mâle du circuit était déterminé aléatoirement chaque nuit.
Chaque phase de test[1] était constituée de trente secondes de chant d'un mâle et de ses cris respectifs, suivi par 3 minutes de silence durant lesquelles les comportements vocaux émis en réponse étaient quantifiés : taux de réponse (présence/absence), temps de latence[2], durée de la réponse et taux de chant. La durée de réponse et le temps de latence ont été calculés à l'aide d'un chronomètre.
Enfin, parallèlement à ce protocole expérimental, des focales crépusculaires et nocturnes ont été réalisées sur les couples testés afin de savoir approximativement à quel stade de la reproduction ils en étaient lors des différents passages (i.e. défense de territoire, couvaison, nourrissage et émancipation des jeunes).

### *3. Recueil et analyses statistiques des données*

Afin de tenir compte du fait que les mesures ont été réalisées plusieurs fois sur les mêmes, couples, nous avons analysé nos données à partir de modèles à effet aléatoire (i.e. modèle mixte). En raison de l'absence, ou du moins du faible degré de corrélation entre les différentes variables réponses sélectionnées (***cf. Tableau 3, page 50***), celles-ci ont été testées indépendamment conduisant alors à l'utilisation de différents types d'erreurs de distribution au sein de ces modèles.

[1] *Un test correspond à l'émission d'une seule repasse pour un couple donné, suivi de 3 minutes d'écoute.*

*2 Le temps de latence est défini ici comme le temps écoulé entre la fin de la repasse et les premières vocalises émises en réponse à celle-ci.*

| | *Temps de latence* | *Nombre de chant (par min.)* |
|---|---|---|
| *Temps de latence* | *1* | *-0,33* |
| *Nombre de chant (par min.)* | *-0,33* | *1* |

***Tableau 3 : matrice de corrélation entre les différentes variables réponses étudiées relatives au comportement vocal de la Chevêche d'Athéna***

Une distribution binomiale a tout d'abord été choisie pour analyser le taux de réponse des individus à la repasse où la présence et l'absence de réponse ont été respectivement codées « 1 » et « 0 ».

Le temps de latence de réponse à la repasse à été analysé à partir d'un modèle de régression binomial négatif zéro-enflé. Cette distribution a été choisie d'une part en raison de la surdispersion lorsque l'on utilisait une distribution de Poisson et d'autre part puisqu'une valeur de 0 seconde était systématiquement attribuée aux individus répondant avant la fin de la repasse, créant ainsi une part surélevée de 0 dans notre jeu de données (***cf. Figure 12, ci-contre***).

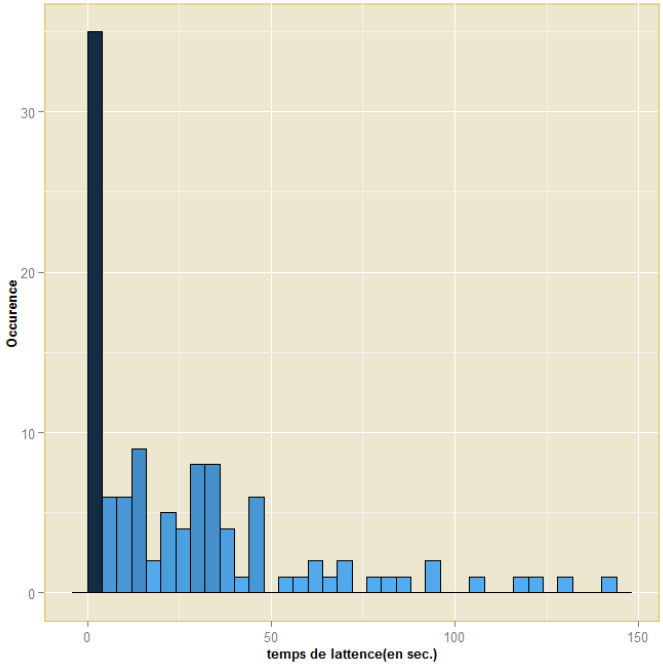



***Figure 12 : occurrence des valeurs observées au sein de la variable réponse du temps de latence à la repasse.***

Toujours concernant la forme binomiale négative, nous avons utilisé un paramètre de dispersion tel que le lien entre moyenne (λ) et variance (var) soit var(y) = Φλ (où Φ est le paramètre de dispersion et y la variable dépendante). Avec la distribution de Poisson cette variance était fixée à var(y) = λ. Enfin une distribution de Poisson a été utilisée pour analyser le nombre de chants émis par minute car cette fois nous n'avons pas mis en évidence de surdispersion sur cette variable réponse.

Pour chacune de ces 3 variables réponses, 8 variables explicatives ont été prises en considération en tant qu'effets fixes dans nos modèles ; à savoir : la distance réelle de l'émission de la repasse vis-à-vis du site de nidification du couple testé obtenue à partir d'un Système d'Information Géographique (ESRI ® ArcGIS 10.0), le passage (1$^{er}$ ou 2$^{nd}$ ; ***voir protocole de la repasse page 48*** pour plus de détails) correspondant à une période précise dans la phénologie de reproduction de la Chevêche d'Athéna, l'heure du relevé, la phase lunaire, le taux d'illumination produit par celle-ci, le type de repasse émise (5 types différents, ***voir protocole de la repasse, page 48***), ainsi que des données météorologiques (la température et la vitesse du vent).

La phase de la lune et le taux d'illumination induit ont été obtenus *a posteriori* pour chacune des soirées expérimentales à l'aide du package « *phenology* » (Girondot, 2012). De plus, pour rendre cette variable plus cohérente vis-à-vis de la biologie de l'espèce considérée, l'heure du

relevé a été transformée en minutes écoulées après le coucher officiel du soleil ; lesquelles ont été calculées automatiquement à partir de package « *maptools* » (Bivand *et al.*, 2013). Enfin, la vitesse du vent (en Km/h) et la température (en °c), ont été récupérées *via* Météo-France, à la station de Niort-Souché (n° 79191005 ; 46°18'54"N, 0°24'0"O) située à environ 10 km de notre zone d'étude.

Sachant que la variabilité des données était plus faible au sein d'un même couple qu'entre les différents couples testés, cette variabilité a été prise en compte en intégrant l'effet du couple dans nos modèles en tant qu'effet aléatoire, nous permettant ainsi de nous intéresser à l'ensemble des individus de l'espèce et non seulement aux individus échantillonnés.

Afin de mettre en évidence les principaux effets expliquant au mieux chacune de ces trois variables dépendantes, nous avons fait le choix de procéder à une sélection de modèles à partir du Critère d'Information d'Akaike (AIC ; *voir* Burnham et Anderson, 2002) qui se calcule par : $AIC = Deviance + 2 \times p$ (avec « $p$ » le nombre de paramètres du modèle). Ce critère de sélection traduit un compromis entre le bon ajustement du modèle aux données (déviance) et sa complexité (nombre de paramètres inclus dans celui-ci). Nous avons procédé à une sélection de modèle en ajoutant ou en retirant les 8 variables explicatives retenues, en regardant les interactions pertinentes entre certaines d'entre elles tout en restant cohérent vis-à-vis des combinaisons de variables explorées, pour finalement sélectionner le meilleur modèle (celui ayant la valeur d'AIC la plus basse). Lorsque la différence d'AIC entre deux modèles (ΔAIC) était inférieur à deux, nous avons fait le choix de ne garder que le modèle le plus simple (principe de parcimonie) ; autrement dit, celui ayant le moins de paramètres (i.e. prenant le moins de degrés de liberté). L'étape de sélection de modèle par ascendance couplé avec du multi-modèle références, a été réalisée de la même façon pour chacune des 3 variables dépendantes bien que certaines variables explicatives n'aient pas été testées selon la variable réponse étudiée, en raison de leur impertinence.

L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisés à partir du logiciel libre R (version 3.0.2, R Development Core Team, © 2013) avec les packages « *lme4* » (Bates *et al.*, 2012) et « *glmmADMB* » (Bolker *et al.*, 2013) tandis que nous nous sommes classiquement fixé un seuil de significativité de $\alpha = 0.05$.

# C. Comportements vocaux de la Chevêche d'Athéna

## 1. Taux de réponse à la repasse

Le taux de réponse moyen observé est de 53 % (moyenne ± erreur standard = 0.53±0,04), avec toutefois des différences notables de réactivité entre couple (de 0.16 à 0.84, ***cf. Figure 13, ci-contre***) témoignant de l'existence d'une variabilité inter-mâle importante (*voir également* Génot et Lecomte, 2002). Cette variabilité est prise en compte par la suite, en utilisant des modèles mixtes.

En comparaison au modèle nul (modèle dit « constant », un seul paramètre fixe, une constante), le modèle prenant en compte l'effet de la distance de la repasse sur le taux de réponse de la Chevêche d'Athéna améliore fortement l'AIC (modèle 1 ; ***Tableau 4, page 53***) lequel passe respectivement d'une valeur de 274.45 à 243.32, soit une différence d'AIC de 31.13 points (***cf. Tableau 4, page 53***).

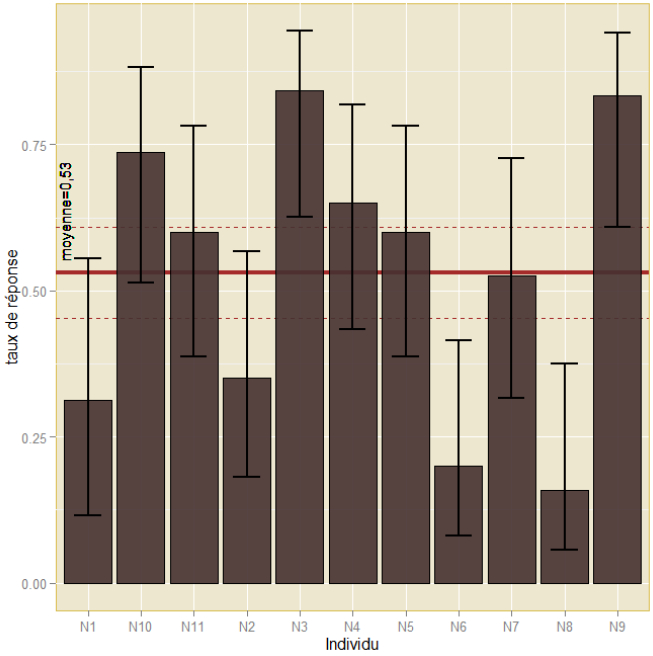



***Figure 13 : taux de réponse à la repasse par couple (i.e. individu mâle) et intervalles de confiance à 95 % associés. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) et ses intervalles de confiance à 95 %(traits en pointillés).***

Comme attendu, la distance à laquelle est émise la repasse vis-à-vis du site de nidification de l'espèce a donc un effet important sur le choix de réponse de celle-ci. Elle explique d'ailleurs à elle seule 11 % de la déviance totale par rapport au modèle nul. *A contrario*, lorsque l'on ajoute des variables supplémentaires à ce modèle, l'AIC se voit la plupart du temps pénalisé (modèle 2 à 6*;* ***Tableau 4, page 53***). Ainsi, l'heure d'émission de la repasse n'influence pas significativement le taux de réponse de l'espèce (*P=0.59*), tout comme la phase de la lune (*P=0.72*), la température (*P=0.14*) ou encore la vitesse du vent (*P=0.20*). Par ailleurs, les différents types de repasse utilisés lors des tests ont eu un effet quasi-similaire sur la décision de réponse des individus testés (modèle 5, ***Tableau 4, page 53***).

Seul l'effet de la période, correspondant à deux phases distinctes dans la phénologie de reproduction de l'espèce (i.e. territorialité/incubation vs nourrissage/émancipation des jeunes), améliore de manière importante l'AIC (modèle 7 ; AIC=236.32 vs. 243.32 auparavant).

| *modèle* | *Effets fixes* | *Effets aléatoires* | *AIC* | *Δ AIC* | *Np* | *Déviance* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Modèle nul | 1 (= modèle constant) | Individu | 274,4544 | 38,13 | 2 | 270,4544 |
| Modèle 1 | D | Individu | 243,3207 | 7,00 | 3 | 237,3207 |
| Modèle 2 | D + M | Individu | 244,1808 | 7,86 | 4 | 236,1808 |
| Modèle 3 | D + L | Individu | 245,313 | 8,99 | 4 | 237,313 |
| Modèle 4 | D + T | Individu | 243,4637 | 7,14 | 4 | 235,4637 |
| Modèle 5 | D + R | Individu | 247,9105 | 11,59 | 7 | 233,9105 |
| Modèle 6 | D + V | Individu | 244,1875 | 7,86 | 4 | 236,1875 |
| Modèle 7 | D + P | Individu | 236,3229 | 0,00 | 4 | 228,3229 |
| Modèle 8 | D + P + M | Individu | 237,9948 | 1,67 | 5 | 227,9948 |
| Modèle 9 | D + P + L | Individu | 237,1929 | 0,87 | 5 | 227,1929 |
| Modèle 10 | D + P + I | Individu | 237,365 | 1,04 | 5 | 227,365 |
| Modèle 11 | D + P + T | Individu | 238,2483 | 1,93 | 5 | 228,2483 |
| Modèle 12 | D + P + V | Individu | 236,5542 | 0,23 | 5 | 226,5542 |
| Modèle 13 | D + P + R | Individu | 241,0932 | 4,77 | 8 | 225,0932 |
| Modèle 14 | D + P + V * T | Individu | 240,4082 | 4,09 | 7 | 226,4082 |
| Modèle 15 | D * P | Individu | 237,7465 | 1,42 | 5 | 227,7465 |
| Modèle 16 | D * P + M | Individu | 239,3328 | 3,01 | 6 | 227,3328 |
| Modèle 17 | D * P + L | Individu | 238,6286 | 2,31 | 6 | 226,6286 |
| Modèle 18 | D * P + V | Individu | 238,0058 | 1,68 | 6 | 226,0058 |

***Tableau 4 : résultats des principaux modèles mixtes généralisés (GLMM) réalisés sur la variable réponse «réponse ». Abréviations des effets fixes : D=distance ; M=minutes écoulées après le coucher du soleil ; T=température ; L=phase lunaire ; I=taux d'illumination ; P=période ; R=type de repasse ; V=vitesse du vent. « + » effet additif entre effets fixes ; « * » interaction complète entre effets fixes.***

Ce modèle constitue d'une part celui qui s'ajuste le mieux à notre jeu de données et d'autre part, le plus simple parmi les meilleurs modèles candidats (i.e. modèles ayant un delta AIC inférieur à 2 vis-à-vis du meilleur modèle testé).

Lorsque l'on rajoute à ce modèle les autres variables précédemment citées (modèles 8 à 13 ; ***Tableau 4, ci-dessus***) que sont l'heure de la repasse, la phase lunaire et le taux de luminosité induit, la température, la vitesse du vent ou le type de repasse utilisé, les valeurs d'AIC sont pénalisées, ce qui suggère que l'effet de ces variables n'influe pas sur la décision de réponse de l'espèce ou du moins que leurs effets ne sont pas détectables avec nos données.

L'interaction de la période et de la distance d'émission de la repasse, additionnée (modèle 16 à 18 ***; Tableau 4, ci-dessus***) ou non (modèle 15 ; ***Tableau 4, ci-dessus***) à d'autres variables, ne permettait pas non plus d'obtenir un meilleur modèle au vu des valeurs d'AIC obtenues.

Notons néanmoins que l'effet de la vitesse du vent (modèle 12) pourrait être considéré, puisque que l'ajout de cette variable donne un résultat d'AIC quasiment similaire au meilleur modèle retenu ($\Delta AIC = 0.23$).

Nous avons cependant décidé de conserver le modèle incluant les deux principaux paramètres qui affectent majoritairement le taux de réponse de l'espèce à savoir : la distance d'émission de la repasse et la période à laquelle ce stimuli est émis.

| | Coefficient | ± | Ecart-type | valeur de z | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Constante | 0.6763 | ± | 0.4347 | 1.556 | 0.11978 |
| Distance | -1.0152 | ± | 0.1839 | -5.519 | <0.001 *** |
| 2nde période | -1.0204 | ± | 0.3422 | -2.982 | <0.01 ** |

***Tableau 5 : résultats (avec un lien logit) du meilleur modèle mixte obtenu sur le taux de réponse à la repasse de la Chevêche d'Athéna.***

La distance de la repasse a un fort effet négatif sur le taux de réponse de la chevêche, qui plus est hautement significatif (***cf. Tableau 5, ci-dessus***). La période du relevé a également un effet important sur le taux de réponse où la chevêche répond moins pendant la deuxième période (i.e. nourrissage et élevage des jeunes) que pendant la première (i.e. défense de territoire et ponte).

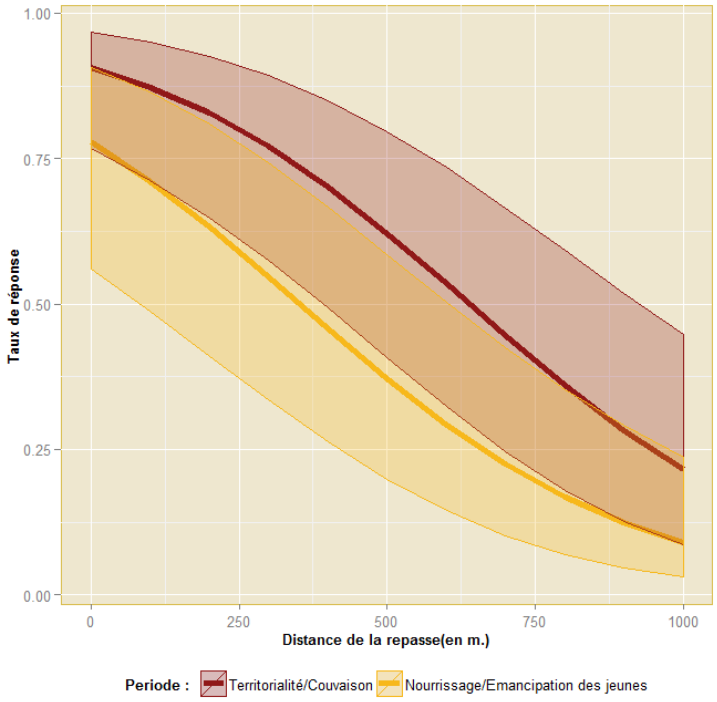



***Figure 14 : taux de réponse de la Chevêche d'Athéna en fonction de la distance de repasse et de la phénologie de reproduction de l'espèce. Les courbes représentent les valeurs prédites (moyenne et intervalles de confiance à 95 %) par le meilleur modèle (distance de la repasse + période du relevé).***

Ainsi, plus la repasse est émise proche du site de nidification, plus le taux de réponse des mâles territoriaux devient élevé à tel point que l'individu répond à la repasse dans plus de 5 cas sur 6 (taux de réponse >0.90) lorsque cette dernière est émise dans un rayon de 100 mètres autour de son site de nidification, alors qu'il ne répondra pratiquement plus (taux de réponse <0.25) quand le stimulus se situe au-delà de 750 mètres. Notons par ailleurs que ce taux de réponse entre les deux périodes de tests évolue de façon similaire avec la distance (***cf. Figure 14, ci-dessus***)

Néanmoins, quelle que soit la distance de la repasse, l'espèce répond significativement moins (*P<0.001*) lorsqu'elle nourrit et élève ses jeunes que durant la période où elle défend son territoire et qu'elle commence à couver (***cf. Tableau 5 page 54 ; Figure 14, page 54***). En effet, à une distance de repasse égale, le taux de réponse de l'espèce diminue de plus de 15 % lorsque la Chevêche d'Athéna a atteint un stade de reproduction plus avancé. Ainsi, elle répondra plus de 9 fois sur 10 à une distance de 100m pendant la première période mais ne répondra que 3 fois sur 4 pendant la seconde période pour une même distance de repasse.

### 2. *Temps de latence à la repasse*

Lorsque les individus testés répondaient à la repasse, le temps de latence moyen écoulé entre la fin de l'émission et leur première manifestation vocale a été de 26.43 ± 31.41 sec. (n=111). Cette moyenne peut être considérée comme une valeur maximale sachant que, même si un individu répondait avant la fin de la repasse, un temps de latence égal à 0 seconde lui a été attribué. La variabilité entre couple observée sur le temps de réactivité à la repasse (***cf. Figure 15, ci-contre***) a été prise en considération au sein des modèles mixtes présentés dans le tableau 6 (***cf. Tableau 6, page 56***).

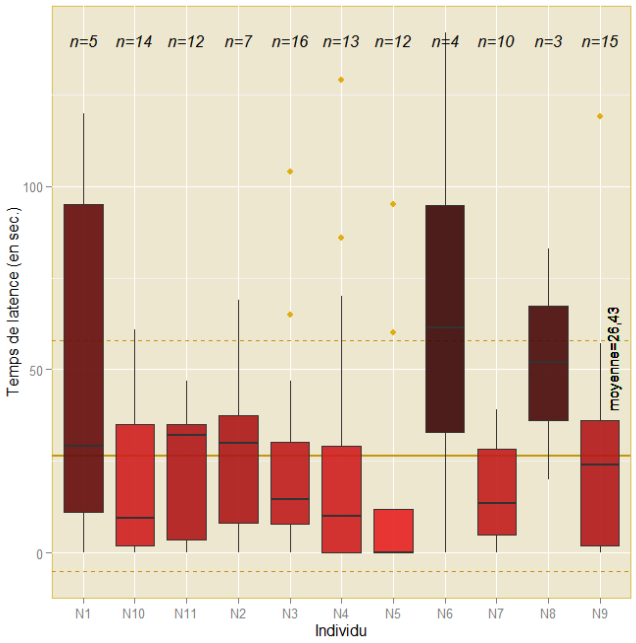



***Figure 15 : temps de latence (en sec.) en fonction des différents couples testés. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) ± son écart-type (traits en pointillés).***

Parmi les 4 modèles n'incluant qu'une seule variable explicative (modèle 1 à 4 ; ***Tableau 6, page 56***), seuls ceux intégrant l'effet de la distance (modèle 1 ; ***Tableau 6, page 56***) et de la période (modèle 4) du relevé viennent améliorer de plusieurs points l'AIC par rapport au modèle nul avec respectivement ΔAIC = 8.10 et ΔAIC = 11.23. Ainsi, lorsque l'on teste ces deux effets au sein d'un même modèle, l'AIC diminue de façon encore plus accrue par rapport au modèle nul; ceci que ce soit par une simple addition de ces deux facteurs (modèle 5 : ΔAIC = 24.91) que par leur interaction (modèle 15 : ΔAIC = 25.33). Excepté l'heure du relevé exprimée en minutes écoulées après le coucher du soleil, l'ajout des autres variables explicatives à l'un ou l'autre de ces modèles pénalise l'AIC (modèle 10 à 12 et modèle 16 ; ***Tableau 6, page 56***) suggérant que le type de repasse utilisé, le taux d'illumination, ou encore la température ressentie (i.e. vitesse du vent * température) n'ont pas d'influence notable sur le temps de latence de réponse. Par ailleurs, l'interaction de certaines de ces variables avec la distance d'émission de la repasse (modèles 13 et 14 ; ***Tableau 6, page 56***) n'ont pas non plus permis d'obtenir un meilleur AIC que les modèles intégrant uniquement la période du recensement et la distance de la repasse (i.e. modèles 5 et 10 ; ***Tableau 6, page 56***).

| *modèle* | *Effets fixes* | *Effets aléatoires* | *AIC* | *Δ AIC* | *Np* | *Déviance* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| modèle nul | 1 (= modèle constant) | Individu | 902,996 | 25,842 | 4 | 894,996 |
| modèle 1 | D | Individu | 894,9 | 17,746 | 5 | 884,9 |
| modèle 2 | R | Individu | 907,388 | 30,234 | 8 | 891,388 |
| modèle 3 | M | Individu | 903,46 | 26,306 | 5 | 893,46 |
| modèle 4 | P | Individu | 891,766 | 14,612 | 5 | 881,766 |
| modèle 5 | D + P | Individu | 878,084 | 0,93 | 6 | 866,084 |
| modèle 6 | D + R | Individu | 900,35 | 23,196 | 9 | 882,35 |
| modèle 7 | D + M | Individu | 895,478 | 18,324 | 6 | 883,478 |
| modèle 8 | D + I | Individu | 893,916 | 16,762 | 6 | 881,916 |
| modèle 9 | D + P + M | Individu | 877,804 | 0,65 | 7 | 863,804 |
| modèle 10 | D + P + R | Individu | 883,414 | 6,26 | 10 | 863,414 |
| modèle 11 | D + P + I | Individu | 880,014 | 2,86 | 7 | 866,014 |
| modèle 12 | D + P + V * T | Individu | 882,748 | 5,594 | 9 | 864,748 |
| modèle 13 | D * M + P | Individu | 879,578 | 2,424 | 8 | 863,578 |
| modèle 14 | D * R + P | Individu | 889,582 | 12,428 | 14 | 861,582 |
| modèle 15 | D * P | Individu | 877,67 | 0,516 | 7 | 863,67 |
| modèle 16 | D * P + R | Individu | 883,098 | 5,944 | 11 | 861,098 |
| modèle 17 | D * P + M | Individu | 877,154 | 0 | 8 | 861,154 |

***Tableau 6 : résultats des principaux modèles mixtes généralisés (GLMM) réalisés sur la variable réponse « latence ». Abréviations des effets fixes : D=distance ; M=minutes écoulées après le coucher du soleil ; T=température ; I=taux d'illumination ; P=période ; R=type de repasse ; V=vitesse du vent. « + » effet additif entre effets fixes ; « * » interaction complète entre effets fixes.***

Or, comme nous l'avons brièvement signalé, l'effet de l'heure du relevé, cumulé à l'effet de la distance et de la période (modèle 9 ; ***Tableau 6, ci-dessus***) ou à leur interaction (modèle 17 ; ***Tableau 6, ci-dessus***) améliore très légèrement ces deux modèles. Alors qu'à elle seule cette variable n'avait pas d'effet significatif (*P=0.22*) sur le temps de latence (modèle 3 ; ***Tableau 6, ci-dessus***) de la chevêche en ayant un AIC supérieur à celui du modèle nul, elle diminue faiblement les valeurs d'AIC des modèles 5 et 15 ; lesquelles passent respectivement de AIC=878.084 à AIC=877.804 et de AIC=877.67 à AIC=877.154.

De ce fait, 4 modèles apparaissent très semblables les uns aux autres en ayant un delta AIC inférieur 1. Deux d'entre eux (modèles 9 et 17 ; ***Tableau 6, ci-dessus***) tiennent compte de l'heure du relevé tandis que tous prennent en considération l'effet de la distance de la repasse et de la période qu'ils soient ou non en interaction.

Bien qu'il ne s'agisse pas du modèle ayant le plus faible AIC, nous avons fait le choix de conserver le modèle 5 de par sa simplicité vis-à-vis des 3 autres modèles candidats. Ce modèle alors très proche du meilleur modèle (ΔAIC = 0.93) inclue uniquement les deux principaux effets qui influent majoritairement sur le temps de latence de l'espèce à savoir la distance de la repasse additionnée à la période à laquelle celle-ci est émise.

| | Coefficient ± | Ecart-type | valeur de z | P |
|---|---|---|---|---|
| Constante | 3.5425 ± | 0.1493 | 23.72 | < 0.001*** |
| Distance | 0.3894 ± | 0.0899 | 4.33 | < 0.001*** |
| 2nde période | -0.9577 ± | 0.2195 | -4.36 | < 0.001*** |

***Tableau 7 : résultats (avec un lien Log) du meilleur modèle mixte obtenu sur le temps de latence à la repasse de la Chevêche d'Athéna.***

La distance de l'émission de la repasse vis-vis du site de nidification de la Chevêche d'Athéna influe positivement le temps de latence de réponse de l'espèce tandis que la période du test a, quant à elle, un effet fortement négatif signifiant que l'espèce répond plus rapidement lors du second passage (***cf. Tableau 7, ci-dessus)***.

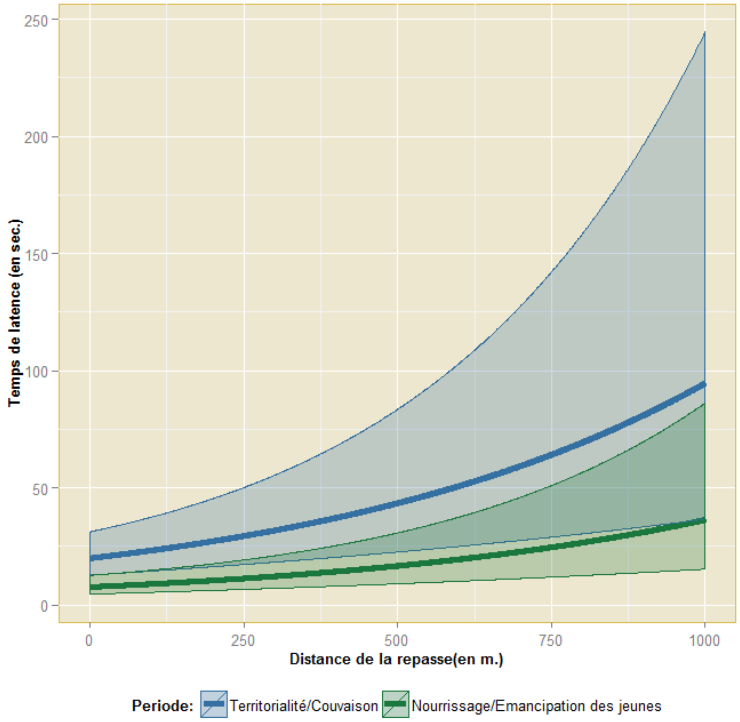



***Figure 16 : temps de latence de la Chevêche d'Athéna en fonction de la distance de repasse et de la phénologie de reproduction de l'espèce. Les courbes représentent les valeurs prédites (moyenne et intervalles de confiance à 95 %) par le meilleur modèle (distance de la repasse + période du relevé).***

Ainsi, lorsque l'espèce décide de répondre à la repasse, elle répond en moyenne significativement plus vite lorsqu'elle nourrit et élève ses jeunes (moyenne = 13.26 ; IC 0.95 : 10.69 - 16.44) que lorsqu'elle défend son territoire et/ou qu'elle commence à couver (moyenne = 34.56 ; IC 0.95 : 27.87 - 42.85) (***cf. Tableau 7, ci-dessus***). Par ailleurs, plus la repasse est émise proche du site de reproduction, plus la chevêche apparait réactive en répondant significativement plus rapidement à cette dernière (***cf. Tableau 7, ci-dessus ; Figure 16, ci-dessus***). Cet effet est tel que l'espèce répond en moyenne dans les 9 secondes suivant la fin de la repasse lorsque celle-ci est émise à une distance de 100 mètres de son site de

nidification, alors qu'elle attend plus de 1 minute (64.1 sec.) avant de répondre quand la repasse est émise à plus de 750 mètres. Notons toutefois que l'augmentation du temps de latence en fonction de la distance est moins ample lors de la seconde période que durant la première, justifiant le fait que l'interaction entre la distance de la repasse et la période révélait le meilleur AIC. Ainsi, si ce temps de latence varie fortement durant la période de territorialité de l'espèce en passant de 19.92 à 94.60 sec. pour une distance allant de 0 à 1 000 mètres, il ne varie plus que de 7.64 à 36.30 sec. Sur ces mêmes classes de distance lors de l'élevage des jeunes.

### 3. *Nombre de chants émis en réponse*

Les mâles de Chevêche d'Athéna produisent en moyenne près de 16 chants territoriaux à la minute (moyenne ± écart-type = 15.93 ± 4.44) avec toutefois une grande amplitude interindividuelle allant de 6 à 30 chants en 1 minute. Outre cette variabilité entre individus, nous pouvons constater une forte variabilité intra-individuelle signifiant que plusieurs facteurs, qu'ils soient liés ou non au contexte environnemental, sont à même d'expliquer ces variations (***cf. Figure 17, ci-contre***). Pour ce faire nous avons une nouvelle fois pris en compte l'effet du couple testé (i.e. individu) en l'intégrant dans nos modèles en tant qu'effet aléatoire.

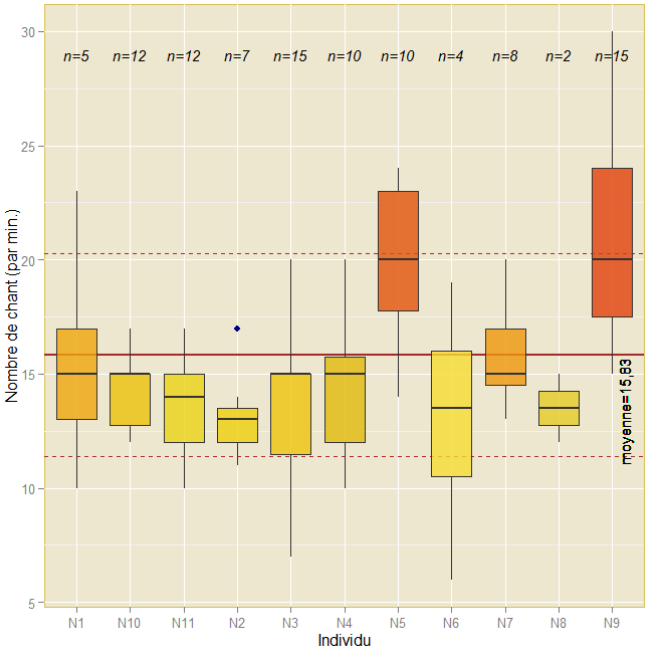



***Figure 17 : nombre de chants émis (par min.) en fonction des différents mâles territoriaux testés. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) ± son écart-type (traits en pointillés).***

Contrairement aux autres modèles n'intégrant qu'une seule variable explicative (modèle 1 à 4 ; ***Tableau 8, page 59***), le modèle qui inclue l'effet de la période (modèle 5 ; ***Tableau 8, page 59***) est le seul à améliorer la valeur d'AIC du modèle nul (ΔAIC = 1.094).
Ainsi, indépendamment des autres variables, l'effet de la phase lunaire (*P=0.18*), de la température (*P=0.85*), de la distance de la repasse (*P=0.94*) n'ont pas d'effet significatif sur la rapidité d'émission des chants par l'espèce.

| Modèle | Effets fixes | Effets aléatoires | AIC | ΔAIC | Np | Déviance |
|---|---|---|---|---|---|---|
| modèle nul | 1 (= modèle constant) | Individu | 552,053 | 3,470 | 2 | 548,053 |
| modèle 1 | L | Individu | 552,287 | 3,704 | 3 | 546,287 |
| modèle 2 | T | Individu | 554,018 | 5,434 | 3 | 548,018 |
| modèle 3 | D | Individu | 554,047 | 5,463 | 3 | 548,047 |
| modèle 4 | R | Individu | 552,240 | 3,656 | 6 | 540,240 |
| modèle 5 | P | Individu | 550,958 | 2,375 | 3 | 544,958 |
| modèle 6 | V * T | Individu | 557,820 | 9,237 | 5 | 547,820 |
| modèle 7 | P + D | Individu | 552,955 | 4,372 | 4 | 544,955 |
| modèle 8 | P + L | Individu | 548,583 | 0 | 4 | 540,583 |
| modèle 9 | P + M | Individu | 552,948 | 4,365 | 4 | 544,948 |
| modèle 10 | P + T | Individu | 551,855 | 3,272 | 4 | 543,855 |
| modèle 11 | P + R | Individu | 551,217 | 2,634 | 7 | 537,217 |
| modèle 12 | P + L + D | Individu | 550,581 | 1,998 | 5 | 540,581 |
| modèle 13 | P + L + R | Individu | 551,448 | 2,865 | 8 | 535,448 |
| modèle 14 | P + L + T | Individu | 550,018 | 1,435 | 5 | 540,018 |

***Tableau 8 : résultats des principaux modèles mixtes généralisés (GLMM) réalisés sur la variable réponse « nombre de chants par minute ». Abréviations des effets fixes : L=phase de la lune ; D=distance ; T=température ; R=type de repasse ; P=période ; V=vitesse du vent ; M=minutes écoulées après le coucher du soleil. « + » effet additif entre effets fixes ; « * » interaction complète entre effets fixes.***

Il en est de même concernant le type de repasse utilisé, qui, comme nous pouvons le remarquer avec un simple graphique exploratoire, n'influence que très peu le nombre de chants émis par minute (***cf. Figure 18, ci-contre***).

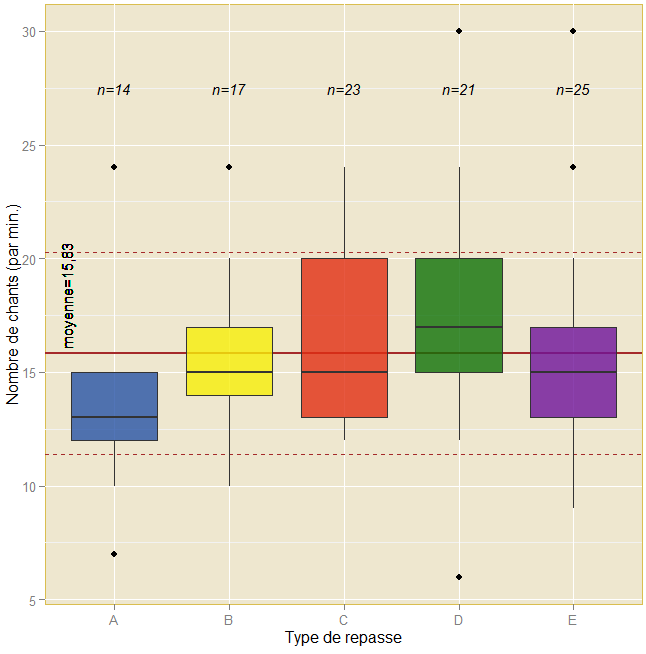



***Figure 18 : nombre de chants émis (par min.) en fonction des différentes repasses. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) ± son écart-type (traits en pointillés).***

Cela est d'ailleurs aussi le cas de la période qui, à elle seule, n'a pas une influence significative si l'on se base sur un seuil de significativité à 0.05 ; ceci même si elle s'en approche (*P=0.078*). Or, lorsque l'on ajoute l'effet de la phase de la lune à la variable « période » (modèle 8 ; ***Tableau 8, ci-dessus***), ces deux effets deviennent significatifs avec un ΔAIC supérieur à 2 par rapport au modèle intégrant uniquement la période (ΔAIC = 2.38).

Notons que les autres variables ajoutées une à une à l'effet de la période du relevé n'améliorent pas l'AIC de ce modèle (modèle 7 et modèle 9 à 11 ; ***Tableau 8, ci-dessus***). Seuls deux modèles un peu plus complexes (modèles 12 et 14 ; ***Tableau 8, page 59***) où nous avons

rajouté respectivement l'effet de la distance de la repasse et la température permettent de rentrer en compétition avec le modèle 8, sans pour autant avoir un meilleur AIC. Nous avons donc fait le choix de conserver le modèle incluant simplement l'effet de la période du relevé additionné à la phase de la lune qui, d'une part est celui qui s'ajuste le mieux à nos données et d'autre part, celui qui utilise le moins de degrés de liberté.

| | Coefficient | ± | Ecart-type | valeur de z | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Constante | 2.67170 | ± | 0.05822 | 45.89 | <0.001*** |
| Phase de la lune | -0.05738 | ± | 0.02735 | -2.10 | 0.0359* |
| 2nde période | 0.13143 | ± | 0.05498 | 2.39 | 0.0168* |

***Tableau 9 : résultats (avec un lien Log) du meilleur modèle mixte obtenu sur le nombre de chants territoriaux émis (par min.) par un mâle de Chevêche d'Athéna.***

La phase de la lune a un effet significativement négatif sur le nombre de chants territoriaux produits à la minute par les mâles de Chevêche d'Athéna signifiant que plus la luminosité de la lune est importante, plus l'espèce émet de chants à la minute (***cf. Tableau 9, ci-dessus***). Par ailleurs, nous avons observé que l'espèce produisait significativement plus de chants à la minute lors de la seconde période de relevé (***cf. Tableau 9, ci-dessus***).

Ainsi, par pleine lune, un mâle de Chevêche d'Athéna produit en moyenne 2,5 chants de plus à la minute que lors des nuits où la lune n'est plus visible ou qu'il s'agit d'une nouvelle lune ; ceci quel que soit le stade de reproduction de l'espèce.

Cette diminution du nombre de chants émis par minute avec le déclin de la phase lunaire est quasiment identique pour les deux périodes. Durant la première période de tests, un mâle produit en moyenne 16.1 chants par minute lorsqu'il y a une pleine lune contre 13.7 quand celle-ci est nouvelle, tandis que ce nombre de chants par minute varie en moyenne de 18.3 à 15.6 pour les mêmes phases lunaires considérées lors de la seconde période de tests (***cf. Figure 19, page 61***).

Quelle que soit la phase de la lune, la Chevêche d'Athéna produit en moyenne un peu plus de 2 chants en moins par minute lorsqu'elle défend son territoire que lorsqu'elle nourrit et élève ses jeunes. Notons d'ailleurs que cette fréquence de chant est quasiment identique durant les nuits de pleine lune où l'espèce défend son territoire et/ou couve ses œufs que lors d'une nouvelle lune où la chevêche nourrit et élève sa progéniture.

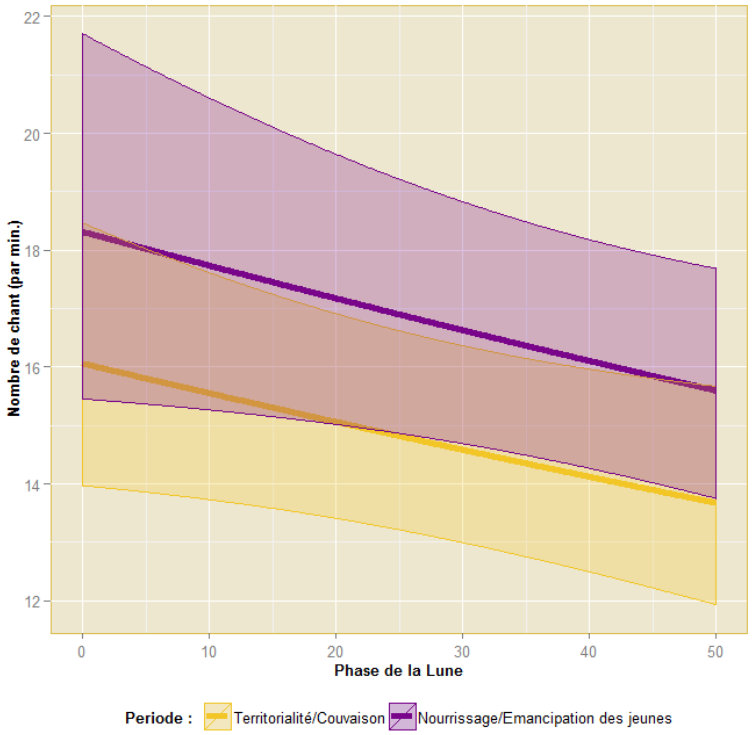



***Figure 19 : nombre moyen de chants territoriaux produits (par minute) par un mâle de Chevêche d'Athéna en fonction de la phase lunaire et de la phénologie de reproduction de l'espèce. Les courbes représentent les valeurs prédites (moyenne et intervalles de confiance à 95 %) par le meilleur modèle (période du relevé + phase de la lune correspondante). Phase de la lune : un indice de 0 correspond à une pleine lune ; un indice de 50 équivaut à une nouvelle lune ; le premier et dernier quartier de lune sont donc représentés par un indice de 25.***

### 4. *Type de vocalises émises*

Sur l'ensemble des réponses collectées suite à l'émission de la repasse, nous avons pu distinguer 7 types de vocalises différentes produites par l'espèce que nous avons regroupé en 4 classes principales à savoir : le hululement (i.e. chant territorial), le chant miaulé[1], le cri, ainsi que le cri d'alarme. Soulignons le fait que l'ensemble de ces vocalises peuvent être émises simultanément par le couple et seul le chant territorial permet de différencier les sexes de façon certaine.

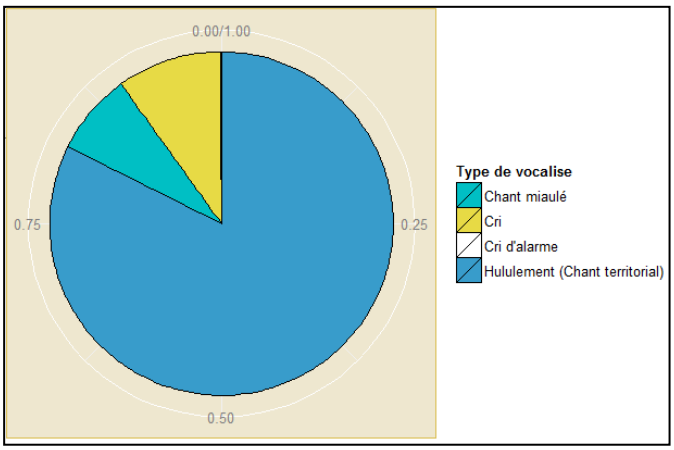



***Figure 20 : proportion de la durée de chacune des vocalises émises par la Chevêche d'Athéna en réponse à la repasse.***

*1 Le chant dit « miaulé » est similaire au hululement émis par les mâles en étant néanmoins plus bref et « excité», avec une tonalité finale plus aigüe rappelant le cri de l'espèce. Il peut être considéré le plus souvent comme une transition entre le chant et le cri de l'espèce.*

La durée totale des réponses produites par l'espèce sur l'ensemble des tests correspond à un peu plus de 3h30 d'émission vocale. Sur cette durée globale, nous avons pu constater que l'espèce se manifestait majoritairement par des hululements en consacrant plus de 82 % de son temps d'émission à ces chants territoriaux. Les chants dits « miaulés », correspondant souvent à des vocalises de transition entre le chant et le cri de l'espèce, représentent quant à eux près de 8 % de la durée totale d'émission tandis que 10 % de ce temps était dédié au cri caractéristique à l'espèce (***cf. Figure 20, page 61***).
Les cris d'alarme, exclusivement entendus lorsque la repasse était émise dans un rayon maximum de 250 mètres autour du site de nidification, ne restent qu'anecdotiques en ne représentant que 10 secondes parmi les 212 minutes de vocalises perçues.
Dans 92 % des cas, la chevêche commence par répondre par des hululements, qu'ils soient émis ou non en duo ; et seront la plupart du temps directement suivis de cris ou de chants « miaulés » (47 %). Suite à la repasse, nous avons alors pu constater que 35 % des réponses concernaient uniquement des hululements tandis que dans près de 49 % des cas, l'espèce émettait des cris à la suite de ce chant territorial.

## D. Discussion

Outre le fait que ce protocole expérimental nous ait permis de montrer que la distance d'émission de la repasse vis-à-vis du site de nidification de l'espèce avait un effet significativement fort, aussi bien sur le taux de réponse que sur son temps de latence, nous avons pu quantifier son effet sur ces deux variables réponses (***cf. Figure 14, page 54 ; Figure 16, page 57***).
Bien que nous nous attendions à ce que le taux de réponse diminue en fonction de la distance à laquelle est émise la repasse, nous ne pensions pas qu'il pouvait varier de manière aussi conséquente. En effet, le taux de réponse de l'espèce peut passer de plus 0.90 à moins de 0.25 entre 0 et 1 000 mètres (***cf. Figure 14, page 54*** ), tandis que son temps de latence de réponse suite à la repasse varie, quant à lui, de moins de 20 sec. à plus de 1 min. 30 sec. sur cette même gamme de distances (***Figure 16, page 57***).
Ainsi l'espèce fait plus souvent le choix de ne pas répondre ou le fera bien plus tardivement lorsque la repasse se situe loin de son site de nidification, soulignant une agressivité moins marquée de sa part (Génot et Lecomte, 2002), en liaison probable avec le caractère territorial qui s'émousse avec la distance au nid. Cet effet de la distance de la repasse sur le taux de réponse des rapaces nocturnes a d'ailleurs été en partie exposée chez la Chevêchette brune – *Glaucidium brasilianum* (Proudfoot *et al.*, 2002 ; Flesch et Steidl, 2007). Or, lors d'une étude effectuée sur les Monts de la Tolfa (Province de Rome), Centili (*in* Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2001a) n'avait montré que très peu d'effets de la distance d'émission sur le taux de réponse chez la Chevêche d'Athéna ; lequel variait étrangement de 0.39 pour une distance comprise entre 301 et 450 mètres à 0.60 pour une distance de plus de 750 mètres !
Facteur moins attendu, le stade de reproduction influe également de manière importante sur la décision de répondre de l'espèce mais aussi sur le temps qu'elle met à répondre à la repasse ou encore sur la rapidité de son taux de chant. Alors que le taux de réponse à la repasse est significativement plus important lors de la phase de territorialité et de ponte/couvaison que

lorsque l'espèce nourrit et élève sa progéniture, la chevêche répond significativement plus vite avec un taux de chant plus élevé lorsque son stade de reproduction est plus avancé.
Trois hypothèses peuvent être formulées quant au fait que les individus répondent moins lors de la phase de nourrissage et d'émancipation des jeunes. D'une part, cela peut être lié à une diminution de leur territorialité, puisqu'une fois le couple apparié et les jeunes émancipés, le mâle aura moins d'intérêts à défendre un territoire qui était préalablement destiné à l'accueil de sa partenaire et aux ressources alimentaires qu'il renfermait pour nourrir la nichée.
D'autre part, il peut s'agir du fait que le territoire défendu lors de la période de nourrissage soit moins vaste que celui défendu lorsque la délimitation du territoire bat son plein (Finck, 1990). Auquel cas nous aurions dû observer une interaction entre la période du relevé et la distance d'émission de la repasse ; modèle qui n'est toutefois pas exclu du fait que son ΔAIC vis-à-vis du meilleur modèle est inférieur à 2 (ΔAIC = 1.42 ; ***Tableau 4, page 53***).
Enfin, cela pourrait provenir du fait qu'en étant tellement impliqué dans l'élevage de sa progéniture, le couple a moins de temps à consacrer à la délimitation de son territoire ; cette dernière hypothèse est à nos yeux la plus plausible. En effet, cette espèce super-territoriale compenserait donc son taux de réponse plus faible lors du nourrissage et de l'élevage des jeunes en répondant de manière plus rapide et avec un taux de chant plus élevé que durant la défense de son territoire où une elle répond significativement plus.
Bien que l'effet ne soit pas fort, nous avons également pu constater que les mâles produisaient significativement plus de chants territoriaux à la minute les nuits de pleine lune que les nuits obscures (i.e. nouvelle lune) ce qui est en accord avec les résultats obtenus par Jacobsen *et al.*, (2013).
Même si l'ensemble des tests ont été effectués entre 21h11 et 01h42 avec des températures variant de 4.4 à 22°c, nous n'avons pas pu montrer d'effet significatif de ces deux variables sur chacune des variables réponses. Pourtant, Hardouin *et al.*, (2008) ont démontré que ces effets avaient une influence au moins sur le taux de réponse de la Chevêche d'Athéna (Hardouin *et al.*, 2008), mais ceci avec des gammes de températures bien inférieures aux nôtres.
Nous n'avons par ailleurs constaté aucun effet significatif du type de repasse utilisé, que ce soit sur le taux de réponse, le temps de latence à la réponse ou encore le taux de chant émis par l'espèce. Cet infime effet entre les différentes repasses est certainement lié au fait que les bandes sonores ont été standardisées (***voir création des bandes sonores, page 47***) afin de limiter le changement du comportement vocal des individus testés.
En effet, les fréquences du chant, plus ou moins basses selon les individus, peuvent renseigner de la qualité phénotypique des mâles, donc leur performance de reproduction ; ce qui a été montré chez le Petit-duc scops (Hardouin *et al.*, 2009). Il n'est donc pas exclu que la qualité de l'individu sur la repasse employée soit susceptible de fournir des informations non souhaitées inhibant ou stimulant la réponse de l'individu testé.
Une des limites de ce protocole expérimental résulte dans le fait que nous nous sommes focalisés essentiellement sur des couples isolés (pour des raisons pratiques) qui possiblement auraient tendance à répondre moins à la repasse si l'on s'appuie sur les résultats obtenus chez plusieurs Strigidés. En effet, chez certains rapaces nocturnes, une densité d'individus plus élevée incite l'individu à se manifester d'avantage comme cela a été démontré chez le Grand-duc d'Europe (Penteriani *et al.*, 2002) et chez la Chevêche d'Athéna (Hardouin, 2002). Ce qui

est toutefois rassurant est que le taux de réponse que nous avons obtenu dans un rayon de 100 mètres autour du site de nidification lors du premier passage n'est pas différent *(P=0.93)* de celui observé dans le nord du Lubéron à une distance similaire et sur des couples proches les uns des autres (taux de réponse à 100 mètres = 0.97 ; Castaing, 2012).
En conclusion, lorsque le site de nidification de l'espèce se situe relativement loin de la repasse, la probabilité d'obtenir des « fausses absences » augmente. Bien que totalement inconnue lors d'un recensement nocturne par points d'écoute, cette distance séparant un site occupé de la repasse peut pourtant amener l'espèce à ne pas répondre, à répondre une fois le point d'écoute terminé ou bien à ce que l'observateur ne la détecte pas.
Il en est de même concernant la période du recensement où le phénomène des « fausses absences » sera plus important si celui-ci est réalisé lorsque l'espèce est plus avancée dans son stade de reproduction.
Ces deux facteurs sont donc source d'une sous-estimation importante des effectifs réels lors d'un recensement par points d'écoute nocturne et qu'il convient de prendre en compte lors de l'analyse des observations recueillies.

*Une fois que l'espèce à fait le choix de répondre à la repasse, encore faut-il que cette réponse soit perçue par l'observateur présent sur le point d'écoute. Nous allons donc essayer dans une deuxième partie, de quantifier cette capacité à entendre une réponse émise par un rapace nocturne.*

# II. Acuités auditives d'un observateur à détecter un rapace nocturne

## A. Introduction

Plusieurs travaux récents ont étudié les acuités auditives des observateurs à détecter les vocalisations de certaines espèces de passereaux lors d'Indices Ponctuels d'Abondance (IPA) (Allredge *et al.*, 2006 ; Alldredge *et al.*, 2007c ; Simons *et al.*, 2007 ; Pacifici *et al.*, 2008). Il est vrai qu'en étant essentiellement détectables par leur chant, il convient alors de mettre en évidence et de quantifier l'effet des différents facteurs pouvant affecter l'audibilité de leurs vocalises, et donc diminuer leur détection lors d'un point d'écoute.
Étrangement, cette acuité auditive des observateurs a été très peu étudiée dans le cadre d'un recensement des rapaces nocturnes (Flesch et Steidl, 2007) où le dénombrement des individus demeure pourtant étroitement lié à la perception de leurs vocalisations.
Si l'on se base sur les facteurs déjà élucidés au sein des publications traitant des passereaux, nous remarquons qu'ils sont de deux ordres.
D'une part, ils peuvent purement dépendre des acuités auditives propres à chaque observateur (Alldredge *et al.*, 2007c) où l'âge est cité comme une cause pouvant altérer la perception des vocalises de hautes fréquences (Simons *et al.*, 2007 ; Bossus et Charron, 2010).
D'autre part, l'acuité auditive d'un observateur peut être affectée par des facteurs externes ne dépendant pas de ses propres capacités. Il peut s'agir tout d'abord de la nature de l'espèce, qui, en fonction de sa puissance vocale, de la longueur et de son taux de chant, fait varier le taux de détection de l'espèce recensée (Alldredge *et al.*, 2007a ; Alldredge *et al.*, 2007d).

Cette même détection peut par ailleurs être diminuée par certaines variables météorologiques, tel un vent fort qui viendra altérer les capacités auditives de l'observateur (Simons *et al.*, 2007).
Plusieurs facteurs environnementaux sont aussi susceptibles de faire diminuer la détection d'une espèce en freinant la diffusion du son dans l'air, comme par exemple la nature (McShea et Rappole, 1997) et la structure de l'habitat (Pacifici *et al.*, 2008).
Tandis que les nuisances sonores à proximité d'un point d'écoute (i.e. trafic routier, chant d'autres oiseaux, aboiements...) sont connues elles aussi pour dégrader les acuités auditives d'un observateur (Simons *et al.*, 2007).
Enfin, selon ces mêmes études basées sur les passereaux, la distance a, là encore, un effet non négligeable sur la détection d'une espèce. En effet, une distance plus importante entre l'observateur et l'espèce intègrera potentiellement un plus grand nombre d'obstacles (i.e. relief, structures verticales…) qui viendront diminuer l'intensité des vocalises perçues ; lesquelles ayant déjà été affectées par l'effet même de la distance (Alldredge *et al.*, 2007c).
Or, si cette distance peut avoir un effet sur la détection d'espèces aux vocalises peu audibles, nous supposons que celles des rapaces nocturnes sont perceptibles sur des distances allant jusqu'à 1 000 mètres dans des secteurs dégagés et semi-ouverts. En effet, le hululement des mâles, destiné principalement à la défense du territoire, dure relativement longtemps avec une fréquence fondamentalement basse permettant une diffusion du son sur de grandes distances (Hardouin, 2006). Bien que nous suggérions que l'effet de la distance ne puisse influencer à lui seul les acuités auditives d'un observateur à détecter les vocalises puissantes d'un rapace nocturne lors d'un recensement aux points d'écoute relativement proches, il convient toutefois de vérifier cette hypothèse afin de s'en affranchir.
Nous proposons donc d'étudier ici les acuités auditives de plusieurs observateurs à détecter les vocalises de la Chevêche d'Athéna en fonction de la distance à laquelle elle se situe tout en tenant compte de plusieurs facteurs précédemment cités. Il n'est en effet pas exclu que le cumul ou l'interaction d'un certain nombre d'entre eux avec la distance affectent l'acuité auditive de l'observateur à entendre les vocalises de la Chevêche d'Athéna.

## B. Méthodologie

### 1. *Protocole expérimental d'évaluation des acuités auditives des observateurs*

Toujours dans un souci de respecter au mieux les dates des deux passages des enquêtes nocturnes départementales afin de retrouver des conditions de recensements similaires, ce second protocole expérimental a été effectué durant les mois d'avril et juillet 2013. Cela devrait alors nous permettre d'évaluer si les différentes conditions météorologiques (température, vitesse du vent) enregistrées au cours des passages vont avoir une influence sur la détection de la chevêche.
Cinq observateurs habitués à réaliser des points d'écoute nocturnes ont été choisis pour participer à ce protocole afin de tester leur capacité à détecter les vocalisations d'une chevêche en fonction de sa distance, tenant compte des classes déjà considérées auparavant (i.e. [0-100m] ; [100-250m] ; [250-500m] ; [500-750m] ; [750-1 000m]). Dans le but de s'assurer de la présence de l'espèce tout en connaissant sa localisation précise vis-à-vis des

observateurs, nous avons simulé ses manifestations vocales grâce à l'une des 5 bandes sonores utilisée lors du 1er protocole expérimental (***voir création des bandes sonores, page 47***).
Alors appelée « fausse chevêche », ces vocalises ont été émises à partir du même matériel de repasse : un lecteur MP4 Sony couplé à une mini-enceinte RadioShack calibrée selon l'intensité des émissions vocales de vrais individus (i.e. 64.92 ±1.63 dB à 10 mètres ; ***voir création des bandes sonores, page 47***).
Dix points d'émission de repasse ont été disposés en bordure de dix villages au cœur des plaines céréalières agricoles de la Zone Atelier (i.e. 1 point d'émission par village ; ***cf. Annexe V***). Bien que nous nous sommes assurés de l'absence de « vraies » chevêches au sein de ces derniers suite à une vérification préalable, nous avons sélectionné des villages favorables à l'espèce pour s'approcher au mieux des conditions réelles de terrain. D'ailleurs, lors de la diffusion, le haut-parleur était situé à environ 4 mètres et orienté en direction des 4 points cardinaux ; ceci pour simuler au maximum la position réelle d'un chanteur de Chevêche d'Athéna (Jacobsen *et al.*, 2013). Le temps par points d'écoute était de 5 minutes précises durant lesquelles le nombre de repasse de 30 secondes (1 ou 2) et leur moment d'émission ont été déterminés aléatoirement. Dans le cas où une seconde repasse était à effectuer, nous avons également décidé si le haut-parleur (i.e. « fausse chevêche ») se verrait déplacé ou non à partir d'un second tirage aléatoire. Ce déplacement potentiel était réalisé de façon à ce que chaque observateur change de classe de distance vis-à-vis du haut-parleur entre les deux repasses ; ceci à l'exception de l'observateur se situant sur la classe 3 (i.e. [250-500m]). En effet, sans le savoir, chacun des observateurs était positionné sur l'une des cinq classes de distance autour de la « fausse chevêche » (***cf. Annexe VI***). À chaque point d'émission de la repasse, ils étaient amenés à changer de classes de distance de manière à ce qu'ils se voient positionnés plusieurs fois sur chacune d'entre elles.
Comme sur un point d'écoute réel de recensement nocturne, les observateurs ne connaissaient en aucun cas le protocole, et avaient comme simple objectif d'écouter les manifestations vocales de la « fausse chevêche », sans savoir s'il allait y avoir une émission ou non, leur nombre, et d'où celle-ci proviendrait. Les notions de classes de distance leur étaient alors totalement inconnues. Ainsi, sur chacun des points d'écoute, les observateurs indiquaient s'ils détectaient cette « fausse chevêche », le nombre, l'heure de chaque contact ainsi que le type des vocalises entendues et leur durée.

### *2. Recueil et analyses statistiques des données :*

Pour analyser le taux de détection de la Chevêche d'Athéna par les observateurs en tenant compte du fait que celui-ci fut mesuré sur différents points d'écoute où plusieurs réplicas ont eu lieu sur chacun d'eux, nous avons une nouvelle fois utilisé des modèles à effets mixtes. Ainsi, le point d'écoute a été intégré dans nos modèles en tant qu'effet aléatoire.
Une distribution binomiale a été choisie pour analyser le taux de détection de l'espèce par les observateurs en étant codé 0 lorsque ces derniers n'entendaient pas les vocalises émises et 1 quand ils les détectaient.
Afin de s'assurer que les vocalises perçues étaient bien celles issues de notre « fausse chevêche », nous nous sommes basés sur l'heure des contacts, leur durée respective et le type de vocalises correspondantes que chaque observateur avait renseigné sur sa fiche de terrain.

Cinq variables explicatives ont été prises en considération en tant qu'effets fixes dans nos modèles : la distance réelle à laquelle était émise la repasse vis-à-vis du positionnement de chaque observateur ; la vitesse du vent ainsi que l'hygrométrie horaire obtenues à partir des relevés météorologiques de la station de Niort-Souché (n° 79191005 ; 46°18'54"N, 0°24'0"O) *via* Météo France ; les nuisances sonores sur les points d'écoute (i.e. véhicules, chants de Rossignol philomèle *Luscinia megarhynchos*, aboiements de chiens…) codées 1 lorsqu'il y avait du bruit au cours des 5 minutes et 0 quand aucune nuisance particulière était signalée.
Nous avons par ailleurs fait le choix de conserver l'effet observateur en tant qu'effet fixe dans nos modèles puisque nous voulions vérifier si des différences de capacité de détection (i.e. acuité auditive de l'observateur) existaient entre eux, et, si cela était le cas, les quantifier.
Le Critère d'Information d'Akaike (AIC ; *voir* Burnham et Anderson, 2002) a été de nouveau utilisé afin de sélectionner le modèle qui s'ajuste le mieux à notre jeu de données pour alors conserver les variables explicatives qui expliquent au mieux la variabilité du taux de détection de la Chevêche d'Athéna. L'étape de sélection de modèle a été effectuée par ascendance (variable par variable) tandis que des interactions cohérentes entre certaines de ces 5 variables explicatives ont été explorées. Enfin, un seuil de significativité fixé à $\alpha = 0.05$ a été utilisé pour ces analyses statistiques, lesquelles ont été de nouveau réalisées à partir du logiciel libre R (version 3.0.2, R Development Core Team, © 2013) et des deux packages précédemment cités (« *lme4* » et « *glmmADMB* »).

## C. Taux de détection de la Chevêche d'Athéna par l'observateur

Le taux de détection moyen observé est d'environ 62 % (moyenne ± erreur standard = 0.62±0.04) signifiant que les observateurs ne détectent en moyenne qu'un peu plus de 6 manifestations vocales sur 10. Des différences significatives de détectabilité entre point d'écoute sont toutefois importantes avec un taux de détection variant de 0.40 à 0.90 (***cf. Figure 21, ci-contre***). Rappelons que cette variabilité inter-point a été prise en considération dans nos modèles à effets mixtes en intégrant ce facteur en tant qu'effet aléatoire.

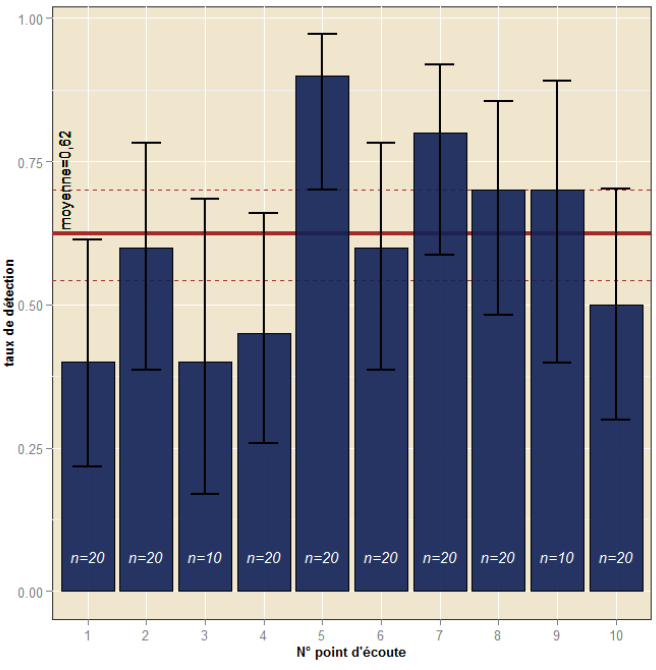



***Figure 21 : taux de détection de la Chevêche d'Athéna par points d'écoute et intervalles de confiance à 95% associés. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) et ses intervalles de confiance à 95%(traits en pointillés).***

Par rapport au modèle nul, le modèle intégrant l'effet de la distance séparant la « fausse chevêche » des observateurs (modèle 1 ; ***Tableau 10, page 68***) offre un AIC nettement plus faible ; lequel passe respectivement de AIC=241.04 à AIC= 185.85 ; soit un ΔAIC égal à 57.39.

Outre cette variable qui explique une part non négligeable de la variation du taux de détection de l'espèce, l'effet des nuisances sonores sur le point d'écoute (modèle 3 ; ***Tableau 10, ci-dessous***) permet également d'améliorer l'AIC du modèle nul (ΔAIC=5.7). À elles seules, les autres variables telles que la vitesse du vent (*P=0.94*) et l'hygrométrie (*P=0.63*) n'ont pas d'effet significatif et ne permettent donc pas d'obtenir un AIC plus faible (modèles 4 et 5 ; ***Tableau 10, ci-dessous***). Nous n'avons par ailleurs pas détecté de différence significative entre observateur (***cf. Figure 22, ci-dessous***).

Lorsque que l'on cumule l'effet de la distance à celui des nuisances sonores, l'AIC se voit de nouveau amélioré (AIC= 183.65 ; modèle 6, ***Tableau 10, ci-dessous***), pour d'ailleurs devenir à la fois le modèle ayant la plus faible valeur d'AIC mais également celui utilisant le moins de degrés de liberté. En effet, que ce soit par l'ajout des 3 autres variables précédemment citées (modèle 7 à 9 ; ***Tableau 10, ci-dessous***) ou par le test de certaines interactions (modèle 10 à 12 ; ***Tableau 10, ci-dessous***) l'AIC se voit pénalisé.

| *Modèle* | *Effets fixes* | *Effets aléatoires* | *AIC* | *Δ AIC* | *Np* | *Déviance* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| modèle nul | 1 | Point d'écoute | 241,0378 | 57,3913 | 2 | 237,0378 |
| modèle 1 | D | Point d'écoute | 185,8546 | 2,2081 | 3 | 179,8546 |
| modèle 2 | O | Point d'écoute | 246,5345 | 62,888 | 6 | 234,5345 |
| modèle 3 | B | Point d'écoute | 235,3453 | 51,6988 | 3 | 229,3453 |
| modèle 4 | V | Point d'écoute | 243,0328 | 59,3863 | 3 | 237,0328 |
| modèle 5 | H | Point d'écoute | 242,8299 | 59,1834 | 3 | 236,8299 |
| modèle 6 | D + B | Point d'écoute | 183,6465 | 0 | 4 | 175,6465 |
| modèle 7 | D + B + O | Point d'écoute | 187,1169 | 3,4704 | 8 | 171,1169 |
| modèle 8 | D + B + V | Point d'écoute | 185,5368 | 1,8903 | 5 | 175,5368 |
| modèle 9 | D + B + H | Point d'écoute | 185,5558 | 1,9093 | 5 | 175,5558 |
| modèle 10 | D * B | Point d'écoute | 185,6243 | 1,9778 | 5 | 175,6243 |
| modèle 11 | D * O + B | Point d'écoute | 192,9916 | 9,3451 | 12 | 168,9916 |
| modèle 12 | D * V + B | Point d'écoute | 187,5346 | 3,8881 | 6 | 175,5346 |

***Tableau 10 : résultats des principaux modèles mixtes généralisés (GLMM) réalisés sur la variable réponse « détection ». Abréviations des effets fixes : D=distance ; O= observateur ; B=nuisance sonore ; V=vitesse du vent ; H=hygrométrie. « + » effet additif entre effets fixes ; « * » interaction complète entre effets fixes.***

Notons cependant que trois autres modèles rentrent en compétition avec le meilleur modèle en ayant un ΔAIC<2 (***Tableau 10, ci-dessus***). Les deux premiers (modèles 8 et 9 ; ***Tableau 10, ci-dessus***) incluent respectivement la vitesse du vent et l'hygrométrie horaire en plus de l'effet de la distance et des nuisances sonores, tandis que le troisième (modèle 10 ; ***Tableau 10, ci-dessus***) est une simple interaction entre ces deux variables.

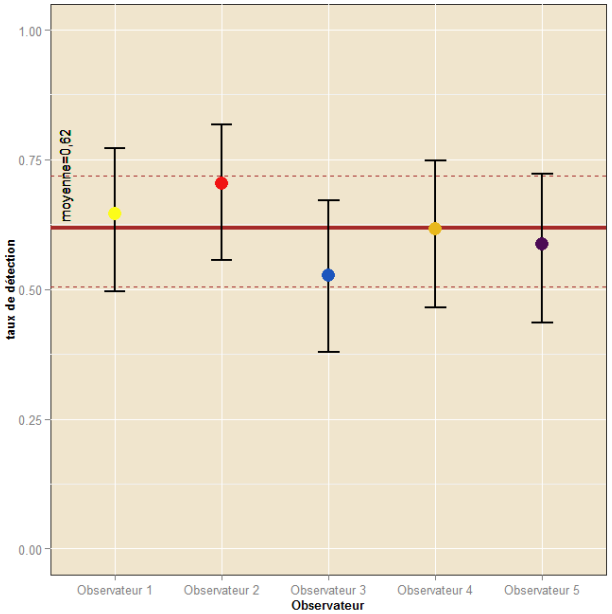



***Figure 22 : taux de détection de la Chevêche d'Athéna par 5 observateurs et intervalles de confiance à 95% associés. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) et ses intervalles de confiance à 95%(traits en pointillés).***

Nous avons cependant fait le choix de conserver le modèle incluant l'effet cumulé des deux variables qui affectent majoritairement le taux de détection.

| | Coefficient ± Ecart-type | valeur de z | P |
|---|---|---|---|
| Constante | 1.0631 ± 0.4065 | 2.615 | 0.00892** |
| Distance | -1.3989 ± 0.2140 | -6.537 | <0.001*** |
| Nuisance sonore | -0.8429 ± 0.4110 | -2.051 | 0.04029* |

***Tableau 11 : résultats (avec un lien logit) du meilleur modèle mixte obtenu sur le taux de détection de la Chevêche d'Athéna par 5 observateurs expérimentés.***

La distance séparant les observateurs de la « fausse chevêche » a un effet significativement négatif sur le taux de détection de l'espèce et a d'ailleurs une incidence importante (***cf. Tableau 11 ; ci-dessus***). Logiquement, les nuisances sonores lors d'un point d'écoute influent également négativement sur ce taux de détection ; ceci bien qu'elles aient une significativité moins élevée et un effet moins fort (***cf. Tableau 11 ; ci-dessus***). Alors que la distance explique près de 23 % de la déviance totale par rapport au modèle nul, l'effet des nuisances sonores n'en n'explique que 2.3 %.

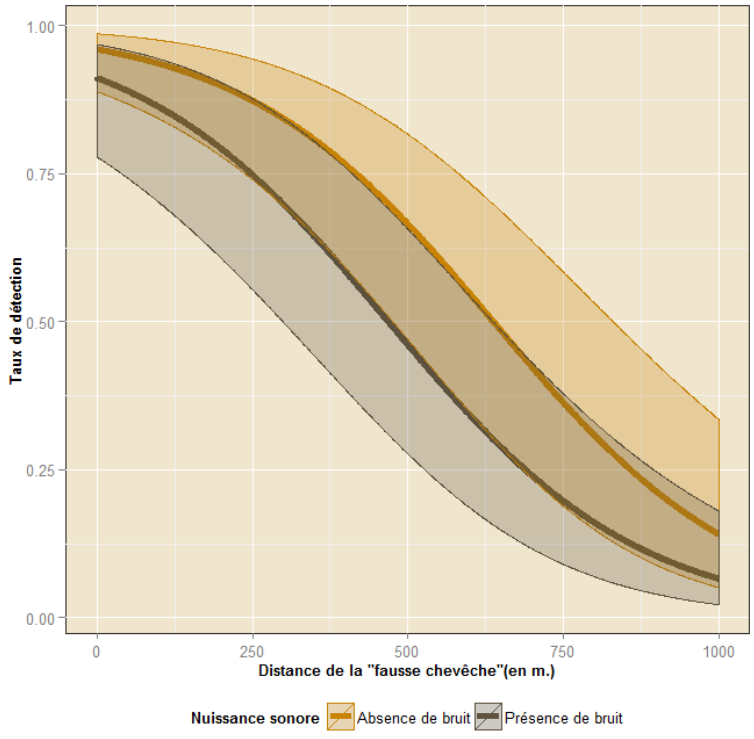



***Figure 23 : taux de détection de la Chevêche d'Athéna en fonction de la distance de repasse et des nuisances sonores présentes lors du point d'écoute. Les courbes représentent les valeurs prédites (moyenne et intervalles de confiance à 95 %) par le meilleur modèle (distance de « fausse chevêche » + nuisances sonores).***

De ce fait, plus la distance séparant l'espèce de l'observateur est élevée, plus le taux de détection de celle-ci devient faible. Si dans un rayon de 50 mètres le taux de détection est pratiquement de 1 (taux de détection à 50 m.=0.95) lorsqu'il n'y a pas de bruit particulier sur le point d'écoute, ce dernier diminue fortement en passant à 0.66 à 500 mètres jusqu'à moins de 0.22 au-delà de 900 mètres (***cf. Figure 23 ; page 69***). Ainsi, même si aucune nuisance sonore ne vient altérer l'écoute d'un observateur, il n'entend en moyenne qu'une chevêche sur deux lorsque celles-ci se manifestent à environ 640 mètres de lui. Ce taux de détection devient encore plus faible quand des nuisances sonores sont audibles depuis le point d'écoute. À distance égale, un observateur peut alors rater jusqu'à 2 chevêches sur 10 en plus lorsque du bruit vient altérer l'écoute. Notons que cette différence de détectabilité liée aux nuisances sonores sur le point d'écoute semble plus accrue pour des distances intermédiaires (i.e. 250 - 750 mètres) que pour des distances extrêmes (***cf. Figure 23 ; page 69***).

## D. Discussion

Au regard de la littérature existante, de nombreux auteurs citent les différents facteurs susceptibles d'influencer la détection d'une espèce, mais peu d'entre eux ont cherché à quantifier cet effet lors d'un recensement de rapaces nocturnes. Ces mesures sont pourtant indispensables pour juger de la validité des abondances estimées lors d'un recensement auditif (Alldredge *et al.*, 2007c). Nous avons cherché ici à savoir quels étaient les principaux facteurs influençant la détectabilité de la Chevêche d'Athéna lors d'un point d'écoute nocturne pour ensuite quantifier leur effet.

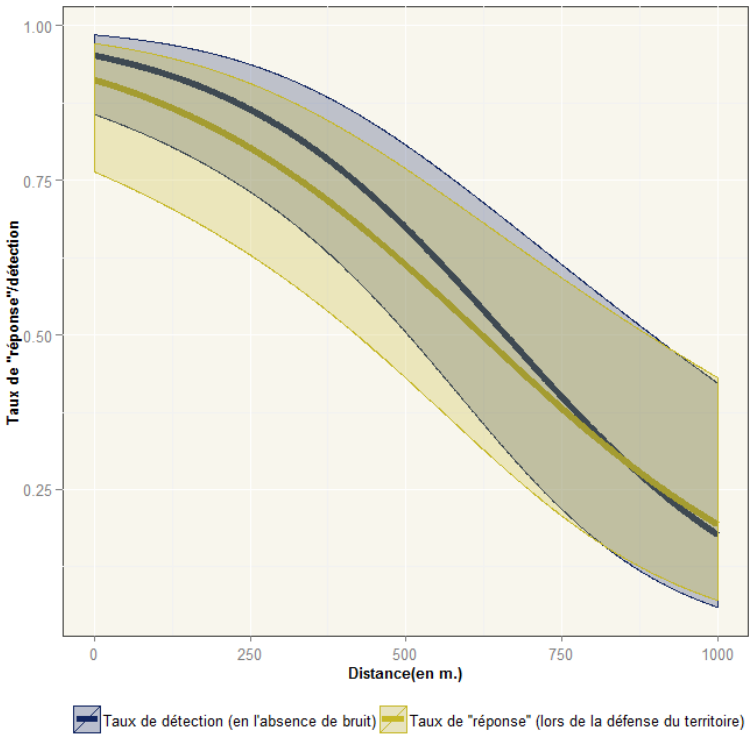



***Figure 24 : comparaison de l'évolution du taux de réponse de la Chevêche d'Athéna et de l'évolution de son taux de détection en fonction de la distance à l'observateur. Les courbes représentent les valeurs prédites (moyenne et intervalles de confiance à 95 %).***

Contrairement à ce que nous supposions, il s'avère que la distance séparant l'espèce de l'observateur à un effet significativement fort en faisant diminuer son taux de détection d'environ 85 % quand celle-ci passe de 0 à 1 000 mètres (***cf. Figure 23 ; page 69***).

Ce patron d'évolution du taux de détection semble extrêmement similaire à celui du taux de réponse de la Chevêche d'Athéna lorsque l'on compare les deux courbes (***cf. Figure 24, ci-dessus***). Contre toute attente, cela suggérerait que l'espèce répond alors la plupart du temps à

la repasse même si celle-ci est émise loin d'elle et que la diminution du taux de réponse serait en grande partie expliquée par les capacités auditives des observateurs qui, sur de longues distances, détectent moins les réponses vocales de la chevêche.
Afin de quantifier le taux de réponse réel de l'espèce sans être biaisé par les capacités auditives de l'observateur, une autre expérimentation consisterait à reproduire ce protocole expérimental sur le comportement vocal d'un échantillon d'individus de l'espèce, en assurant, à chaque test de repasse la présence d'un observateur à proximité du site de nidification des individus testés.
Ce protocole expérimental nous a également permis de mettre en évidence que le taux de détection devenait encore plus faible lorsque les 5 minutes d'écoute étaient altérées par des nuisances sonores spontanées (aboiements de chiens/ chants de Rossignol philomèle…) ou un bruit de fond continu (grands axes routiers…), mais que cette différence tendait à s'effacer quand la distance est très importante ou au contraire très faible (***cf. Figure 23 ; page 69***).
Nous avons décelé très peu d'effets liés à la vitesse du vent ou encore de l'hygrométrie, bien qu'ils soient cités dans la littérature comme des variables influençant les acuités auditives d'une oreille humaine (Junker *et al.*, 2005 ; Simons *et al.*, 2007). Cette absence d'effet significatif peut potentiellement être imputée aux conditions météorologiques relativement homogènes lors de ce protocole expérimental avec une vitesse de vent ne dépassant pas les 17 km/h et un taux d'humidité dans l'air oscillant entre 73 à 95 %.
Nous n'avons par ailleurs pas mis en évidence de différences d'acuité auditives significatives entre les 5 observateurs ayant participé à ce protocole expérimental, ce qui peut en partie s'expliquer par le fait que ces derniers ne présentaient pas de problème d'audition et avaient tous entre 25 et 30 ans.
L'une des principales limites de cette expérimentation résulte du fait que les tests de détectabilité ont été uniquement effectués en milieu ouvert alors que les éléments fixes du paysage comme la topographie (Flesch et Steidl, 2007) et la végétation dense (Pacifici *et al*, 2008) peuvent altérer l'intensité des vocalises des individus. Ainsi, si la structure des villages a probablement limité ou dirigé les émissions sonores de la « fausse chevêche », nous n'avons pas testé son taux de détection en milieu semi-ouvert (bocage), voire fermé (boisement…).
En outre, les nuisances sonores limitées ici à la présence ou à l'absence de bruit auraient pu être plus détaillées en leur attribuant un coefficient d'intensité en fonction de leur durée et de leur puissance.
Enfin, une autre limite de ce protocole expérimental provient du fait que la durée de chaque manifestation vocale était limitée à 30 secondes (***voir Protocole expérimental de l'évaluation des acuités auditives des observateurs, page 66***) alors qu'elles peuvent en réalité dépasser 3 minutes sans interruption (observation personnelle). Ce laps de temps relativement court peut donc être facilement dissimulé par la moindre nuisance sonore.
En conclusion, que ce soit par un effet direct ou une conséquence indirecte, nous constatons que la distance est l'un des facteurs, si ce n'est le principal, affectant l'audibilité des vocalises émises par l'espèce et explique à elle seule plus 20 % de la déviance totale du taux de détection de l'espèce.

# III. Capacités auditives de l'observateur à localiser un rapace nocturne

## A. Introduction

L'estimation de la densité d'une espèce au sein d'un site suivi peut être largement biaisée par les erreurs d'estimation des distances réelles de ses individus lors d'un recensement, en particulier si l'on utilise ensuite des modèles statistiques basés sur la distance (Marques, 2004). À titre d'exemple, une sous-estimation moyenne de 10 % d'une distance réelle d'une espèce revient à surestimer sa densité à hauteur de 23 % (Buckland *et al.*, 2001).

Or, si estimer une distance à laquelle se situe un oiseau à vue apparaît difficile, cela peut devenir encore bien plus ardu et subjectif lorsqu'il s'agit de localiser une source d'émission sonore et d'estimer sa distance. Il est donc fortement imaginable que ces difficultés de localisation entrainent une incapacité à discriminer plusieurs individus chanteurs sur un point d'écoute ou au contraire à favoriser les phénomènes de doubles comptages surtout si un individu est amené à se déplacer durant l'écoute en raison d'un stimulus (i.e. repasse ; Zuberogoitia *et al.*, 2011).

Les seules études disponibles au sujet des erreurs de positionnement d'individus à l'ouïe chez les oiseaux concernent uniquement les passereaux recensés dans le cadre d'Indices Ponctuels d'Abondance (Alldredge *et al.*, 2007b ; Simons *et al.*, 2009). À partir d'un dispositif de simulation de chants d'oiseaux (Simons *et al.*, 2007), les auteurs ont contrôlé l'effet de plusieurs facteurs sur la précision des observateurs, d'une part à localiser une espèce, et d'autre part à estimer sa distance (Alldredge *et al.*, 2007b).

Ces études mettent en évidence que les erreurs de localisation d'un individu par l'observateur sont essentiellement causées par les réverbérations possibles du son (Bibby et Buckland, 1987 ; Alldredge *et al.*, 2007b), directement liées au relief de l'habitat environnant (présence de zones bâties ou d'une végétation dense ; Pacifici *et al.*, 2008).

L'évaluation de la distance réelle d'un individu fluctue, quant à elle, en fonction des capacités auditives propres à chaque observateur, de sa subjectivité mais également de son entrainement (i.e. expérience) à localiser un chant (Simons *et al.*, 2009). Alldredge *et al.* (2007b) notent par ailleurs que l'ampleur de ces erreurs d'estimation de distance sont très variables pour un même observateur qu'il soit ou non expérimenté. Ainsi, selon l'espèce, sa puissance vocale mais surtout en fonction de son orientation vis-à-vis de l'observateur, la localisation réelle d'un individu peut se voir estimée à des distances différentes par le même observateur. Par exemple, à distance identique, lorsqu'un chant est dirigé vers l'observateur une sous-estimation de sa distance réelle est observée, tandis qu'une surestimation importante est notée quand ces vocalises sont émises dans la direction opposé à l'observateur (Alldredge *et al.*, 2007b).

Souvent éludée dans le cadre d'un recensement par point d'écoute, l'hygrométrie, connue comme l'un des conducteurs principaux du son dans l'air (Junker *et al.*, 2005), pourrait faire varier l'estimation de la distance d'un individu par l'observateur (Simons *et al.*, 2009).

Enfin, indépendamment de l'espèce, de sa direction de chant ou encore de l'entrainement des observateurs, les erreurs d'estimation de distance tendent à s'accroitre lorsque la distance séparant l'individu de l'observateur augmente. Ce facteur, déjà identifié comme crucial sur la diminution du taux de réponse et du taux de détection de l'espèce, l'est de nouveau sur

l'estimation des distances d'un individu à tel point qu'à une certaine distance, les observateurs ne sont plus capables de distinguer un potentiel déplacement de l'espèce (Simons *et al.*, 2009). Cela suppose donc que les observateurs ont du mal à estimer la distance d'un son déjà en partie altéré par la distance elle-même (Alldredge *et al.*, 2007b).
Bien qu'aucune étude ne se soit penchée sur ces erreurs d'estimation de distance dans le cadre d'un recensement des rapaces nocturnes, il se pourrait qu'elles soient pourtant encore plus importantes lorsqu'il s'agit de localiser les vocalises d'une espèce de nuit, quand les repères visuels sont difficilement perceptibles, voire inexistants. Nous chercherons donc dans cette partie à évaluer les capacités des observateurs, d'une part à localiser le chant et le cri de la Chevêche d'Athéna (i.e. sa direction), et d'autre part leurs facultés à estimer la distance à laquelle elle se situe (i.e. profondeur). En effet, ces erreurs peuvent avoir des conséquences majeures sur l'évaluation des effectifs observés en raison des difficultés de distinction entre individus. Nous émettons l'hypothèse que la précision (i.e. distance et direction) d'un observateur à localiser une chevêche deviendra de plus en plus approximative au fur et à mesure que la distance augmente.

## B. Méthodologie

### 1. *Protocole expérimental d'évaluation des acuités auditives des observateurs à localiser un rapace nocturne*

Pour chercher à mesurer ces erreurs de localisation et d'estimation de distance en fonction de la distance à laquelle se situe l'individu, le protocole mis en œuvre a été le même que celui réalisé lors de l'évaluation du taux de détection de la chevêche par 5 observateurs expérimentés (***voir Protocole expérimental de l'évaluation des acuités auditives des observateurs, page 65***).
Ainsi, lorsqu'ils détectaient la « fausse chevêche », il leur était demandé d'estimer sa localisation le plus précisément possible en positionnant sa localisation par une croix sur une carte détaillée (échelle : 1:6 000).
Par la connaissance précise du positionnement de la repasse, et selon les estimations faites par les différents observateurs, nous avons pu alors, à partir d'un SIG (*ArcView 10.1*), évaluer précisément les erreurs de localisation (i.e. angle d'erreur), de surestimation ou de sous-estimations des distances de chacun d'eux, ainsi que les erreurs de localisation (distances d'erreurs brutes ; ***cf. Figure 25, page 74***).
Sachant que les 5 observateurs en question étaient habitués à effectuer des points d'écoute nocturnes, nous considérerons ces erreurs de localisation comme une distance minimale d'erreur (*voir* Simons *et al.*, 2009).

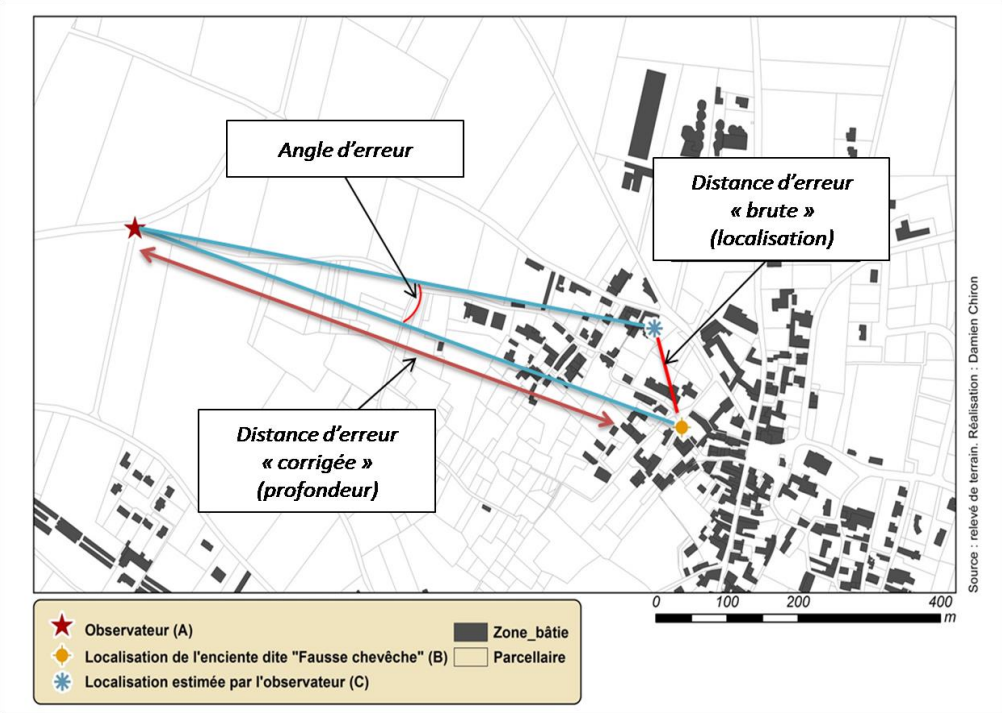



***Figure 25: schématisation des erreurs de localisation et de distance d'une « fausse chevêche » par un observateur. L'erreur de localisation (i.e. distance d'erreur « brute ») tient compte de l'erreur de direction (i.e. angle d'erreur) ; il s'agit alors de la distance du segment |BC|. La distance d'erreur « corrigée » (i.e. profondeur) vient à réviser la distance d'erreur « brute » en considérant un angle d'erreur nul ; cela revenant à effectuer la différence |AC| - |AB |. L'angle d'erreur (en °) a été calculé selon les règles de trigonométrie : angle d'erreur = (arccosinus ((|AC|²+|AB|²-|BC|²)/ (2x(|AC| x |AB|)) x 180)/π).***

## 2. Recueil et analyses statistiques des données

Tout comme pour les analyses du taux de détection, nous avons une nouvelle fois privilégié l'utilisation des modèles mixtes en intégrant le point d'écoute en tant qu'effet aléatoire. Nous avons par ailleurs fait le choix de ne pas mettre l'effet observateur en effet aléatoire dans nos modèles ; d'une part puisque nous voulions vérifier si des différences existaient entre eux, et d'autre part puisqu'il nous semblait peu judicieux de généraliser les résultats à l'ensemble des observateurs sachant que nous nous sommes uniquement basés sur un échantillon d'observateurs expérimentés.

Trois variables réponses, très peu corrélées entre elles (***cf. Tableau 12, page 75***), ont été étudiées pour lesquelles 2 types d'erreurs de distribution ont été nécessaires pour l'analyse des données. Une distribution *gamma* a été choisie pour analyser à la fois les distances d'erreurs « brutes » (i.e. localisation ; ***Figure 25, ci-dessus***) et les angles d'erreur (i.e. direction) sachant qu'elles présentaient toutes deux uniquement des valeurs strictement positives. Enfin, pour étudier les erreurs de surestimations ou de sous-estimations des distances (i.e. distance d'erreur « corrigée » ; ***Figure 25, ci-dessus***) une distribution gaussienne a été nécessaire.

| | Erreur de localisation (en m.) | Distance d'erreur "corrigée" (en m.) | Angle d'erreur |
|---|---|---|---|
| Erreur de localisation (en m.) | 1 | 0.31 | 0.38 |
| Distance d'erreur "corrigée" (en m.) | 0.31 | 1 | 0.15 |
| Angle d'erreur | 0.38 | 0.15 | 1 |

***Tableau 12 : matrice de corrélations entre les différentes variables réponses étudiées relatives aux capacités auditives des observateurs à localiser une Chevêche d'Athéna***

Six variables explicatives ont été testées pour les deux variables réponses relatives aux distances d'erreur : la distance séparant l'observateur de l'individu se manifestant, l'hygrométrie, la température, la vitesse du vent, la présence ou l'absence de nuisances sonores ainsi que l'effet observateur. Seulement 4 de ces 6 variables explicatives ont été prises en considération pour la variable réponse des angles d'erreur.

Afin de mettre en évidence les principaux effets agissant sur ces 3 variables réponses, nous nous sommes une nouvelle fois basés sur le Critère d'Information d'Akaike (AIC) offrant un compromis entre le bon ajustement du modèle aux données tenant compte du nombre de paramètres inclus dans celui-ci. Par ailleurs, la sélection de modèle a été réalisée suivant la même méthodologie de sélection de variables précédemment utilisée ; autrement dit de manière ascendante, en ajoutant et en retirant les 6 variables explicatives, en testant les interactions pertinentes pour finalement conserver la variable ou la combinaison de variables influant majoritairement sur la variable dépendante testée. Enfin, nous nous sommes fixés comme seuil de significativité $\alpha = 0.05$ pour l'ensemble des analyses statistiques réalisées à partir des deux packages précédemment utilisés (« *lme4* » et « *glmmADMB* ») du logiciel libre R (version 3.0.2, R Development Core Team, © 2013).

## C. Résultats

### 1. *Erreur de localisation ou distances d'erreurs « brutes » (cf. Figure 25, page 74)*

Lorsque les observateurs détectaient la « fausse chevêche », les erreurs de localisation de cette dernière étaient en moyenne de 127 mètres (moyenne ± écart-type = 127.13±92.63). Bien que très peu de variabilité entre les différents points d'écoute ait été observée (***cf. Figure 26, ci-contre***), rappelons que nous l'avons néanmoins prise en considération en tant qu'effet aléatoire dans nos modèles afin de généraliser les résultats obtenus à un point d'écoute nocturne lambda réalisé en milieu ouvert/semi-ouvert.

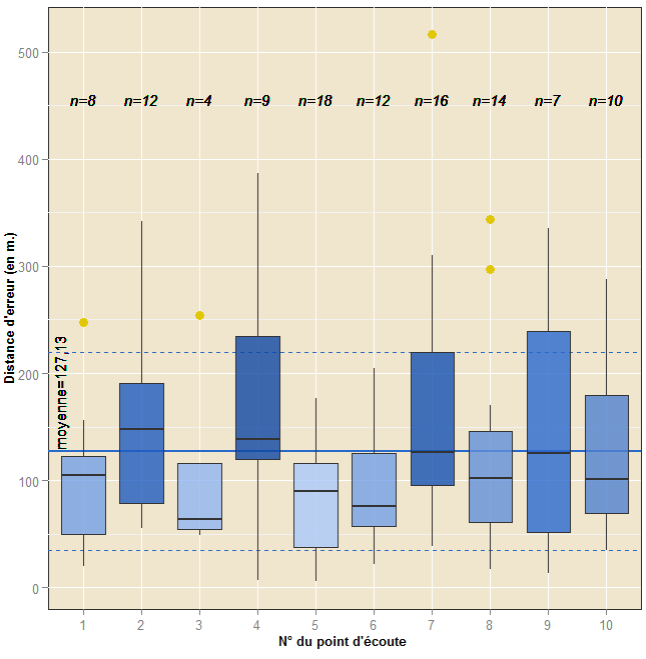



***Figure 26 : erreurs de localisation de la fausse chevêche par 5 observateurs en fonction des différents points d'écoute. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) ± son écart-type (traits en pointillés).***

Parmi les modèles n'intégrant qu'un seul effet fixe, celui qui tient compte de la distance d'émission vis-à-vis de l'observateur (modèle 1 ; ***Tableau 13, ci-dessous***), ainsi que celui incorporant l'effet des nuisances sonores (modèle 2 ; ***Tableau 13, ci-dessous***) sont les seuls à avoir un AIC inférieur à celui du modèle nul avec respectivement ΔAIC=4.85 et Δ=1.96. Par déduction, indépendamment des autres variables, l'effet du vent, de l'hygrométrie, de la température et de l'observateur n'influence que très peu la variabilité des distances d'erreurs de localisation en venant pénaliser la valeur d'AIC du modèle dit « constant ».
Lorsque l'on vient à réunir l'effet de la distance et des nuisances sonores (modèle 7 ; ***Tableau 13, ci-dessous***), l'AIC égal à 1262.44 révèle logiquement un modèle plus parcimonieux. Notons que si l'on ajoute une à une les autres variables à l'effet de la distance (modèle 8 à 11 ; ***Tableau 13, ci-dessous***), aucune d'entre elles ne vient améliorer l'AIC. Seule la combinaison des nuisances sonores à la distance d'émission cumulée à l'ajout de l'hygrométrie permet d'obtenir de nouveau un meilleur modèle (modèle 13 ; ***Tableau 13, ci-dessous***).

| *Modèle* | *Effets fixes* | *Effets aléatoires* | *AIC* | *ΔAIC* | *Np* | *Déviance* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Modèle nul | 1 | Point d'écoute | 1270,368 | 11,246 | 3 | 1264,368 |
| modèle 1 | D | Point d'écoute | 1265,518 | 6,396 | 4 | 1257,518 |
| modèle 2 | B | Point d'écoute | 1268,408 | 9,286 | 4 | 1260,408 |
| modèle 3 | O | Point d'écoute | 1270,46 | 11,338 | 7 | 1256,46 |
| modèle 4 | H | Point d'écoute | 1271,324 | 12,202 | 4 | 1263,324 |
| modèle 5 | T | Point d'écoute | 1272,368 | 13,246 | 4 | 1264,368 |
| modèle 6 | V | Point d'écoute | 1272,116 | 12,994 | 4 | 1264,116 |
| modèle 7 | D + B | Point d'écoute | 1262,436 | 3,314 | 5 | 1252,436 |
| modèle 8 | D + O | Point d'écoute | 1264,952 | 5,83 | 8 | 1248,952 |
| modèle 9 | D + V | Point d'écoute | 1266,656 | 7,534 | 5 | 1256,656 |
| modèle 10 | D + T | Point d'écoute | 1267,496 | 8,374 | 5 | 1257,496 |
| modèle 11 | D + H | Point d'écoute | 1265,362 | 6,24 | 5 | 1255,362 |
| modèle 12 | D + B + O | Point d'écoute | 1265,948 | 6,826 | 9 | 1247,948 |
| modèle 13 | D + B + H | Point d'écoute | 1261,482 | 2,36 | 6 | 1249,482 |
| modèle 14 | D * B | Point d'écoute | 1264,292 | 5,17 | 6 | 1252,292 |
| modèle 15 | D * O | Point d'écoute | 1259,724 | 0,602 | 12 | 1235,724 |
| modèle16 | D * H | Point d'écoute | 1267,158 | 8,036 | 6 | 1255,158 |
| modèle 17 | D * O + B | Point d'écoute | 1260,902 | 1,78 | 13 | 1234,902 |
| modèle 18 | D * O + H | Point d'écoute | 1259,122 | 0 | 13 | 1233,122 |

***Tableau 13 : résultats des principaux modèles mixtes généralisés (GLMM) réalisés sur la variable réponse « erreurs de localisation ». Abréviations des effets fixes : D=distance d'émission ; B=nuisance sonore ; O= observateur ; H=hygrométrie, T=température ; V=vitesse du vent. « + » effet additif entre effets fixes ; « * » interaction complète entre effets fixes.***

Bien qu'elle utilise plus de degrés de liberté, l'interaction entre la distance d'émission et l'effet observateur (modèle 15 ; ***Tableau 13, ci-dessus***) offre cependant un AIC plus faible que le meilleur modèle additif, pourtant plus simple. Si cet effet observateur n'avait à lui seul que très peu d'influence sur la variation des estimations de la localisation de la « fausse

chevêche », il permet, en interaction avec l'effet de la distance d'émission, d'obtenir le modèle le plus simple vis-à-vis des 3 meilleurs modèles.

Même si ce modèle n'a pas l'AIC le plus faible parmi les modèles testés, nous avons néanmoins fait le choix de le conserver vis-à-vis des deux autres modèles candidats plus complexes ; lesquels intègrent en plus de cette interaction, l'effet de l'hygrométrie ou des nuisances sonores (modèles 17 et 18 ; ***Tableau 13, page 76***).

| | Coefficient | ± | Ecart-type | valeur de z | P | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Observateur « moyen »1 | 4.806442 | ± | 0.089788 | 53.53 | <0.001 | *** |
| Distance d'émission | 0.234676 | ± | 0.071965 | 3.26 | 0.0011 | ** |
| Observateur 1 | -0.006451 | ± | 0.122300 | -0.05 | 0.9579 | |
| Observateur 2 | 0.111020 | ± | 0.120290 | 0.92 | 0.3560 | |
| Observateur 3 | 0.249587 | ± | 0.133550 | 1.87 | 0.0616 | . |
| Observateur 4 | 0.008465 | ± | 0.124760 | 0.07 | 0.9459 | |
| Observateur 5 | -0.362621 | ± | 0.129880 | -2.79 | 0.0052 | ** |
| Distance d'émission : Observateur 1 | -0.388358 | ± | 0.124500 | -3.12 | 0.0018 | ** |
| Distance d'émission : Observateur 2 | -0.019235 | ± | 0.126300 | -0.15 | 0.8790 | |
| Distance d'émission : Observateur 3 | -0.000442 | ± | 0.159040 | 0.00 | 0.9978 | |
| Distance d'émission : Observateur 4 | -0.027651 | ± | 0.139820 | -0.20 | 0.8432 | |
| Distance d'émission : Observateur 5 | 0.435688 | ± | 0.172190 | 2.53 | 0.0114 | * |

***Tableau 14 : résultats (avec un lien log) du meilleur modèle mixte obtenu sur les erreurs de localisation de la « fausse chevêche » (i.e. distances d'erreurs « brutes ») par 5 observateurs expérimentés.***
***1_ L'observateur dit « moyen » est défini comme un observateur fictif situé au « centre » des 5 observateurs étant donné que la somme des coefficients de l'ensemble des observateurs est égale à 0.***

À partir du modèle sélectionné, nous constatons que la distance d'émission de la « fausse chevêche » vis-à-vis des observateurs a un effet significativement positif sur les erreurs de localisation effectuées par ces observateurs (***cf. Tableau 14, ci-dessus***). Toutefois, des différences significatives existent entre eux et leurs erreurs de localisation évoluent différemment au fur et à mesure que la distance d'émission augmente, ce qui est particulièrement le cas entre l'observateur 1 et l'observateur 5 (***cf. Tableau 14, ci-dessus ; Figure 27, page 78***).
À l'exception du premier observateur, les erreurs de localisation de la « fausse chevêche » deviennent logiquement de plus en plus conséquentes lorsque cette dernière est émise loin des observateurs (***cf. Figure 27, page 78***). Si en moyenne, cette distance d'erreurs de localisation varie de 100 à 195 mètres pour une distance d'émission passant de 100 à 800 mètres (***cf. Tableau 14, ci-dessus***ci-dessus), elle peut fluctuer de façon encore plus accrue sur cette même gamme de distances. En effet, si l'observateur 5 est à la fois celui qui estime le plus précisément la position d'une chevêche sur de courtes distances (erreur de localisation à 100 mètres = 48 mètres), il est également l'observateur qui localise le moins bien son

emplacement exact lorsque cette dernière se situe à des distances importantes (erreur de localisation à 800 mètres = 474 mètres ; ***cf. Tableau 14, page 77 ; Figure 27, ci-dessous***).

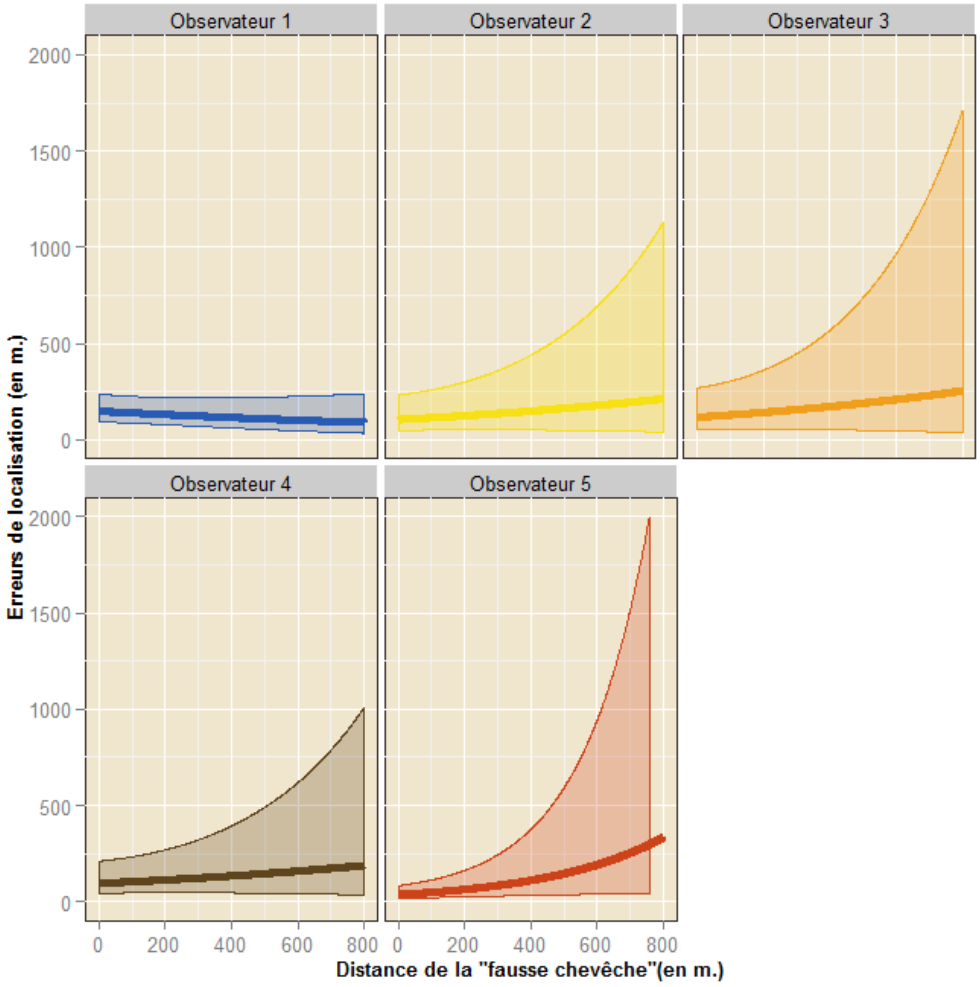



***Figure 27 : erreurs de localisation de la « fausse Chevêche d'Athéna » par cinq observateurs en fonction de sa distance d'émission vis-à-vis de ces derniers. Les courbes représentent les valeurs prédites (moyenne et intervalles de confiance à 95 %) par le meilleur modèle (distance de la « fausse chevêche » * observateurs).***

Cette amplitude est moins conséquente pour les observateurs 2, 3 et 4 qui ont par ailleurs un patron d'erreurs de localisation quasiment similaire (***cf. Figure 27, ci-dessus***) ; lequel varie selon ces 3 observateurs de 101 à 121 mètres pour une distance d'émission de 100 mètres et de 182 à 251 mètres lorsque la « fausse chevêche » se manifestait à 800 mètres.

En revanche, bien qu'il soit moins précis sur de faibles distances que les autres observateurs, l'observateur 1 apprécie mieux l'emplacement exact d'une chevêche au fur et à mesure que celle-ci s'éloigne de lui. Toujours à l'exception du premier observateur plus constant dans ses estimations de localisation, notons au vu des intervalles de confiance que les erreurs de localisation peuvent largement fluctuer pour un même observateur à une même distance. Cette fluctuation s'accroit par ailleurs au fur et à mesure que la distance augmente démontrant que les observateurs évaluent plus aléatoirement la localisation d'une chevêche qui se manifeste loin de lui.

## 2. Surestimation et sous-estimations des distances ou distances d'erreurs « corrigées » (voir Figure 25, page 74)

Quand la « fausse chevêche » était détectée par les observateurs, sa distance réelle était surestimée en moyenne de 27 mètres (moyenne ± écart-type = 27.33±118 m.) par les observateurs. Si cette erreur moyenne dans l'estimation des distances demeure positive, une tendance à la sous-estimation de son emplacement exact est néanmoins visible sur certains points d'écoute, créant une variabilité inter-point d'écoute. (***cf. Figure 28 , ci-contre***). Rappelons que cette variabilité a de nouveau été prise en compte par l'utilisation de modèles linéaires généralisés à effet mixtes.

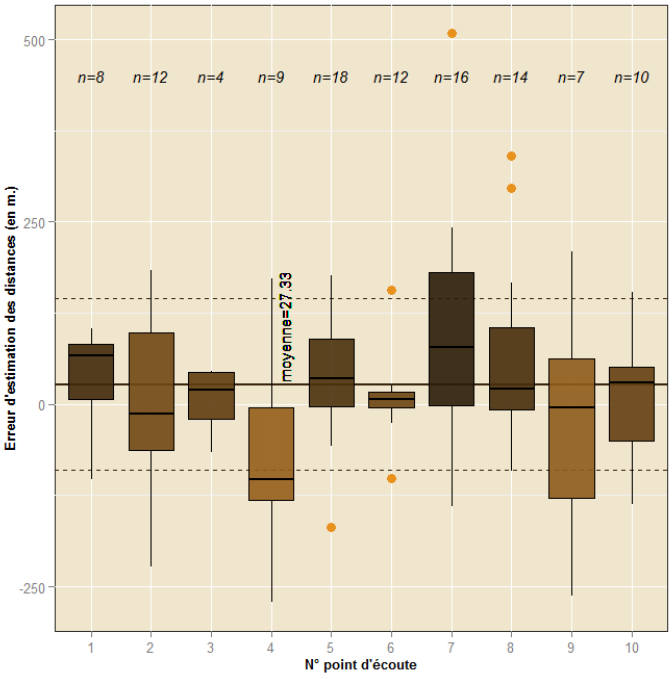



***Figure 28 : erreurs de surestimations et de sous-estimations de la distance réelle de la « fausse chevêche » par 5 observateurs en fonction des différents points d'écoute. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) ± son écart-type (traits en pointillés).***

Le modèle intégrant uniquement l'effet de la distance séparant l'observateur de la « fausse chevêche » offre un AIC plus faible que celui du modèle nul (modèle 1 ; AIC=1353.51 vs. 1364.79 auparavant).

Même s'il s'agit du meilleur modèle parmi ceux n'intégrant qu'un seul effet fixe, d'autres variables, testées une à une, expliquent une part de la variation des erreurs de surestimations et de sous-estimations des distances. Ceci est particulièrement le cas de l'effet des nuisances sonores et de l'effet observateur, qui ont une valeur d'AIC inférieure à celle du modèle nul avec respectivement ΔAIC=3.88 et ΔAIC=3.63 (modèles 2 et 3 ; ***Tableau 15, page 80***).

Si l'on vient à ajouter un à un ces deux effets au modèle 1, on s'aperçoit que celui cumulant l'effet observateur et l'effet de la distance d'émission permet de nouveau de diminuer la valeur d'AIC (AIC modèle 7 = 1345.07).

L'ajout d'une ou de plusieurs variables à cette combinaison ne permet pas d'obtenir un AIC plus faible. Par ailleurs, aucune interaction, cumulée ou non à d'autres variables, n'offre un meilleur AIC. Le modèle 7 est alors d'une part le modèle ayant le plus faible AIC et d'autre part le plus simple parmi les autres modèles candidats (i.e. modèles ayant un ΔAIC<2 par rapport au meilleur modèle).

Nous avons donc décidé de n'interpréter que les variables influençant majoritairement les erreurs de sous et surestimations des distances, même si l'effet des nuisances sonores et du vent auraient pu être considérées, puisque que l'ajout de ces variable donne un résultat d'AIC quasiment similaire au meilleur modèle retenu (modèles 10 et 11 ; ***Tableau 15, page 80***).

| Modèle | Effets fixes | Effets aléatoires | AIC | ΔAIC | Np | Déviance |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Modèle nul | 1 | Point d'écoute | 1364,792 | 19,722 | 3 | 1358,792 |
| modèle 1 | D | Point d'écoute | 1353,515 | 8,445 | 4 | 1345,515 |
| modèle 2 | O | Point d'écoute | 1361,159 | 16,089 | 7 | 1347,159 |
| modèle 3 | B | Point d'écoute | 1360,914 | 15,844 | 4 | 1352,914 |
| modèle 4 | V | Point d'écoute | 1364,727 | 19,657 | 4 | 1356,727 |
| modèle 5 | H | Point d'écoute | 1366,732 | 21,662 | 4 | 1358,732 |
| modèle 6 | T | Point d'écoute | 1363,098 | 18,028 | 4 | 1355,098 |
| modèle 7 | D + O | Point d'écoute | 1345,07 | 0 | 8 | 1329,07 |
| modèle 8 | D + B | Point d'écoute | 1349,73 | 4,66 | 5 | 1339,73 |
| modèle 9 | D + V | Point d'écoute | 1353,291 | 8,221 | 5 | 1343,291 |
| modèle 10 | D + O + B | Point d'écoute | 1346,936 | 1,866 | 9 | 1328,936 |
| modèle 11 | D + O + V | Point d'écoute | 1345,086 | 0,016 | 9 | 1327,086 |
| modèle 12 | D + O + V + B | Point d'écoute | 1347,084 | 2,014 | 10 | 1327,084 |
| modèle 13 | D * O | Point d'écoute | 1352,047 | 6,977 | 12 | 1328,047 |
| modèle 14 | D * B | Point d'écoute | 1347,309 | 2,239 | 6 | 1335,309 |
| modèle 15 | D * O + V | Point d'écoute | 1351,436 | 6,366 | 13 | 1325,436 |
| modèle 16 | D * O + B | Point d'écoute | 1353,826 | 8,756 | 13 | 1327,826 |

***Tableau 15 : résultats des principaux modèles mixtes généralisés (GLMM) réalisés sur la variable réponse « erreurs de distance corrigées ». Abréviations des effets fixes : D=distance d'émission ; O=observateur ; B=nuisance sonore ; V=vitesse du vent ; H=hygrométrie ; T=température. « + » effet additif entre effets fixes ; « * » interaction complète entre effets fixes.***

Au vu des résultats obtenus avec le modèle retenu, nous constatons que la distance d'émission séparant la « fausse chevêche » des observateurs a un effet significativement négatif sur les erreurs d'estimation des distances de cette dernière (***cf. Tableau 16, page 81***). Cela signifie alors que plus la « fausse chevêche » se situe loin des observateurs, plus ils sous-estiment sa distance réelle. Notons par ailleurs que des différences significatives existent entre observateurs parmi lesquels l'observateur 5 sous-estime significativement davantage la distance d'émission de la « fausse chevêche » par rapport à l'observateur dit « moyen ».

| | Coefficient | ± | Ecart-type | valeur de t | P "estimée"1 |
|---|---|---|---|---|---|
| Observateur "moyen"2 | 18.62 | ± | 16.85 | 1.105 | 0.2692 |
| Distance d'émission | -43.57 | ± | 10.01 | -4.352 | < 0.001 *** |
| Observateur 1 | -4.1 | ± | 18.90 | -0.217 | 0.8282 |
| Observateur 2 | 31.06 | ± | 18.40 | 1.687 | 0.0916 |
| Observateur 3 | 35.19 | ± | 20.56 | 1.712 | 0.0869 |
| Observateur 4 | 17.18 | ± | 19.16 | 0.897 | 0.3697 |
| Observateur 5 | -79.33 | ± | 19.91 | -3.985 | < 0.001 *** |

***Tableau 16 : résultat du meilleur modèle mixte obtenu sur les erreurs de surestimation et de sous-estimations des distances de la « fausse chevêche » (i.e. distances d'erreurs « corrigées ») par 5 observateurs expérimentés. 1_Les P values « estimées » ont été calculées à partir des valeurs de t. Sous une loi normale, nous pouvons considérés qu'une valeur de t ∉ [-1.96 ; + 1.96] donne une P value significative. 2_ L'observateur dit « moyen » est défini comme un observateur fictif situé au « centre » des 5 observateurs étant donné que la somme des coefficients de l'ensemble des observateurs est égale à 0.***

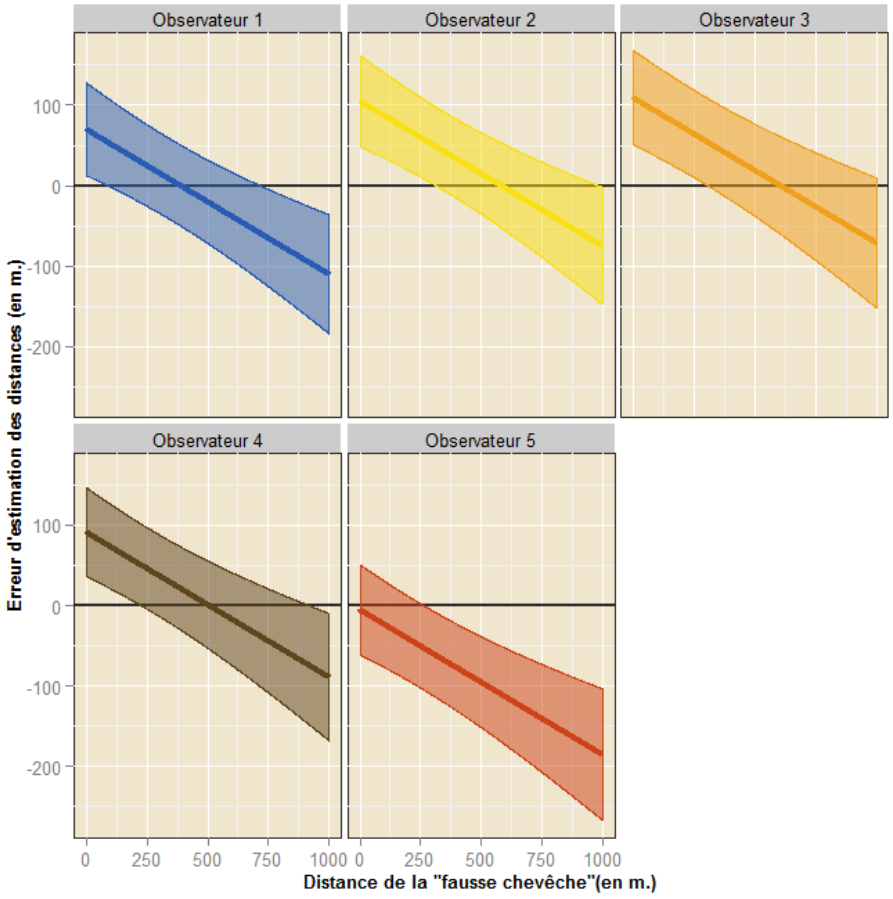



***Figure 29 : erreurs de sur et sous-estimations des distances de la « fausse Chevêche d'Athéna » par cinq observateurs en fonction de sa distance d'émission vis-à-vis de ces derniers. Les courbes représentent les valeurs prédites (moyenne et intervalles de confiance à 95 %) par le meilleur modèle (distance de la « fausse chevêche » + observateurs).***

La distance à laquelle se situe une chevêche qui se manifeste par rapport aux observateurs à un effet considérable sur leurs erreurs d'estimation de la distance exacte de celle-ci. Ce degré d'imprécision varie d'une surestimation moyenne de 56 mètres par rapport à sa distance réelle lorsque cette chevêche se manifeste à 100 mètres des observateurs, à une sous-estimation moyenne de plus de 61 mètres quand elle est détectée au-delà de 750 mètres (***cf. Tableau 16, page 81***). À l'exception de l'observateur 5 qui tend à toujours sous-estimer la distance réelle d'une chevêche quelle que soit sa distance d'émission, l'ensemble des observateurs surestime sa distance exacte d'émission quand celle-ci se manifeste dans un rayon d'environ 400 mètres, mais viennent tous à la sous-évaluer lorsqu'elle se manifeste au-delà de 600 mètres. Des différences significatives existent entre observateurs. Si à 100 mètres, la distance d'une chevêche peut être surestimée de plus de 91 mètres par un observateur (observateur 3 ; ***Figure 29, page 81***), elle peut être sous-évaluée d'environ 23 mètres par un autre (observateur 5 ; ***Figure 29, page 81***) ; soit une différence maximale absolue entre observateurs de 114 mètres.
Malgré ces différences de précision entre eux, l'évolution de leurs erreurs de sous et surestimations des distances est identique pour chacun des observateurs. Autrement dit, leurs erreurs d'imprécision quant à l'évaluation des distances évoluent de manière similaire au fur et à mesure que la distance qui les sépare de la chevêche augmente. Ainsi, quelque soit la distance exacte à laquelle se situe une chevêche, l'observateur 5 sous-estime toujours plus sa distance exacte que n'importe quel autre observateur.

### 3. *Angles d'erreurs ou erreurs de direction* (voir Figure 25, page 74)

Lorsqu'ils détectaient la « fausse chevêche », les observateurs estimaient la plupart du temps relativement bien sa direction puisque l'angle d'erreur moyen observé était de l'ordre de 17° (moyenne ± écart-type = 17.42 ± 18.86°).
Toutefois, une variabilité entre point d'écoute a été de nouveau rencontrée, et il est arrivé sur certains d'entre eux que les observateurs se trompent de plus de 50°, avec même un positionnement orienté à 120° par rapport à la direction exacte de la « fausse chevêche » (***cf. Figure 30, ci-contre***). Comme pour l'ensemble des précédentes analyses traitant des capacités auditives des observateurs à localiser un rapace nocturne, l'utilisation de modèles à effets mixtes a permis la prise en compte de cette variation en renseignant la variable « point d'écoute » en tant qu'effet aléatoire.

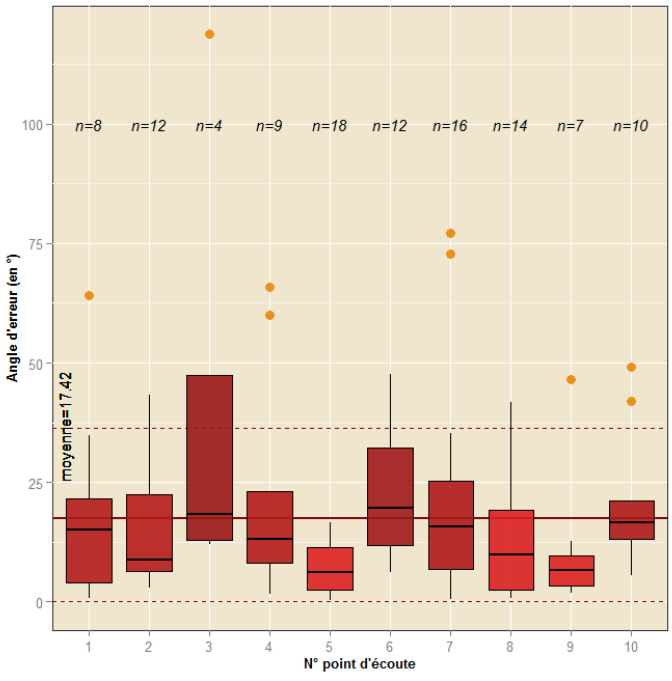



***Figure 30 : angle d'erreur lié à la direction estimée de la « fausse » chevêche par 5 observateurs en fonction des différents points d'écoute. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) ± son écart-type (traits en pointillés).***

| Modèle | Effets fixes | Effets aléatoires | AIC | Δ AIC | Np | Déviance |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Modèle nul | 1 | Point d'écoute | 849,708 | 17,47 | 3 | 843,708 |
| modèle 1 | D | Point d'écoute | 832,238 | 0 | 4 | 824,238 |
| modèle 2 | B | Point d'écoute | 851,326 | 19,088 | 4 | 843,326 |
| modèle 3 | O | Point d'écoute | 855,65 | 23,412 | 7 | 841,65 |
| modèle 4 | V | Point d'écoute | 849,618 | 17,38 | 4 | 841,618 |
| modèle 5 | D + V | Point d'écoute | 832,972 | 0,734 | 5 | 822,972 |
| modèle 6 | D + B | Point d'écoute | 833,832 | 1,594 | 5 | 823,832 |
| modèle 7 | D + O | Point d'écoute | 837,912 | 5,674 | 8 | 821,912 |
| modèle 8 | D + B + V | Point d'écoute | 834,228 | 1,99 | 6 | 822,228 |
| modèle 9 | D * B | Point d'écoute | 835,286 | 3,048 | 6 | 823,286 |
| modèle 10 | D * O | Point d'écoute | 834,794 | 2,556 | 12 | 810,794 |
| modèle 11 | D* V | Point d'écoute | 834,778 | 2,54 | 6 | 822,778 |

***Tableau 17 : résultats des principaux modèles mixtes généralisés (GLMM) réalisés sur la variable réponse « angles d'erreur ». Abréviations des effets fixes : D=distance d'émission ; B=nuisance sonore ; O=observateur ; V=vitesse du vent. « + » effet additif entre effets fixes ; « * » interaction complète entre effets fixes.***

À lui seul, l'effet de la distance d'émission de la « fausse chevêche » (modèle 1 ; ***Tableau 17, ci-dessus***) permet d'obtenir un AIC bien plus faible que celui du modèle nul (ΔAIC=17.47). Il s'agit alors de la variable testée qui explique la part la plus importante de la variation des erreurs de direction estimées bien que son pourcentage de déviance expliquée soit seulement de 2,3 % par rapport au modèle nul. Indépendamment des autres variables, les nuisances sonores présentes lors d'un point d'écoute (modèle 2 ; ***Tableau 17, ci-dessus***) n'ont pas d'effet significatif (*P=0.53*) tout comme la puissance du vent (*P=0.16*) qui aurait pu, selon sa direction, provoquer des erreurs de direction plus importantes (modèle 3 ; ***Tableau 17, ci-dessus***) ; du moins, nous ne les avons pas décelées. Contrairement à l'estimation des distances où des différences importantes existaient entre observateurs, nous n'avons pas pu montrer de différences significatives entre eux quant à leur estimation de la direction de la « fausse chevêche » (***cf. Figure 31, ci-dessus***).

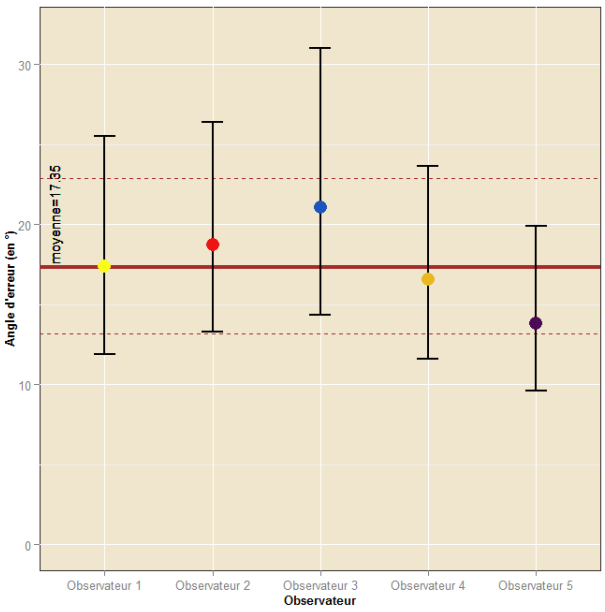



***Figure 31 : angle d'erreur lié à la direction estimée de la « fausse chevêche » par 5 observateurs. Les lignes horizontales représentent la moyenne (trait plein) et ses intervalles de confiance à 95 %(traits en pointillés).***

Au regard de l'ensemble des modèle testés, aucun autre ne permet alors de diminuer la valeur d'AIC ; que ce soit par l'ajout d'une ou plusieurs variables à la distance d'émission (modèle 5 à 8 ; ***Tableau 17, page 83***), que par l'interaction de cet effet avec chacune de ces autres variables testées (modèle 9 à 11 ; ***Tableau 17, page 83***).

Nous avons donc décidé de conserver le modèle tenant compte uniquement de la distance séparant la « fausse chevêche » des observateurs même si 3 autres modèles, un peu plus complexes, ont un AIC quasiment similaire à celui retenu.

| | Coefficient ± Ecart-type | valeur de z | P |
|---|---|---|---|
| Constante | 2.7854 ± 0.1283 | 21.7 | < 0.001 *** |
| Distance d'émission | -0.4274 ± 0.0872 | -4.9 | < 0.001 *** |

***Tableau 18 : résultats (avec un lien log) du meilleur modèle mixte obtenu sur les erreurs de direction estimées de la « fausse chevêche » (i.e. angles d'erreur) par 5 observateurs expérimentés.***

La distance d'émission de la « fausse chevêche » vis-à-vis des observateurs a un effet significativement négatif sur leur précision à estimer la direction de cette dernière (***cf. Tableau 18, ci-dessus***). Ainsi, plus la « fausse chevêche » était émise loin des observateurs, plus ils étaient précis quant à l'orientation dans laquelle ils l'estimaient. Ces erreurs de direction plus importantes sur de courtes distances semblent intuitives sachant qu'elles sont probablement liées à la réverbération du son contre les murs et autres bâtisses présents dans un village. L'observateur situé à proximité d'une chevêche mais séparé d'elle par différents obstacles est alors directement pénalisé par la réverbération des vocalises qu'elle émet. Au contraire, sur de longues distances l'observateur peut mieux localiser la source d'émission réelle sans être perturbé par la réverbération du son qui tend à s'atténuer avec la distance.

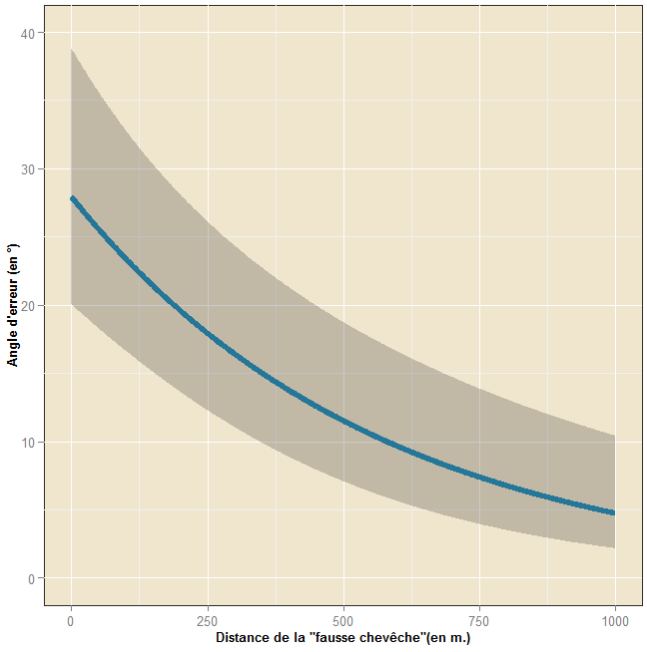



***Figure 32 : angle d'erreur lié à la direction estimée de la « fausse chevêche » par cinq observateurs en fonction de sa distance d'émission vis-à-vis de ces derniers. Les courbes représentent les valeurs prédites (moyenne et intervalles de confiance à 95 %) par le meilleur modèle (distance).***

Ainsi, les erreurs de direction sont supérieures à 23.4° en deçà de 100 mètres tandis qu'elles ne seront plus que de 7.4° lorsque la Chevêche d'Athéna se situe au-delà de 750 mètres de

l'observateur (***cf. Figure 32, page 84***). L'évolution de la diminution de ces erreurs n'est pas linéaire en diminuant plus fortement à faibles distances (différence de près 10° entre 0 et 250 mètres pour finalement tendre à une certaine stabilité lorsque l'espèce s'éloigne sur des distances plus importantes (différence de moins de 3° entre 750 et 1 000 mètres).

## D. Discussion

Comme nous avons pu le constater auparavant sur le comportement vocal de la Chevêche d'Athéna ou sur les acuités auditives des observateurs à la détecter, la distance qui sépare l'individu de l'observateur demeure la principale variable influente testée, qui cette fois ci, influe sur les précisions de localisation de l'espèce.

L'augmentation de cette distance conditionne aussi bien l'estimation de la direction dans laquelle l'observateur situe l'espèce (i.e. angle d'erreur, qui diminue avec la distance) que l'évaluation de la distance à laquelle il pense qu'elle se manifeste (i.e. profondeur de champ, qui augmente avec la distance).

Si l'erreur moyenne de localisation devient significativement plus importante (P=0.0011 ; ***cf. Tableau 14, page 77***) en augmentant d'environ 140 mètres pour une distance d'émission à l'observateur passant de 100 à 1 000 mètres, la direction dans laquelle se situe l'espèce sera mieux estimée en passant d'une erreur de 23° à 5° sur ce même pas de distance. Cela permet d'en déduire que les erreurs de localisation sur de longues distances seront plus liées à des erreurs d'estimation de profondeur qu'à l'estimation de la direction dans laquelle on estime que l'espèce se manifeste.

Le phénomène inverse se produit lorsque l'espèce se manifeste proche de l'observateur. Ces erreurs de direction sur de courtes distances sont vraisemblablement causées par la réverbération du son contre des obstacles (zones bâties…) qui, à faible distance, peuvent facilement biaiser la perception de la direction du son (Bibby et Buckland, 1987).

La difficulté à localiser une espèce au chant de nuit est telle que nous avons observé des différences significatives entre observateurs, comme cela avait été démontré lors de la réalisation d'Indices Ponctuels d'Abondance (Alldredge *et al.*, 2007b).

Bien qu'ils soient tous expérimentés, un des 5 observateurs améliore sa précision de localisation au fur et à mesure que la distance de la chevêche augmente tandis qu'un autre devient nettement moins précis lorsqu'elle s'éloigne de lui (***cf. Figure 27, page 78***). Notons toutefois que ces erreurs de localisation évoluent de façons quasiment similaires pour les 3 autres observateurs.

Au vu de l'ampleur des écart-types et/ou intervalles de confiance, il semblerait par ailleurs qu'un même observateur puisse positionner une chevêche à différentes distances alors que celle-ci se manifeste au même endroit (***cf. Figure 27, page 78***).

Quoique qu'il en soit, lorsqu'une chevêche chante et/ou crie près d'un observateur, ce dernier aura tendance à surestimer sa distance réelle tandis que lorsqu'elle se situe loin, il l'a sous-estime (***cf. Figure 29, page 81***). Parmi les autres variables testées, nous n'avons détecté aucun autre effet significatif expliquant ces erreurs de localisation. Cette absence de significativité peut être liée au fait que peu de variables ont été prises en compte (n=5) ainsi qu'à la faible variabilité de leurs valeurs au cours du protocole (vitesse du vent, hygrométrie).

Nous aurions alors pu coupler la vitesse du vent avec sa direction ce qui aurait potentiellement permis de mieux expliquer certaines erreurs de localisation de l'espèce. Enfin, une autre limite déjà élucidée lors du taux de détection des observateurs résulte dans la durée d'émission qui, en étant limitée à 30 secondes, laisse peu de temps à l'observateur pour localiser l'individu, et éventuellement le repositionner.
Afin de conforter les résultats obtenus, il serait intéressant de multiplier le nombre de points d'émission de la repasse ainsi que d'augmenter le nombre de participants en sélectionnant aussi bien des observateurs novices que des observateurs expérimentés.
Toujours est-il que ces erreurs importantes d'estimation des distances faites par les observateurs peuvent alors largement biaiser les densités estimées de l'espèce recensée (Marques, 2004) lorsque celle-ci est détectée. Ces imprécisions peuvent créer une incapacité à distinguer deux individus proches qui se manifestent tour à tour, mais surtout engendrer possiblement de nombreux doubles comptages liés notamment à l'attraction des individus par la repasse, conduisant ainsi à une surestimation du nombre d'individus.

***Conclusion :***

À première vue, le dénombrement des rapaces nocturnes peut sembler plus simple que celui des passereaux puisqu'en étant super-territoriales, peu d'espèces et/ou d'individus chantent sur le même point d'écoute, laissant plus de temps à l'observateur pour recenser et localiser chaque individu qui vocalise (Simons *et al.*, 2007). Ainsi, nous pourrions penser que les doubles comptages ou bien même les individus « inventés » (Alldredge *et al.*, 2008) seraient moins susceptibles d'exister lors de tels recensements.
D'autre part, les rapaces nocturnes émettent des vocalises plus puissantes que celles des passereaux, qui plus est sur des fréquences de chants plus basses, permettant d'entendre leur chant plus distinctement et sur de plus grandes distances ; surtout de nuit où les nuisances sonores sont moins importantes que durant la journée (Simons *et al.*, 2007).
Pourtant, comme nous avons pu le constater, de nombreux facteurs sont à même de complexifier fortement les recensements, induisant des biais parfois en sens opposé dans l'estimation des effectifs. Ces obstacles quant à l'estimation des abondances des rapaces nocturnes sont de deux ordres, résultant d'une part de problèmes de détection de l'espèce, et d'autre part de difficultés de distinction des individus relatives à l'imprécision de leur localisation.
Tout d'abord, un individu présent sur un point d'écoute peut ne pas être détecté même lorsque la repasse est utilisée. Parmi l'ensemble des variables testées, la distance séparant l'individu de l'observateur/repasse est, comme nous l'attendions, l'effet majeur affectant ce processus de détection. Grâce à ces protocoles expérimentaux, nous avons pu quantifier les effets significatifs de cette variable à la fois sur les comportements vocaux de la Chevêche d'Athéna (taux de réponse, temps de latence), sur son taux de détection, mais aussi sur ses erreurs de localisation estimées par les observateurs.
Parmi les trois composantes du taux de détection (***cf. page 45***), nous avons pu montrer que la principale cause de diminution de ce dernier était essentiellement liée aux acuités auditives des observateurs. Nous nous sommes en effet aperçus que la diminution du taux de réponse en

fonction de la distance de la repasse était en fait essentiellement dépendante de l'acuité auditive de l'observateur, que nous pensions suffisante pour entendre une chevêche jusqu'à 1 000 mètres. Cela suggère donc que l'espèce répond la plupart du temps à la repasse quelle que soit sa distance, mais que les observateurs sont moins habilités à détecter ses vocalises sur de longues distances (***cf. Figure 24, page 70***).

Outre la distance entre l'individu et l'observateur, nous avons pu identifier et quantifier l'effet d'autres variables qui entrainaient, bien que dans une moindre mesure, une diminution significative de la détection de l'espèce lors d'un recensement par points d'écoute. C'est notamment le cas de la phénologie de reproduction de l'espèce qui, quelle que soit la distance de la repasse, répond significativement moins ($P<0.001$) lorsqu'elle élève ses jeunes que lorsqu'elle défend son territoire et/ou commence à couver. Enfin, nous avons pu démontrer que le taux de détection de la chevêche par les observateurs se voyait diminuer d'environ 20 % lorsque des nuisances sonores altèrent l'écoute.

Nous avons également montré que des observateurs, bien qu'expérimentés, localisaient de façon incertaine les individus en devenant de moins en moins précis quant à leur estimation de l'emplacement réel de l'espèce au fur et à mesure que la distance augmentait. Malgré des différences significatives entre observateurs, ces derniers avaient par ailleurs tous tendance à surestimer la distance réelle d'une chevêche quand elle se situait proche d'eux, et au contraire à la sous-estimer lorsqu'elle se manifestait relativement loin. Outres ces erreurs d'estimation des distances, des erreurs de direction ont été notées où les observateurs se trompaient en particulier lorsque l'espèce vocalisait à proximité d'eux. Dans un contexte de recensement nocturne, nous pouvons donc nous attendre à ce que ces erreurs d'estimations entrainent des problèmes de distinction d'individus se traduisant par exemple par des doubles comptages, ou au contraire par des individus ignorés lorsque ces derniers chantent proches les uns des autres. Ces erreurs peuvent se complexifier d'avantage lorsque les déplacements nocturnes des individus provoqués par la repasse ne sont pas perçus par l'observateur.

Ces principaux effets, couramment ignorés lors de l'évaluation des densités/effectifs des rapaces nocturnes, entrainent pourtant, soit une sous-estimation de leurs densités réelles (i.e. processus de détection), soit au contraire une surestimation de leur effectif (i.e. doubles comptages). La quantification de ces principaux effets en lien avec l'évolution de la distance demeure donc primordiale pour évaluer les densités réelles d'une espèce en distinguant le mieux possible les absences réelles des « fausses absences », tout comme les phénomènes de doubles-comptages. Ces mesures, alors inquantifiables lors d'un point d'écoute où la présence et la distance de l'espèce reste inconnues, devraient nous servir à corriger les effectifs observées lors des enquêtes départementales nocturnes réalisées en 1999/2000 et 2009/2010 afin de s'approcher au mieux des densités réelles en Deux-Sèvres. Parallèlement, nous corrigerons également ces densités en tenant compte de différentes variables environnementales (i.e. données d'habitats et bioclimatiques).

# Chapitre IV – Application des résultats : effectifs, distibution et tendances d'évolution de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc Scops à l'échelle du département des Deux-Sèvres

# I. L'enquête nocturne départementale

## A. Protocole de l'enquête nocturne : un recensement départemental

### 1. *Contexte et objectif*

Initiée pour la première fois en 1999/2000, l'« enquête nocturne » départementale avait pour objectif principal d'évaluer les effectifs et la distribution de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops en Deux-Sèvres. Excepté le fait que ces deux espèces étaient certifiées nicheuses sur le département, nous n'avions aucune connaissance sur leur statut de conservation à la fin des années 1990. Bien que les deux soient signalées en déclin dans de nombreuses régions d'Europe, leurs tendances d'évolution ainsi que leur distribution à l'échelle départementale demeuraient mal connues à cette époque. La seule référence au sujet de leur effectifs était la l'essaie de synthèse de Génot et Lecomte (1998) qui estimaient la population deuxsévrienne de Chevêche d'Athéna à un minimum de 40 couples à partir des résultats déparmentaux DE l'époque (GODS, 1995) ; tandis que celle de Petit-duc scops était, à la même période, évaluée entre 10 à 20 couples (Bavoux, 1999).

Face à ce manque global de connaissances, un partenariat entre deux structures aux compétences complémentaires a été mis en place pour mener à bien cette enquête. Basée sur le protocole établi par le Centre d'Études Biologiques de Chizé (Bretagnolle *et al.*, 2001), cette enquête départementale a été coordonnée par le Groupe Ornithologique des Deux-Sèvres qui, grâce à son réseau de bénévoles, pouvait prétendre à la couverture du département dans un laps de relativement court (i.e. 2années).

Par la suite, cette enquête a été reconduite suivant un protocole similaire en 2009/2010 ; soit dix années plus tard, dans le but d'établir des tendances d'évolution de ces espèces, toutes deux inscrites sur la liste rouge des oiseaux nicheurs du Poitou-Charentes.

Un recensement des populations de Chevêche d'Athéna et de Petit-duc scops à une échelle aussi large (ensemble du département des Deux-Sèvres), dans un temps relativement court (2 ans), et reproduit dix ans plus tard selon un même protocole n'avait encore jamais été réalisé en France.

### 2. *Champ d'application*

Le périmètre retenu lors des deux enquêtes nocturnes réalisées à dix années d'intervalles a été identique afin de permettre une comparaison directe des résultats. Il a été décidé de retirer de la zone échantillonnée les secteurs présentant un faciès forestier trop dense pour correspondre aux biotopes des espèces recherchées ; tout comme les agglomérations importantes (Niort, Saint-Maixent-l'Ecole et Thouars).

Par ailleurs, deux types d'échantillonnage ont été retenus, prenant en compte les deux entités paysagères dominantes du département, à savoir la plaine céréalière et le milieu bocager. L'échantillonnage réalisé en plaine comprend alors la quasi-totalité des communes situées au sud d'une ligne allant de Coulonges-sur-l'Autize (côté ouest) à Pamproux (côté est)

auxquelles s'ajoute l'ensemble des communes de la plaine de Thouars au nord-est du département, afin d'assurer un recouvrement pratiquement exhaustif des plaines céréalières. Au contraire, il a été décidé de disposer 20 quadrats échantillons de 25km² au sein du bocage permettant de couvrir 17.2 % de sa superficie totale.
Au total, 177 communes et 20 quadrats échantillons de 2 500 ha ont été inclus dans l'échantillonnage départemental représentant une surface totale d'environ 3 542 km², soit près de 60 % du territoire deux-sévrien (***cf. Annexe VII***). Deux années par enquête ont été nécessaires pour couvrir cette superficie.

### *3. Protocole*

En raison de la vaste superficie à échantillonner, la technique des points d'écoute nocturnes a été adoptée. Par ailleurs, afin d'augmenter le nombre de contacts par point, l'utilisation de la repasse à destination des deux rapaces nocturnes a été utilisée.
Du fait de la disparition de leurs habitats originels en plaine céréalière, la Chevêche d'Athéna et le Petit-duc scops semblent être essentiellement présents au cœur des villages où des sites de nidification favorables à ces espèces cavernicoles subsistent (Cornulier et Bretagnolle, 2006). Il a donc été décidé de réaliser un échantillonnage préférentiel ne couvrant pas la globalité des communes, ce qui fait que les points d'écoute ont été disposés en bordure de villages et hameaux ainsi qu'à proximité des fermes et autres bâtisses isolées. Chaque point d'écoute était placé de telle sorte que deux points adjacents étaient distants d'au moins 500 mètres.
Dans l'autre milieu, étant donné que nous n'avions aucune idée de la répartition de ces deux rapaces nocturnes en milieu bocager, les points d'écoute à l'intérieur des quadrats ont été disposés de façon orthonormée selon un quadrillage à maille de 1 km, indifféremment du bâti. Pour faciliter l'accès à ces points d'écoute nocturnes, leur positionnement s'est vu déplacé sur les voies carrossables les plus proches, tout en veillant à garder au mieux une distance d'un kilomètre entre chaque point. Ainsi, chacun des quadrats de 2 500 ha se voyait composé de 25 points d'écoute.
Au total, ce sont donc 2 470 points d'écoute qui ont été disposés sur le département en 1999/2000, dont 500 points dans la Gâtine et le Bocage bressuirais, et 1 970 points en plaine céréalière et autres milieux ouverts. Ce nombre total de points positionnés lors de la seconde enquête est passé à 2 452 du fait d'un changement de la structure coordinatrice sur la commune de Celles-sur-Belle où seulement 3 points ont été assurés en 2009/2010 contre 21 en 1999/2000.
Notons, par ailleurs que 37 points d'écoute se sont vus déplacés de plusieurs centaines de mètres entre les deux enquêtes du fait que certaines voies carrossables en 1999/2000 sont devenues inaccessibles 10 années plus tard (destruction de chemins, voies privées…) lors de la seconde enquête.
Les prospections se sont déroulées et échelonnées sur 3 mois consécutifs au cours desquels deux passages ont été effectués par point d'écoute en priorisant les soirées aux conditions météorologiques favorables (i.e. vent nul à faible ; absence de pluie).

Réalisé entre le 15 mars et le 15 avril, le premier passage était essentiellement destiné au recensement de la Chevêche d'Athéna en incluant son pic d'activité vocal (Génot, 2001) ; bien que les premiers petits-ducs pouvaient déjà être entendus.
Le second passage, effectué du 15 mai au 15 juin, ciblait davantage le Petit-duc scops et, dans le même temps, permettait le contact de chevêches dont certaines n'avaient pas été détectées lors du premier passage.
Les horaires de prospection étaient bien définis en s'étalant du coucher officiel du soleil +2 à 3 heures pour les deux espèces. Cela signifiait concrètement que, dans la limite du possible, la repasse ne devait pas excéder minuit en heure d'hiver et 1 heure du matin en heure d'été.
La durée par point d'écoute était de 5 minutes durant lesquelles l'observateur devait dénombrer et localiser l'ensemble des contacts de chevêche et de petit-duc détectés depuis le point, leurs types de vocalises émises (chant, cri, cri de duo), et si possible leur sexe (mâle, femelle, jeune).
Une fois arrivé sur le point et après avoir renseigné la date et l'heure de début d'écoute, l'observateur commençait par 1 minute d'écoute afin de déceler les éventuels chanteurs spontanés. À la suite de quoi la repasse, composée de 30 secondes de hululements et de cris de Chevêche d'Athéna suivis par 30 secondes de chants de Petit-duc scops, était émise ; soit une durée totale d'une minute. Enfin, un temps d'écoute de 3 minutes permettait à l'observateur de déceler les potentielles réponses émises suite à ce stimulus.
Pour finir, les conditions météorologiques (vent, pluie, nébulosité, lune) rencontrées durant le point d'écoute étaient à indiquer sur la fiche de terrain, tandis que chaque individu devait être localisé le plus précisément sur une carte à l'aide d'une croix, en précisant s'il était contacté avant et/ou après la repasse.
À titre informatif, les autres rapaces nocturnes (Effraie des clochers, Chouette hulotte, et Hibou moyen-duc – *Asio otus*) étaient également systématiquement renseignés sur la carte terrain, mais ne feront pas l'objet d'une analyse spécifique dans ce mémoire.

## B. Description des données

### 1. *Effort de prospection*

Sur les 2 470 points à réaliser au cours de la première enquête nocturne, 2 379 ont été effectués parmi lesquels 888 n'ont fait l'objet que d'un seul des deux passages initialement prévus. Ainsi, 1 491 points ont été réalisés à la fois en mars/avril et en mai/juin (***cf. Annexe VIII***). Le premier passage (15-mars/15avril) de 1999/2000 a permis une meilleure couverture du département par rapport au second puisque 2 018 points d'écoute ont été réalisés lors de cette première phase de prospection contre uniquement 1 852 au cours de la seconde (15 mai/15juin). Parmi les points non effectués durant cette première enquête, notons la totalité de ceux compris dans l'un des 20 quadrats bocagers.

Concernant les prospections réalisées durant la seconde enquête (2009/2010), 2339 des 2452 points d'écoute prévus ont été réalisés au moins une fois. 297 d'entre eux ont fait l'objet d'un seul passage, tandis que les 2 042 points restants ont été effectués à la fois en mars/avril et en mai/juin (***cf. Annexe VIII***). Là encore, plus de points ont été réalisés lors du premier passage

(n=2 264 points) que durant le second (n=2 117 points) tandis qu'un autre quadrat échantillon n'a pas été couvert dans sa totalité.

Bien qu'en 1999/2000 le département ait été géographiquement mieux couvert qu'au cours de la seconde enquête (2 379 vs 2 339 points), les prospections réalisées en 2009/2010 ont permis une meilleure pression d'observation, avec 83.3 % des points initialement prévus qui ont été réalisés lors des deux passages contre seulement 62.7 % au cours de la première enquête.
Ces variations quant à la pression d'observation entre les différents passages et enquêtes seront prises en compte lors des analyses traitant des densités estimées du petit-duc et de la chevêche, mais également de leur distribution et de leurs tendances d'évolution.

### 2. *Données recueillies*

- **Chevêche d'Athéna**

Parmi les 2 379 points d'écoute distincts effectués à minima une fois lors de la première enquête, la présence de la Chevêche d'Athéna a été détectée sur 378 d'entre eux. 284 points d'écoute ont révélé sa présence au cours du premier passage contre 205 points lors du second, tandis que 111 points ont permis de déceler l'espèce aussi bien en mars/avril qu'en mai/juin. Cet indice de présence par point d'écoute représente un total de 657 contacts dont près de 60 % ont été obtenus lors du 1er passage (n=395 ; ***cf. Tableau 19, ci-dessous***). Notons par ailleurs que 82.8 % des contacts recueillis lors de cette première enquête ont eu lieu suite à la repasse (n=544).

| | | | Nombre de contacts | Sous-total 1 | Sous-total 2 | TOTAL |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1ère enquête | Passage 1 | Avant repasse | 83 | | | |
| | | Après repasse | 312 | 395 | | |
| | Passage 2 | Avant repasse | 30 | | 657 | |
| | | Après repasse | 232 | 262 | | 1828 |
| 2nde enquête | Passage 1 | Avant repasse | 147 | | | |
| | | Après repasse | 578 | 725 | | |
| | Passage 2 | Avant repasse | 49 | | 1171 | |
| | | Après repasse | 397 | 446 | | |

***Tableau 19 : nombre de contacts de Chevêche d'Athéna obtenus au cours des deux enquêtes nocturnes par passage tenant compte de la repasse.***

Lors de la seconde enquête, 659 points d'écoute ont permis de détecter la présence de l'espèce sur les 2 339 points effectués au moins une fois. La majorité des points avec présence décelée de l'espèce ont eu lieu au premier passage (n=498) correspondant à un total de 725 contacts contre seulement 446 lors du second ; lesquels ont été obtenus à partir de 340 points d'écoute (***cf. Tableau 19, ci-dessus***).

Le taux d'occurrence moyen (TOm) de l'espèce, correspondant au rapport entre le nombre de points total avec contact sur le nombre total de points effectués, apparait alors plus élevé lors de la seconde enquête (TOm=0.19) qu'au cours de la première (TOm= 0.13).
Remarquons de nouveau l'efficacité de la repasse lors de cette enquête menée en 2009/2010 qui a permis de détecter cette fois-ci plus des trois quarts (83,3 %) des contacts.
Quelle que soit l'enquête, ce stimulus semble d'ailleurs plus efficace lors du second passage au cours duquel plus de 8 individus sur 10 sont contactés (***cf. Figure 33, ci-dessous***).
Ceci peut s'expliquer par le fait que le pic d'activité vocale de l'espèce, alors moins important qu'au 1er passage, induit logiquement une baisse du nombre de chanteurs spontanés.

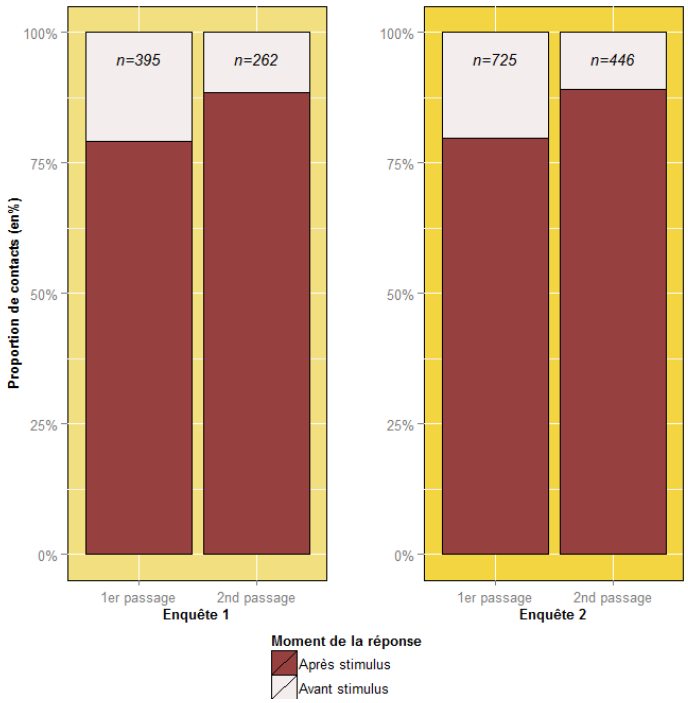



***Figure 33 : proportion des contacts de Chevêche d'Athéna obtenus avant et après la repasse lors de chacun des passages des deux enquêtes nocturnes***

- **Petit-duc scops**

Lors de la première enquête, la présence du Petit-duc scops a été décelée sur 110 points d'écoute différents parmi lesquelles 12 d'entre eux ont permis de contacter l'espèce à la fois au premier passage et au second. Bien que le nombre de points réalisés en mai/juin (n=1 852) soit moins important que durant les mois de mars/avril (n=2 018), 77.63 % des contacts (n=118) ont pourtant eu lieu lors de ce second passage à partir de 94 points d'écoute (***cf. Tableau 20, ci-dessous***).
Ainsi, seulement 28 points d'écoute ont permis de déceler la présence de l'espèce au cours du premier passage correspondant à 34 contacts. Au total, 110 points d'écoute différents ont alors permis de détecter 152 contacts de petit-duc lors de la première enquête nocturne dont 99 d'entre eux ont été obtenus uniquement suite à la repasse (***cf. Tableau 20, ci-dessous***).

| | | | Nombre de contacts | Sous-total 1 | Sous-total 2 | TOTAL |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1ère enquête | Passage 1 | Avant repasse | 19 | 34 | 152 | 283 |
| | | Après repasse | 15 | | | |
| | Passage 2 | Avant repasse | 34 | 118 | | |
| | | Après repasse | 84 | | | |
| 2nde enquête | Passage 1 | Avant repasse | 18 | 51 | 131 | |
| | | Après repasse | 33 | | | |
| | Passage 2 | Avant repasse | 29 | 80 | | |
| | | Après repasse | 51 | | | |

***Tableau 20 : nombre de contacts de Petit-duc scops obtenus au cours des deux enquêtes nocturnes par passage tenant compte de la repasse.***

Même si la pression d'observation fut plus importante au cours de la seconde enquête, que ce soit lors du 1er passage (2 264 vs 2 018 points) ou durant le second (2 117 vs 1 852 points), la présence de l'espèce a été décelée sur seulement 86 points d'écoute différents. Ainsi, le taux d'occurrence moyen (TOm) est passé de 0.04 en 1999/2000 à 0.03 en 2009/2010. 131 contacts ont été obtenus lors de cette seconde enquête, dont 61.01 % (n=80) au cours du second passage. Notons que seulement 5 points d'écoute ont révélé la présence du petit-duc à la fois en mars/avril et en mai/juin.

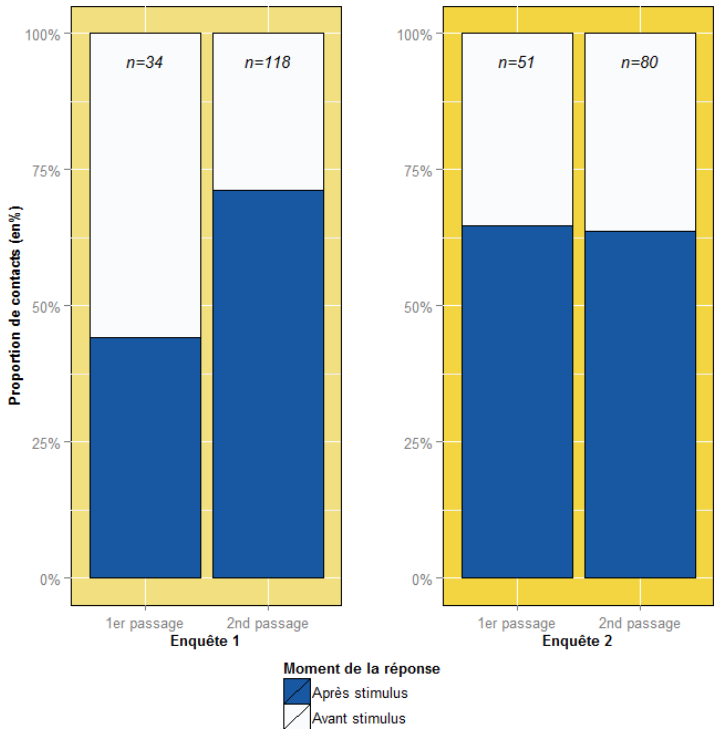



***Figure 34 : proportion des contacts de Petit-duc scops obtenus avant et après la repasse lors de chacun des passages des deux enquêtes nocturnes***

En comparaison avec les résultats obtenus sur la Chevêche d'Athéna, la technique de la repasse apparait moins efficace pour déceler la présence du petit-duc, à tel point que durant le premier passage effectué en 1999/2000, 55,88 % des contacts ont eu lieu avant l'utilisation de ce stimulus (***cf. Figure 34, ci-dessus***). Elle permet néanmoins de détecter en moyenne près de 60 % des contacts, ce qui est loin d'être négligeable au regard du nombre total de contacts (n=283).

Les contacts de Petit-duc scops s'étalent de fin mars à début juillet avec une présence plus importante de l'espèce à partir du mois de mai (***cf. Figure 35, page 96***).

Lors des deux enquêtes, l'individu le plus précoce fut contacté le 27 mars 2000 tandis que la date de contact la plus tardive concerne un mâle chanteur le 1er juillet 1999. À titre informatif, les dates record d'arrivée et de départ observées en Deux-Sèvres sont respectivement le 18 mars 1999 (Villalard, 2003) et le 3 septembre 1936 (collection Ingrand).

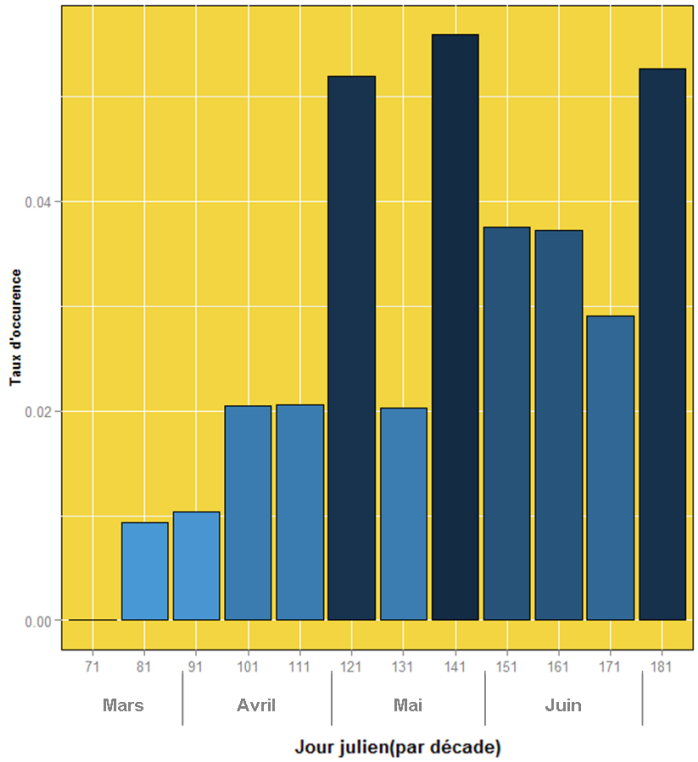



***Figure 35 : taux d'occurrence observé du Petit-duc scops* – Otus scops *en fonction de la date.***

En conclusion, si l'on tient compte de la pseudo-réplication liés au passage, le jeu de données global repose sur **8251 points d'écoute effectués** représentant un total **de 1828 contacts de Chevêche d'Athéna** et **283 contacts de Petits-duc scops**.

# II. Standardisation et distinction des contacts auditifs

## A. Problèmes rencontrés

Comme nous avons pu le constater lors de nos expérimentations, le recensement des rapaces nocturnes par points d'écoute trouve ses limites puisque, d'une part tous les individus ne sont pas détectés même lorsque la méthode la plus efficace est employée, et d'autre part, puisque les erreurs de localisation des individus peuvent être très importantes ; ces deux conséquences étant essentiellement imputables à la distance séparant l'individu de l'observateur.
Cette méthode pourtant indispensable pour évaluer et suivre des populations de rapaces nocturnes à large échelle présente donc plusieurs inconvénients dont certains ont été jusqu'alors peu évoqués, mais qui constituent de réels biais lors du recueil de données sur le terrain. Ceci est notamment le cas de la nature des contacts auditifs et surtout de la distinction, difficile ou impossible, des individus sur le terrain comme en témoignent les erreurs de leur localisation par un observateur.

### *1. Nature des contacts auditifs*

Lorsqu'un rapace nocturne qui vocalise est détecté par l'observateur, encore faut-il en déduire son statut de nidification sur le site si l'on cherche à obtenir un critère représentatif du nombre de couples présents sur une zone donnée.
Si la technique des points d'écoute apparait indispensable pour prospecter de grandes superficies, elle offrira toutefois moins d'indices sur la reproduction et la nidification qu'un suivi spécifique des nichées, alors envisageable seulement sur de bien plus faibles étendues. Ainsi, l'un des inconvénients d'un recensement par points d'écoute est qu'il très difficile, voire la plupart du temps impossible, de s'assurer du statut reproducteur des individus contactés.
Le ou les type(s) de vocalises émises par un individu peuvent offrir un premier indice sur le statut de reproduction notamment lorsqu'il s'agit du chant d'un mâle, ou mieux, des vocalises émises simultanément par un couple.
Dans le cas des rapaces nocturnes et plus particulièrement de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops, la grande majorité des contacts obtenus concerne le chant territorial des mâles. Il est en effet plus rare d'entendre un couple se manifestant (i.e. cris/chants de duos de deux individus non loin à loin), tandis que les cris isolés, bien que plus fréquents, n'offrent aucun indice de reproduction ni la possibilité de déterminer le sexe de l'espèce dans le cas d'une chevêche. Même avec un chant de mâle, il est souvent difficile, si ce n'est impossible de confirmer qu'il s'agit d'un mâle territorial ou bien d'un « flotteur[1] » qui chante sans pour autant avoir un territoire défini.

*1 Un flotteur est défini ici comme un individu (adulte, sub-adulte) non territorial qui recherche activement un territoire vacant et un partenaire disponible (Rohner, 1997). Leur comportement spatial est plus nomade que celui des individus territoriaux en occupant des zones géographiques plus étendues (Rohner, 1997) tout en restant plus discrets que des individus territoriaux (Campioni et al., 2010).*

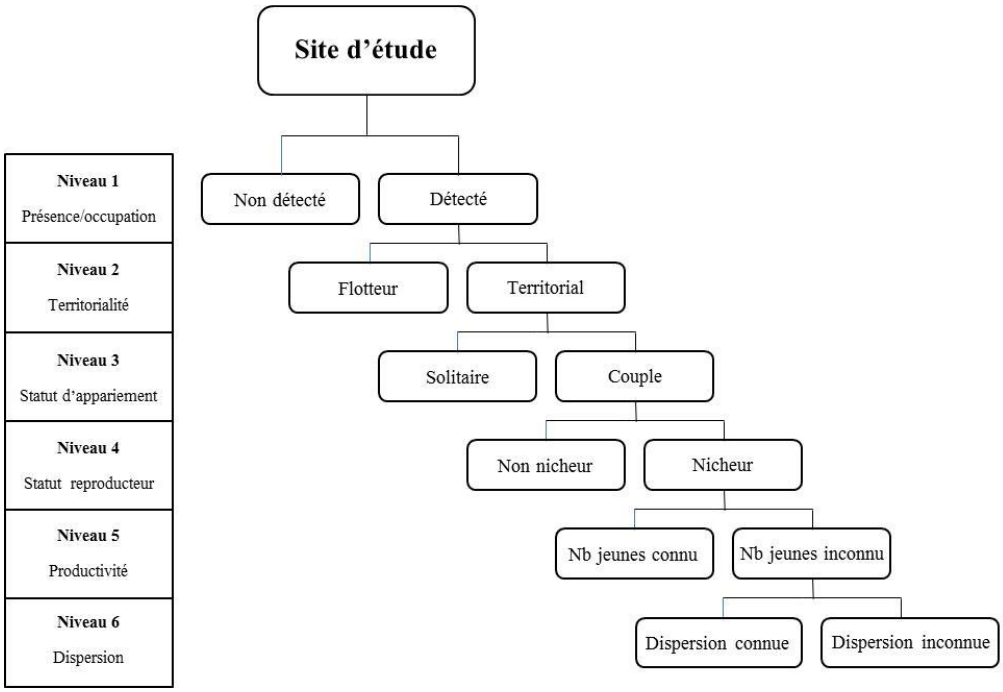



***Figure 36 : niveau d'information lors du suivi des rapaces nocturnes – adaptation française – d'après Hausleitner, 2006, tiré de Hobbs et al., 2005.***

Qui plus est, même lorsque ce chant est émis par un mâle territorial, nous n'avons aucune certitude que ce dernier soit apparié (***cf. niveau 3 ; Figure 36, ci-dessus***) et, si tel est le cas, que ce couple soit nicheur ou non (***cf. niveau 4 ; Figure 36, ci-dessus***).
La multiplication des passages par point peut être alors un bon moyen de pallier cet inconvénient et la répétition des réponses vocales sur un même secteur permet d'augmenter la probabilité de territorialité d'un mâle, voire celle de la nidification d'un couple, sans pour autant donner des indices sur leur succès de reproduction et de dispersions des jeunes (Hausleitner, 2006).
Ces indices de présence, voire de reproduction d'une espèce, peuvent alors se voir complétés par des recherches visuelles pour confirmer la nidification d'un couple entendus plusieurs fois sur un même site (Hausleitner, 2006), ce qui requiert un budget et des moyens humains bien plus conséquents.

### *2. Distinction et dénombrement des contacts auditifs*

Malgré les quelques travaux traitant du comportement vocal des espèces, le comportement spatial de celles-ci demeure très peu connu (Delgado et Penteriani, 2007). C'est particulièrement le cas chez les espèces nocturnes dont les déplacements de nuit demeurent totalement invisibles pour l'observateur. Ainsi, l'une, si ce n'est la plus grosse, des difficultés lors d'un recensement auditif nocturne réside dans la distinction et le dénombrement des individus détectés (*voir* Dawson et Efford, 2009), liés d'une part à l'imprécision de leur localisation souvent très subjective, et d'autre part au déplacement potentiel des individus durant un point d'écoute.

Déjà caractérisés précédemment, ces biais lors du dénombrement des individus peuvent engendrer des erreurs importantes dans l'estimation des effectifs souvent traduites par une surestimation (Buckland, 2006).

Même si les rapaces nocturnes sont considérés comme des espèces très territoriales, il n'est pas rare que plusieurs contacts auditifs de la même espèce puissent être obtenus sur le même point d'écoute. Ceci est particulièrement fréquent chez la Chevêche d'Athéna et le Petit-duc scops qui ont des territoires de tailles modestes (***voir page 23 et page 36***) avec, qui plus est, une distribution sous forme d'agrégats (Génot et Lecomte, 2002) notamment en plaine céréalière (Cornulier et Bretagnolle, 2006).

Plusieurs cas de figures peuvent ainsi entrainer ces problèmes de confusion et de discrimination des individus, que ce soit à partir d'un même point d'écoute, entre points d'écoute relativement proches, ou encore entre différents réplicas sur un même point.

À l'exception d'un contact isolé, des contacts détectés simultanément, ou des contacts auditifs suffisamment éloignés (i.e. direction et/ou distance) pour certifier qu'il s'agit bien d'individus distincts, il est impossible de certifier qu'il ne s'agit pas d'un seul et même individu qui se serait déplacé durant le point d'écoute ; ceci étant d'autant plus vrai lorsque la repasse est utilisée (Proudfoot *et al.*, 2002 ; Zuberogoitia *et al.*, 2011).

Ainsi, lorsque un contact est décelé avant la repasse à une position jugée différente de celle d'après la repasse, l'observateur ne pourra que supposer qu'il s'agit de deux individus distincts en excluant la plupart du temps le fait que ces deux contacts pourraient concerner un seul et même individu qui se serait déplacé en réponse à la repasse.

Ces entraves au dénombrement peuvent également avoir lieu entre points d'écoute suffisamment proches pour détecter un contact auditif qui pourra être jugé comme similaire ou différent selon la subjectivité de l'observateur et son imprécision de localisation. Cette redondance de prospection est d'autant plus probable dans le cadre de ce protocole où les points en plaine céréalière sont pour la plupart distants d'environ 500 mètres (Proudfoot *et al.*, 2002).

Enfin, dans le cadre de ce recensement départemental réalisé en deux passages, un autre cas de figure est à prendre en compte. En effet, un contact auditif peut à la fois être noté au premier et au second passage sur le même point d'écoute mais à une position (jugée) différente, auquel cas il devient très difficile de savoir s'il s'agit ou non du même individu.

Si ces problèmes s'avèrent réels pour le dénombrement des rapaces nocturnes, ils sont d'autant plus récurrents lorsque l'on sait que la localisation auditive des individus par un observateur souffre d'imprécision.

Au regard du positionnement imprécis des individus, cumulé au comportement de l'espèce imprévisible et inconnu par l'observateur de nuit (i.e. déplacement), le dénombrement des rapaces nocturnes par points d'écoute apparait bien plus complexe qu'il n'y parait. Exceptée la mise en place d'émetteurs sur les individus pour obtenir leur localisation précise tout en connaissant leurs différents mouvements suite au stimulus (Delgado et Penteriani, 2007), le dénombrement des rapaces nocturnes sur un point d'écoute demande donc de prendre des décisions importantes basées sur de fortes hypothèses.

# B. Solutions méthodologiques proposées

## 1. Sélection des mâles chanteurs

Comme nous avons pu l'expliciter précédemment, le recensement par points d'écoute nocturne permet au mieux de certifier la présence d'un couple sur un territoire donné. Un indice de nidification est rarement obtenu étant donné l'occurrence anecdotique des cris et/ou chant émis en duos par un couple lors d'une durée d'écoute de 5 minutes. De plus, les cris isolés, bien que plus fréquents chez la chevêche, n'offrent aucune information sur le sexe de l'espèce, ni sur un quelconque indice de territorialité de la part de l'individu émetteur.

Nous avons donc fait le choix de ne conserver, pour les deux enquêtes, que les contacts auditifs de mâles. Cette vocalise est à la fois la plus couramment émise par ces deux espèces, limite la perte de données et offre un premier indice sur l'implication dans la reproduction du mâle émetteur (Hardouin *et al.*, 2007).

Cette sélection des mâles chanteurs suppose alors la conservation d'un seul des deux contacts auditifs lorsque sont concernés des chants et/ou cris de duos émis par un couple. Les tableaux 21 et 22 synthétisent respectivement le nombre de contacts auditifs de mâles chanteurs de Chevêche d'Athéna et de Petit-duc scops recueillis par enquête, passage et repasse.

- **Chevêche d'Athéna :**

| | | | Nombre de Contacts mâles chanteurs | Sous-total 1 | Sous-total 2 | TOTAL |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1ère enquête | Passage 1 | Avant repasse | 70 (84,34%) | 331 (83,80%) | 555 (84,47%) | 1472 (80,53%) |
| | | Après repasse | 261 (83,65%) | | | |
| | Passage 2 | Avant repasse | 25 (83,33%) | 224 (85,50%) | | |
| | | Après repasse | 199 (85,78%) | | | |
| 2nde enquête | Passage 1 | Avant repasse | 106 (72,11%) | 559 (77,10%) | 917 (78,31%) | |
| | | Après repasse | 453 (78,37%) | | | |
| | Passage 2 | Avant repasse | 39 (79,59%) | 358 (80,27%) | | |
| | | Après repasse | 319 (80,35%) | | | |

***Tableau 21 : nombre et proportion de contacts auditifs de mâles chanteurs de Chevêche d'Athéna obtenus au cours des deux enquêtes nocturnes par passage tenant compte de la repasse.***

Sur les 1828 contacts auditifs recueillis lors des deux enquêtes nocturnes départementales, ce sont 1472 contacts auditifs de mâles chanteurs de chevêche qui ont été retenus, soit 80,5 % des données récoltées (***cf. Tableau 21, ci-dessus***). Notons que la proportion de contacts de mâles chanteurs sur l'ensemble des contacts auditifs recueillis demeure plus élevée au cours de la première enquête (84,47 %) que durant la seconde (78,31 %). Nous garderons néanmoins à

l'esprit qu'une part de ces contacts attribués à des mâles chanteurs concernent en réalité des femelles chanteuses dont le chant, bien que différenciable de celui du mâle avec de l'expérience (***voir vocalises de la Chevêche d'Athéna, page 26***), puisse être confondu par certains observateurs. Cependant, cette vocalise, bien moins audible que celle des mâles, reste rare et d'autant plus lorsqu'elle est émise de façon indépendante à celle du mâle. À titre indicatif, sur les 111 réponses recueillies lors du protocole expérimental sur le taux de réponse de la Chevêche d'Athéna (***voir protocole de la repasse, page 48***), seulement 3 femelles chanteuses ont été décelées. Ces chants ont par ailleurs été entendus dans un rayon de 250 mètres autour du site de nidification et étaient exclusivement émis sur de courtes durées en complément du chant du mâle.

- **Petit-duc scops :**

| | | | Nombre de Contacts mâles chanteurs | Sous-total 1 | Sous-total 2 | TOTAL |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1ère enquête | Passage 1 | Avant repasse | 18 (94,74%) | 31 (91,18%) | 139 (91,45%) | 261 (92,23%) |
| | | Après repasse | 13 (86,67%) | | | |
| | Passage 2 | Avant repasse | 30 (88,24%) | 108 (91,53%) | | |
| | | Après repasse | 78 (92,86%) | | | |
| 2nde enquête | Passage 1 | Avant repasse | 17 (94,44%) | 49 (96,08%) | 122 (93,13%) | |
| | | Après repasse | 32 (96,97%) | | | |
| | Passage 2 | Avant repasse | 25 (86,21%) | 73 (91,25%) | | |
| | | Après repasse | 48 (94,12%) | | | |

***Tableau 22 : nombre et proportion de contacts auditifs de mâles chanteurs de Petit-duc scops obtenus au cours des deux enquêtes nocturnes par passage tenant compte de la repasse.***

Par rapport au nombre total de contacts auditifs de Petit-duc scops recueillis (n=283), ce sont 261 contacts de mâles chanteurs qui ont été retenus, soit 92,23 % des contacts recoltés au cours des deux enquêtes nocturnes départementales (***cf. Tableau 22, ci-dessus***). La différence de proportion entre les deux enquêtes est infime : 91,45 % des contacts concernaient des mâles chanteurs au cours de la première enquête contre 93,13 % lors de la seconde. De nouveau, même si le chant de la femelle de petit-duc est différenciable de celui du mâle (***voir vocalises du Petit-duc scops, page 38***), il n'est guère exclu que certaines femelles chanteuses aient pu être notées en tant que mâles chanteurs par certains observateurs. Mais nous condidérons que cette part demeure infime en raison du caractère irrégulier du chant produit par la femelle, rarement émis de façon seule, et le plus souvent produit en réponse au mâle (i.e. chant de duos) (Denac, 2003).

### 2. *Prise en compte des individus non détectés*

Comme nous avons pu le constater lors des protocoles expérimentaux, la distance séparant l'individu de l'observateur est la principale variable influente sur le taux de détection d'un rapace nocturne. Toutefois, la distance maximale entre deux points d'écoute voisins prévue dans le protocole de l'enquête départementale est d'approximativement 1 000 mètres, offrant ainsi à l'observateur une capacité de détection maximale des individus de 500 mètres pour les points d'écoute les plus éloignés. Au regard des résultats obtenus sur les capacités auditives des observateurs à détecter l'espèce, cela signifie que l'observateur détecterait au minimum 67 % des individus au cours d'un seul passage par points d'écoute. Bien que nous ne sachions pas comment évolue ce taux de détection entre les deux passages sur un même point d'écoute, il est fort probable que ce dernier augmente en se voyant cumulé par une part de la détection liée au second passage.

À titre informatif et sans prendre en compte l'effet de la distance, la probabilité de réponse de la chevêche en plaine céréalière agricole des Deux-Sèvres était estimé à 0,88 en mars et à 0,75 en mai, entraînant une probabilité de 0,97 au cours de la saison de reproduction si les probabilités de réponse des deux passages sont supposées être indépendantes (Cornulier et Bretagnolle, 2006).
Nous avons alors fait le choix de ne pas corriger les effectifs par l'évolution du taux de détection liée à la distance lors des analyses, en émettant l'hypothèse forte que la réalisation de deux passages sur un point d'écoute de 5 minute avec utilisation de la repasse a permis de détecter la quasi-totalité des individus dans un rayon maximal de 500 mètres autour du point ; ou du moins que la part d'individus non détectés a eu une influence moindre sur l'estimation des effectifs par rapport aux phénomènes des doubles comptages ; liés notamment aux erreurs de localisations (Proudfoot *et al*., 2002).

### 3. *Discrimination et dénombrement des mâles chanteurs à partir de contacts auditifs spatialisés*

À partir des résultats obtenus au cours des protocoles expérimentaux et de plusieurs publications traitant du comportement spatial de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops, nous proposons ici une méthode de discrimination des différents contacts auditifs spatialisés de mâles chanteurs.
Basée sur des règles de décisions fortes, cette méthode a pour but de convertir le plus objectivement et précisément possible un nombre de contacts auditifs spatialisés de mâles chanteurs en un effectif de mâles chanteurs distincts détectés par point d'écoute et par enquête.
Du fait que chaque point d'écoute au sein d'une même enquête a été réalisé deux fois avec utilisation de la repasse, chacun d'eux s'est alors vu divisé en 4 phases d'écoute[1] distinctes (***cf. Tableau 23, page 103***).

*1 Une phase d'écoute correspond ici à une période durant laquelle un individu peut être entendu sans avoir eu de réelles motivations à se déplacer. Ainsi 4 phases d'écoute ont été attitrées par point d'écoute et par enquête.*

| | | Enquête 1 | Enquête 2 |
|---|---|---|---|
| 1er passage | Avant Repasse | 1ère phase d'écoute | 1ère phase d'écoute |
| | Après Repasse | 2nde phase d'écoute | 2nde phase d'écoute |
| 2nd passage | Avant Repasse | 3ème phase d'écoute | 3ème phase d'écoute |
| | Après Repasse | 4ème phase d'écoute | 4ème phase d'écoute |

***Tableau 23 : attribution par point d'écoute des différentes phases d'écoute tenant compte de la repasse et du passage (15 mars-15 avril / 15 mai-15 juin).***

Chacune de ces phases pouvait alors prétendre à la détection potentielle d'un ou plusieurs contacts de mâles chanteurs ; lesquels ont été systématiquement considérés comme distincts lorsqu'ils étaient décelés à partir d'un même point lors d'une même phase d'écoute.
Autrement dit, dans le cas extrêmement rare où plusieurs contacts auditifs étaient détectés un à un, à différents endroits depuis un même point d'écoute et au cours d'une même phase d'écoute, il a été décidé qu'ils provenaient logiquement d'individus différents.
En effet, il n'y a aucue raison concrète que la localisation respective de ces contacts isolés change brusquement de lieu durant un laps de temps aussi court et de considérer qu'il s'agit d'un seul et même individu qui se serait déplacé de plusieurs centaines de mètres avant de se remettre à chanter.
Toutefois, comme nous l'avons explicité précédemment (***voir page 98***), la localisation des contacts auditifs entre différentes phases d'écoute peut être amenée à évoluer. Celle-ci peut être provoquée, soit par l'utilisation d'un stimulus (i.e. repasse) entrainant l'attrait des individus, soit par une durée importante entre les différents réplicas au cours de laquelle un mâle peut alors avoir changé de poste de chant entre les 2 passages.

Ainsi, 3 règles de décisions chacune adaptée à un cas de figure envisageable sur le terrain ont été établies en prenant aussi bien en compte le déplacement des individus entre ces différentes phases que leurs erreurs de localisation par l'observateur.
L'ensemble de ces étapes de discrimination des contacts spatialisés de mâles chanteurs ont été automatisés à partir des outils du SIG (ESRI ® ArcGIS 10.0) et de l'utilitaire Hawth's Analysis Tools.

- **1ère règle de décision : regroupement des contacts détectés lors d'une même phase d'écoute depuis plusieurs points d'écoute différents :**

En raison du faible espacement entre points d'écoute sur certaines zones provoquant alors du recoupement auditif, il était alors possible qu'un contact puisse être détecté lors d'une même phase d'écoute depuis plusieurs points d'écoute différents sans que l'observateur ne puisse certifier qu'il s'agissait d'un même individu ou d'individus distincts. Toujours est-il que plusieurs localisations étaient couramment renseignées, notamment lorsque les prospecteurs sur ces points en question étaient différents.

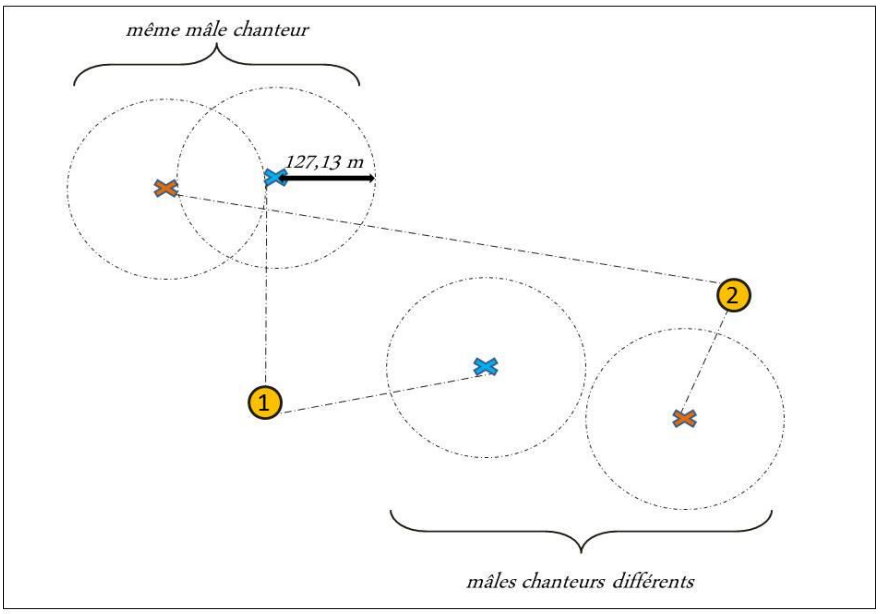



***Figure 37 : distinction des contacts auditifs à l'intérieur d'une même phase d'écoute selon la règle de décision n°1. Les croix bleues représentent les contacts de mâles chanteurs détectés depuis le point d'écoute n° 1. Les croix rouges représentent les contacts de mâles chanteurs détectés depuis le point d'écoute n°2. Les buffers tiennent compte de l'erreur de positionnement des contacts auditifs par l'observateur***

La première règle de décision a donc consisté à regrouper les contacts issus d'une même phase d'écoute mais de points différents en tenant compte de l'erreur moyenne de localisation d'un observateur ; soit 127,13 m (***voir erreurs de localisation, page 75***). Ainsi, lorsque deux contacts étaient localisés à moins de 254,26 m (i.e. 2 x 127,13 m ; ***cf. Figure 37, ci-dessus et Annexe IX***) depuis deux points d'écoute différents, nous avons considéré qu'ils provenaient du même mâle chanteur. Au-delà de cette distance, deux individus distincts étaient comptabilisés en conservant leur localisation respective. Cette règle de décision a été appliquée à chacune des phases d'écoute pour les deux enquêtes.

- **2ème règle de décision : distinction et regroupement des contacts obtenus avant et après la repasse :**

Afin de tenir compte du phénomène d'attraction des individus lié à l'émission de la repasse (Proudfoot *et al.*, 2002), une seconde règle de décision a été établie pour discriminer les différents contacts décelés depuis un même point entre la première phase d'écoute (i.e. avant repasse) et la seconde (i.e. après repasse) puis entre la troisième et la quatrième. Cette étape de distinction a été effectuée indépendamment pour chacune des enquêtes.
Outre l'erreur de localisation moyenne, nous avons donc rajouté une distance de 145 m entre chaque contact obtenu avant et après la repasse, distance correspondant au déplacement moyen d'une chevêche suite à la repasse (Zuberogoitia *et al.*, 2011).

***Nota bene : la distance moyenne de déplacement du Petit-duc scops suite à la repasse n'étant pas connue, nous nous sommes aussi basés sur cette distance de 145 mètres pour simuler l'attrait théorique de l'espèce suite à l'émission de la repasse.***

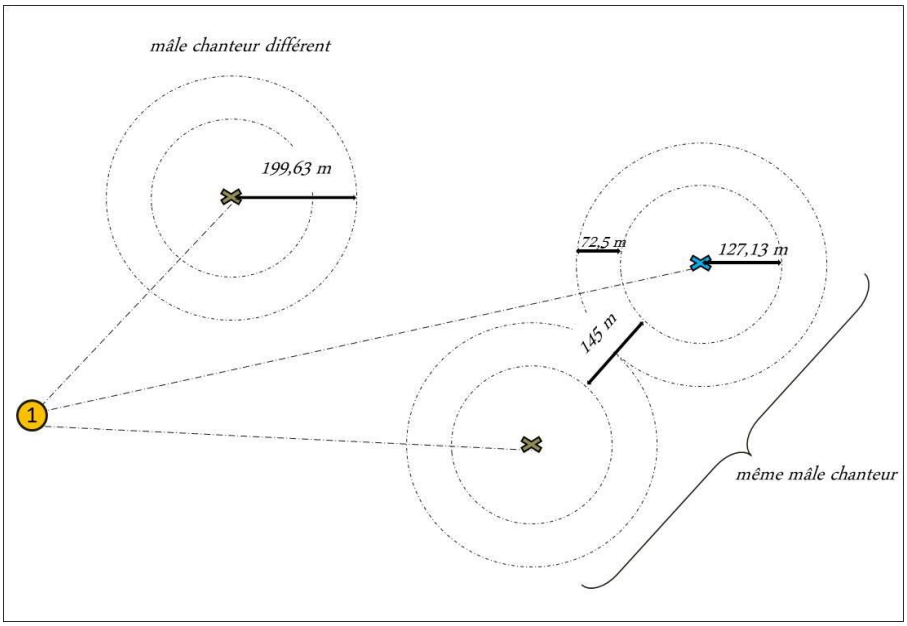



***Figure 38 : distinction des contacts auditifs détectés avant et après la repasse depuis un même point d'écoute selon la règle de décision n°2. La croix bleue représente un contact de mâle chanteur détecté avant la repasse. Les croix marrons représentent les contacts de mâles chanteurs après la repasse. Les buffers tiennent compte de l'erreur de positionnement des contacts auditifs par l'observateur + de l'attrait moyen de l'espèce par la repasse.***

Ainsi, chacun des contacts s'est vu entouré par un buffer de près de 200 m (199,63m) de rayon prenant à la fois en compte l'erreur moyenne de localisation (127,13 m) et la distance de déplacement théorique de l'espèce (i.e. 145/2= 72,5 m) (***cf. Figure 38, ci-dessus et Annexe X***). Autrement dit, si depuis un même point d'écoute un contact obtenu suite à la repasse se situait à moins de 400 m d'un contact décelé avant la repasse, nous considérions alors qu'il provenait du même individu. Pour une distance supérieure, deux individus étaient comptabilisés. Cette étape nous a permis d'obtenir un nombre de mâles distincts pour chacun des passages des deux enquêtes.

- **3ème règle de décision : distinction et regroupement des mâles chanteurs entre les différents passages :**

Afin d'obtenir un nombre de mâles distincts détectés par enquête, une dernière règle de décision a été nécessaire dont son objectif était de différencier au mieux les individus détectés au premier passage de ceux contactés lors du second. Pour ce faire, nous nous sommes basés sur le territoire moyen des deux espèces, à savoir 12,3 ha pour la chevêche (Finck, 1990) et 10,5 ha (Martínez *et al.*, 2007) pour le petit-duc, correspondant à des buffers respectifs de 198 et 183 m de rayon. Ces distances respectives ont chacune été additionnées à celle des 127,13 m précédemment incluse pour tenir compte de l'erreur de localisation moyenne de l'observateur. Ainsi, chacun des individus contactés au premier et au second passage ont été encerclés par des buffers de 325 mètres de rayon pour les mâles chanteurs de chevêche et de 310 m pour les mâles chanteurs de petit-duc (***cf. Figure 39, page 106 et Annexe XI***).
Lorsqu'un mâle chanteur détecté au second passage était positionné en deçà de 650 m pour la Chevêche d'Athéna et de 620 m pour le Petit-duc scops d'un mâle contacté au premier passage, nous considérions qu'il s'agissait du même mâle ayant changé de poste de chant entre les deux passages du recensement.

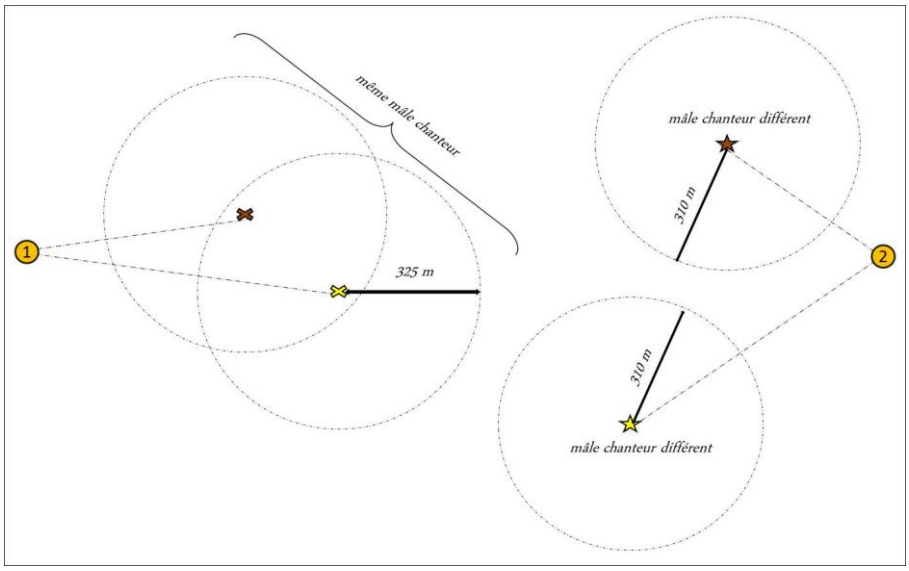



***Figure 39 : distinction des contacts auditifs détectés au premier et second passage selon la règle de décision n°3. Les croix représentent les positionnements des mâles chanteurs de Chevêche d'Athéna. Les étoiles représentent les positionnements de mâles chanteurs de Petit-duc scops. La couleur jaune concerne ceux détectés au 1er passage et la couleur pourpre ceux détectés lors du second. Les buffers tiennent compte de l'erreur de positionnement des contacts auditifs par l'observateur + de la superficie théorique du territoire des deux espèces.***

- **<u>Synthèse des résultats par espèce résultant des différentes règles de décision :</u>**

| | Passage | Repasse | Nb de contacts de mâles chanteurs | Nb mâles distincts par phase d'écoute[1] | Nb mâles distincts par passage[2] | Nb mâles distincts par enquête[3] |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Enquête 1 | 1 | N | 70 | 69 | 302 | 400 |
| | | O | 261 | 261 | | |
| | Total passage 1 | | 331 | | | |
| | 2 | N | 25 | 24 | 209 | |
| | | O | 199 | 197 | | |
| | Total passage 2 | | 224 | | | |
| Total Enquête 1 (1999-2000) | | | 555 | | | |
| Enquête 2 | 1 | N | 106 | 105 | 487 | 633 |
| | | O | 453 | 445 | | |
| | Total passage 1 | | 559 | | | |
| | 2 | N | 39 | 38 | 333 | |
| | | O | 319 | 311 | | |
| | Total passage 2 | | 358 | | | |
| Total Enquête 2 (2009-2010) | | | 917 | | | |

[1] Distinction d'après la règle de décision n°1
[2] Distinction d'après la règle de décision n°2
[3] Distinction d'après la règle de décision n°3

***Tableau 24 : nombre de mâles chanteurs de Chevêche d'Athéna par enquête passage et repasse résultant des différentes règles de décision.***

Selon cette méthode de discrimination des contacts, 400 mâles chanteurs distincts de Chevêche d'Athéna ont été détectés au cours de la première enquête contre 633 lors de la seconde (***cf. Figure 24, page 106***). Si l'on compare ces effectifs au nombre total de contacts de mâles chanteurs initialement détectés, la proportion d'individus doublement comptés est de l'ordre de 30 % (Enquête 1=27,9 % ; Enquête 2= 30,9 %).
Nous pouvons par ailleurs noter que le second passage a permis de détecter près d'un quart de mâles chanteurs jusqu'alors non contactés au premier passage, ceci que soit au cours de la première enquête (24,5 %) que durant la seconde (23,1 %).

| | Passage | Repasse | Nb de contacts de mâles chanteurs | Nb mâles distincts par phase d'écoute[1] | Nb mâles distincts par passage[2] | Nb mâles distincts par enquête[3] |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Enquête 1 | 1 | N | 18 | 18 | 30 | 120 |
| | | O | 13 | 13 | | |
| | Total passage 1 | | 31 | | | |
| | 2 | N | 30 | 30 | 103 | |
| | | O | 78 | 77 | | |
| | Total passage 2 | | 108 | | | |
| Total Enquête 1 (1999-2000) | | | 139 | | | |
| Enquête 2 | 1 | N | 17 | 17 | 40 | 94 |
| | | O | 32 | 32 | | |
| | Total passage 1 | | 49 | | | |
| | 2 | N | 25 | 25 | 61 | |
| | | O | 48 | 48 | | |
| | Total passage 2 | | 73 | | | |
| Total Enquête 2 (2009-2010) | | | 122 | | | |

[1] Distinction d'après la règle de décision n°1
[2] Distinction d'après la règle de décision n°2
[3] Distinction d'après la règle de décision n°3

***Tableau 25 : nombre de mâles chanteurs de Petit-duc scops par enquête passage et repasse résultant des différentes règles de décision.***

Toujours à partir de cette méthode de discrimination, 120 mâles chanteurs de Petit-duc scops ont été contactés au cours de la première enquête contre 94 durant la seconde (***cf. Tableau 25, page 107***). Le pourcentage de doubles comptages s'élève à 13,6 % au cours de l'enquête effectuée en 1999/2000 et à 22,9 % lors de celle de 2009/2010. Contrairement à la Chevêche d'Athéna, la majorité des mâles chanteurs ont été détectés lors du second passage comprenant jusqu'à 75 % de nouveaux mâles contactés.

## C. Limites et discussion de la méthode de sélection et de standardisation des données

### 1. *Mâles chanteurs*

En faisant le choix de ne conserver que les mâles chanteurs dans les analyses, il est envisageable que plusieurs mâles territoriaux aient été retirés du jeu de données, sachant que certains d'entre eux ne se sont possiblement manifestés que par des cris lors des recensements. Ceci concerne seulement la Chevêche d'Athéna puisque le Petit-duc scops se manifeste quasi-exclusivement par son chant.

À l'inverse, il est possible qu'une part des mâles chanteurs retenus concerne des femelles chanteuses. Bien que le chant chez ces deux espèces permette de distinguer les sexes avec de l'expérience (***voir page 26 et page 38***), il n'est pas exclu que certains observateurs se soient trompés en en n'ayant pas réussi à faire cette discrimination. Toutefois, nous considérons cette proportion d'erreur infime en raison du caractère anecdotique des chants isolés de femelles chez ces deux espèces (***voir page 101***).

Enfin, il est également possible qu'une partie des mâles pris en considération soient non appariés et sans territoire défini (i.e. flotteurs). Cela peut devenir encore plus complexe dans le cas du Petit-duc scops, migrateur capable de chanter durant ses haltes migratoires (Mikkola, 1983).

Or, à l'exception de Jacobsen *et al.* (2013) qui se basent sur un très faible échantillon pour indiquer que les flotteurs ont une activité vocale plus importante que les mâles appariés, la plupart des publications s'accordent pour dire que les mâles flotteurs auront tendance à moins se manifester (Rohner, 1997 ; Martínez et Zuberogoitia, 2002 ; Campioni *et al.*, 2010). Cette discrétion, tant sur leur vocalise que sur la localisation des postes qu'ils occupent (*voir* Campioni *et al.*, 2010), les rendent peu décelables à tel point que, chez le Grand-duc d'Amérique, ces individus ne seraient pas détectés lors d'un recensement normal (Rohner, 1997). Qui plus est, dans une population de Chevêche d'Athéna, la part d'individus flotteurs serait de l'ordre 5 à 12 % selon Génot et Lecomte (2002).

Ainsi, même si une part de ces mâles chanteurs détectés concerne indéniablement des flotteurs ne permettant pas de refléter précisément le nombre de couples nicheurs, il offre néanmoins un indice fiable du nombre d'individus impliqués dans un processus de reproduction (Rohner, 1997).

Par rapport à une écoute passive, l'utilisation de la repasse permet en outre de s'affranchir du statut de l'individu sur le site où son chant, suite à l'intrusion d'un mâle étranger, sera alors un indice relativement fiable de son statut territorial.

Une amélioration qui aurait pu être apportée à cette sélection de mâles chanteurs serait de leur attribuer un degré de territorialité tenant compte de la phase d'écoute et du nombre de fois où ils ont été contactés. Ainsi, un coefficient de territorialité plus fort serait attribué aux chanteurs qui répondent à la repasse par rapport aux chanteurs spontanés qui n'y répondent pas. Ce coefficient se verrait augmenter lorsqu'un individu est à la fois détecté au premier et second passage.

### 2. *Subjectivité des règles de décision*

Si les vocalisations constituent le principal signal de communication chez les rapaces nocturnes (Mikkola, 1983), nous ne connaissons que très peu de choses sur leur comportement spatial en lien avec celles-ci (Jacobsen *et al.*, 2013 ; Delgado et Penteriani, 2007). Seul l'équipement des individus par radio-émetteur peut alors prétendre à localiser précisément un individu qui vocalise de nuit, tout en suivant son comportement spatial en lien avec son comportement vocal lié aux interactions avec les autres individus (i.e. voisins, flotteurs, étranger/repasse).
Sans cet équipement, le dénombrement des individus par points d'écoute se base indéniablement sur de fortes hypothèses de discrimination où les erreurs de localisation et les déplacements des individus durant un point d'écoute sont sources de nombreux biais. Les choix effectués sont subjectifs et restent donc discutables ; les règles établies ne peuvent donc être qu'une approximation de la réalité en ignorant l'identité de chacun des mâles, leur localisation précise ainsi que leurs déplacements.

- **Erreurs de localisation :**

L'erreur de localisation des individus choisie dans cette règle de décision est une distance d'erreur moyenne observée au cours d'un protocole expérimental. Bien qu'il nous ait fallu décider d'une distance d'erreur pour cette étape de discrimination des contacts, nous savons pertinemment qu'elle n'est pas figée en pouvant varier selon plusieurs facteurs.
L'une des premières limites est que cette distance a été calculée à partir d'observateurs expérimentés et peut donc être interprétée comme une erreur de localisation minimale. En effet, il est envisageable que cette erreur puisse être encore plus importante dans le cadre de ce recensement départemental où certains observateurs étaient moins entrainés (Simons *et al.*, 2009).
Nous avons également montré des différences d'erreurs de localisation significatives entre observateurs (***voir page 77***) ; lesquelles pouvaient par ailleurs varier pour un même observateur.
Il est donc indéniable que ces erreurs puissent fortement varier sachant que 169 prospecteurs différents ont participé à ces deux enquêtes départementales.
Pour s'approcher au mieux de ces erreurs de localisations réelles, chacune d'entre elles devrait alors être propre à chaque localisation en tenant compte de l'observateur et de son entrainement. Malgré ces variations entre observateurs, le facteur principal entrainant une augmentation de l'erreur de localisation demeure la distance à laquelle est localisé le contact auditif (***voir page 77***). Ainsi, plutôt que de prendre la distance moyenne d'erreur, nous aurions pu pondérer cette erreur de localisation en fonction de la distance supposée du contact auditif.
Enfin, par la mise en place de buffers autour de chaque contact, cela suggère alors une erreur de localisation omnidirectionnelle, qui, en réalité, ne peut s'établir que de façon unidirectionnelle.

- **Evaluation du déplacement des mâles chanteurs lié à la repasse :**

Là encore, la distance que nous avons choisie concernant l'attrait de l'espèce à la repasse ne constitue qu'une moyenne où la variation des distances peut être importante, comme en témoigne l'étude de Zuberogoitia *et al.*, (2011). En effet, malgré le faible nombre d'individus équipés de radio-émetteurs (n= 9), les auteurs notent une variation de distance allant de 0 mètres à 530 mètres (moyenne ± écart-type =145.03±135.56m). L'amplitude de ces déplacements liés à la repasse varie une nouvelle fois au cas par cas en dépendant aussi bien de facteurs intrinsèques au mâle que des facteurs externes (Delgado et Penteriani, 2007).
L'une des raisons pouvant expliquer la variation de ces déplacements serait la densité des mâles chanteurs entrainant une proximité directe avec des voisins. Plusieurs études menées sur les rapaces nocturnes ont en effet montré que les interactions entre congénères étaient plus importantes lorsque leur densité était élevée (Galeotti, 1994 ; Hardouin 2002 ; Jacobsen *et al.*, 2013 ; Delgado et Penteriani, 2007), car les territoires doivent être constamment défendus par leur propriétaire. Il est alors envisageable que les mâles soient amenés à se déplacer d'avantage pour marquer la limite de leur territoire face à un mâle étranger (i.e. repasse) lorsque leur distribution est agrégée. Néanmoins, cette distance d'attrait liée à la repasse est également à pondérer par la superficie des territoires des rapaces nocturnes, qui, si il est restreint, entrainera des déplacements moins conséquents.

- **Délimitation de la taille des territoires :**

N'ayant aucune connaissance sur la taille des territoires de ces deux rapaces nocturnes en Deux-Sèvres, nous nous sommes basés sur les travaux effectués par Finck (1990) pour la chevêche et par Martínez *et al.* (2007) pour le petit-duc. Il s'agit là encore de territoires moyens en sachant que leur superficie et leur agencement spatial peuvent évoluer en fonction de multiples facteurs (disponibilité alimentaire, densité d'individus…). Finck note d'ailleurs une évolution de la taille du territoire au cours de la saison de reproduction (***voir page 23***).
En créant des buffers autour de la localisation du chanteur, nous supposons que celui-ci se situe au centre de son territoire ; lequel est alors représenté théoriquement par un cercle. Or, nous savons que la forme d'un territoire adopte des formes plus complexes où la localisation des postes de chant n'est pas choisie au hasard (Delgado et Penteriani 2007 ; Campioni *et al.*, 2010 ; Jacobsen *et al.*, 2013). En effet, les mâles territoriaux de rapaces nocturnes auront tendance à ne défendre vocalement qu'une partie de leur territoire comme cela a été montré chez la Chevêche d'Athéna (Jacobsen *et al.*, 2013) ou le Grand-duc d'Europe (Delgado et Penteriani, 2007).
Ainsi, si la superposition du domaine vital est possible et habituelle, le cœur du territoire est alors exclusivement occupé par son propriétaire qui le défend vocalement.
Bien que cette délimitation des territoires par buffer ne soit pas optimum, elle offre toutefois une première idée de l'agencement spatial établi entre chaque mâle chanteur (*voir* Martínez *et al.*, 2003) et permet une première distinction entre eux en tenant compte de la superficie du territoire qu'ils occupent.

**À défaut d'équiper la totalité des mâles chanteurs de radio-émetteurs ; opération irréalisable à l'échelle d'un département, cette méthode constitue une première étape dans la discrimination spatiale des différents mâles chanteurs. Bien qu'elle ne reste qu'une approximation en étant basée sur des moyennes de résultats issus de différentes études, elle tient néanmoins compte de l'erreur de placement des contacts auditifs par les observateurs ainsi que du déplacement potentiel des individus et de la superficie moyenne de leur territoire. Elle permet ainsi d'obtenir un nombre de mâles distincts où tous les contacts auditifs ne sont pas considérés comme des individus différents.**

*Une fois ces effectifs de mâles distincts obtenus par unité de surface échantillonnée, nous allons maintenant nous intéresser à l'abondance relative de ces deux rapaces nocturnes en tenant compte des caractéristiques environnementales. Les relations entre la densité de mâles chanteurs et plusieurs variables environnementales spatialement structurées devraient nous permettent de prédire leur distribution à l'échelle départementale et d'en déduire leurs effectifs relatifs en Deux-Sèvres pour chacune des enquêtes.*

# III. Abondance relative, distribution et tendance d'évolution de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops en Deux-Sèvres

## A. Méthodologie

### 1. *Nature et échelle spatiale des variables environnementales*

Pour étudier de façon cohérente les relations entre une espèce et son environnement, l'échelle spatiale d'analyse doit être au moins égale, voire supérieure à la taille du domaine vital de l'espèce considérée. Une autre contrainte qui intervient et qui est cette fois d'ordre pratique, est la résolution spatiale des variables environnementales disponibles. Ainsi la résolution spatiale de l'échantillonnage utilisé pour analyser des données résulte souvent d'un compromis entre ces deux composantes.

Dans le but d'analyser la distribution et l'abondance relative de la chevêche et du petit-duc à l'échelle des Deux-Sèvres, nous avons fait le choix de créer des buffers de 1 000 mètres de rayon autour de chaque point d'écoute (n=2 509) à l'intérieur desquels les mâles chanteurs ont été dénombrés.

D'une superficie de 314,16 ha, ces buffers présentent une taille cohérente vis-à-vis de l'écologie des deux espèces étudiées en intègrant plusieurs territoires (Finck, 1990 ; Martínez *et al.*, 2007) et de leur distance maximale de détection depuis le point d'écoute, tout en étant adaptés à la résolution des variables environnementales retenues par la suite.

À l'intérieur de chacun d'eux, plusieurs variables d'habitats et bioclimatiques ont été extraites à partir du SIG (ESRI ® ArcGIS 10.0).

L'occupation des sols a été caractérisée par les nomenclatures de niveau 3 du Corine Land Cover 2000 (*Union européenne – SOeS, CORINE Land Cover, 2000*) pour la 1ère enquête, et 2006 pour la seconde (*Union européenne – SOeS, CORINE Land Cover, 2006*).

Nous avons fait le choix de procéder à un regroupement de ces nomenclatures en tenant compte de l'écologie des espèces étudiées (***cf. Annexe XII***). Par ailleurs, les nomenclatures CLC relatives aux zones anthropiques bâties n'ont pas été retenues puisque nous disposions d'une information sur la surface bâtie plus précise que la résolution du CLC. Ainsi, sur les 22 nomenclatures initiales du CLC présentes en Deux-Sèvres, le regroupement opéré conduit à retenir 11 variables d'habitat.

Dix-neuf variables bioclimatiques relatives à la température et aux précipitions ont également été extraites sur l'ensemble du département (***cf. Annexe XIII***). Ces valeurs, d'une résolution spatiale légèrement inférieure à 1km, résultent de moyennes mensuelles et/ou annuelles enregistrées sur une période de 30 (1960-1990) à 50 ans (1950-2000) selon la nature des variables (Hijmans *et al.*, 2005).

Au regard du nombre important de variables explicatives, nous avons finalement réalisé une matrice de corrélation afin de mettre en évidence le degré de non indépendance entre chacune d'elles. Lorsque la colinéarité entre deux variables était supérieure à 0.7 (seuil critique ; *voir* Dormann *et al.*, 2013), nous avons retenu la plus pertinente et retiré l'autre afin de limiter la redondance d'information pouvant conduire à une inflation de la variance, et donc une

mauvaise identification des variables explicatives pertinentes dans nos futurs modèles statistiques.

Parmi les 35 variables environnementales, 20 d'entre elles ont donc été retenues pour les analyses (***cf. Tableau 26 ; ci-dessous***) :

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **1** | Surface en haies (ha) | **6** | CLC zones artificialisées (ha) | **11** | CLC vergers (ha) | **16** | CLC plans d'eau (ha) |
| **2** | Superficie bâtie (ha) | **7** | CLC cultures arables (ha) | **12** | CLC prairies (ha) | **17** | Température moyenne annuelle (BIO1) |
| **3** | Linéaire d'autoroutes (m) | **8** | CLC cultures hétérogènes (ha) | **13** | CLC forêts (ha) | **18** | Amplitude des températures quotidiennes (BIO2) |
| **4** | Linéaire de nationales (m) | **9** | CLC cultures en « îlot » (ha) | **14** | CLC landes (ha) | **19** | Température maximum du mois le plus chaud (BIO5) |
| **5** | Linéaire de départementales (m) | **10** | CLC vignobles (ha) | **15** | CLC marais (ha) | **20** | Précipitations moyennes annuelles (BIO12) |

***Tableau 26 : nature des 20 variables environnementales retenues***

Pour plusieurs de ces variables, nous ne disposions que des valeurs contenues strictement dans le périmètre administratif des Deux-Sèvres. Nous avons donc retiré les buffers dont une partie se situait à l'extérieur du département (l'information sur les variables explicatives étant erronée pour ces buffers).

Enfin, pour prédire l'abondance relative et la distribution des deux espèces sur la totalité des Deux-Sèvres, une grille composée de mailles de superficie équivalente à la surface des buffers a été disposée sur la totalité du département.

## 2. *Analyses statistiques des données*

Pour nous aider à choisir parmi les 20 variables pouvant influencer l'abondance relative de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops, nous avons fait le choix de procéder à une sélection de variables explicatives à partir d'un critère de sélection pour chacune des deux espèces. Cette méthode de sélection permet de maximiser le pouvoir prédictif d'un modèle en ne conservant que les variables les plus pertinentes ; autrement dit celles qui expliquent au mieux les variations de la variable dépendante, ici l'abondance relative (*voir* Burnham et Anderson, 2002).

En raison de la subsistance d'autocorrélation spatiale résiduelle[1]inexpliquée par l'ensemble des variables environnementales (spatialement structurées), nous avons privilégié l'utilisation du SLOO[2] (i.e. Spatial Leave One Out ; Le Rest *et al.*, 2014) comme critère de sélection.

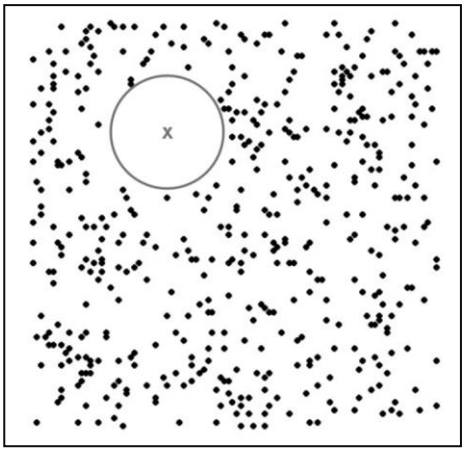



***Figure 40 : exemple du Spatial Leave One-out sur une surface donnée comprenant 500 observations spatialement corrélées (d'après Le Rest et al., 2014).***
***L'emprise d'autocorrélation spatiale résiduelle est représentée par le cercle à l'intérieur duquel les observations ont été retirées pour analyser le pouvoir prédictif du modèle selon une validation croisée type Leave One Out. La valeur réelle de la donnée (croix grise) est comparée à celle prédite par le modèle qui est estimée à partir des autres valeurs (points noirs).***

*1 L'autocorrélation spatiale résiduelle se traduit par une dépendance statistique de la valeur des résidus dans l'espace résultant d'un modèle de régression où les variables explicatives spatialement structurées ne suffisent pas à expliquer la corrélation des valeurs de la variable dépendante échantillonnées à des endroits proches. Dans ce cas-là, les observations spatialement proches auront tendance à avoir des valeurs résiduelles plus semblables que des observations plus éloignées bafouant l'hypothèse cruciale d'indépendance des résidus (Le Rest et al., 2013).*

***2 La prise en compte de l'autocorrélation spatiale dans nos modèles a nécessité une collaboration précieuse avec l'auteur principal du Spatial Leave One Out(Le Rest et al., 2014).***

Ce critère de sélection basé sur une méthode de validation croisée, constitue une modification du LOO (i.e. Leave One Out ; *voir* Stone, 1974 pour plus de détails) dans un cadre spatial permettant de tenir compte de la dépendance des résidus dans l'espace.
En retirant les observations comprises dans l'emprise de cette autocorrélation spatiale résiduelle (i.e. distance à l'intérieur de laquelle une paire d'observations est dépendante ; ***cf. Figure 40, page 113***), le SLOO offre une alternative à l'utilisation de l'AIC ou du LOO en permettant de s'affranchir de l'hypothèse d'indépendance des résidus (Le Rest *et al.*, 2013 & 2014). Au regard des variogrammes reflétant la distance d'autocorrélation spatiale résiduelle résultant de nos modèles complets (i.e. incluant les 20 variables en effet additif simple), une distance de coupure à 22 km a été appliquée pour la chevêche et à 18 km pour le petit-duc (***cf. Figure 42 & Figure 41, ci-dessous***).

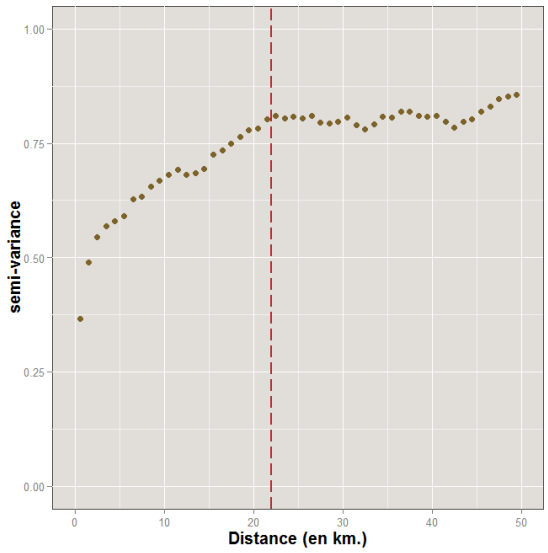



***Figure 42 : variogramme de la déviance des résidus du modèle complet expliquant l'abondance relative de la Chevêche d'Athéna.***

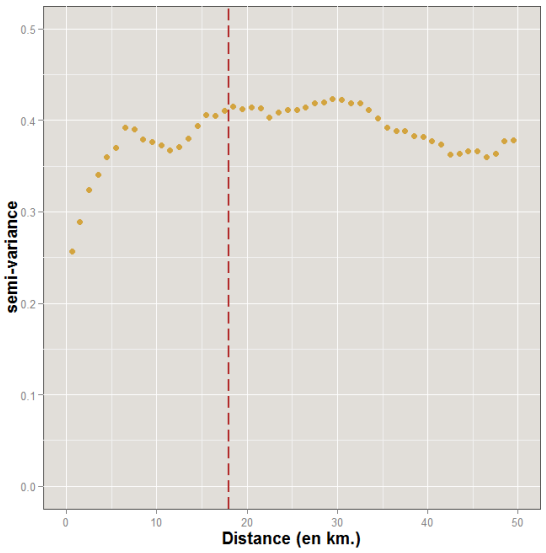



***Figure 41 : variogramme de la déviance des résidus du modèle complet expliquant l'abondance relative du Petit-duc scops.***

La sélection des variables explicatives a été réalisée étape par étape de manière ascendante (i.e. ajout une à une des variables), en permettant à chaque étape le retrait de certaines variables précédemment incluses. Une fois les variables les plus pertinentes sélectionnées, nous avons testé les interactions ainsi que les effets quadratiques entre celles-ci. Un effet enquête (i.e. Enquête 1/Enquête 2) a par ailleurs été pris en compte au sein des modèles pour évaluer les tendances d'évolution sur un intervalle de 10 ans ; tout comme l'effort de prospection également pris en compte par l'ajout d'un facteur à 3 modalités : point d'écoute effectué au 1$^{er}$ passage, au 2$^{nd}$ passage ou bien lors des deux passages. Ces facteurs ont été systématiquement inclus dans les modèles en amont de l'étape de sélection des variables.
Après l'obtention de la combinaison des variables environnementales les plus pertinentes pour les deux espèces, nous avons utilisé un modèle mixte généralisé (GLMM) avec un effet aléatoire spatialement structuré sur le point d'écoute tenant compte de la distance de corrélation résiduelle entre eux. Une erreur de distribution de type négative binomiale a été choisie pour tenir compte de la surdispersion (i.e. variance réelle plus élevée que la variance prédite par le modèle) imputée par l'omission de variables dans le modèle.

Cette surdispersion a été automatiquement gérée grâce au paramétrage par défaut de R où le lien entre moyenne (λ) et variance (var) est donnée par $\text{var}(y) = \lambda(y) + (\frac{(\lambda(y))^2}{k})$ (avec $k$ le paramètre de dispersion estimé par le modèle, et y la variable dépendante) (*voir* Bolker, 2008 ; page 124). Pour estimer correctement les coefficients des variables de nos modèles et surtout leur erreurs standard respectives, nous avons utilisé le package R-INLA (integrated nested Laplace approximation ; *voir* Rue *et al.* 2009) basé sur une approche bayésienne approximée. Ce package récent permet de construire un modèle global, tenant compte de la surdispersion tout en intégrant un terme spatial au modèle (i.e. ici notre effet aléatoire spatialement structuré). Ce terme spatial est estimé à partir de la méthode dite SPDE (stochastic partial differential equation), qui permet d'estimer un terme spatial continu dans l'espace (fonction de la distance) en des temps de calcul inégalables (*voir les travaux en cours de* Krainski et Lindgren, *non publiés* pour plus de détails sur l'approche utilisée).
Par ailleurs, pour pouvoir comparer les coefficients entre eux et ainsi connaître quelles variables retenues influençaient majoritairement la densité relative de nos deux rapaces nocturnes, ces dernières ont été centrées-réduites (Schielzeth, 2010).
Enfin, la distribution spatiale des deux espèces pour chacune des enquêtes a été obtenue depuis les abondances relatives moyennes (nombre moyen de mâles chanteurs) prédites par le meilleur modèle à l'intérieur des 2 091 quadrats de 314,16 ha recouvrant les Deux-Sèvres.
Les effectifs départementaux (toujours exprimés en nombre de mâles chanteurs) ont quant à eux été estimés *a posteriori* en réalisant 10 000 échantillonnages aléatoires au sein des résultats prédits par le modèle, puis en cumulant ces valeurs par quadrat à l'échelle des Deux-Sèvres (*voir* Le Rest, 2013 ; chapitre 5). Réalisé à partir de la fonction « inla.posterior.sample » sous R, ce tirage alétatoire nous a permis d'estimer le nombre de mâles chanteurs relatifs avec un intervalle de confiance à 95 %. La borne minimum et maximum ont alors été respectivement obtenues à partir des quantiles 2,5 % et 97,5 % (*voir* Le Rest, 2013 ; p 103).

## B. Résultats par espèce

### 1. *Caractéristiques environnementales influençant l'abondance relative de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops en Deux-Sèvres*

- **Chevêche d'Athéna :**

L'abondance de la chevêche en Deux-Sèvres est positivement corrélée à la surface en zone bâtie. Ainsi, parmi l'ensemble des variables environnementales retenues par le meilleur modèle, nous pouvons constater qu'il s'agit de la principale variable influente en étant, qui plus est, fortement significative (p<0.0001 ; ***cf. Tableau 27, page 116***). Néanmoins, cette surface doit rester suffisamment restreinte dans la mesure où une trop forte proportion en bâti devient néfaste à l'espèce ; relation mise en évidence par l'effet quadratique de cette même variable qui, bien que 3 fois moins influente, demeure tout aussi significative (p<0.0001 ; ***cf. Tableau 27, page 116***). Nous en déduisons donc que l'espèce apparait fortement inféodée aux zones anthropiques de faibles superficies (i.e. hameaux, fermes..) ainsi qu'aux bordures de villages,

mais évite le cœur des grandes agglomérations où l'habitat y est décrit comme homogène (i.e. villes…). Les zones bâties doivent donc se voir complétées par d'autres unités paysagères pour permettre à l'espèce d'y être abondante.

| | Coefficient ± Ecart-type | Significativité |
|---|---|---|
| Intercepte (Enquête 1, prospection 2nd passage) | -1.7840 ± 0.1542 | *** |
| Enquête 2 | 0.4838 ± 0.0469 | *** |
| Prospection 1er passage | 0.2264 ± 0.1422 | . |
| Prospection 1er et 2nd passage | 0.7519 ± 0.1227 | *** |
| Cultures arables | 0.1537 ± 0.0468 | ** |
| Autoroute | -0.0780 ± 0.0366 | * |
| Forêt | -0.2016 ± 0.0572 | *** |
| Nationale | -0.0960 ± 0.0436 | * |
| Surface bâtie | 0.3637 ± 0.0598 | *** |
| (Surface bâtie)² | -0.1112 ± 0.0238 | *** |
| Enquête 2 : Forêt | 0.1517 ± 0.0556 | ** |
| Cultures arables : Surface bâtie | 0.0303 ± 0.0419 | . |

**Code de significativité : '***' p < 0.001 ; '**' p < 0.01 ; '*' p < 0.05 ; '.' p < 0.1 ; ' ' p > 0.1**

***Tableau 27 : résultats (avec un lien log) du meilleur modèle mixte obtenu sur l'abondance relative de la Chevêche d'Athéna. « : » : interaction entre variables ; « ()² » : effet quadratique.***

Parmi les variables d'habitat retenues, la surface en cultures arables[1] est la seule que nous avons pu détecter comme influençant de manière positive la densité en chevêche (***cf. Tableau 27, ci-dessus***). Nous n'avons pas détecté d'effet quadratique de cette variable suggérant que plus il y a une surface importante en cultures arables, plus l'espèce est abondante.

Par contre, l'effet de cette variable entre en interaction avec la surface en milieux bâtis (***cf. Tableau 27, ci-dessus***), ce qui suggère que la combinaison du bâti et des cultures arables est plus favorable à l'espèce que la présence d'une seule de ces composantes. Néanmoins, cette effet, bien qu'attendu sur le plan biologique, ne ressort pas comme significatif.

À l'inverse, l'abondance de la chevêche est négativement corrélée à la superficie en forêt de manière hautement significative ($p<0.0001$ ; ***cf. Tableau 27, ci-dessus***). De par son fort coefficient (seconde variable d'habitat la plus influente), cela signifie donc que l'espèce évite clairement les milieux forestiers. Toutefois, il convient de souligner qu'entre 2000 et 2010, la chevêche s'est rapprochée du milieu forestier avec un effet non négligeable au vu de la valeur du coefficient de variation (***cf. Tableau 27, ci-dessus***). La forêt serait donc moins répulsive en 2010 qu'en 2000.

Bien que leurs effets soient moins importants, le linéaire des principaux réseaux routiers (i.e. autoroutes et nationales) a également un effet négatif ($p<0.05$ ; ***cf. Tableau 27, page 116***) sur

*1 Selon la nomenclature CLC, les cultures arables regroupent **les légumineuses de plein champ, les céréales, les cultures fourragères (i.e. Prairies temporaires et artificielles) ainsi que les jachères ou encore les plantes sarclées (Betterave, pomme de terre, maïs).** Les prairies permanentes sont exclues de cette classe. Pour plus de détails : http://crdp.ac-bordeaux.fr/epb/documents/documentation_CLC2.pdf*

l'abondance de l'espèce. La chevêche aura alors tendance à éviter les zones où les principaux axes routiers sont denses, ce qui n'a en revanche pas été décelé vis-à-vis des routes départementales.
Enfin, contrairement aux variables d'habitats précédemment citées, aucune des variables bioclimatiques prises en compte dans la sélection de modèles (***cf. Tableau 26, page 113***) n'a été retenue signifiant qu'elles n'expliquent pas l'abondance de l'espèce, ou du moins, que nous avons pas décelé leur effet.

- **Petit-duc scops :**

| | Coefficient ± Ecart-type | Significativité |
|---|---|---|
| Intercepte (Enquête 1, prospection 2nd passage) | -5.0396 ± 0.5160 | *** |
| Enquête 2 | -0.3332 ± 0.1044 | ** |
| Prospection 1er passage | 1.1680 ± 0.3494 | *** |
| Prospection 1er et 2nd passage | 1.1339 ± 0.3124 | *** |
| Cultures en ilot | -0.3653 ± 0.1583 | * |
| Cultures arables | 0.1010 ± 0.1408 | |
| BIO1 | 0.9201 ± 0.2994 | ** |
| BIO2 | 0.5444 ± 0.2983 | . |
| Cultures hétérogènes | 0.0252 ± 0.1193 | |
| Autoroute | 0.1478 ± 0.3885 | |
| (Cultures en ilot)² | 0.0341 ± 0.0414 | |
| (Cultures arables)² | -0.1313 ± 0.0811 | . |
| (Autoroute)² | -0.0954 ± 0.0869 | |
| Cultures arables : BIO1 | 0.0342 ± 0.1524 | |
| Cultures hétérogènes : BIO1 | 0.1248 ± 0.1058 | |
| Enquête 2 : Autoroute | -0.1858 ± 0.2251 | |
| Cultures arables : BIO2 | -0.0587 ± 0.1327 | |

***Code de significativité : '***' p < 0.001 ; '**' p < 0.01 ; '*' p < 0.05 ; '.' p < 0.1 ; ' ' p > 0.1***

***Tableau 28 : résultats (avec un lien log) du meilleur modèle mixte obtenu sur l'abondance relative du Petit-duc scops suite à une sélection des variables environnementales obtenue par SLOO. « : » : interaction entre variables ; « ()² » : effet quadratique.***

Au vu des résultats issus du meilleur modèle, nous constatons que les variables bioclimatiques retenues ont des coefficients nettement plus forts que ceux des variables d'habitat (***cf. Tableau***

***28, page 117***) signifiant que l'abondance du Petit-duc scops en Deux-Sèvres est avant tout conditionnée par le climat.

Plus particulièrement, la température annuelle moyenne constitue la principale variable influente parmi les variables bioclimatiques prises en compte. En effet, l'abondance du Petit-duc scops est fortement corrélée de manière positive à la température à tel point que cette variable à un coefficient jusqu'à 9 fois plus élevé que certaines variables d'habitat (***cf. BIO1 ; Tableau 28, page 117***). Ainsi, le petit-duc est significativement plus abondant sur les secteurs où il fait en moyenne plus chaud ($p<0.01$) et où des variations thermiques importantes ont lieu au cours de la journée (***cf. BIO2 ; Tableau 28, page 117)***. En effet, même si elle n'est pas significative, l'amplitude quotidienne des températures diurnes a également un effet fortement positif sur l'abondance de l'espèce (***Tableau 28, page 117***).

Une fois ces conditions climatiques requises, plusieurs variables d'habitats viennent en partie expliquer l'abondance du petit-duc en Deux-Sèvres bien que leurs effets soient rarement significatifs. Parmi ces habitats, les cultures « en îlots »[1] constituent la principale variable influente en étant d'ailleurs la seule à être significative ($p<0.05$ ; ***Tableau 28, page 117***). Qui plus est, il s'agit de l'unique variable d'habitat ayant un effet négatif sur l'abondance de l'espèce bien qu'il tende à s'atténuer (de manière non significative) lorsque la surface de cette culture devient importante.

A l'opposé, la densité de petit-duc apparait positivement corrélée par la surface en cultures arables (***voir note de bas de page p 116, pour définition***) et à moindre mesure par la superficie en cultures hétérogènes[2] (***cf. Tableau 28, page 117***). Notons néanmoins qu'une trop forte proportion en terres arables sur un secteur pourrait devenir défavorable au Petit-duc scops au vu de l'effet quadratique de cette variable qui elle aussi est non significative.

Ainsi, l'espèce serait plus abondante lorsque la superficie en cultures arables reste modérée tandis qu'elle aurait tendance a augmenté toujours plus lorsque la surface en cultures hétérogènes devient plus importante.

D'ailleurs, les effets positifs de ces agencements d'habitats sur l'abondance de l'espèce, bien que non significatifs, se voient confortés par leurs interactions avec la température moyenne annuelle. L'espèce semble alors d'autant plus abondante au sein des milieux composés de cultures hétérogènes ou adoptant des surfaces modérées en terres arables lorsque la température est élevée (***cf. Tableau 28, page 117***).

La seule différence quant à l'évolution de la sélection d'habitat du petit-duc entre les deux enquêtes départementales est liée aux autoroutes, expliquée par l'interaction entre cette variable et la seconde enquête (***cf. Tableau 28, page 117***). Or, ces variables étant loin d'être significatives, nous nous garderons d'émettre des interprétations quant à leur effet.

## *2. Effectifs, distribution et tendances d'évolution en Deux-Sèvres*

[1] *Selon la nomenclature CLC (code 2.4.3), les cultures « en îlot » concernent d**es surfaces essentiellement agricoles, interrompues par des espaces naturels importants**. Les terres agricoles occupent entre 25 % et 75 % de la surface totale de l'unité.*

[2] *Selon la nomenclature CLC (code 2.4.2), les cultures hétérogènes **résultent de la juxtaposition de petites parcelles de cultures annuelles diversifiées, de prairies et/ou de cultures permanentes**. Les terres arables, les prairies, les vergers occupent chacun moins de 75 % de la superficie totale de l'unité. **Les jardins familiaux entrent dans cette entité**.*
*Pour plus de détails : http://crdp.acbordeaux.fr/epb/documents/documentation_CLC2.pdf*

- **Chevêche d'Athéna :**

**Estimation des effectifs et tendances d'évolution**

| *Enquête 1 (1999-2000)* | | | *Enquête 2 (2009 -2010)* | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *2.5%* | *50%* | *97.5%* | *2.5%* | *50%* | *97.5%* |
| ***682*** | *766* | ***866*** | ***1108*** | *1222* | ***1358*** |

***Tableau 29 : estimation du nombre de mâles chanteurs de Chevêche d'Athéna en Deux-Sèvres par enquête. Les effectifs minimum et maximum sont donnés par les quantiles 2,5 et 97,5 %.***

Selon la méthode de discrimination employée (***voir pages 100 à 105***) et à partir du cumul des valeurs prédites (i.e. moyenne ± erreur standard) par quadrat (***voir page 115***), la taille de la population départementale de Chevêche d'Athéna serait comprise entre 682 et 866 mâles chanteurs lors de la première enquête (***cf. Tableau 29, ci-dessus***).
En se référant aux valeurs prédites pour la seconde enquête, la population de chevêche estimée en 2009-2010 serait quant à elle de l'ordre de 1108 à 1358 mâles chanteurs.
Ainsi, entre les années 2000 et 2010, le nombre de mâles chanteurs présents en Deux-Sèvres aurait donc augmenté de manière significative comme l'atteste les résultats du meilleur modèle (***cf. Tableau 27, page 116***).

**Densité relative et distribution**[1]

Au regard des cartes prédisant la distribution des mâles chanteurs en Deux-Sèvres (***cf. Annexe XV & Annexe XVI***), nous constatons tout d'abord que la Chevêche d'Athéna occupe la quasi-totalité du département, que ce soit en 1999/2000 ou 2009/2010. La densité relative moyenne prédite est alors de 0.11 mâles chanteurs/km² lors de la première enquête contre 0.17 mâles chanteurs/km² durant la seconde.
Cependant, cette distribution n'apparait pas homogène et l'espèce se distribue essentiellement sous forme d'agrégats. La densité relative en mâles chanteurs prédite peut alors être bien plus importante au cœur de certains de ces noyaux de populations en atteignant 1,3 mâles chanteurs/km² en moyenne (i.e. 4,13 mâles chanteurs/ 3,14km²).
Soulignons que ces densités constituent une moyenne à l'intérieur de carrés de 3,14km² où la distribution des mâles au sein de ces derniers demeure non étudiée mais considérée comme aléatoire. Or, au vu du degré d'agrégation entre les mâles chanteurs expliqué par le bâti en plaine céréalière (Cornulier et Bretagnolle, 2006) les densités locales à l'intérieur de ces carrés peuvent être plus élevées, où plusieurs mâles chanteurs seront alors présents au sein d'un même village.
Du fait que nous n'ayons pas décelé de réelles modifications dans la sélection d'habitat par la chevêche entre les deux enquêtes (***voir page 116***), sa distribution demeure peu changée en se traduisant essentiellement par une évolution du gradient d'intensité des densités relatives.

*1 Une carte localisant les différentes communes et secteurs géographiques présents en Deux-Sèvres est fournie en **Annexe XIV** afin de complémenter les différents noms désignés dans le texte.*

Ainsi, les principaux noyaux de populations observés en 1999/2000 se situent globalement sur les mêmes secteurs que ceux de 2009/2010. Si certains d'entre eux se situent en milieu bocager, notamment aux alentours de Viennay et Lageon ainsi que sur le secteur nord-ouest de Bressuire (axe rejoignant Noirterre à Moutiers-sous-Argenton), les plus vastes noyaux de mâles chanteurs sont localisés en zones ouvertes. On observe alors de fortes densités au nord-est du département (secteur de Oiron, secteur de Thénezay), au sud-est (Marigny, Juscorps, Sainte-Blandine) et nord-ouest de Niort (Sainte-Ouenne, Béceleuf, Faye-sur-Ardin, Coulonges-sur-l'Autize) ainsi qu'à l'extrême sud (Asnières-en-Poitou, Payzay-le-Chapt, Melleran) et à l'est des Deux-Sèvres incluant une grande partie la Zone de Protection Spéciale « Plaine de la Mothe-Saint-Heray-Lezay » (Chenay, Chey, Messé, Clussais-la-Pommeraie).
Ces zones sont caractérisées par des plaines ouvertes structurées et entrecoupées de nombreuses zones bâties de faibles superficies (hameaux, fermes isolées, villages). Elles semblent par ailleurs plus favorables lorsqu'elles se situent en limite de transition avec des reliques bocagères par rapport aux zones purement intensives.
Ceci reste cependant à nuancer dans une moindre mesure avec les erreurs prédictions qui sont plus élevées au sein du milieu bocager où aucun échantillonnage n'a été réalisé entre les quadrats (***cf. Annexe XV & Annexe XVI***). Bien qu'en faible densité, l'espèce semble avoir colonisé de nouveaux secteurs à proximité de ces noyaux, ce qui est par exemple le cas de la frange rejoignant Thorigné à Beaussais (sud-est Deux-Sèvres). Cette colonisation de l'espèce semble par ailleurs confortée en milieu bocager où la chevêche n'avait été détectée présente que sur 79 % des quadrats échantillons au cours de la première enquête (i.e. 15/19 quadrats) alors qu'elle fut détectée sur chacun d'entre eux en 2009/2010 (100 %). La distribution départementale de l'espèce semble alors moins fragmentée en 2009/2010 suggérant une expansion des zones occupées.
*A contrario*, d'autres secteurs relativement vastes (secteurs nord de Melle) alors apparemment inoccupés par l'espèce en 1999/2000 le sont toujours dix années plus tard ; ces prédictions étant confortées par l'absence de localisations initiales de mâles chanteurs au cours de ces deux enquêtes. L'espèce est également absente des grandes agglomérations (Niort, Thouars, Bressuire, Parthenay) ainsi qu'au sein des massifs forestiers et au cœur du marais mouillé du Marais poitevin.

- **Petit-duc scops :**

## Estimation des effectifs et tendances d'évolution

| ***Enquête 1 (1999-2000)*** | | | ***Enquête 2 (2009 -2010)*** | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *2.5%* | *50%* | *97.5%* | *2.5%* | *50%* | *97.5%* |
| ***152*** | *192* | ***309*** | ***114*** | *141* | ***227*** |

***Tableau 30 : estimation du nombre de mâles chanteurs de Petit-duc scops en Deux-Sèvres par enquête. Les effectifs minimum et maximum sont donnés par les quantiles 2,5 et 97,5 %.***

Toujours à partir de la méthode de discrimination des mâles et au regard des résultats issus du modèle mixte généralisé, le nombre de mâles chanteurs de Petit-duc scops aurait diminué de manière significative en Deux-Sèvres entre 1999/2000 et 2009/2010 (***cf. Tableau 28, page 117***). En effet, si la population départementale estimée ici apparaissait comprise autour de 192 mâles chanteurs en 1999/2000 (IC = 152 – 309 ; ***cf. Tableau 30, page 120***), elle serait de l'ordre de 141 mâles chanteurs en 2009/2010 (IC= 114 – 227 ; ***cf. Tableau 30, page 120***).

**Densité relative et distribution**[1]

Contrairement à la chevêche, le Petit-duc scops occupe qu'une petite portion des Deux-Sèvres, en étant quasi-exclusivement localisé dans sa partie sud-ouest et extrême sud-est (***cf. Annexe XVII & Annexe XVIII***).

Plus précisément, les cartes de prédictions montrent que l'espèce se distribue depuis les plaines ouvertes situées au sud-ouest et à l'est de Niort en remontant de manière discontinue en milieu semi-bocager jusqu'au Nord de La Crèche et de Saint-Maixent-l'École par les vallées boisées de la Sèvre niortaise et du Chambon. À l'extrême sud-est du département, sa présence reste localisée au sud dans les secteurs nord-est du massif forestier d'Aulnay bien que plusieurs mâles chanteurs tendent à remonter plus au nord (sud-ouest de Melle).

Enfin, notons que le petit-duc occupe de manière plus sporadique le nord-est du département où quelques individus ont pu être contactés au cours des deux enquêtes, tandis que des mâles chanteurs isolés ont été détectés en milieu bocager ainsi qu'au nord-ouest de Niort et au sein des plaines bordant le Marais poitevin (***cf. Annexe XVII & Annexe XVIII***).

Cette distribution générale de l'espèce est avant tout conditionnée par le climat, et plus particulièrement par la température moyenne (***cf. Tableau 28, page 117 & Figure 43, ci-contre***). Ces conditions climatiques expliquent le fait que le petit-duc soit quasiment absent des plaines du nord-est du département ; milieux ouverts ayant pourtant des caractéristiques d'habitats relativement similaires aux zones de présence du petit-duc dans le sud du département.

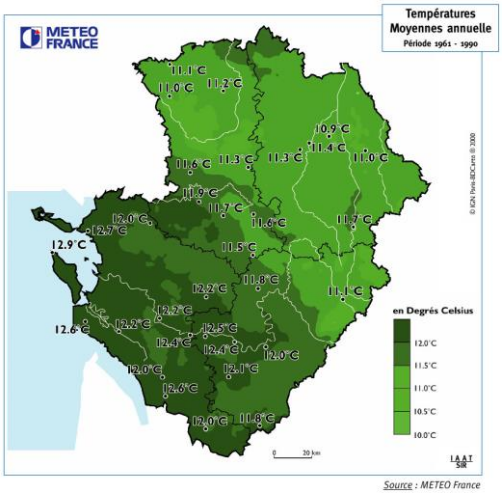



***Figure 43 : Températures moyennes annuelles observées en Poitou-Charentes entre 1961 et 1990. D'après Météo France.***

Les densités prédites diminuent alors progressivement en fonction de la latitude. Ainsi, si la densité moyenne prédite à l'échelle du département est de 0.022 mâles chanteurs/km² en 1999/2000 et de 0.016 mâles chanteurs/km² en 2009/2010, elle est alors en moyenne plus de deux fois plus élevée sur la moitié sud des Deux-Sèvres (1999/2000 : 0.046 mâles chanteurs/km² ; 2009/2010 : 0.034 mâles chanteurs/km²).

[1] *Une carte localisant les différentes communes et secteurs géographiques présents en Deux-Sèvres est fournie en* ***Annexe XIV*** *afin de complémenter les différents noms désignés dans le texte*

N'ayant pas décelé de changement majeur quant à la sélection de l'habitat par le petit-duc, la distribution prédite de l'espèce entre les deux enquêtes évolue peu. Il s'agit de nouveaux d'une diminution globale de la densité prédite par carré entre la première et la seconde enquête. Même si le modèle n'a permis de le déceler, nous pouvons tout de même constater que 6 mâles chanteurs ont été contactés de manière plus nordique au sud-est du département (secteur de Pliboux, Messé et Rom) en 2009-2010 tandis qu'aucun individu n'a été contacté lors de cette même enquête à la limite nord-est du département (Tourtenay). Outre ces quelques évolutions, la distribution du petit-duc a peu évoluée en 10 ans au regard du positionnement initial des mâles chanteurs détectés lors des deux enquêtes.
Les plus fortes densités prédites en 1999/2000 (0.65 mâles chanteurs/km²) sont localisées dans les plaines du sud-est de Niort (Marigny, Juscorps, Saint-Romans-des-Champs, Brûlain) qui constitue le plus vaste noyau de population de l'espèce en Deux-Sèvres en descendant (avec des plus faibles densités prédites) jusqu'à Chizé et Availles-sur-Chizé-à l'extrême sud. Là encore, il s'agit de nouveau de densités moyennes prédites pour une surface donnée où la distribution du petit-duc à l'intérieur de chaque carré reste non prise en compte ; il est alors fortement envisageable que les densités locales soient plus importantes que ces densités moyennes prédites pour 3,14km²
Le second noyau le plus important se situe au nord-ouest du massif forestier d'Aulnay où la densité prédite atteint 0.51 mâles/chanteurs en moyenne sur les secteurs de Hanc et Bouin pour s'étaler jusqu'à Loubillé et Villemain à l'extrême sud-est et en se poursuivant vers Payzay-le-Chapt à l'ouest.
Enfin, un troisième noyau de population plus restreint avec des densités prédites moins élevées est localisé dans les plaines au sud-ouest de Niort entre les communes de la Rochénard, Usseau et La Foye-Monjault.
Très peu de facteurs d'habitat pris en compte dans notre modèle permettent d'expliquer ces plus fortes densités au sein des zones occupées par l'espèce. Qui plus est, ces densités relatives moyennes restent à pondérer par les erreurs de prédictions, bien qu'elles soient plus importantes dans le nord-est du département où l'espèce est supposée absente.

## C. Discussion

### 1. *Chevêche d'Athéna*

*Variables environnementales et distribution départementale :*

Comme attendu, la principale variable environnementale prédisant au mieux l'abondance de la Chevêche d'Athéna en Deux-Sèvres demeure la surface en zones bâties. L'importance majeure de cette variable sur la présence et/ou l'abondance de l'espèce a d'ailleurs été signalée à différentes échelles par plusieurs auteurs dans différents pays (Martínez et Zuberogoitia, 2004 ; Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2004 ; Żmihorski *et al.*, 2009 ; Šálek *et al.*, 2013).

Qui plus est, Cornulier et Bretagnolle (2006) avaient démontré que la distribution des territoires de la chevêche en plaine céréalière (Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre ; Deux-Sèvres) restait strictement limitée aux zones bâties où les territoires se situaient à une distance médiane de 4m ± 4 m des habitations (n=162 territoires). Exclusivement cavernicole, la chevêche a besoin de cavités appropriées à sa nidification qui demeurent très rares dans les agroécosystèmes intensifs ouverts en se limitant essentiellement à des bâtiments et des vieux arbres à proximité des villages (Bretagnolle *et al.*, 2001).

Plus intéressant, nous avons démontré qu'une trop forte proportion en surfaces bâties devenait néfaste à l'espèce expliquant l'absence prédite de la chevêche au sein des grandes agglomérations deux sévriennes (Niort, Thouars, Parthenay). Cet effet seuil a également été signalé en Flandres par Van Nieuwenhuyse *et al.* (2001b) tandis que d'autres auteurs notent une influence négative des zones trop urbanisées (Martínez et Zuberogoitia 2004 ; Zabala *et al.*, 2006). Cela peut être lié à une probable diminution des ressources alimentaires dans ces milieux trop anthropisés.

Nous avons également pu mettre en évidence l'influence positive de la surface en terres arables sur l'abondance de cette espèce des milieux ouverts (*voir également* Kasprzykowski et Golawski, 2006 ; Grzywaczewski, 2009). La chevêche utilise en effet ces cultures (Framis *et al.*, 2011) pour sa recherche alimentaire en favorisant celles dont la hauteur de végétation est comprise entre 15 et 20 cm de hauteur (Kitowski et Kisiel, 2003 ; Grzywaczewski, 2009 ; Framis *et al.*, 2011) permettant un repérage plus aisé des proies (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008). Bartolommei *et al.*, (2013) trouvaient aussi que la surface en terres arables était la seule variable d'habitat qui contribuait de manière significative à la probabilité de présence de la Chevêche d'Athéna au sud de la Toscane (centre Italie).

Néanmoins, et bien que nous ne l'ayons pas décelé dans notre modèle, il semblerait y avoir un effet négatif des cultures arables lorsqu'elles sont présentes en forte proportion (*voir aussi* Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2001b) au même titre que les zones bâties.

Nous en concluons donc que la chevêche évite clairement les habitats strictement homogènes tel que les grandes agglomérations ou encore les vastes étendues de terres arables (Blache, 2004) en étant inféodée aux milieux constitués de plusieurs entités paysagères (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2001b) traduisant une certaine hétérogénéité du milieu (Ferrus *et al.*, 2002).

Cette conclusion se voit clairement confortée par l'interaction entre les cultures arables et la surface bâtie qui vient augmenter la prédiction de l'abondance de la chevêche en Deux-Sèvres (bien que cet effet soit non significatif). Ainsi, les nombreux villages, hameaux et fermes isolées qui structurent les plaines céréalières des Deux-Sèvres offrent des sites de nidification stratégiques à l'espèce en se situant à proximité des zones de cultures indispensables pour la recherche alimentaire de l'espèce. Bien que non perceptible à partir du Corine Land Cover, ces villages de plaines céréalières présentent de plus une ceinture de milieux relictuels dans leur pourtour (jardins, vergers traditionnels, pâturage…) connus pour être très favorables à l'espèce (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008).

Étrangement, la chevêche en Deux-Sèvres est moins abondante dans les habitats bocagers et de Gâtine tout comme dans le marais mouillé du Marais poitevin, milieux accueillant pourtant des prairies pâturées et/ou fauchés entrecoupés de linéaires importants de haies constituées

d'arbres têtards (Génot et Lecomte, 2002). Cette abondance moindre peut être en partie imputée à une prédation plus forte sur ces secteurs (fouine…) et/ou des densités plus élevées de Chouette hulotte sur ces milieux, connue pour être prédatrice de la Chevêche d'Athéna (Mikkola, 1983 ; Zuberogoitia *et al*., 2005). En effet, la prédation intra-guilde peut affecter la distribution d'un mésoprédateur en modifiant son choix de l'habitat et affecter son comportement (Sergio et Hiraldo, 2008), voire ses densités (Sergio *et al.*, 2009). Zabala *et al.*, (2006) démontrent d'ailleurs que la présence de la Chevêche d'Athéna dans le Golfe de Gascogne (nord de la péninsule ibérique) est négativement corrélée à la densité de Chouette hulotte, effet significatif en partie imputé à la corrélation de cette variable avec la densité en forêt défavorable à la chevêche (Van Nieuwenhuyse *et al*., 2001b ; Zabbala *et al.*, 2006 ; Żmihorski *et al.*, 2009). Bien que moins discriminante lors de la seconde enquête, nos résultats attestent d'ailleurs que la superficie en forêt influence fortement l'abondance de l'espèce en Deux-Sèvres en constituant la principale variable environnementale négative à sa densité (***cf. Tableau 27, page 116***).

Nous avons également pu mettre en évidence l'impact significatif des principaux réseaux routiers (autoroutes et nationales) sur l'abondance de la chevêche en Deux-Sèvres, résultats en accord avec ceux de Clech (2001b) dans l'ouest de la France et de Silva *et al.*, (2012) au Portugal. Les auteurs démontrent que la plupart des sites occupés par l'espèce se situent au-delà d'un kilomètre de ces principaux axes routiers où cette zone d'évitement peut être due, soit à la mortalité directe (i.e. collision routière), soit à des facteurs indirects (fragmentation du paysage, nuisances sonores affectant la communication intra-spécifique).

Notons, qu'au vu de nos résultats relatifs au taux de détection de l'espèce, il est possible qu'une partie de cette absence soit liée à une mauvaise détectabilité des contacts auditifs en raison du bruit environnant.

Si dans les plaines céréalières des Deux-Sèvres, l'agrégation de l'espèce à petite échelle est essentiellement due à l'agencement des zones bâties, nos résultats attestent d'une distribution en noyaux qui s'opère à large échelle (*voir également* Zabala *et al.*, 2006). Très territoriale, la chevêche est pourtant connue pour se distribuer en noyaux (Génot et Wilhem, 1993) où Martínez et Zuberogoitia (2004) notent que la probabilité de présence de l'espèce sur un territoire augmente lorsque les territoires voisins sont occupés.

*Estimations des effectifs et densités relatives :*

À partir des prédictions issues du meilleur modèle environnemental retenu pour la chevêche, nous avons pu estimer sa population départementale pour les deux enquêtes, laquelle serait alors comprise entre 680 et 870 mâles chanteurs en 1999/2000 et entre 1 110 et 1 360 mâles chanteurs en 2009/2010. Rappelons que cette estimation reste basée sur notre méthode de discrimination des contacts auditifs spatialisés tenant compte de mesures moyennes (i.e. erreur moyenne de localisation ; distance moyenne d'attrait à la repasse, territoire moyen de l'espèce) susceptible de faire évoluer sensiblement ces effectifs (***voir Standardisation et discrimination des contacts auditifs, pages 97 à 110***). Par ailleurs, soulignons que l'agrégation des mâles à proximité des points d'écoute, en partie liée à l'échantillonnage préférentiel en plaine céréalière, peut devenir problématique dans la mesure où le rapport du nombre de

mâles distincts sur la surface échantillonnée peut évoluer selon la superficie considérée. Ainsi, la taille du buffer sélectionné pour l'analyse peut influer sur les densités moyennes prédites au sein de ces derniers, et il convient de rester prudent quant à l'interprétation de ces effectifs départementaux.
Ces derniers restent néanmoins comparables entre eux en raison de choix identiques qui ont été faits pour l'ensemble des buffers.
Les effectifs estimés offre un premier ordre d'idée du nombre de mâles chanteurs impliqués dans la reproduction au cours des deux enquêtes selon un modèle de prédiction prenant à la fois en compte les exigences environnementales de l'espèce et sa structure spatiale. La population départementale s'avère donc bien plus conséquente que les estimations effectuées en 1998 à partir des données d'atlas régionaux et départementaux (GODS, 1995) où un minimum de 40 couples a été estimé nicheurs en Deux-Sèvres.
À titre indicatif, la population départementale de Chevêche d'Athéna en Vienne a été estimée à 1656 mâles chanteurs en 2007 à partir d'une simple extrapolation à l'échelle du département du nombre mâles obtenu sur 18 quadrats échantillons d'environ 70 km² (Williamson, 2008).
Toujours à titre informatif, une enquête spécifique à l'espèce réalisée en 2010 en Charente-Maritime a permis de détecter la présence de la chevêche sur 124 des 164 communes prospectées (76 %), soit un total de 482 mâles détectés puis dénombrés par les auteurs (Gonin et Mercier, 2011). Bien que ces études se basent uniquement sur une simple extrapolation des résultats ou sur un dénombrement brut des contacts de mâles chanteurs, elles offrent néanmoins une échelle de grandeur des populations de chevêche présentes dans tout ou partie des départements voisins. Les Deux-Sèvres, semblent donc accueillir un bastion important de la population présente en région Poitou-Charentes.
Avec une estimation de la densité moyenne de 0.11 mâles chanteurs/km² prédits en 1999/2000 et de 0.17 mâles chanteurs/km² en 2009/2010, les densités relatives de l'espèce en Deux-Sèvres apparaissent faibles à moyenne au regard de celles estimées sur d'autres secteurs. Néanmoins, ces densités restent difficilement comparables dans la mesure où elles sont basées sur des densités moyennes par grille de 3,14km².
L'estimation des densités évolue systématiquement en fonction de la superficie de la zone d'étude considérée où l'exclusion de zones pourtant être utilisées par l'espèce conduira à une surestimation de celles-ci, tandis que l'inclusion de surfaces non utilisées par l'espèce entrainera au contraire une sous-estimation de cette même densité (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008). Par soucis de comparaison, il convient de donner un aperçu de l'écart des densités estimées en France où ces dernières peuvent varier de 0.035 couples/km² sur 200 km² en Lorraine (Génot, *in* Van Newenhuyse *et al.*, 2008) jusqu'aux alentours de six couples/km² sur l'île d'Oléron (18km²) (Bretagnolle *et al.*, 2001) en passant par une densité moyenne de 0.82 couples/km² sur les 48km² suivis dans la plaine de Valence (Drôme) (Blache, 2004).

Tendances d'évolution :

Depuis la seconde moitié du 20ème siècle, et plus particulièrement à partir des années 1960-1970, la Chevêche d'Athéna apparait avoir subi un déclin marqué de ses effectifs à travers de nombreux pays d'Europe (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008). Obtenues à partir de différentes méthodes d'évaluation des effectifs nationaux, ces tendances semblent toutefois diverger d'un pays à l'autre, car l'espèce est considérée comme stable, voire en augmentation dans certains d'entre eux, tandis qu'elle est considérée en déclin dans d'autres (*voir* Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008).

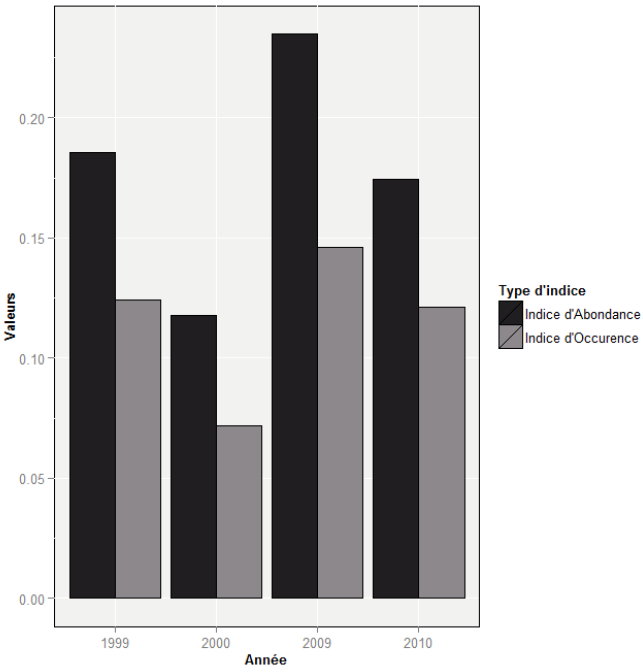



***Figure 44 : indice d'abondance (nombre de contacts de mâles chanteurs/nombre de points effectués) et indice d'occurrence (nombre de points avec contacts de mâles chanteurs/nombre de points effectués) de mâles chanteurs de Chevêche d'Athéna par année.***

Les données recueillies au cours des deux enquêtes départementales suggèrent une augmentation du nombre de mâles chanteurs en Deux-Sèvres entre 1999/2000 et 2009/2010. Cette hausse des effectifs reste à nuancer par le fait que des fluctuations interannuelles importantes peuvent avoir lieu chez cette espèce (Schaub *et al.*, 2006) et il convient donc de rester prudent quant à ces tendances.

En effet, si l'on s'intéresse aux taux d'occurrence et d'abondance de l'espèce lors de chacune des années composant ces enquêtes départementales (***cf. Figure 44, ci-dessus***), nous nous apercevons que les résultats de l'année 1999 sont sensiblement similaires à ceux de 2010.

Qui plus est, les valeurs de l'année 2000 apparaissent nettement inférieures aux trois autres années, et plus particulièrement à 2009 qui révèle un fort taux d'occurrence et d'abondance de l'espèce.

Si les résultats par enquête tendent à traduire à la fois une légère expansion de l'aire de distribution de la chevêche en 10 ans ainsi qu'un indice d'abondance plus important, cela peut alors être en partie imputé à des variations interannuelles importantes.

En France, les tendances d'évolution de l'espèce basées sur les atlas nationaux, indiquent également un déclin général de la chevêche durant la seconde moitié du 20ème siècle et l'atlas des oiseaux nicheurs de 1985-1989 mentionne qu'aucune zone suivie ne révèle une hausse des effectifs, les données récoltées traduisant au mieux une stabilité sur certains secteurs (Génot *in* Yeatman-Berthelot et Jarry, 1994).

Plusieurs suivis spécifiques menés en Europe confirment le déclin des populations de chevêche jusqu'en 2005 (Šálek et Schröpfer, 2008 ; Sunde *et al.*, 2009, Le Gouar *et al.*, 2011).

Pourtant quelques publications suggèrent des tendances positives à l'intérieur de certains pays européens. Par exemple, sur les quatre populations étudiées en Allemagne et en Suisse entre 1978 et 2002, même si deux ont depuis progressivement déclinées, les deux autres ont subi des fluctuations interannuelles tout en restant stables, voire en légère augmentation (Schaub *et al.*, 2006) Par ailleurs, une augmentation apparente de la chevêche est notée dans l'état central de Hessen en Allemagne entre 1977 et 2003 (Van Newhenuyse *et al.*, 2008).
Plus récemment, et bien que les causes ne soient pas encore claires, certaines populations suisses apparaissent stables tandis que les populations françaises et allemandes voisines ont sensiblement augmenté (Naef-Daenzer et Grüebler, *données non publiées*).
Les tendances d'évolution de la chevêche apparaissent bien plus complexes qu'une simple diminution générale de ses effectifs et nous manquons clairement de recul pour analyser finement ses tendances d'évolutions. En effet, il semblerait que la diminution des effectifs de chevêche ne s'explique pas seulement par une dégradation de son habitat où l'espèce peut stabiliser, voire augmenter ses effectifs dans des secteurs jugés défavorables (Masson et Nadal, 2010).
Bien qu'il y ait des différences entre départements, plusieurs suivis locaux menés dans différents secteurs de France permettent de conclure à une certaine stabilité (Sordello, 2012), voire à une augmentation de certaines populations de chevêche depuis le début des années 2000. C'est notamment le cas en Rhône-Alpes où les effectifs régionaux montrent une grande stabilité avec même une augmentation dans la Drôme entre 2002 et 2008 (Blache, 2008).
Les suivis inter-parcs réalisés tous les 4 ans depuis 1991 permettent également de signaler une augmentation des effectifs (Parc naturel régional de Scarpe-Escaut et du Luberon) ainsi qu'un redressement des populations dans les Vosges du Nord, mais néanmoins une diminution dans les Cévennes et en Normandie-Maine (Masson et Nadal, 2010).

### 2. *Petit-duc scops*

*Variables environnementales et distribution départementale :*

Espèce des milieux xérothermiques (Bavoux *et al.*, 2012), le Petit-duc scops en Deux-Sèvres est, comme attendu, plus abondant dans les zones où la température annuelle demeure la plus élevée. La forte influence de cette variable sur l'espèce a d'ailleurs déjà été signalée. Ainsi, au sud-ouest de la Slovénie, Šušmelj (2011) note que la température moyenne annuelle de l'air doit atteindre au moins 11.5 °C pour maximiser la présence du « scops ». De fait, l'espèce se distribue essentiellement au sud des Deux-Sèvres ce qui n'a rien d'anodin car ce département se situe en limite nord-ouest de son aire de distribution en période de reproduction (Dubois *et al.*, 2008).
Mise à part la température, aucune des autres variables environnementales prises en compte n'influence significativement l'abondance de l'espèce en Deux-Sèvres. Ceci est probablement lié à la résolution spatiale de ces variables (e.g. Corine Land Cover) qui, bien qu'adaptées à l'échelle spatiale d'analyses (i.e. Département), ne semblent pas suffisantes pour analyser l'habitat préférentiel du petit-duc en Deux-Sèvres. Ce constat a d'ailleurs été signalé dans le sud-est de la Toscane (centre Italie) par Bartolommei *et al.*, (2013) qui soulignent un mauvais

ajustement du modèle d'habitat aux données, mais aussi dans la région de Trente (Alpes italiennes) où le nombre de territoires de Petits-ducs scops recensés n'apparaissait corrélé significativement à aucune des variables environnementales utilisées (Marchesi et Sergio, 2005).

Nous nous attendions pourtant à ce que l'effet de la surface bâtie ait une influence positive sur l'abondance de l'espèce en Deux-Sèvres. En effet, en étant quasi exclusivement distribué au sein des plaines du sud du département, le petit-duc aura tendance à nidifier dans les villages et leurs proximités directes (*comm. pers.*). L'échantillonnage préférentiel réalisé en plaine céréalière peut être la cause de cette absence d'effet. En effet, puisque l'espèce est exclusivement distribuée en plaine céréalière, il aurait alors fallu des points d'échantillonnage situés en dehors de ces zones bâties sur cette entité pour pouvoir déceler un effet positif de cette variable sur le petit-duc.

Plusieurs auteurs soulignent cette attraction du petit-duc pour les zones bâties (Vrezec, 2001 ; Marchesi et Sergio, 2005 ; Šušmelj, 2011) à tel point que l'espèce est qualifiée de fortement « synanthropique» puisque jusqu'à 80 – 90 % des territoires peuvent se situer dans les hameaux et villages (Denac, 2003 ; Bordjan et Rozoničnik, 2010). Si le petit-duc semble éviter les zones fortement urbanisées en Slovénie centrale (Denac, 2009), Sacchi *et al.*,(1999) indiquent que l'espèce est principalement présente autour de le ville de Voghera au sud de Pavie (nord de l'Italie) tandis que plusieurs couples et/ou mâles chanteurs sont observés non loin de grandes villes dans le centre du Puy-de-Dôme (e.g. Clermont-Ferrand) (Lallemant, 2006).

L'espèce est toutefois capable de se reproduire loin des zones bâties en montrant une certaine plasticité dans le choix de ses sites de nidification puisqu'elle peut très bien nicher sur des nids de Pie bavarde, de Corneille noire ou de Pigeon ramier *Columba palumbus* (Bavoux *et al*., 2011). Bavoux *et al*., (2012) démontrent que la densité du petit-duc sur l'île d'Oléron est négativement corrélée aux surfaces bâties et que l'espèce privilégie au contraire les zones boisées (essentiellement feuillus) où environ 80 % des mâles chanteurs s'y situent. La nature des sites de nidification pourrait partiellement expliquer le fait que nous n'ayons pas décelé un effet néfaste de la superficie en forêt sur l'abondance du petit-duc en Deux-Sèvres où plusieurs mâles chanteurs ont été notés à proximité de boisements au cours des enquêtes départementales.

Toutefois, l'espèce a besoin de milieux ouverts (Martínez *et al.*, 2007) notamment pour assurer sa recherche alimentaire ; les zones trop densément boisées peuvent devenir défavorables à l'espèce (Denac, 2003). Le petit-duc peut alors aussi bien occuper des mosaïques agroforestières (Martínez *et al*., 2007) où l'agencement de prairies et de boisements lui sont favorables (Moreno-Mateos *et al.*, 2011), que des secteurs bien plus artificialisés.

Au regard de ces différents études effectuées en Europe, nous en déduisons donc qu'il est capable de s'adapter localement à différents types d'habitats. Toutefois, en étant essentiellement insectivore (Arlettaz *et al.*, 1991 ; Bavoux *et al.*, 1993), la sélection de ses milieux de reproduction reste probablement limitée par la quantité et la spécificité de ses ressources alimentaires.

Un effet positif des cultures hétérogènes a, entre autres, été retenu par le modèle lors de la sélection des variables les plus pertinentes, malgré sa faible influence et son absence de significativité. Cela tend à rejoindre les résultats obtenus dans la province d'Alicante (sud-est de l'Espagne) où Sergio *et al.* (2009) notent l'importance des effets lisières entre habitats favorables à l'espèce. Celle-ci recherche une mosaïque paysagère où les prairies entourées de haies lui sont très favorables (Šušmelj, 2011) en abritant une ressource alimentaire adaptée (Denac, 2009). Bien que présent en faible superficie, ce type de milieux (vergers, prairies permanentes), existe encore aux abords de certains villages de plaine céréalière des Deux-Sèvres. La réunion de ces caractéristiques (i.e. bâti et péri-village) offre un habitat probablement convenable au petit-duc dans le sud du département. Cela a été souligné dans les Alpes italiennes (Marchesi et Sergio, 2005) ainsi que dans le centre de la Slovénie où l'espèce occupe d'avantage les vergers traditionnels localisées à proximité des maisons et des cours de ferme entourées de grands et vieux arbres (Denac, 2009). Notons enfin qu'au vu des cartes de prédiction de l'abondance de l'espèce, cette dernière se distribue en noyaux ce qui est conforme aux résultats obtenus sur l'île d'Oléron (Bavoux *et al.*, 2011), dans les Alpes italiennes (Marchesi et Sergio, 2005), ainsi qu'au sud-ouest de la Slovénie (Šušmelj, 2011) et au sud-est de l'Espagne (Martínez *et al.*, 2007).

*Estimations des effectifs et densités relatives :*

Avec des effectifs départementaux estimés aux alentours de 192 mâles chanteurs en 1999/2000 et de 141 mâles chanteurs en 2009/2010, nous sommes donc loin des 10 à 20 couples estimés en 1999 dans le livre rouge des Oiseaux Nicheurs du Poitou-Charentes. Toutefois, comme nous l'avons précédemment signalé, ces effectifs ne sont qu'une première estimation de la population réellement présente en Deux-Sèvres et il convient de rester prudent quant à leur interprétation.
Qui plus est, parmi ces mâles chanteurs nous savons que certains d'entre eux concerne des mâles flotteurs (Bavoux *et al.*, 2011), voire même des individus en migration en sachant que l'espèce peut chanter pendant ses haltes et même en période hivernale (Zammit, 1999).
Pour les mêmes raisons que les densités relatives de chevêche en Deux-Sèvres, les densités relatives moyennes du petit-duc prédites sur le département (1999/2000: 0.046 mâles chanteurs/km² ; 2009/2010: 0.034 males chanteurs/km²) demeurent difficilement comparables à celles recueillies ailleurs en Europe. Toutefois, nous pouvons tout de même affirmer que la répartition des individus est bien moins dense que sur l'île d'Oléron ; milieu insulaire du Poitou-Charentes accueillant des densités allant de 0.39 à 2.25 mâles par km² et totalisant plus de 300 mâles chanteurs.
Le tableau ci-dessous synthétise les densités récemment évaluées en Europe (***cf. Tableau 31, page 130***).

| Pays | Secteur | Superficie | Année | Densité (par km²) | Auteur |
|---|---|---|---|---|---|
| Italie | nord-est | 50km² | 2000-2003 | 0.52 - 0,64 ind. | Marchesi et Sergio, 2005 |
| Italie | nord | 448km² | 1992-1994 | 0,08 ind. | Sacchi *et al*., 1999 |
| Slovénie | centre | 140 km2 | 1998-2003 | 0.3 – 0.4 ind. | Denac, 2003 |
| Slovénie | sud | 25.58 km² | 2007 | 0.4 ind | Krofel, 2008 |
| Slovénie | sud-ouest | 665 km2 | 2006-2008 | 0.3 mâles chanteurs | Šušmelj, 2011 |
| Croatie | sud Dalmatie | 93 km2 | 1998 | 0,97 ind | Vrezec, 2001 |
| Croatie | centre Dalmatie (ile de Brač) | 396 km² | 2003 | 0.06 mâles chanteurs | Bordjan et Rozoničnik, 2010 |
| France | centre-ouest (île d'Oléron) | 175 km² | 1981-2007 | 0,39- 2,25 mâles chanteurs | Bavoux *et al*., 2011 |

***Tableau 31 : synthèse des estimations de densité du Petit-duc scops au cours de différentes années dans plusieurs pays en Europe***

Tendances d'évolution :

Malgré le peu de suivis spécifiques réalisés sur le petit-duc en Europe, l'espèce y est considérée comme « *depleted* », signifiant que sa population européenne n'a pas récupéré les effectifs antérieurs suite à un fort déclin historique entre les années 1970 et 1990 (BirdLife International, 2004).

Plus récemment, certaines études signalent des déclins plus ou moins marqués dans certaines régions européennes. Ainsi, dans la province d'Alicante (sud-est de l'Espagne : 5 863km$^2$), il semble avoir décliné de 52.4 % entre 1997 et 2002, et cette diminution a été constatée sur l'ensemble des milieux favorables à l'espèce (Martínez *et al.*, 2007).

Au sud-ouest de la Slovénie, dans la région de Kras, Šušmelj (2011) note une légère diminution entre 2006 et 2008 avec un nombre de mâles passant de 180 à 167 mâles chanteurs détectés sur une superficie de 665km². Pourtant, dans le centre du pays, si une chute de 23,7 % des effectifs a été estimée entre 1998 et 2003, une certaine stabilité de la population est constatée depuis 2000 (Denac, 2003). Enfin, au nord de l'Italie, un déclin de 32.1 % des effectifs en 3 ans (1992 à 1994) a été estimé (Sacchi *et al.*, 1999).

Il en est de même en Deux-Sèvres où les analyses des résultats des deux enquêtes départementales tendent à traduire une diminution des effectifs entre 2000 et 2010. Toutefois, il convient une nouvelle fois de rester prudent quant à l'interprétation de ces tendances basées sur des données ne cumulant que deux périodes distinctes.

Si le Petit-duc scops a pu partiellement profiter des activités agricoles extensives traditionnelles, il serait aujourd'hui menacé par les diverses activités modernes intensives donnant lieu à des paysages plus aménagés et/ou dégradés. Le retournement des prairies et l'utilisation de produits phytosanitaires sont cités commes les causes principales du déclin de l'espèce, en raison de la diminution drastique de la quantité d'insectes (Sacchi *et al.*, 1999).

En France, les principaux suivis réalisés sur l'espèce sont ceux de Bavoux et Burneleau, qui, depuis 1981, suivent la population oléronaise de Petit-duc scops. Dans ce contexte insulaire, les auteurs signalent un accroissement important de la population depuis les années 1986 malgré des fluctuations interannuelles marquées certaines années (Bavoux *et al.*, 2011). Ils suggèrent que cette augmentation est en partie liée au recul sévère de l'agriculture engagée depuis 1979 qui a compensé les effets négatifs de la mutation périurbaine. Ainsi, l'apparition de friches supplémentaires et la réduction de l'utilisation de produits phytosanitaires ont certainement offert des territoires de chasse supplémentaires occupés par de nombreux insectes.

Ailleurs en France, très peu de suivis ont été menés sur le petit-duc. Néanmoins plusieurs observateurs constatent une contraction de son aire de distribution et il semble même avoir disparu dans de nombreuses régions (Dubois *et al.*, 2008).
Tout comme pour la chevêche, il est vraisemblable que le statut du Petit-duc scops soit bien plus complexe qu'il n'y parait en raison notamment de la difficulté à le recenser.

### 3. *Conclusion : améliorations relatives aux modèles de prédiction des deux espèces en Deux-Sèvres*

Au vu des résultats obtenus lors des deux enquêtes départementales, le statut de conservation de la Chevêche d'Athéna en Deux-Sèvres en début de ce 21ème siècle semble moins catastrophique que ce à quoi on pouvait s'atttendre. Dans le même laps de temps, celui du Petit-duc scops apparait quant à lui plus inquiétant. Toutefois, ces abondances et effectifs relatifs ne sont qu'un premier état des lieux des populations réellement présentes en Deux-Sèvres, et il convient de garder à l'esprit que cette modélisation se base sur des données de mâles chanteurs distincts issues de règles de décision un peu abruptes (***voir page 100***). Des améliorations restent par ailleurs à apporter, notamment quant au rapport du nombre de mâles chanteurs distincts par surface échantillonnée autour des points d'écoute. Ainsi, la taille des buffers choisis pour l'analyse a une forte influence sur l'estimation des densités et effectifs finaux en raison notamment de l'échantillonnage préférentiel en plaine. Toutefois, la distribution ainsi que l'abondance relative des deux espèces ont été relativement bien cernées dans cette analyse à l'échelle départementale.
Nous avons pu ensuite nous apercevoir que l'abondance relative du petit-duc était corrélée significativement à une seule des variables d'habitat prises en compte dans les analyses. Deux raisons peuvent être la cause de cet ajustement relativement pauvre du modèle aux données.
D'une part il peut s'agir du fait que très peu de variables d'habitats défavorables à l'espèce ont été échantillonnées en raison de l'échantillonnage préférentiel réalisé en plaine céréalière, quasiment la seule entité paysagère occupée par l'espèce en Deux-Sèvres. D'autre part, il est probable que la résolution spatiale des variables utilisées ait été trop vaste pour déceler des effets éventuels sur l'abondance de l'espèce. Ceci est particulièrement le cas du Corine Land Cover, trop peu détaillé pour mettre en évidence la présence de prairies isolés ou encore la superficie ainsi que la qualité des zones de péri-village, facteur qui nous semble pourtant essentiel pour expliquer une partie de l'abondance de ces deux espèces.
Cela peut également être dû à l'omission de variables environnementales affectant l'abondance de ces deux rapaces nocturnes en Deux-Sèvres. Par exemple, la prise en compte de la surface bâtie constitue une variable très pertinente pour ces espèces cavernicoles mais il aurait été utile de disposer d'informations relatives à la qualité de ce dernier. Si le bâti ancien composé de nombreuses cavités est favorable aux deux-espèces, il est certain que les nouveaux quartiers et autres bâtisses récentes privées de toute anfractuosité seront défavorables à la nidification de ces rapaces nocturnes.
Qui plus est, la prise en compte de l'hétérogénéité du paysage par le nombre de parcelles compris à l'intérieur de chaque buffer aurait pu être une autre variable explicative à inclure dans nos modèles.

Or, l'accessibilité à ce type de variables, ou encore une résolution spatiale plus précise des variables retenues, est impossible à obtenir lorsque l'on cherche à analyser la distrbution et l'abondance relative de ces espèces à l'échelle d'un département. Nous avons tout de même pu expliquer une partie des variations d'abondance de ces deux rapaces nocturnes en Deux-Sèvres à partir des effets de plusieurs variables environnementales dont la plupart sont en accord avec les résultats obtenus ailleurs en Europe.

Enfin, concernant les tendances d'évolution des deux espèces, il s'avérait nécessaire de prendre en compte l'année de recensment dans notre modèle afin de tenir compte des éventuelles fluctuations interannuelles. Bien que les deux années de prospection de chaque enquête soient complémentaires, nous avons pu mettre en évidence des variations importantes notamment entre les années 2000 et 2009.

De plus, nous sommes actuellement dans la réflexion d'un modèle plus complexe tenant compte à la fois du taux de réponse et de détection de ces espèces à partir des résultats obtenus précédement (***cf. chapitre III, page 44***) ; ceci dans le but de s'apporcher au mieux des densités et effectifs réels. Cela permettrait également de s'affranchir des règles de décisions effectuées sur la distinction des contacts auditifs qui, bien qu'innovantes, restent encore trop subjectives.

Dans l'attente de ces résultats et si ces tendances d'évolution, positives pour la chevêche et négatives pour le petit-duc sont avérées, plusieurs hypothèses peuvent les expliquer. Tout d'abord, les hivers rigoureux, connus pour avoir un impact redoutable sur la survie des adultes (Le Gouar *et al*., 2011) de chevêche, n'affectent que peu ou pas le département en restant très occasionnels.

Nous pourrions également émettre l'hypothèse forte que ce qui module principalement les populations de ces deux espèces en Deux-Sèvres serait la ressource alimentaire et non le manque de cavités disponibles pour leur nidification. Cela pourrait partiellement expliquer pourquoi la chevêche, essentiellement consommatrice de micromammifères, voit ses populations se maintenir en Deux-Sèvres, alors que le petit-duc, macro-insectivore, souffre de la perte directe des prairies permanentes et des cultures extensives réputées pour accueillir de nombreux insectes. Cette hypothèse pourrait également partiellement expliquer pourquoi le taux d'occupation des nichoirs par les espèces cibles est à première vue faible sur la Zone Atelier, en comparaison à ceux observés dans d'autres secteurs (Bavoux *et al.*, 2011 ; Gottschalk *et al.*, 2011). Nous nous garderons d'émettre des conclusions trop hâtives pouvant engendrés une mauvaise interprétation des principaux facteurs modulant la dynamique des populations de ces deux rapaces nocturnes en Deux-Sèvres.

# CHAPITRE V :

# CONCLUSION GÉNÉRALE, DISCUSSION FINALE ET PERSPECTIVES

### 1. *Comportements vocaux des rapaces nocturnes suite à la repasse et difficultés rencontrées*

Lorsqu'en 2000, Bibby *et al.*, soulignaient que le recensement des rapaces nocturnes constitue un véritable « challenge », ils étaient alors loin de se tromper. De par leur grande discrétion en journée, aucun protocole de recensement diurne n'est adapté aux rapaces nocturnes et il est devient donc indispensable de les recenser durant leur phase d'activité nocturne en s'appuyant sur leur communication acoustique très développée.

Or, si pour ces espèces l'acuité auditive sophistiquée demeure un atout redoutable dans l'obcurité, celle des observateurs, moins adaptée, engendre un très gros désavantage lors des recensements auditifs nocturnes. Alors que les premiers suivis spécifiques se fiaient uniquement aux chanteurs spontanés pour évaluer leurs effectifs (Zuberogoitia et Campos, 1998), la repasse est rapidement devenue un outil indispensable pour augmenter le taux de réponse de ces espèces territoriales et ainsi limiter les phénomènes de fausses absences (Johnson *et al.*, 1981 ; Navarro *et al.*, 2005).

Les deux espèces étudiées dans cette présente étude font notamment partie des rapaces nocturnes les plus réactifs à cette technique (Arlettaz, 1988 ; Hardouin *et al.*, 2006) et nous avons pu montrer que plus de 84 % des Chevêches d'Athéna et 61 % des Petits-ducs scops étaient contactés suite à la repasse. Sur les 27 années de suivis menées sur le Petit-duc scops sur l'île d'Oléron, Bavoux *et al.*, (2011) estiment d'ailleurs que l'impact de la repasse sur la stimulation vocale des mâles permet de multiplier par 3 le nombre de mâles chanteurs entendus. Cette réactivité à la repasse est par ailleurs confortée par leur rapidité de réaction. Bavoux & Burneleau (*données non publiées*) indiquent que 80 % des chanteurs de petit-duc se manifestaient au cours des 30 premières secondes d'écoute suivant la repasse, tandis que nous avons noté chez la Chevêche d'Athéna un temps de latence de 26.43 ± 31.41 sec lorsqu'elle répondait au stimulus. Nous avons cependant démontré que cette réponse devenait bien plus tardive (1min. 34sec.) lorsque la repasse se situait loin du site de nidification. Ce temps de latence bien plus conséquent, traduisant une baisse de réactivité de la chevêche (Génot et Lecomte, 2002), peut donc amener l'espèce à ne plus répondre s'il elle ne le juge pas nécessaire.

Ainsi, même si la repasse est à ce jour la méthode la plus efficace, elle constitue encore un sujet de controverse (Martínez *et al.*, 2002) car il subsiste un certains nombres de biais très importants pouvant affecter pleinement l'estimation des abondances (Zubergoitia *et al.*, 2011). Comme nous avons pu le constater dans notre étude, l'un des principaux inconvénients de cette technique est lié au fait qu'une part des individus ne répondent pas à cette repasse (Galeotti *et al.*, 1997 ; Hardouin *et al.*, 2008). De nuit, il est alors impossible pour l'observateur de savoir si cet individu est réellement absent ou au contraire présent mais qu'il ne souhaite pas répondre. Au vu de leur communication acoustique interspécifique (Parejo *et al.*, 2012) mais également intraspécifique (Hardouin *et al.*, 2006 ; Jacobsen *et al.*, 2013) très élaborée, de nombreuses raisons intrinsèques aux individus peuvent être la cause de cette abstention de manifestation vocale. D'autres facteurs extrinsèques (conditions spatio-temporelles, environnementales…) sont aussi à l'origine de ce taux de réponse inférieur à 1.

Si la plupart de ces facteurs commencent à être identifiés, très peu d'études ont cherché à quantifier leur effet et ne prennent alors pas en considération ces problèmes de réponse pour évaluer les effectifs de la chevêche et du petit-duc (Šálek et Schröpfer, 2008). Des études plus récentes menées chez ces deux espèces commencent néanmoins à en tenir compte de ces facteurs sans pour autant mesurer leurs variations potentielles. Par exemple, Bavoux *et al.*, (2011) notent une absence de réaction à la repasse de 12,3 % des petits duc nicheurs.
On comprend alors aisément pourquoi les Atlas des oiseaux nicheurs demeurent inadaptés aux estimations des effectifs des rapaces nocturnes où l'utilisation de ces données conduit indéniablement à des sous-estimations importantes (Génot et Lecomte, 1998 ; Bavoux, 1999b).

### 2. *L'influence de la distance sur le taux de détection*

Ce taux de réponse des rapaces nocturnes est la plupart du temps confondu avec leur taux de détection et très peu d'études font la différence entre ces deux composantes pourtant causées par des processus différents. Le taux de réponse, essentiellement lié à la motivation de réponse de l'espèce, est au moins égal ou supérieur au taux de détection, qui lui dépend des capacités auditives des observateurs à détecter l'espèce. Si lors de notre protocole expérimental, nous avons évalué un taux de détection moyen de la chevêche par les observateurs d'environ 0.62 (moyenne ± erreur standard = 0.62±0.04), Bavoux *et al.*,(2011) montrent une probabilité de détection moyenne du petit-duc de 0,81 (moyenne ± erreur standard = 0.808±0.014). La raison de cette divergence entre ces deux valeurs, bien que pouvant être sensiblement causée par la puissance et la fréquence sonore des vocalises de chacune des espèces, est en fait principalement expliquée par la distance séparant les individus de l'observateur. En effet, Bavoux *et al.* ont calculé cette probabilité de détection du petit-duc sur des individus supposés situés à environ 200 mètres du point d'écoute le plus proche (moyenne ± écart-type =202 ± 92mètres), tandis que lors de notre protocole expérimental, nous avons simulé des vocalisations de chevêche situées jusqu'à 1 000 mètres des observateurs.
Outre le fait que le taux de réponse de la Chevêche d'Athéna était essentiellement altéré par les capacités auditives limitées de l'observateur pour détecter un rapace nocturne, nous avons alors montré que la variation du taux de détection était essentiellement due à la distance entre l'individu et l'observateur. Parmi l'ensemble des variables explicatives prises en compte, l'effet de la distance diminue considérablement le taux de détection d'une espèce lors d'un recensent par points d'écoute ; ceci même chez des rapaces nocturnes aux vocalises puissantes.

### 3. *Une méthode robuste mais inadaptée au recensement des rapaces nocturnes : le « distance sampling »*

Cet effet est tellement important et crucial sur la probabilité de détection que des méthodes se sont progressivement développées au cours des dernières décennies pour estimer la densité absolue des populations biologiques : les techniques du Distance sampling (*voir* Buckland *et al.*, 2001 ; Alldredge *et al.*, 2007c). Parmi les cinq principales méthodes existantes pour estimer le taux de détection d'une espèce (*voir* Simons *et al.*, 2007), le Distance sampling est l'une des plus couramment utilisées dans l'estimation des densités d'une population avifaunistique (Buckland *et al.*, 2001). Cette méthode repose sur le principe que la détectabilité d'une espèce diminue avec sa distance à l'observateur (Thomas *et al.*, 2010).

Or, elle implique de respecter 3 postulats de base qui sont difficiles, voire impossibles à mettre en œuvre dans le cadre d'un recensement des rapaces nocturnes avec utilisation de la repasse.

Tout d'abord, tous les individus présents sur le point doivent être détectés, supposant un taux de détection égal à 1 sur le point d'écoute (Buckland *et al.*, 2001). S'il est certain qu'un rapace nocturne qui vocalise sur le point sera détecté par l'observateur, il est toutefois possible que cet individu décide de ne pas chanter, auquel cas cette hypothèse n'est pas respectée. Cependant, cette violation n'est pas la pire en raison du caractère anecdotique de ce cas de figure qui n'aura donc pas ou peu de conséquences majeures sur l'estimation d'abondance de l'espèce.

En revanche, le non-respect du second postulat de base qui implique que tous les individus doivent être détectés à leur place initiale avant toute réponse à l'observateur (Buckland *et al.*, 2001) peut avoir des conséquences plus importantes. Outre les chanteurs spontanés, la majorité des contacts auditifs détectés suite à la repasse se seront rapprochés de l'observateur en raison de l'attrait lié à ce stimulus (Zuberogoitia *et al.*, 2011). Cela constitue alors une seconde violation qui entrainera une surestimation certaine des densités réelles. Qui plus est, nous avons pu montrer qu'au-delà d'une certaine distance, les observateurs sont dans l'incapacité de déceler le déplacement d'un individu.

La troisième hypothèse suppose que les distances des individus détectés soient calculées le plus précisément possible et sans biais (Buckland, 2006), sans quoi les densités estimées peuvent être de nouveau erronées (*voir également* Alldredge *et al.*, 2008). Au regard des résultats recueillis lors de notre protocole expérimental, nous avons pu démontrer que des distances d'erreurs importantes avaient lieu lorsqu'il s'agissait de positionner un individu à partir de ses vocalises, sans aucun repère visuel. Ainsi, puisque les observateurs surestiment la distance à laquelle se situe l'espèce quand celle-ci se manifeste proche d'eux et la sous-estiment lorsqu'elle se situe plus loin, cela entrainera respectivement une sous-estimation et une surestimation des densités réelles lors de l'utilisation du « Distance sampling ».

Enfin l'un des principes de cette méthode résulte dans le fait que les points d'échantillonnage doivent être placés aléatoirement ce qui n'a pas été respecté dans le cadre de ce protocole départemental. Cette méthode semble donc définitivement inapplicable dans le cadre de notre jeu de données dans lequel le choix d'un échantillonnage préférentiel en plaine céréalière aurait une nouvelle fois conduit à une surestimation des abondances réelles.

### 4. *Le recours aux méthodes de calibration et de discrimination*

Sachant que la distance constitue un point clé de la diminution du taux de détection des rapaces nocturnes mais que les méthodes du « Distance sampling » sont inadaptées à leur méthode de recensement la plus efficace, des calibrations spécifiques demeurent primordiales. À partir de protocoles spécifiques, nous avons pu quantifier la part d'individus non détectés en fonction de l'évolution de la distance. Si par soucis de temps, nous avons pu effectuer ces mesures uniquement sur la chevêche, il serait indispensable de les réaliser pour le Petit-duc scops.

Excepté ces problèmes de détection, nous avons pu constater que d'autres inconvénients majeurs peuvent venir biaiser de manière accrue les densités estimées une fois les individus détectés : les erreurs de localisation des individus par les observateurs.

Si les probabilités de détection commence à être prise en compte dans l'évaluation des populations de rapaces nocturnes (Bavoux *et al.*, 2011 ; Zuberogoitia *et al.*, 2011), très peu d'études prennent en compte ces erreurs de localisations récemment mis en évidence chez les passereaux dans le cadre d'Indice Ponctuels d'Abondance (Alldredge *et al.*, 2007b ; Simons *et al.*, 2009).

À partir d'un autre protocole expérimental, nous avons pu démontrer que ces erreurs de localisation peuvent être considérables quand il s'agit de localiser une espèce de manière auditive de nuit. Qu'elles soient liées à des erreurs de direction ou de distance, elles entrainent indéniablement des phénomènes de doubles comptages ou, à l'opposé, une inaptitude à discriminer différents individus chanteurs relativement proches.

Ces problèmes de discrimination sont d'autant plus récurents lorsque la repasse est utilisée, amenant les individus à se déplacer durant le temps d'écoute, déplacement qui est alors imperceptible et donc totalemement ignoré de l'observateur.

Si cette discrimination des individus pose moins de soucis dans les zones à faibles densités, elle peut devenir un véritable problème lors d'un recensement au sein des zones à fortes densités où les effectifs d'individus détectés peuvent alors être fortement erronés.

Il convient donc de trouver un compromis lors du positionnement des points d'écoute permettant de garder une distance relativement proche pour assurer une bonne capacité de détection et suffisamment espacée pour limiter les doubles comptages. Or, si l'on cherche à maintenir un taux de détection proche de 1, il y aura toujours une part d'individus doublement comptés comme nous avons pu le constater lors des enquêtes départementales.

Nous avons alors fait le choix de mettre en place une méthode de discrimination des doubles contacts auditifs afin d'obtenir un nombre d'individus distincts par surface échantillonnée.

Un autre inconvénient du recensement par points d'écoute tient à la nature des contacts auditifs inventoriés qui, lors de tels suivis, n'offrent que peu d'informations sur leurs indices de reproduction. S'il est possible de discriminer le sexe de ces deux rapaces par leur chant, ou bien encore de déceler les rares émissions simultanées d'un couple, il en revanche impossible d'en déduire une reproduction certaine de ces individus. Ainsi, un mâle chanteur peut très bien être un individu flotteur non impliqué dans la reproduction, tandis que la détection d'un couple ne signifie pas pour autant que ce dernier se soit reproduit ou se reproduira.

### 5. *Suivis à petites ou grandes échelles ?*

Plusieurs études récentes ont démontré que l'augmentation de l'effort de prospection était une solution efficace pour surmonter de tels inconvénients (Zuberogoitia *et al.*, 2011 ; Bartolommei *et al.*, 2013). Par la multiplication du nombre de passages et une durée d'écoute plus longue sur chacun des points, cela permet une meilleure connaissance à la fois des territoires de chaque individu et de leur statut de reproduction, tout en augmentant leur détection. Zuberogoitia *et al.*, (2011), démontrent ainsi qu'un minimum de 4 passages de 10 minutes sont nécessaires pour recenser 95 % des territoires occupés autour d'un point d'écoute, tandis que Bartolommei *et al.*, (2013) parlent de 3 passages de 17 minutes. Certains auteurs considèrent d'ailleurs qu'un territoire est occupé lorsqu'un mâle chanteur est contacté au même endroit à deux reprises espacées d'au moins un mois (Martínez *et al.*, 2007).
D'autres complètent ce recensement par points d'écoute par des recherches spécifiques des nichées lorsqu'ils ont obtenu un contact avéré de l'espèce (Hausleitner, 2006).
Cependant, si nous avons besoin de connaître l'état d'une population sur de grandes superficies pour mettre en place des mesures de conservation adaptées, un équilibre doit être trouvé entre le temps, le budget et la nature des résultats attendus, auquel cas ce type de recensement n'est alors réalisable que sur de faibles superficies.
Ces recensements à petites échelles peuvent alors conduire à des conclusions trop hâtives, surtout s'ils sont réalisés sur des secteurs à fortes densités en individus, zones souvent privilégiées par les chercheurs (Van Nieuwenhuyse *et al.*, 2008). Si les études à petites échelles permettent de définir plus précisément le statut reproducteur de chaque couple grâce à un effort de prospection plus important, elles peuvent passer à côté de processus majeurs influençant la dynamique de leurs populations. En effet, puisque les populations locales exportent et importent des individus, elles doivent être considérées comme des systèmes de recrutement ouverts dans lesquels une partie des oiseaux nicheurs recrutés ne sont pas produits localement (Baillie *et al.*, 2000). De plus, chez des espèces migratrices comme le Petit-duc scops, certaines populations locales peuvent se déplacer d'une année à l'autre, auquel cas un recensement à petite échelle aura tendance à constater une baisse des effectifs alors que ces derniers se sont en fait reportés sur des secteurs voisins. C'est d'ailleurs ce que démontrent Bavoux *et al.*, (2011) sur l'île d'Oléron où les principaux noyaux de l'espèce révèlent un comportement spatial versatile en se déplaçant sur quelques secteurs d'années en années.
Par ailleurs, si chez la chevêche, la survie des adultes semble influencer majoritairement le taux de croissance des populations locales, la survie des juvéniles et le taux d'immigration jouent un rôle important sur le maintien de celles-ci (Schaub *et al.*, 2006). L'étendue spatiale d'une population locale et son degré d'isolement vis-à-vis des populations voisines peuvent donc avoir un impact sur la dynamique de cette population (Schaub *et al.*, 2006), notamment chez des espèces à faible capacité de dispersion comme la Chevêche d'Athéna (Blache, 2004 ; Génot, 2005). Évaluer l'importance relative de ces caractéristiques sur la dynamique de la population locale constitue un point crucial pour la mise en place de mesures de conservation adaptées. Seules les analyses à large échelle permettent d'observer l'étendue de ces différents noyaux, leur distance d'isolement vis-à-vis des noyaux voisins et de conclure à des échanges potentiels entre ces patchs de densité plus élevées.

### 6. *Agrégation spatiale et distribution en noyaux*

Nous avons d'ailleurs pu observer une distribution en noyaux s'opérant à large échelle chez les deux rapaces nocturnes étudiés dans ce mémoire (*voir aussi* Bavoux et al., 2011 ; Martínez *et al.*, 2007).

D'autres auteurs soulignent qu'à plus petite échelle et malgré leur caractère territorial, la présence de conspécifiques a une influence positive sur la probabilité de trouver un territoire de chevêche occupé, principal effet qui traduit un aspect social de l'espèce (Van Nieuwenhuyse et Bekaert, 2001b). Cornulier et Bretagnolle (2006) notent quant à eux une distribution agrégée de la chevêche expliquée en grande partie par la structuration de l'habitat favorable, qui, une fois prise en compte, fait ressortir une distribution régulière de l'espèce à petite échelle. Si la distribution régulière ou agrégée à petite échelle peut être perçue de manière différente, la distribution en noyaux à des échelles plus conséquentes repose sur plusieurs hypothèses.

Cette agrégation des territoires de reproduction à grande échelle pourrait tout d'abord être liée à la présence de congénères, notamment chez le petit-duc, espèce migratrice, qui pourrait être un moyen utile pour les autres individus d'évaluer indirectement la qualité de l'habitat environnant (Martínez *et al.*, 2007) et sa sécurité vis-à-vis des risques de prédation (Parejo *et al.*, 2012).

Pour la chevêche, espèce sédentaire, cela pourrait résulter de sa faible capacité de dispersion natale amenant les juvéniles à se disperser dans la proximité immédiate de leur lieu de naissance. Ainsi, cela conduirait à l'élaboration d'un noyau de population révélant de fortes densités dans sa partie centrale et des densités moyennes dans sa périphérie (*voir* Génot et Lecomte, 1998 ; page 84).

Enfin dans une moindre mesure, l'agencement spatial des zones propices aux espèces pourrait être une autre hypothèse ; auquel cas les variables d'habitats retenues auraient dû éliminer en grande partie l'autocorrélation spatiale résiduelle résultant de nos modèles.

### 7. *Améliorations proposées*

Cependant, la subsistance de cette autocorrélation spatiale résiduelle peut également être causée par l'inadéquation de certaines variables d'habitat et/ou de l'omission de plusieurs autres variables explicatives. Pour expliquer d'avantage la distribution de ces deux rapaces nocturnes nicheurs en Deux-Sèvres, il serait alors intéressant d'inclure des informations supplémentaires disponibles à large échelle : d'autres variables relatives à la qualité de l'habitat, ou encore des variables liées aux interactions intra et interspécifiques (e.g. compétition, attraction, prédation…).

En effet, il serait intéressant de prendre en considération la distribution de la Chouette hulotte, voire de celle de l'Effraie des clochers (Zuberogoitia *et al.*, 2005 & 2008) pour savoir si celles-ci influent sur la distibution et l'abondance relative de la chevêche et du petit-duc. Bien qu'elles soient toutes situées au même niveau trophique, la Chevêche d'Athéna et le Petit-duc scops, méso-prédateurs, sont des proies potentielles pour la Chouette hulotte et plus rarement pour l'Effraie des clochers.

De nombreux cas de prédation entre espèces de la même guilde ont été largement rapportées, et Mikkola (1983) synthétise plus de 1360 cas de rapaces nocturnes supposés victimes

d'autres rapaces nocturnes. Si ces interactions demeurent relativement peu étudiées (Zuberogoitia *et al.*, 2005 ; Sergio *et al.*, 2007), il est envisageable qu'il y ait des effets d'évitement de ces espèces proies (Parejo et Avilés, 2011) ayant une incidence directe ou indirecte sur leur distribution. Sergio *et al.*, (2009) montrent d'ailleurs que l'abondance du petit-duc est négativement corrélée à l'abondance de la hulotte dont la prédation induit des territoires distants entre ces deux espèces.

Outre ces cas de prédation, des cas de concurrences interspécifiques (accès aux cavités, ressources alimentaires…) pourraient également moduler la distribution de nos espèces étudiées en Deux-Sèvres (*voir aussi* Zuberogoitia *et al.*, 2005). Il serait alors intéressant d'analyser les relations éventuelles entre l'abondance du Petit-duc scops et celle de la Chevêche d'Athéna sur le département. À première vue, nous supposons qu'il n'y a pas de compétition majeure entre ces deux rapaces nocturnes sachant que certains noyaux de populations se situent sur des secteurs similaires (Plaines de Niort sud-est).

Cependant, certaines études ont cherché un potentiel attrait entre ces rapaces nocturnes, en émettant l'hypothèse que la chevêche, espèce sédentaire, pouvait potentiellement « renseigner » de la qualité de l'habitat au Petit-duc scops, espèce migratrice qui arrive plus tard en saison (Parejo *et al.*, 2012). Sans conclusion définitive, les auteurs soulignent que le petit-duc est plus susceptible de s'établir sur des territoires « sécurisés » en utilisant le cri d'alarme de la chevêche (simulé par de la repasse) comme une information du degré de risques. La chevêche aura, quant à elle, tendance à s'installer sur des sites où la présence de ses congénères, simulé par la repasse, est avérée ; ceci malgré le fait que le contenu de la repasse inclut des cris d'alarmes (*pour plus de détails, voir* Parejo *et al.*, 2012).

La prise en compte de ces phénomènes d'interactions intra et interspécifique devrait alors nous permettre d'expliquer davantage la distribution et les densités relatives de ces deux espèces en Deux-Sèvres.

Cependant, afin d'approcher au mieux des effectifs et des abondances réels, nous sommes en train de réfléchir à l'élaboration de modèles plus complexes, basés sur les résultats obtenus lors des protocoles expérimentaux. Ceci devrait alors nous permettre de travailler directement sur la base des contacts auditifs, sans forcément passer par des méthodes de discrimination. Les analyses ultérieures nécessiteront alors la mise en place de protocoles de calibration spécifiques au petit-duc.

## 8. *Conclusion générale :*

Basée sur une approche méthodologique, cette étude a permis de répondre à son objectif premier qui était d'évaluer l'état des populations de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops à l'échelle des Deux-Sèvres, ainsi que leurs tendances d'évolution sur un intervalle de 10 ans.

Si des précisions restent encore à apporter, nous avons pu aboutir à une première estimation de la taille de ces populations lors de chacune des enquêtes départementales ; effectifs qui étaient jusqu'alors très mal connues, et donc erronés. Nous avons ainsi pu en déduire le statut de conservation de la Chevêche d'Athéna et du Petit-duc scops en Deux-Sèvres au début de ce 21ème siècle.

À partir d'un modèle d'habitat spatialement explicite, la distribution départementale de ces deux rapaces nocturnes a pu être établie, ce qui nous a permis de localiser les principaux noyaux de populations, leur amplitude ainsi que leur agencement respectif.
Par des protocoles expérimentaux, cette étude a également pu montrer la complexité du recensement des rapaces nocturnes ainsi que ses limites, nous confortant sur le fait que nous sommes à l'heure actuelle dans l'incapacité d'évaluer l'état de leur population à l'échelle nationale ou européenne. Des suivis de grande ampleur, spécifiques à ce groupe d'espèces, demeurent alors primordiaux. Ils devront reposer sur un protocole commun standardisé tenant compte des nombreux biais connus.

# BIBLIOGRAPHIE


**Alldredge, M. W., Pollock, K. H., & Simons, T. R.** (2006). Estimating detection probabilities from multiple-observer point counts. *The Auk,* **123**(4), 1172-1182.

**Alldredge, M. W., Pollock, K. H., Simons, T. R., Collazo, J. A., Shriner, S. A., & Johnson, D. H.** (2007a). Time-of-detection method for estimating abundance from point-count surveys. *The Auk*, **124**(2), 653-664.

**Alldredge, M. W., Pacifici, K., Simons, T. R., & Pollock, K. H.** (2008). A novel field evaluation of the effectiveness of distance and independent observer sampling to estimate aural avian detection probabilities. *Journal of Applied Ecology*, **45**(5), 1349-1356.

**Alldredge, M. W., Simons, T. R., & Pollock, K. H**. (2007b). A field evaluation of distance measurement error in auditory avian point count surveys. *The Journal of Wildlife Management*, **71**(8), 2759-2766.

**Alldredge, M. W., Simons, T. R., & Pollock, K. H.** (2007c). Factors affecting aural detections of songbirds. *Ecological Applications*, **17**(3), 948-955.

**Alldredge, M. W., Simons, T. R., Pollock, K. H., & Pacifici, K.** (2007d). A Field Evaluation of the Time-of-Detection Method to Estimate Population Size and Density for Aural Avian Point Counts. *Avian Conservation and Ecology*, **2**(2), 13.

**Appleby, B., Yamaguchi, N., Johson, P. J., & Macdonald, D. W.** (1999). Sex-specific territorial responses in Tawny Owls *Strix aluco*. *Ibis*, **141**(1), 91-99.

**Arlettaz, R.** (1988). Réaction agressive d'un Hibou petit-duc, *Otus scops*, à l'imitation de son chant. *Nos Oiseaux*, **39(5)**, 231-232.

**Arlettaz, R.** (1990). La population relictuelle du Hibou petit-duc, *Otus scops*, en Valais central : dynamique, organisation spatiale, habitat et protection. *Nos Oiseaux,* **40**(6), 321-343.

**Arlettaz, R., Fournier, J., Juillard, M., Lugon, A., Rossel, D., & Sierro, A.** (1991). Origines du déclin de la population du Hibou petit-duc, *Otus scops*, dans les Alpes valaisannes (sud-ouest de la Suisse) : une approche empirique. *In* Juillard, M., Bassin, P., Baudven. H., Génot, P., Ravussin, P. & Rebetez, C. (eds.) *Rapaces nocturnes.* Nos Oiseaux. Prangins, Suisse.

**Baillie, S. R., & Doherty, P. F.** (2004). Analysis using large–scale ringing data. *Animal Biodiversity and Conservation*, **27**(1), 371-373.

**Baillie, S. R., Sutherland, W. J., Freeman, S. N., Gregory, R. D., & Paradis, E.** (2000). Consequences of large-scale processes for the conservation of bird populations. *Journal of Applied Ecology*, **37** (Suppl. 1), 88-102.

**Barailler, J.-L.** (2001). Observations d'un Hibou petit-duc Scops (*Otus Scops*) en forêt d'Ermenonville (Oise) en 1999. *L'Avocette*, **25**(3), 61-63.

**Barnes, K. P., & Belthoff, J. R.** (2008). Probability of detection of Flammulated Owls using nocturnal broadcast surveys. *Journal of Field Ornithology*, **79**(3), 321-328.

**Bartolommei, P., Mortelliti, A., Pezzo, F., & Puglisi, L.** (2013). Distribution of nocturnal birds (Strigiformes and Caprimulgidae) in relation to land-use types, extent and configuration in agricultural landscapes of Central Italy. *Rendiconti Lincei*, **24**(1), 13-21.

**Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., & Singmann, H.** (2012). Package lme4 : Linear mixed-effects models using Eigen and S4 (Version 1.1-6).

**Bavoux, C.** (1994). Petit-duc scops ou Hibou petit-duc. *In* Yeatman-Berthelot, D & Jarry, G. (eds). *Nouvel atlas des Oiseaux Nicheurs de France. 1985-1989*. Société Ornithologique de France, Paris, France.

**Bavoux, C.** (1999a). Petit-duc scops *Otus scops*. *In* Rocamora, G. & Yeatman-Berthelot, D. (eds.). *Oiseaux menacés et à surveiller en France. Liste Rouge et priorités. Populations. Tendances. Menaces. Conservation*. Société Ornithologique de France/Ligue pour la Protection des Oiseaux, Paris, France.

**Bavoux, C.** (1999b). Petit-duc scops. *In* Rigaud T. et Granger M., (coord.). *Livre rouge des oiseaux nicheurs de Poitou-Charentes*. Poitou-Charentes Nature, Poitiers, France.

**Bavoux, C., & Burneleau, G.** (1983). Statut des rapaces nocturnes à l'île d'Oléron. *Trajhasse Bull. Groupe Ornithologique Aunis-Saintonge*, **13-14**, 64-68.

**Bavoux, C., & Burneleau, G.** (1985). Premières données sur la biologie de reproduction d'une population de Hiboux petits-ducs *Otus scops* (L.). *Alauda*, **53**(3), 223-225.

**Bavoux, C., Burneleau, G., Barbraud, C., Métivier, J.-M., & Roulin, A.** (2012). Habitats fréquentés par une population insulaire de Petit-duc scops *Otus scops* (île d'Oléron, Charente-Maritime, France). *Alauda*, **80**(3), 179-186.

**Bavoux, C., Burneleau, G., Juillard, M., & Nicolau-Guillaumet, P.** (1993). Le Hibou petit-duc, *Otus scops*, sur l'île d'Oléron (France). Régime alimentaire des poussins. *Nos Oiseaux*, **42**(3), 159-170.

**Bavoux, C., Burneleau, G., Metivier, J.-M., & Roulin, A.** (2011). Démographie et distribution spatiale sur le long terme du Petit-Duc scops sur l'île d'Oléron (Charente-Maritime, France). *Alauda*, **79**(2), 135-147.

**Bavoux, C., Burneleau, G., & Nicolau-Guillaumet, P.** (1991). Aspects de la biologie de reproduction du Hibou petit-duc, *Otus scops*. *Alauda*, **59**(2), 65-71.

**Bavoux, C., Burneleau, G., & Seguin, N.** (2000). Consommation de crabes par la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* dans l'île d'Oléron (Charente-Maritime). *Alauda*, **68**(4), 329-330.

**Bavoux, C., Faux, E., Mimaud, L., & Seguin, N.** (2002). Capture d'écrevisses par la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* dans le marais de Brouage (Charente-Maritime, France). *Alauda*, **70**(1), 225-226.

**Beddall, B. G.** (1957). Historical Notes on Avian Classification. *Systematic Biology*, **6**(3), 129-136.

**Bibby, C., & Buckland, S. T.** (1987). Bias of bird census results due to detectability varying with habitat. *Acta Oecologica*, **8**, 103-112.

**Bibby, C., Burgess, N. D., Hill, D., Mustoe, S., & Lambton, S.** (2000). *Bird Census Techniques*. Academic Press, New York, United States.

**Bibby, C., Jones, M., & Marsden, S.** (1998). *Expedition Field Techniques : Bird Surveys*. Expedition Advisory Centre, London, England.

**BirdLife international.** (2004). *Birds in Europe : population estimates, trends and conservation status*. BirdLife International, Cambridge, England.

**Bivand, R., Lewin-Koh, N., Pebesma, E., Archer, E., Baddeley, A., Bibiko, H.-J., Brey, S., Callahan, J., Carrillo, G., Dray, S., Forrest, D., Friendly, M., Giraudoux, P., Golicher, D., Rubio, V. G., Hausmann, P., Hufthammer., K. O., Jagger, T., Luque, S., MacQueen, D., Niccolai, A., Perpiñán-Lamigueiro, O., Short, T., Snow, G., Stabler, B., Stokely, M., & Turner, R.** (2013). Package maptools : Tools for reading and handling spatial objects (Version 0.8-29).

**Blache, S.** (2001). Etude du régime alimentaire de la Chevêche d'Athéna (*Athene noctua* scop.) en période de reproduction en zone agricole intensive dans le sud-est de la France. *Ciconia*, **25**(2), 77-94.

**Blache, S.** (2004). *La Chevêche (Athene noctua) en zone d'agriculture intensive (plaine de Valence ; Drôme) : habitat, alimentation, reproduction*. Mémoire de Diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 110 p.

**Blache, S.** (2008). *La Chevêche d'Athéna. Amélioration des connaissances de l'Avifaune nicheuse. Bilan 2008* (CORA Faune Sauvage). Lyon, France, 13 p.

**Blanc, T**. (1958). Au garde-manger hivernal de la Chevêche. *Nos Oiseaux,* **24**(12), 321.

**Blanco, G., Dávila, J. A., Septiem, J. A. L., Rodríguez, R., & Martinez, R**. (2002). Sex-biased initial eggs favours sons in the slightly size-dimorphic Scops owl (*Otus scops*). *Biological Journal of the Linnean Society,* **76**(1), 1-7.

**Blasco-Zumeta, J., & Heinze, G.-M.** (2013). Scops Owl *Otus scops*. *In* Identification atlas of Aragon's Birds. http://www.ibercajalav.net/img/267_ScopsOwlOscops.pdf

**Blondel, J., Ferry, C., & Frochot, B.** (1970). La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A) ou des relevés d'avifaune par « stations d'écoute ». *Alauda*, **38**(1), 55-71.

**Boissinot, A.** (2009*). Influence de la structure du biotope de reproduction et de l'agencement du paysage, sur le peuplement d'amphibiens d'une région bocagère de l'ouest de la France*. Mémoire de Diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 192 p.

**Bolker, B.** (2008). *Ecological Models and Data in R*. University Press Princeton, Princeton, United States.

**Bolker, B., Skaug, H., Magnusson, A., & Nielsen, A.** (2013). Getting started with the glmmADMB package.

**Bordjan, D., & Rozonicnik, A.** (2010). Breeding density of the Scops Owl *Otus scops* in urban settlements on the island of Brac (Central Dalmatia). *Acrocephalus*, **31**(144), 15-20.

**Boscolo, D., Metzger, J. P., & Vielliard, J. M. E.** (2006). Efficiency of playback for assessing the occurrence of five bird species in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Anais da academia brasileira de ciências*, **78**(4), 629-644.

**Bossus, A., & Charron, F.** (2010). *Les chants d'oiseaux d'Europe occidentale*. Delachaux et Niestlé, Paris, France.

**Boulinier, T., Nichols, J. D., Sauer, J. R., Hines, J. E., & Pollock, K. H.** (1998). Estimating species richness : the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, **79**(3), 1018-1028.

**Braga, A. C. R., & Motta-Junior, J. C.** (2009). Weather Conditions and Moon Phase Influence on Tropical Screech Owl and Burrowing Owl Detection by Playback in Southeast Brazil. *Ardea*, **97**(4), 395-401.

**Bretagnolle, V., Bavoux, C., Burneleau, G., & Van Nieuwenhuyse., D.** (2001). Abondance et distribution des Chevêches d'Athéna : approche méthodologique pour des enquêtes à grande échelle en plaine céréalière. *Ciconia*, **25**(2), 173-184.

**Brugerolle, T.** (2010). Note sur la mise en évidence d'une population de Petit-duc scops (*Otus scops*) dans le centre du Puy-de-Dôme. *Le Grand-Duc*, **77**, 20-21.

**Buckland, S. T.** (2006). Point-transect surveys for songbirds : robust methodologies. *The Auk*, **123**(2), 345-357.

**Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L., & Thomas, L.** (2001). *Introduction to distance sampling : estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press, New York, United States.

**Bultot, J., Marié, P., & Van Nieuwenhuyse, D.** (2001). Population dynamics of Little Owl *Athene noctua* in Wallonia and its driving forces. Evidence for density-dependance. *Oriolus*, **67**, 110-125.

**Burel, F., & Baudry, J.** (1999). *Écologie du paysage : Concepts, méthodes et applications*. Tec & Doc Lavoisier, Paris, France.

**Burnham, K. P., & Anderson, D. R.** (2002). *Model Selection and Multimodel Inference : A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York, United States.

**Burt, W. H.** (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, **24,** 346-352.

**Butchart, S. H. M., Stattersfield, A. J., Bennun, L. A., Shutes, S. M., Akçakaya, H. R., Baillie, J. E. M., Stuart, S. N., Hilton-Taylor, C., & Mace, G. M.** (2004). Measuring Global Trends in the Status of Biodiversity : Red List Indices for Birds. *PLoS Biol*, **2**(12) : e383. doi:10.1371/journal.pbio.0020383

**Byers, B. E., & Kroodsma, D. E.** (2009). Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour*, **77**(1), 13-22.

**Campioni, L., Delgado, M. D. M., & Penteriani, V.** (2010). Social status influences microhabitat selection : breeder and floater Eagle Owls *Bubo bubo* use different post sites. *Ibis*, **152**(3), 569-579.

**Castaing, N.** (2012). *Application du Distance-sampling au recensement de la Chevêche d'Athéna* (Athene noctua) *dans le but d'améliorer l'estimation des densités de population*. Mémoire de Master 1 en Écologie-Biodiversité, Aix-en-Provence, 62 p.

**Catchpole, C. K., & Slater, P. J. B.** (1995). *Bird Song : Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press, Cambridge, England.

**Chamberlain, D. E., Fuller, R. J., Bunce, R. G. H., Duckworth, J. C., & Shrubb, M.** (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology*, **37**(5), 771-788.

**Clech, D.** (2001a). Etude d'une population de Chevêche d'Athéna dans le Haut-Léon (Bretagne-France). *Ciconia*, **25**(2), 119-128.

**Clech, D.** (2001b). Impact de la circulation routière sur la Chevêche d'Athéna *Athene noctua*, par l'étude de la localisation de ses sites de reproduction. *Alauda*, **69**(2), 255-260.

**Collar, N. J., Crosby, M. J., & Stattersfield, A. J.** (1994). *Birds to watch 2 : the world list of threatened birds*. BirdLife International, Cambridge, England.

**Conway, C. J., Garcia, V., Smith, M. D., & Hughes, K.** (2008). Factors Affecting Detection of Burrowing Owl Nests During Standardized Surveys. *The Journal of Wildlife Management*, **72**(3), 688-696.

**Conway, C. J., & Simon, J. C.** (2003). Comparison of detection probability associated with burrowing owl survey methods. *The Journal of Wildlife Management*, 501-511.

**Cornulier, T., & Bretagnolle, V.** (2006). Assessing the influence of environmental heterogeneity on bird spacing patterns : a case study with two raptors. *Ecography*, **29**(2), 240-250.

**Cramp, S.** (ed.) (1985). *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, New York, United States.

**Crowe, D. E., & Longshore, K. M.** (2010). Estimates of Density, Detection Probability, and Factors Influencing Detection of Burrowing Owls in the Mojave Desert. *Journal of Raptor Research*, **44**(1), 1-11.

**Currie, D., Millett, J., Hill, M., & Jivan Shah, N.** (2002). Factors affecting the response of Seychelles Scops-owl *Otus insularis* to playback of conspecific calls : consequences for monitoring and management. *Bird Conservation International*, **12**(04), 353-364.

**Czech, B., Krausman, P. R., & Devers, P. K.** (2000). Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *BioScience*, **50**(7), 593-601.

**Dawson, D. K., & Efford, M. G.** (2009). Bird population density estimated from acoustic signals. *Journal of Applied Ecology*, **46**(6), 1201-1209.

**Dejong, M. J., & Emlen, J. T.** (1985). The shape of the auditory detection function and its implications for songbird censusing. *Journal of Field Ornithology*, **56**(3) 213-223.

**De Kort, S. R., Eldermire, E. R. B., Cramer, E. R. A., & Vehrencamp, S. L.** (2009). The deterrent effect of bird song in territory defense. *Behavioral Ecology*, **20**(1), 200-206.

**Delgado, M. M., & Penteriani, V.** (2007). Vocal behaviour and neighbour spatial arrangement during vocal displays in eagle owls (*Bubo bubo*). *Journal of Zoology*, **271**(1), 3-10.

**del Hoyo, J., Elliott, A., & Sargatal, J.** (1999). *Handbook of the birds of the world. Barn-owls to hummingbirds. (Vol. 5).* Lynx Edicions, Barcelone, Spain.

**Denac, K.** (2003). Population dynamics of scops owl *Otus scops* at Ljubljansko barje (central Slovenia). *Acrocephalus,* **24**(119), 127-133.

**Denac, K.** (2009). Habitat Selection of Eurasian Scops Owl Otus scops on the Northern Border of Its Range, in Europe. *Ardea*, **97**(4), 535-540.

**Denac, K., & Trilar, T.** (2006). Individual recognition of scops owls (*Otus scops*) by spectrographic analysis of their calls : a preliminary study. *Razprave 4. Razreda Sazu*, **47**(3), 87-97.

**Dinatale, B.** (2007). Le Petit-duc scops dans le Rhône. *L'Effraie*, **22**, 29-38.

**Donald, P. F., & Evans, A. D.** (2006). Habitat connectivity and matrix restoration : the wider implications of agri-environment schemes. *Journal of Applied Ecology*, **43**(2), 209-218.

**Donald, P. F., Green, R. E., & Heath, M. F.** (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, **268**(1462), 25-29.

**Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., García Marquéz, J. R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S.** (2013). Collinearity : a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, **36**(1), 27-46.

**Dragonetti, M.** (2007). Individuality in Scops Owl *Otus scops* vocalisations. *Bioacoustics*, **16**(2), 147-172.

**Dubois, P. J., Le Maréchal, P., Olioso, G., & Yésou, P.** (2008). *Nouvel inventaire des oiseaux de France*. Delachaux et Niestlé, Paris, France.

**Dunn, E. H.** (2002). Using decline in bird populations to identify needs for conservation action. *Conservation Biology*, **16**(6), 1632-1637.

**Eldredge, N.** (2001). The sixth extinction. *Action bioscience*, http://www.actionbioscience.org/newfrontiers/eldredge2.html

**Emlen, S. T.** (1972). An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour*, **41**(1/2), 130-171.

**Etienne, P.** (2003). La reproduction de la Chouette chevêche *Athene noctua* : parades et occupation de l'espace. *L'Avocette*, **numéro spécial**, 113-116.

**Exo, K.-M.** (1987). *Das Territorialverhalten des Steinkauzes (Athene noctua) eine verhaltensökologische Studie mit Hilfe der Telemetrie*. Thèse de doctorat, Universität zu Köln, Cologne, 238 p.

**Exo, K.-M.** (1989). Tagesperiodische Aktiviätsmuster des Steinkauzes (*Athene noctua*). *Vogelwarte*, **35**, 94-114.

**Exo, K.-M., & Hennes, R.** (1980). Beitrag zur Populationsökologie des Steinkauzes (*Athene noctua*) – eine Analyse deutscher und niederländischer Ringfunde. *Vogelwarte*, **30**, 162-179.

**Exo, K.-M., & Scherzinger, W.** (1989). Voice and inventory of call-notes of the Little Owl (*Athene noctua*) : description, context and habitat adaptation. *Ecology Birds*, **11**, 149-187.

**Ferrus, L., Génot, J.-C., Topin, F., Baudry, J., & Giraudoux, P.** (2002). Répartition de la Chevêche d'Athéna (*Athene noctua* scop.) et variation d'échelle d'analyses des paysages. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **57**, 39-51.

**Finck, P.** (1990). Seasonal variation of territory size with the Little Owl (*Athene noctua*). *Oecologia*, **83**(1), 68-75.

**Flesch, A. D., & Steidl, R. J.** (2007). Detectability and Response Rates of Ferruginous Pygmy-Owls. *The Journal of Wildlife Management*, **71**(3), 981-990.

**Framis, H., Holroyd, G. L., & Mañosa, S.** (2011). Home range and habitat use of little owl (*Athene noctua*) in an agricultural landscape in coastal Catalonia, Spain. *Animal Biodiversity and Conservation*, **34**(2), 369-378

**Fuller, M. R., & Mosher, J. A.** (1981). Methods of detecting and counting raptors : a review. *Studies in Avian Biology*, **6**, 235-246.

**Galeotti, P.** (1994). Patterns of territory size and defence level in rural and urban tawny owl (Strix aluco) populations. *Journal of Zoology*, **234**(4), 641-658.

**Galeotti, P.** (1998). Correlates of hoot rate and structure in male Tawny Owls *Strix aluco* : implications for male rivalry and female mate choice. *Journal of Avian Biology*, **29**(1), 25-32.

**Galeotti, P., & Gariboldi, A.** (1994). Territorial behaviour and habitat selection by the Scops Owl *Otus scops* in a Karstic Valley (NE Italy). *In* Meyburg B.U., Chancellor R.D., (eds). *Raptor conservation today*. WWGBP & Pica Press, East Sussex, England.

**Galeotti, P., & Pavan, G.** (1993). Differential responses of territorial Tawny Owls *Strix aluco* to the hooting of neighbours and strangers. *Ibis*, **135**(3), 300-304.

**Galeotti, P., Rubolini, D., Sacchi, R., & Fasola, M.** (2009). Global changes and animal phenotypic responses : melanin-based plumage redness of scops owls increased with temperature and rainfall during the last century. *Biology Letters*, **5**(4), 532-534.

**Galeotti, P., & Sacchi, R.** (2001). Turnover of territorial Scops Owls *Otus scops* as estimated by spectrographic analyses of male hoots. *Journal of Avian Biology*, **32**(3), 256-262.

**Galeotti, P., Sacchi, R., & Perani, E.** (1997). Cooperative defense and intrasexual aggression in Scops Owls (*Otus scops*) : Responses to playback of male and female calls. *Journal of Raptor Research*, **31**(4), 353-357.

**Génot, J.-C.** (1990). Régression de la Chouette chevêche, *Athene noctua* SCOP., en bordure des Vosges du Nord. *Ciconia*, **14**(2), 65-84.

**Génot, J.-C.** (1991). Mortalité de la Chouette chevêche, *Athene noctua*, en France. *In* Juillard, M., *& al.* (eds). *Rapaces nocturnes. Actes du 30e Colloque Interrégional d'Ornithologie, 2–4 November 1990*. Nos Oiseaux, Suisse.

**Génot, J.-C.** (1992a). Biologie de reproduction de la Chouette chevêche *Athene noctua*, en France. *L'Oiseau et R.F.O*, **62**(4), 309-319.

**Génot, J.-C.** (1992b). Biologie de la reproduction de la Chouette chevêche *Athene noctua* SCOP., en bordure des Vosges du Nord. *Ciconia*, **16**(1), 1-18.

**Génot, J.-C.** (1994). Chouette chevêche ou Chevêche d'Athéna. *In* Yeatman-Berthelot, D & Jarry, G. (eds). *Nouvel atlas des Oiseaux Nicheurs de France. 1985-1989*. Société Ornithologique de France, Paris, France.

**Génot, J.-C.** (1995). Données complémentaires sur la population de Chouettes chevêches, *Athene noctua*, en déclin en bordure des Vosges du Nord. *Ciconia*, **19**(3), 145-157.

**Génot, J.-C.** (1996). Monitoring Studies of the Little owl in France. *The Raptor*, **24**, 24-28.

**Génot, J.-C.** (1999). Chevêche d'Athéna *Athene noctua*. *In* Rocamora, G. & Yeatman-Berthelot, D. (eds.). *Oiseaux menacés et à surveiller en France. Liste Rouge et priorités. Populations. Tendances.*

*Menaces. Conservation*. Société Ornithologique de France/Ligue pour la Protection des Oiseaux, Paris, France.

**Génot, J.-C.** (2001). Etat des connaissances sur la Chevêche d'Athéna, *Athene noctua*, en bordure des Vosges du Nord (nord-est de la France) de 1984 à 2000. *Ciconia*, **25**(2), 109-118.

**Génot, J.-C.** (2005). La Chevêche d'Athéna, *Athene noctua*, dans la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord de 1984 à 2004. *Ciconia*, **29**(numéro spécial), 1-272.

**Génot, J.-C., & Bersuder, D.** (1995). Le régime alimentaire de la Chouette chevêche, *Athene noctua*, en Alsace-Lorraine. *Ciconia*, **19**(1), 35-51.

**Génot, J.-C., & Lecomte, P.** (1998). Essai de synthèse sur la population de Chevêche d'Athéna *Athene noctua* en France. *Ornithos*, **5**(3), 124-131.

**Génot, J.-C., & Lecomte, P.** (2002). *La Chevêche d'Athéna : biologie, mœurs, mythologie, régression, protection.* Delachaux et Niestlé, Paris, France.

**Génot, J.-C., & Sturm, F.** (2001). Biologie de reproduction de la Chevêche d'Athéna (*Athene noctua*) en captivité. *Ciconia*, **25**(3), 219-230.

**Génot, J.-C., & Van Nieuwenhuyse, D.** (2002). *Athene noctua* Little Owl. *The Journal of Birds of the Western Palearctic*, **4**, 35-63.

**Génot, J.-C., & Wilhelm, J.-L.** (1993). Occupation et utilisation de l'espace par la Chouette chevêche, *Athene noctua*, en bordure des Vosges du Nord. *Alauda*, **61**(3), 181-194.

**Géroudet, P.** (2000). *Les rapaces d'Europe diurnes et nocturnes*. Delachaux et Niestlé, Paris, France.

**Gill, F., & Donsker, D.** (2012). IOC World Bird Names (v2.11). http://www.worldbirdnames.org.

**Girondot, M.** (2012). Package phenology : Tools to manage a parametric function that describes phenology (Version 3.63).

**Glue, D. E.** (2002). Little owl *Athene noctua*. *In* Wernham, C.V. *& al.*, (eds). *The Migration Atlas: Movements of the Birds of Britain and Ireland.* T. & A.D. Poyser, London, England.

**Glue, D. E., & Scott, D.** (1980). Breeding biology of the Little Owl. *British Birds*, **73**, 167-180.

**Glutz von Blotzheim, U. N., & Bauer, K. M.** (1980). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Columbiformes-Picifomes. (Vol. 9).* Akzdemische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, Germany.

**Groupe Ornithologique des Deux-Sèvres** (1995). *Oiseaux nicheurs des Deux-Sèvres – Atlas du Groupe Ornithologique des Deux-Sèvres 1985-1992*. Méloé, Niort, France.

**Gonin, J., & Mercier, F.** (2011). *Conservation des rapaces nocturnes en Charente-Maritime en 2010.* Rapport départemental LPO Charente-Maritime, La Rochelle, 34 p.

**Gottschalk, T. K., Ekschmitt, K., & Wolters, V.** (2011). Efficient Placement of Nest Boxes for the Little Owl (*Athene noctua*). *Journal of Raptor Research*, **45**(1), 1-14.

**Gragera, F.** (1996). Las rapaces nocturnas en el sur de Extremadura. *Quercus*, **126**, 21-23.

**Greenwood, P. J.** (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**(4), 1140-1162.

**Grzywaczewski, G.** (2009). Home range size and habitat use of the Little Owl *Athene noctua* in East Poland. *Ardea*, **97**(4), 541-545.

**Hardouin, L. A.** (2002). *Communication acoustique et reconnaissance individuelle chez la Chevêche d'Athéna*. Diplôme d'Études Approfondies « Ecophysiologie, Energétique et Comportement », Villiers-en-Bois, 27 p.

**Hardouin, L. A.** (2006). *Communication acoustique et territorialité chez les rapaces nocturnes*. Thèse de Doctorat, Université de Strasbourg, 206 p.

**Hardouin, L. A., Bretagnolle, V., Tabel, P., Bavoux, C., Burneleau, G., & Reby, D.** (2009). Acoustic cues to reproductive success in male owl hoots. *Animal Behaviour*, **78**(4), 907-913.

**Hardouin, L. A., Reby, D., Bavoux, C., Burneleau, G., & Bretagnolle, V.** (2007). Communication of Male Quality in Owl Hoots. *The American Naturalist*, **169**(4), 552-562.

**Hardouin, L. A., Robert, D., & Bretagnolle, V.** (2008). A dusk chorus effect in a nocturnal bird : support for mate and rival assessment functions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**(12), 1909-1918.

**Hardouin, L. A., Tabel, P., & Bretagnolle, V.** (2006). Neighbour–stranger discrimination in the little owl, *Athene noctua*. *Animal Behaviour*, **72**(1), 105-112.

**Hardy, P. C., & Morrison, M. L.** (2000). Factors affecting the detection of elf owls and western screech owls. *Wildlife Society Bulletin*, **28**(2), 333-342.

**Hausleitner, D.** (2006). Inventory methods for owl surveys. http://www.llbc.leg.bc.ca/public/PubDocs/bcdocs/403988/protocols_2k6.pdf

**Herkert, J. R.** (1994). The Effects of Habitat Fragmentation on Midwestern Grassland Bird Communities. *Ecological Applications*, **4**(3), 461.

**Herrera, C. M., & Hiraldo, F.** (1976). Food-Niche and Trophic Relationships among European Owls. *Ornis Scandinavica*, **7**(1), 29-41.

**Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A.** (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**(15), 1965-1978.

**Hobbs, J., Blackburn, I., & Harestad, A.** (2005). *Survey Protocols For The Northern Spotted Owl*, Strix occidentalis caurina *In British Columbia*. Resource Inventory Standards Committee.

**Huettmann, F., & Diamond, A. W.** (2006). Large-scale effects on the spatial distribution of seabirds in the Northwest Atlantic. *Landscape Ecology*, **21**(7), 1089-1108.

IFEN (2000). Occupation du territoire en 1999 - utilisation physique (en %), zones naturelles, agricoles et artificielles rapportées à la surface totale par département du Poitou-Charentes. http://www.observatoire-environnement.org/tbe/Occupation-du-sol.html

**Ille, R., & Grinschgl, F.** (2001). Little Owl (*Athene noctua*) in Austria. Habitat characteristics and population density. *Ciconia*, **25**(2), 129-140.

**Jacobsen, L. B., Sunde, P., Rahbek, C., Dabelsteen, T., & Thorup, K.** (2013). Territorial calls in the Little Owl (*Athene noctua*) : spatial dispersion and social interplay of mates and neighbours. *Ornis Fennica*, **90**, 41-49.

**Järvinen, O.** (1978). Estimating relative densities of land birds by point counts. *Ann. Zool. Fenn*, **15**, 290-293.

**Jenkins, M.** (2003). Prospects for Biodiversity. *Science*, **302**(5648), 1175-1177.

**Johnson, D. H., Van Nieuwenhuyse, D., & Génot, J.-C.** (2009). Survey Protocol for the Little Owl *Athene noctua*. *Ardea*, **97**(4), 403-412.

**Johnson, R. R., Brown, B. T., Haight, L. T., & Simpson, J. M.** (1981). Playback recordings as a special avian censusing technique. *In* Ralph, C. J., & Scott, J. M. (eds.). *Estimating Numbers of Terrestrial Birds. Studies in Avian Biology*, **6**, 68-75.

**Jones, J. P. G.** (2011). Monitoring species abundance and distribution at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, **48**(1), 9-13.

**Juillard, M., Baudvin, H., Bonnet, J., & Génot, J.-C.** (1992). Habitats et sites de nidification de la chouette chevêche (*Athene noctua*) sur le Méjean (Lozère). *Nos Oiseaux*, **41**(7), 415-440.

**Junker, F., Gauvreau, B., Blanc-Benon, P., & Cremezy, C.** (2005). Classification de l'influence relative des paramètres physiques affectant les conditions de propagation à grande distance. *Acoustique et Technique*, **39**, 8-16.

**Kadochnikov, N. P.** (1963). On the breding biology of the Scops-Owl in the Voronezh province. *Ornitologiya*, **6**, 104-110.

**Kasprzykowski, Z., & Golawski, A.** (2006). Habitat use of the Barn Owl *Tyto alba* and the Little Owl *Athene noctua* in central-eastern Poland. *Biological Letters*, **43**(1), 33-39.

**Kéry, M., & Schmidt, B. R.** (2008). Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecology*, **9**(2), 207-216.

**Kissling, M. L., Lewis, S. B., & Pendleton, G.** (2010). Factors Influencing the Detectability of Forest Owls in Southeastern Alaska. *The Condor*, **112**(3), 539-548.

**Kitowski, I., & Kisiel, E.** (2003). Distribution of Little Owl *Athene noctua* and Barn Owl *Tyto alba* in the Zamosc Region (SE Poland) in the light of atlas studies. *Ornis Hungarica*, **12-13**, 271-274.

**Koenig, L.** (1973). *Das aktionsstystem der zwergohreule* Otus scops scops (Linné 1758). Paul Parey, Hamburg, Germany.

**König, C., & Weick, F.** (2008). *Owls of the World (2nd revised edition.).* Christopher Helm eds., London, England.

**Krainski, E. T., & Lindgren, F.** (2014). (unpublished) The R-INLA tutorial : SPDE models.

**Krištín, A., & Sárossy, M.** (2002). Orthoptera and Mantodea in foraging territories of mediterranean owl *Otus scops* in Slovakia. *Linzer Biol. Beitr*, **34**, 467-473.

**Krofel, M.** (2008). Survey of Scops Owl *Otus scops* on the high karst grasslands of Snenik plateau (southern Slovenia). *Acrocephalus*, **29**(136), 33-37.

**Krüger, O.** (2005). The evolution of reversed sexual size dimorphism in hawks, falcons and owls : a comparative study. *Evolutionary Ecology*, **19**(5), 467-486.

**Lallemant, J.-J.** (2006). Bilan succinct de six années de suivi d'une population de Hibou Petit-Duc (*Otus scops*) dans le centre du Puy-de-Dôme. *Le Grand-Duc*, **68**, 18-20.

**Latková, H., Sándor, A. K., & Krištín, A.** (2012). Diet composition of the scops owl (*Otus scops*) in central Romania. *Slovak Raptor Journal*, **6**(1), 17-26.

**Le Gouar, P. J., Schekkerman, H., Jeugd, H. P., Boele, A., van Harxen, R., Fuchs, P., Stroeken, P., & van Noordwijk, A. J.** (2011). Long-term trends in survival of a declining

population : the case of the little owl (*Athene noctua*) in the Netherlands. *Oecologia*, **166**(2), 369-379.

**Leigh, R.** (2001). The Breeding Dynamics of Little Owls (*Athene noctua*) in North West England. *Ciconia*, **25**(2), 67-76.

**Lengagne, T., & Slater, P. J. B.** (2002). The effects of rain on acoustic communication : tawny owls have good reason for calling less in wet weather. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences,* **269**(1505), 2121-2125.

**Le Rest, K.** (2013). *Méthodes statistiques pour la modélisation des facteurs influençant la distribution et l'abondance de populations : Application aux rapaces diurnes nichant en France*. Thèse de Doctorat, Université de Poitiers, 150 p.

**Le Rest, K., Pinaud, D., & Bretagnolle, V.** (2013). Accounting for spatial autocorrelation from model selection to statistical inference : Application to a national survey of a diurnal raptor. *Ecological Informatics*, **14**, 17-24.

**Le Rest, K., Pinaud, D., Monestiez, P., Chadoeuf, J., & Bretagnolle, V.** (2014). Spatial leave-one-out cross-validation for variable selection in the presence of spatial autocorrelation. *Global Ecology and Biogeography,* **(published online)**, *1 -9.*

**Letty, J., Génot, J.-C., & Sarrazin, F.** (2001). Viabilité de la population de Chevêche d'Athéna *Athene noctua* dans le Parc naturel régional des Vosges du Nord. *Alauda*, **69**(3), 359-372.

**Ligon, J. D.** (1968). *The biology of the Elf Owl,* Micrathene whitneyi. Miscellaneous publications of birds, **136**. Museum of Zoology, University of Michigan, United States, 70 p.

**MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Andrew Royle, J., & Langtimm, C. A.** (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, **83**(8), 2248-2255.

**McShea, W. J., & Rappole, J. H.** (1997). Variable song rates in three species of passerines and implications for estimating bird populations. *Journal of Field Ornithology*, **68**(3), 367-375.

**Máñez, M.** (1994a). Little owl *Athene noctua*. *In* Tucker, G. M. & Heath, M. F (eds). *Birds in Europe : their conservation status*. BirdLife International, Cambridge, United Kingdom.

**Máñez, M.** (1994b). Scops owl *Otus scops*. *In* Tucker, G. M. & Heath, M. F (eds). *Birds in Europe : their conservation status*. BirdLife International, Cambridge, United Kingdom.

**Marchesi, L., & Sergio, F.** (2005). Distribution, density, diet and productivity of the Scops Owl *Otus scops* in the Italian Alps. *Ibis*, **147**(1), 176-187.

**Marples, B. J.** (1942). *A study of the Little owl,* Athene noctua*, in New Zealand*. Royal Society of New Zealand. University of Otago, New Zealand, 18 p.

**Marques, T. A.** (2004). Predicting and correcting bias caused by measurement error in line transect sampling using multiplicative error models. *Biometrics*, **60**(3), 757-763.

**Marsh, D., & Trenham, P.** (2008). Current trends in plant and animal population monitoring. *Conservation Biology*, **22**(3), 647-655.

**Martínez, J. A., Serrano, D., & Zuberogoitia, I.** (2003). Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo* : a multiscale approach. *Ecography*, **26**(1), 21-28.

**Martínez, J. A., & Zuberogoitia, Í.** (2002). Factors affecting the vocal behaviour of Eagle Owls (*Bubo bubo*) : effects of sex and territorial status. *Ardeola,* **49**(1), 1-9.

**Martínez, J. A., & Zuberogoitia, I.** (2004). Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales : Capsule There is a relationship between owl numbers and the availability of the agri-forest patchwork. *Bird Study*, **51**(2), 163-169.

**Martínez, J. A., Zuberogoitia, I., Colas, J., & Macia, J.** (2002). Use of recorder calls for detecting Long–eared Owls *Asio otus*. *Ardeola*, **49**(1), 97-101.

**Martínez, J. A., Zuberogoitia, I., Martínez, J. E., Zabala, J., & Calvo, J. F.** (2007). Patterns of territory settlement by Eurasian scops-owls (Otus scops) in altered semi-arid landscapes. *Journal of Arid Environments*, **69**(3), 400-409.

**Marzluff, J. M., Bowman, R., & Donnelly, R.** (2001). A historical perspective on urban bird research : trends, terms, and approaches. *In* Marzluff, J. M., Bowman, R., & Donnelly, R. (eds.) *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

**Masson, L., & Nadal, R.** (2010). *Bilan du Plan National d'action Chevêche d'Athena 2000-2010*. Rapport du Plan National d'Action, Paris, 61 p.

**Mayaud, N.** (1936). *Inventaire des Oiseaux de France*. Société d'Etudes Ornithologiques, Paris, France.

**Meisser, C.** (1998). Suivi et protection de la Chevêche d'Athéna (*Athene noctua*) dans le canton de Genève, Suisse. Aperçu de la période d'étude 1984-1997. *Nos Oiseaux - Genève,* 1-4.

**Mikkola, H.** (1983). *Owl of Europe*. T. & A.D. Poyser, Calton, United Kingdom.

**Mills, T., Rumble, M., & Flake, L.** (2000). Optimum timeframes for detecting Songbird vocalizations in the black hills. *Rocky Mountain Research Station*.

**Moreno-Mateos, D., Benayas, J. M. R., Pérez-Camacho, L., Montaña, E. de la, Rebollo, S., & Cayuela, L.** (2011). Effects of Land use on Nocturnal Birds in a Mediterranean Agricultural Landscape. *Acta Ornithologica*, **46**(2), 173-182.

**Mosher, J. A., Fuller, M. R., & Kopeny, M.** (1990). Surveying Woodland Raptors by Broadcast of Conspecific Vocalizations. *Journal of Field Ornithology*, **61**(4), 453-461.

**Navarro, J., Minguez, E., Garcia, D., Villacorta, C., Botella, F., Sanchez-Zapata, J. A. Carrete, M., & Giménez, A.** (2005). Differential effectiveness of playbacks for little owls (*Athene noctua*) surveys before and after sunset. *Journal of Raptor Research*, **39**(4), 454.

**Newton, I.** (1979). *Population Ecology of Raptors*. T. & A.D. Poyser, Berkhamsted, England.

**Newton, I.** (2004). The recent declines of farmland bird populations in Britain : an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis*, **146**(4), 579-600.

**Norris, K.** (2008). Agriculture and biodiversity conservation : opportunity knocks. *Conservation Letters*, **1**(1), 2-11.

**Olea, P. P.** (1997). Mochuelo comun. *Athene noctua*. *In* Purroy, J. (eds). *Atlas de las aves de espana (1975-1995)*. Lynx edition, Barcelone, Spain.

**Opdam, P.** (1991). Metapopulation theory and habitat fragmentation : a review of holarctic breeding bird studies. *Landscape Ecology*, **5**(2), 93-106.

**Orsini, P.** (1994). *Les oiseaux du Var*. Association du Muséum d'histoire naturelle de Toulon, Toulon, France.

**Owens, I. P. F., & Bennett, P. M.** (2000). Ecological basis of extinction risk in birds : habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**(22), 12144-12148.

**Pacifici, K., Simons, T. R., & Pollock, K. H.** (2008). Effects of vegetation and background noise on the detection process in auditory avian point-count surveys. *The Auk*, **125**(3), 600-607.

**Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J., & Gregory, R. D.** (1999). Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecology Letters*, **2**(2), 114-120.

**Parejo, D., & Avilés, J. M.** (2011). Predation risk determines breeding territory choice in a Mediterranean cavity-nesting bird community. *Oecologia*, **165**(1), 185-191.

**Parejo, D., Avilés, J. M., & Rodríguez, J.** (2012). Alarm calls modulate the spatial structure of a breeding owl community. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, **279**(1736), 2135-2141.

**Penteriani, V.** (2003). Breeding density affects the honesty of bird vocal displays as possible indicators of male/territory quality. *Ibis*, **145**(3), 127-135.

**Penteriani, V., Gallardo, M., & Cazassus, H.** (2002). Conspecific density biases passive auditory surveys. *Journal of Field Ornithology*, **73**(4), 387-391.

**Perron, B.** (2007). Les Deux-Sèvres : premier département caprin. Agreste. Poitou Charentes - D.R.A.F, **1-2**.

**Pettifor, R. A., Caldow, R. W. G., Rowcliffe, J. M., Goss-Custard, J. D., Black, J. M., Hodder, K. H., Houston, A. I., Lang, A., & Webb, J.** (2000). Spatially explicit, individual-based, behavioural models of the annual cycle of two migratory goose populations. *Journal of Applied Ecology*, **37**(Suppl. 1), 103-135.

**Pialoux, J.-C.** (1996). Le Petit-Duc scops- *Otus scops* - nicheur en Haute Loire. *Le Grand-Duc*, **48**(2), 1-7.

**Proudfoot, G. A., Beasom, S. L., Chavez-Ramirez, F., & Mays, J. L.** (2002). Response distance of Ferruginous Pigmy-Owls to broadcasted conspecific calls. *Journal of Raptor Research*, **36**(3), 170-175.

**Pulliam, H.** (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, **132**(5), 652-661.

**Qu, Y.-H., Lei, F.-M., & Yin, Z.-H.** (2002). A study on genetic polymorphisms within *Athene noctua*. *In* Lian Z.M., Xi, G. S., Huang, Y. *et al.* (eds.). *Animal science*. Normal University Press, Xian, China.

**Ralph, C. J., Droege, S., & Sauer, J. R.** (1995). Managing and Monitoring Birds Using Point Counts : Standards and Applications. *In* Ralph, C. J., Sauer, J. R. and Droege, S. (eds.). *Monitoring bird populations by point counts*. PSW-GTR-144. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Albany, CA.

**Rasmussen, P. C., & Collar, N. J.** (1998). Identification, distribution and status of the Forest Owlet *Athene (Heteroglaux) blewitti*. *Forktail*, **14**, 43-51.

**Robinson, S. K., Thompson, F. R., Donovan, T. M., Whitehead, D. R., & Faaborg, J.** (1995). Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, **267**(5206), 1987-1990.

**Rohner, C.** (1997). Non-territorial 'floaters' in great horned owls : space use during a cyclic peak of snowshoe hares. *Animal Behaviour*, **53**(5), 901-912.

**Rosenberg, D. K., Noon, B. R., & Meslow, E. C.** (1997). Biological Corridors : Form, Function, and Efficacy. *BioScience,* **47**(10), 677-687.

**Rosenstock, S. S., Anderson, D. R., Giesen, K. M., Leukering, T., & Carter, M. F.** (2002). Landbird counting techniques : current practices and an alternative. *The Auk*, **119**(1), 46-53.

**Rouquette, J. R., & Thompson, D. J.** (2007). Patterns of movement and dispersal in an endangered damselfly and the consequences for its management. *Journal of Applied Ecology*, **44**(3), 692-701.

**Rue, H., Martino, S., & Chopin, N.** (2009). Approximate Bayesian inference for latent Gaussian models by using integrated nested Laplace approximations. *Journal of the Royal Statistical Society : Series B (Statistical Methodology)*, **71**(2), 319-392.

**Sacchi, R., Perani, E., & Galeotti, P.** (1999). Population density and demographic trend of the Scops Owl *Otus scops* in the Northern Apennine. *Avocetta*, **23**(2), 58-64.

**Šálek, M., Chrenková, M., & Kipson, M.** (2013). High population density of Little Owl (*Athene noctua*) in Hortobagy National Park, Hungary, Central Europe. *Polish Journal of Ecology*, **61**(1), 165-169

**Šálek, M., & Schröpfer, L.** (2008). Population decline of the Litlle Owl (*Athene noctua* scop) in the Czech Republic. *Polish Journal of Ecology*, **56**(3), 527-534.

**Sanderson, E. W., Jaiteh, M., Levy, M. A., Redford, K. H., Wannebo, A. V., & Woolmer, G.** (2002). The Human Footprint and the Last of the Wild. *BioScience*, **52**(10), 891-904.

**Sangster, G., King, B. F., Verbelen, P., & Trainor, C. R.** (2013). A New Owl Species of the Genus *Otus* (Aves : Strigidae) from Lombok, Indonesia. PLoS ONE, **8**(2), 1-13.

**Sárossy, M., Krištín, A., & Kanuch, P.** (2002). Nest cavity availability and nest competitors in the Scops Owl (*Otus scops*) territories at the northern limit of the species range. *Sylvia*, **38**, 41-50.

**Schaub, M., Ullrich, B., Knötzsch, G., Albrecht, P., & Meisser, C.** (2006). Local population dynamics and the impact of scale and isolation : a study on different little owl populations. *Oikos*, **115**(3), 389-400.

**Schielzeth, H.** (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**(2), 103-113.

**Schmeller, D. S.** (2008). European species and habitat monitoring : where are we now? *Biodiversity and Conservation*, **17**(14), 3321-3326.

**Schönn, S., Scherzinger, K., Exo, K.-M., & Ille, R.** (1991). *Der Steinkauz*. Urania Verlagsgesellschaft MBH, Leipzig, Germany.

**Scott, J. M., Ramsey, F. L., Lammertink, M., Rosenberg, K. V., Rohrbaugh, R., Wiens, J. A., & Reed, J. M.** (2008). When is an « Extinct » Species Really Extinct? Gauging the Search Efforts for Hawaiian Forest Birds and the Ivory-Billed Woodpecker. *Avian Conservation and Ecology*, **3**(2), article 3.

**Sergio, F., & Hiraldo, F.** (2008). Intraguild predation in raptor assemblages : a review. *Ibis*, **150** (Suppl. 1), 132-145.

**Sergio, F., Marchesi, L., & Pedrini, P.** (2009). Conservation of Scops Owl *Otus scops* in the Alps : relationships with grassland management, predation risk and wider biodiversity. *Ibis*, **151**(1), 40-50.

**Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P., & Penteriani, V**. (2007). Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator : distance-sensitive or habitat-mediated avoidance ? *Animal Behaviour*, **74**(6), 1607-1616.

**Sergio, F., Newton, I., & Marchesi, L.** (2005). Conservation : Top predators and biodiversity. *Nature*, **436**(7048), 192-192.

**Sierro, A., & Arlettaz, R.** (2013). Utilisation de l'habitat et stratégie de chasse chez les derniers Petits-ducs *Otus scops* de l'adret valaisan : Mesures de conservation ciblées. *Nos Oiseaux*, **60**, 79-90.

**Silva, C. C., Lourenço, R., Godinho, S., Gomes, E., Sabino-Marques, H., Medinas, D., Neves, V., Silva, C., Rabaça, J. E., & Mira, A.** (2012). Major roads have a negative impact on the Tawny Owl *Strix aluco* and the Little Owl *Athene noctua* populations. *Acta Ornithologica*, **47**(1), 47-54.

**Simeonov, S. D.** (1983). New data on the diet of the Little Owl (*Athene noctua* (Scop.)) in Bulgaria. *Ekologiya Sofiya*, **11**, 53-60.

**Simons, T. R., Alldredge, M. W., Pollock, K. H., Wettroth, J. M., & Dufty Jr, A. M.** (2007). Experimental analysis of the auditory detection process on avian point counts. *The Auk*, **124**(3), 986-999.

**Simons, T. R., Pollock, K. H., Wettroth, J. M., Alldredge, M. W., Pacifici, K., & Brewster, J.** (2009). Sources of measurement error, misclassification error, and bias in auditory avian point count data. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 237-254.

**Skole, D., & Tucker, C.** (1993). Tropical Deforestation and Habitat Fragmentation in the Amazon : Satellite Data from 1978 to 1988. *Science*, **260**(5116), 1905-1910.

**Sordello, R.** (2012). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie de la Chouette chevêche* (Athene noctua (Scopoli, 1769)) *relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques (Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle)*. Rapport monographique, Paris, 18p.

**Soulé, M. E.** (1985). What is conservation biology ? *BioScience*, **35**(11), 727-734.

**Stephens, S. E., Koons, D. N., Wiley, D. W., & Rotella, J. J.** (2003). Effects of habitat fragmentation on avian nesting success : a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation*, **115**(1), 101-110.

**Stone, M.** (1974). Cross-Validatory Choice and Assessment of Statistical Predictions. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, **36**(2), 111-147.

**Sunde, P., Thorup, K., Jacobsen, L. B., Holsegard-Rasmussen, M. H., Ottessen, N., Svenné, S., & Rahbek, C.** (2009). Spatial behaviour of little owls (Athene noctua) in a declining low-density population in Denmark. *Journal of Ornithology*, **150**(3), 537-548.

**Šušmelj, T.** (2011). The impact of environmental factors on distribution of Scops Owl *Otus scops* in the wider area of Kras (SW Slovenia). *Acrocephalus*, **32**(148-149), 11-28.

**Thomas, A.** (2005). *Evolution du paysage agricole de 1958 à 2005 : Développement d'un SIG et Etude Spatio-temporelle*. Diplôme d'Etudes supérieures spécialisées « Science de l'information géoréférencée pour la Maitrise de l'Environnement et l'Aménagement des territoires, Toulouse, 42 p.

**Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R. B., Marques, T. A., & Burnham, K. P.** (2010). Distance software : design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology*, **47**(1), 5-14.

**Thomas, R. J., & Cuthill, I. C.** (2002). Body mass regulation and the daily singing routines of European robins. *Animal Behaviour*, **63**(2), 285-295.

**Thompson, W. L.** (2002). Towards reliable bird surveys : accounting for individuals present but not detected. *The Auk*, **119**(1), 18-25.

**Thorup, K., Sunde, P., Jacobsen, L. B., & Rahbek, C.** (2010). Breeding season food limitation drives population decline of the Little Owl *Athene noctua* in Denmark. *Ibis*, **152**(4), 803-814.

**Tomé, R., Bloise, C., & Korpimaki, E.** (2004). Nest-site selection and nesting success of Little Owls (*Athene noctua*) in Mediterranean woodland and open habitats. *Journal of Raptor Research*, **38**(1), 35-46.

**Tucker, G. M., & Heath, M. F.** (1994). *Birds in Europe : their conservation status*. BirdLife International (Conservation Series No. 3), Cambridge, United Kingdom.

**Ullrich, B.** (1980). Zur Populations dynamik des Steinkauzes (*Athene noctua*). *Vogelwarte*, **30**, 179-198.

**Van Nieuwenhuyse, D., & Bekaert, M.** (2001a). Study of little owl *Athene noctua* habitat preference in Herzele (Est-Flanders, Northerne Belgium) using the median test. *Oriolus*, **67**, 63-71.

**Van Nieuwenhuyse, D., & Bekaert, M.** (2001b). Modèle de régression logistique de prédiction de la qualité d'habitat de la Chevêche d'Athéna (*Athene noctua*) à Herzele, Flandre Orientale (nord-est de la Belgique). *Ciconia*, **25**(2), 95-102.

**Van Nieuwenhuyse, D., Génot, J.-C., & Johnson, D. H.** (2008). *The Little Owl : Conservation, Ecology and Behavior of Athene noctua*. Cambridge University Press, Cambridge, England.

**Van Nieuwenhuyse, D., Leysen, M., & Leysen, K.** (eds.) (2001a). *Little Owl in Flanders in its international context*.Proceedings of the Second International Little Owl Symposium, 16-18 March 2001, Geraardsbergen, Belgium. Oriolus, **67** (2-3). Rapport de colloque, 149 p.

**Van Nieuwenhuyse, D., Leysen, M., & Steenhoudt, K.** (2001b). Analysis and spatial prediction of Little Owl Athene noctua distribution in relation to its living environment in Flanders. Modelling spatial distribution through logistic regression. *Oriolus*, **67**, 32-51.

**Vaurie, C.** (1965). *The Birds of palearctic fauna, a systematic reference, non passeriformes*. H. F. & G. Witherby limited, London, England.

**Vidal, P.** (1986). Le Hibou petit-duc *Otus scops* dans les îles d'Hyères (Var). Répartition et densité. *Faune de Provence*, **7**, 74-79.

**Vidal, P., Bompar, J. ., Cheylan, G., Bergier, P., & Besson, J.** (1984). *Comparaison de la fécondité du Hibou petit-duc (Otus scops) dans les îles et le continent en France*. *In* Rapinyaires Mediterranis II. C.R.P.R, Barcelone, Spain.

**Villalard, J.-M.** (2003). Carnet d'observation 1999-2000. *Lirou : revue du Groupe Ornithologique des Deux-Sèvres*, **22**,46.

**Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M.** (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**(5325), 494-499.

**Vrezec, A.** (2001). The breeding density of Eurasian scops owl in urban areas of Pelješac peninsula in Southern Dalmatia. *Acrocephalus*, **22**(108), 149-154.

**Williamson, T.** (2008). Effectifs de la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* dans la Vienne en 2007. *L'Outarde*, **45**, 4-9.

**Witherby, H. F., Jourdain, F. C., Ticehurst, N. F., & Tucker, B. W.** (1943). *The Handbook of British Bird (Vol. II)*. Witherby, London, England.

**Yeatman, L.** (1976). *Atlas des Oiseaux Nicheurs de France*. Société Ornithologique de France. Paris, France.

**Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., & Boulinier, T.** (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**(8), 446-453.

**Zabala, J., Zuberogoitia, I., Martínez-Climent, J. A., Martínez, J. E., Azkona, A., Hidalgo, S., & Iraeta, A.** (2006). Occupancy and abundance of Little Owl (*Athene noctua*) in an intensively managed forest area in Biscay. *Ornis Fennica*, **83**(3), 97-107.

**Zammit, A.** (1999). Hivernage du Petit-duc scops *Otus scops* à Port-Cros (Var). *Faune de Provence*, **19**, 33-34.

**Zens, K. W.** (2005). *Langzeitstudie (1987-1997) zur Biologie, Ökologie und Dynamik einer Steinkauzpopulation* (Athene noctua SCOP. 1769*) im Lebensraum der Mechernicher Voreifel*.
Thèse de Doctorat, Rheinischen Friedrich-Wilhem-Universität Bonn, 89 p.

**Zmihorski, M., Romanowski, J., & Osojca, G.** (2009). Habitat preferences of a declining population of the little owl, *Athene noctua* in Central Poland. *Folia Zoologica*, **58**(2), 207-215.

**Zuberogoitia, I., & Campos, L. F.** (1998). Censusing owls in large areas : a comparison between methods. *Ardeola*, **45**(1), 47-53.

**Zuberogoitia, I., Martínez, J. A., Zabala, J., & Martínez, J. E.** (2005). Interspecific Aggression and Nest-site Competition in a European Owl Community. *Journal of Raptor Research*, **39**(2), 156-159.

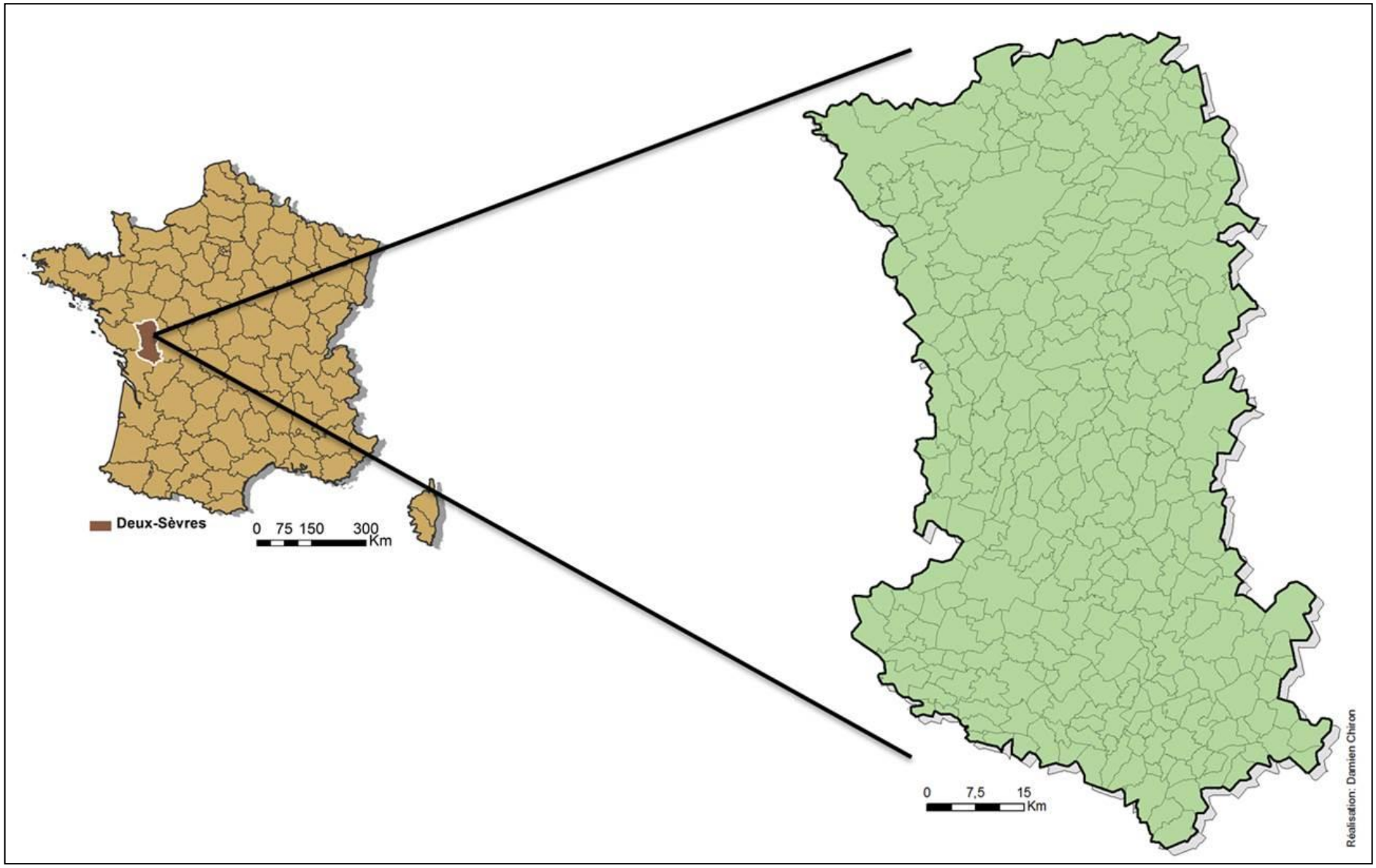
**Zuberogoitia, I., Martínez, J. E., Zabala, J., Martínez, J. A., Azkona, A., Gastillo, I., & Hidalgo, S.** (2008). Social interactions between two owl species sometimes associated with intraguild predation. *Ardea*, **96**(1), 109-113.

**Zuberogoitia, I., Zabala, J., Hidalgo, S., Azkona, A., Castillo, I., Martínez, J. A., & Martínez, J. E.** (2007). Seasonal dynamics in social behaviour and spacing patterns of the Little Owl *Athene noctua*. *Ornis Fennica*, **84**(4), 173.

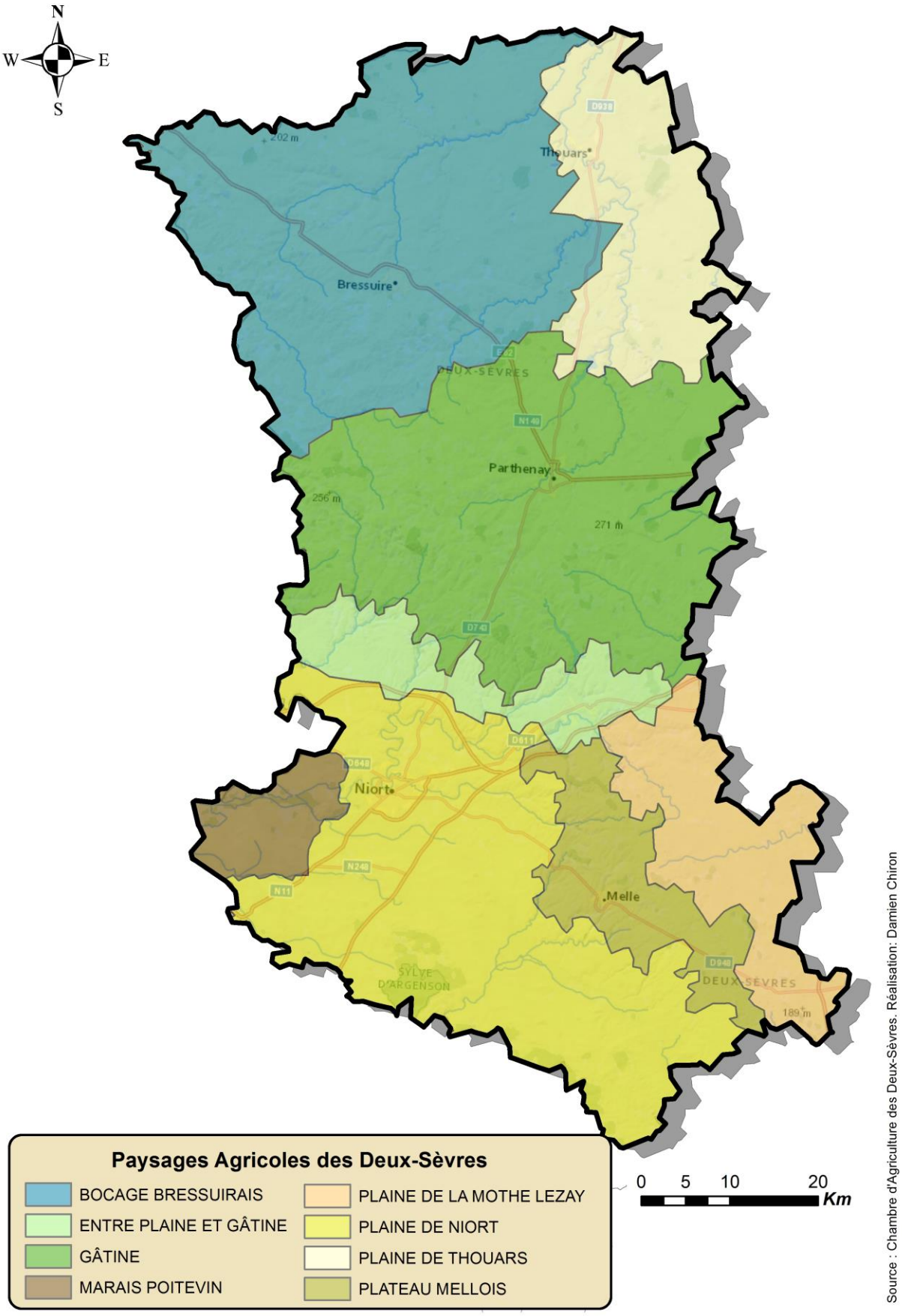
**Zuberogoitia, I., Zabala, J., & Martínez, J. E.** (2011). Bias in little owl population estimates using playback techniques during surveys. *Animal Biodiversity and Conservation*, **34**(2), 395-400.

# ANNEXES

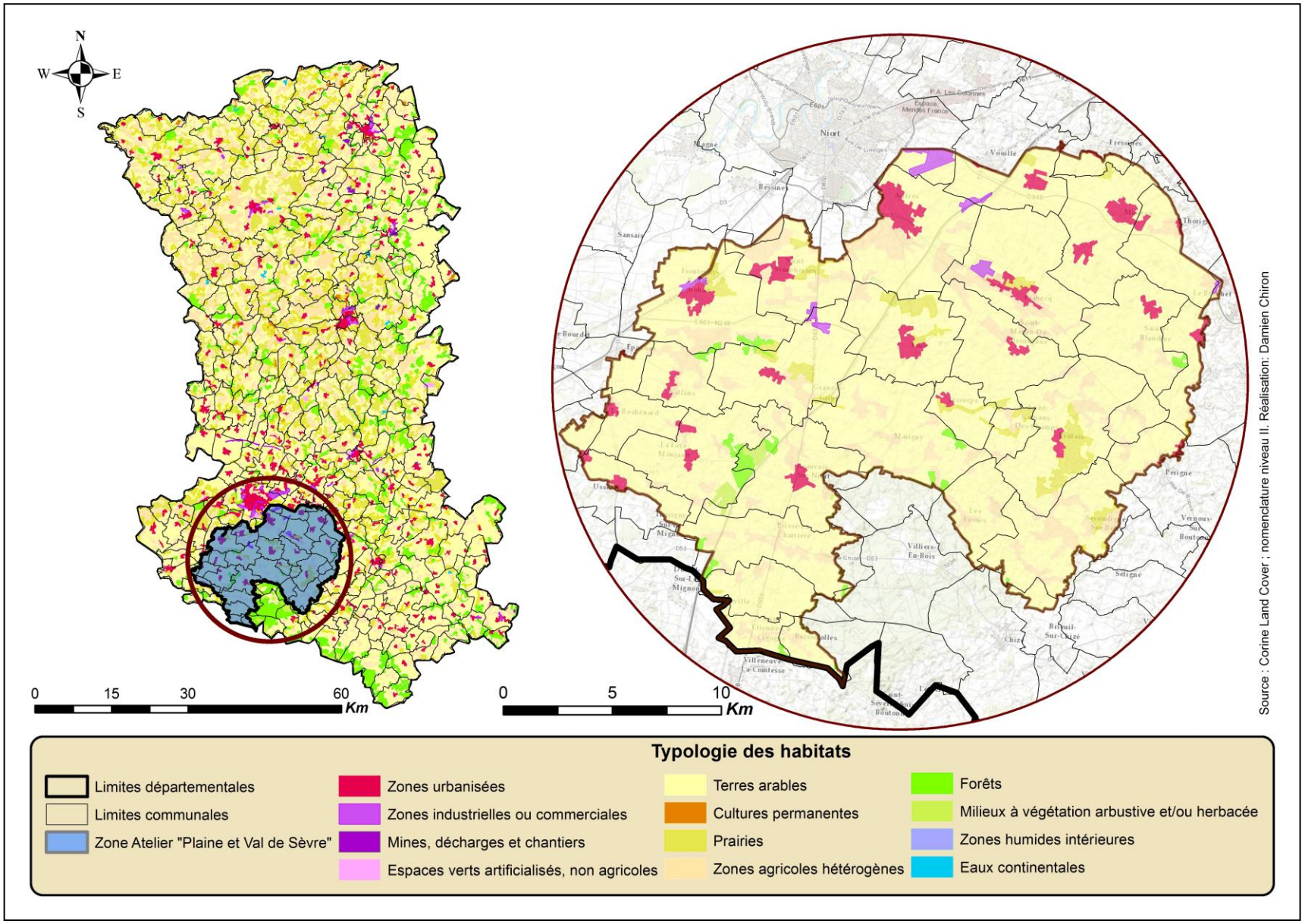
***Annexe I** : localisation du département des Deux-Sèvres et de ses limites administratives*



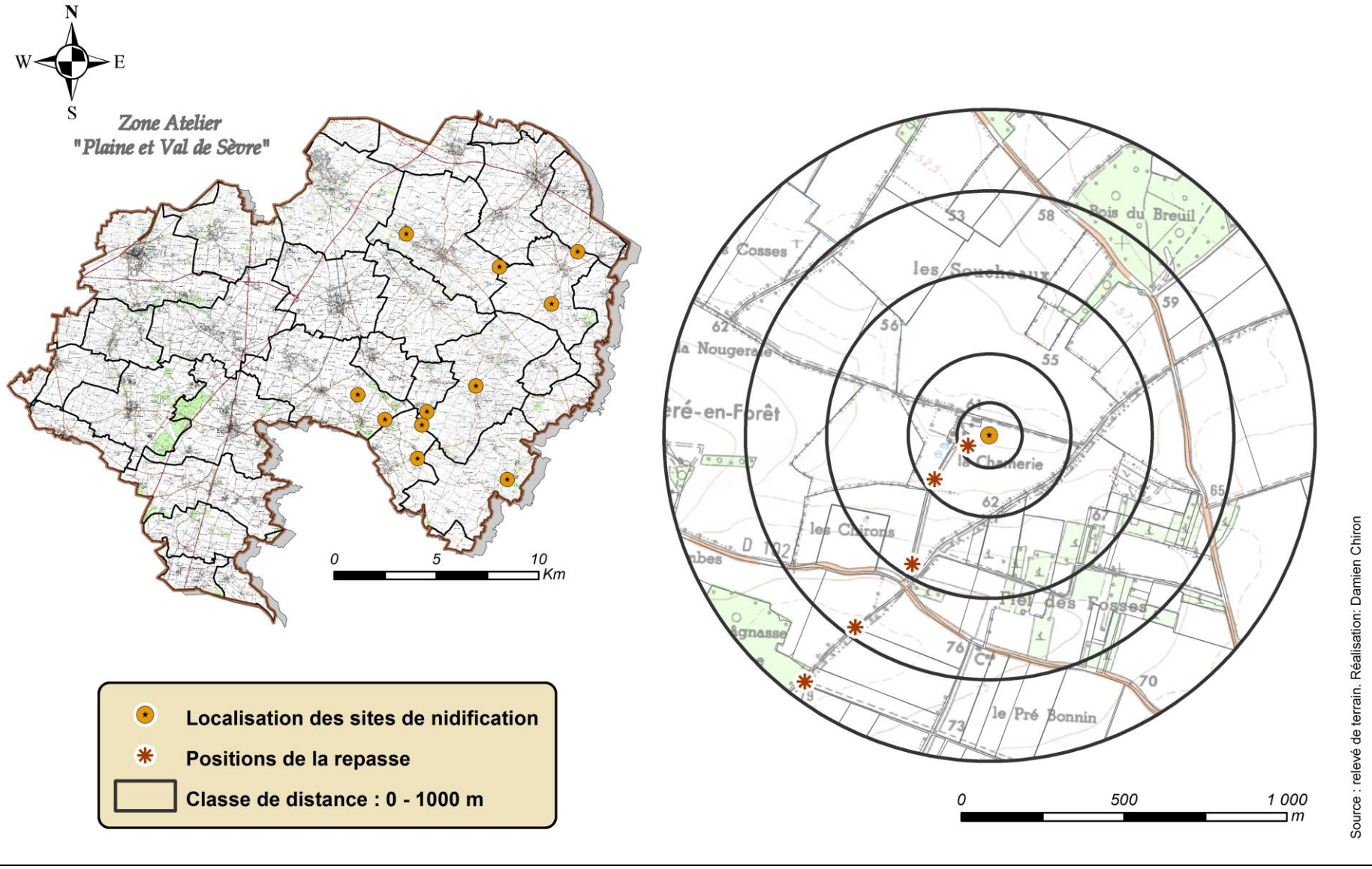
***Annexe II** : principales entités paysagères présentes sur le département des Deux-Sèvres*



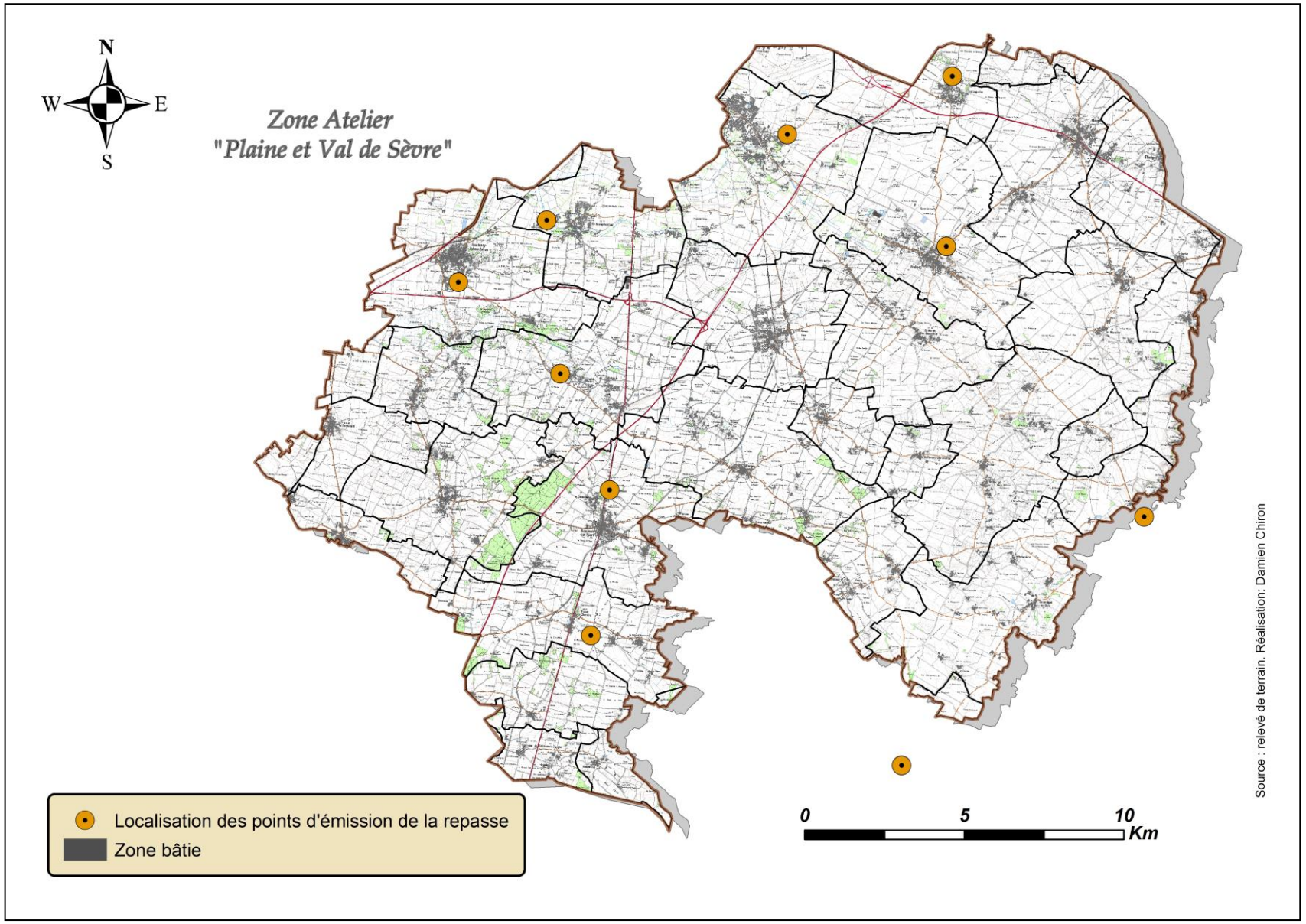
***Annexe III*** *: localisation et typologie des habitats de la Zone Atelier « Plaine et Val de Sèvre »*



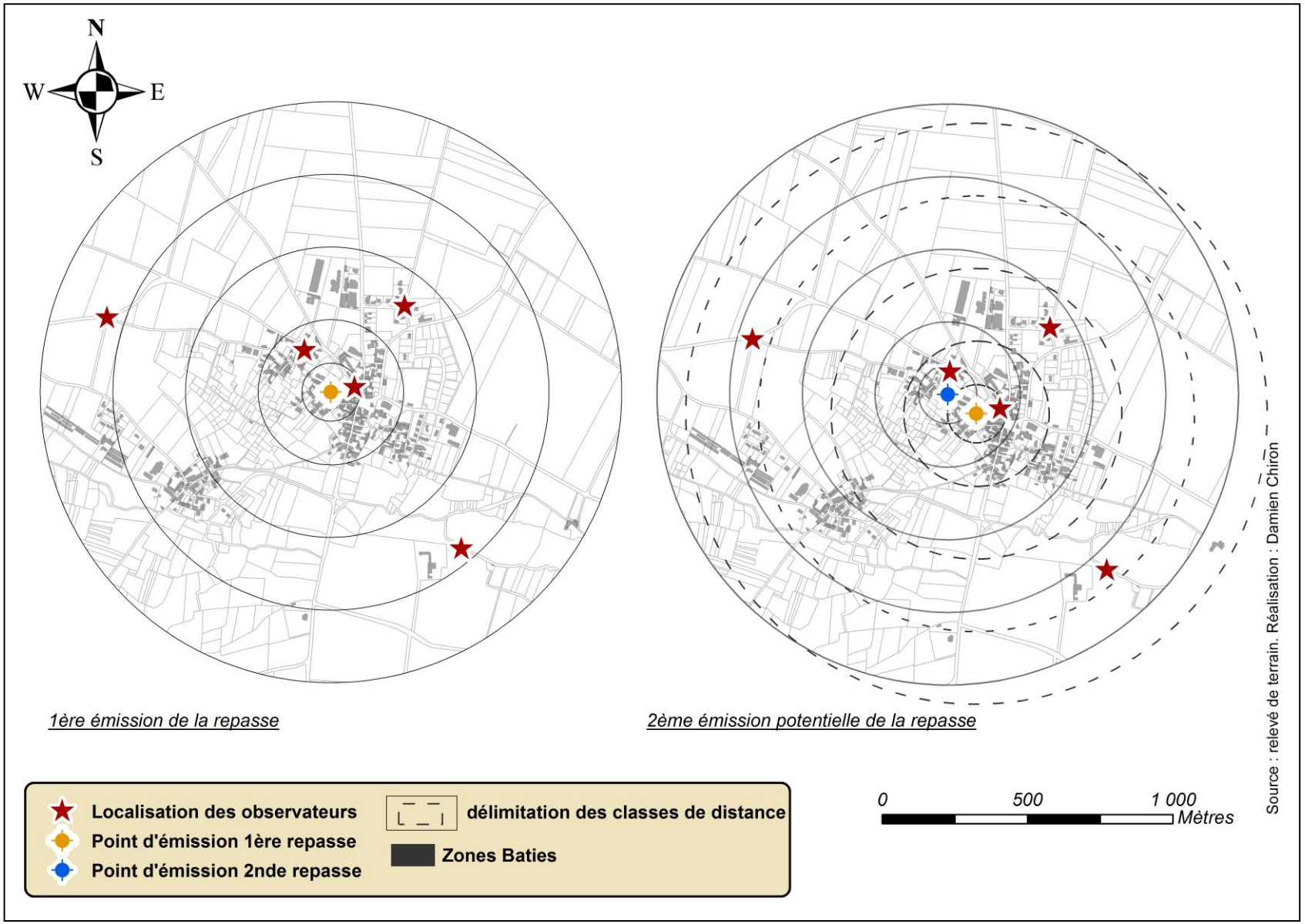
***Annexe IV** : localisation des 11 sites de nidification et desciption du protocole expérimental « repasse » sur l'un de ces sites*



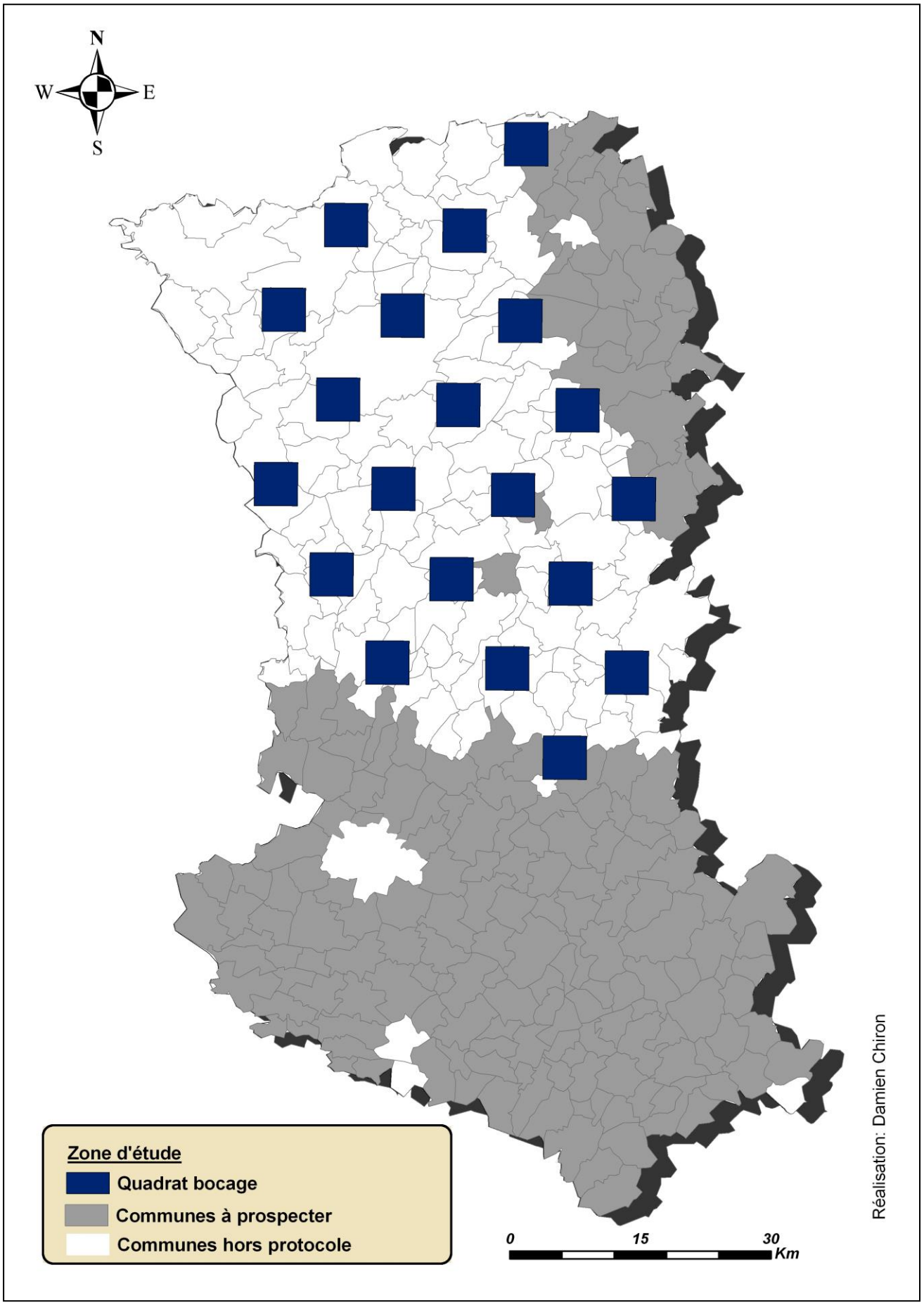
***Annexe V** : localisation des 10 points d'émission de la « fausse chevêche » sur la Zone Atelier « Plaine et Val de Sèvre »*



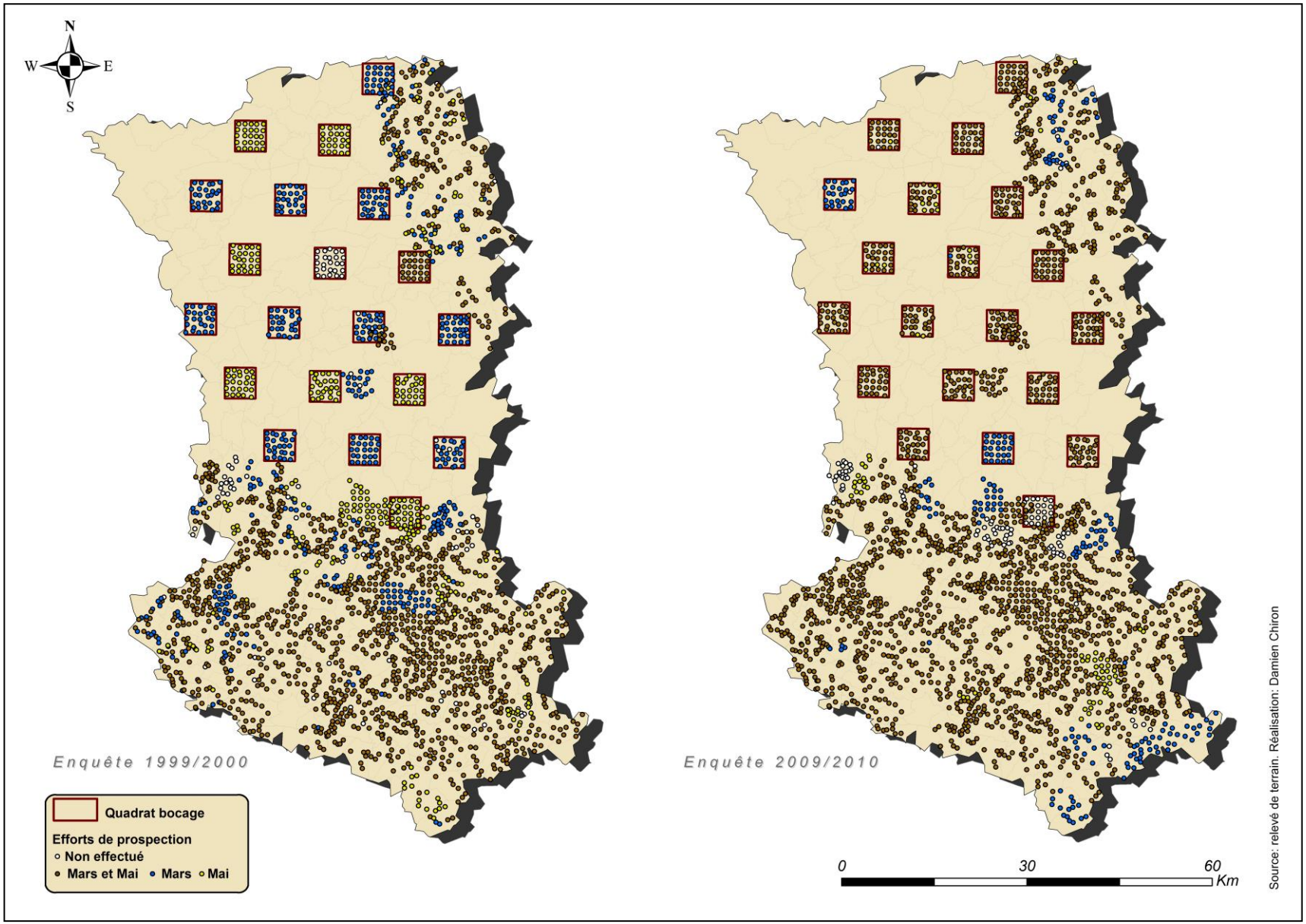
***Annexe VI*** *: description du protocole expérimental sur un point d'émission de la « fausse chevêche »*



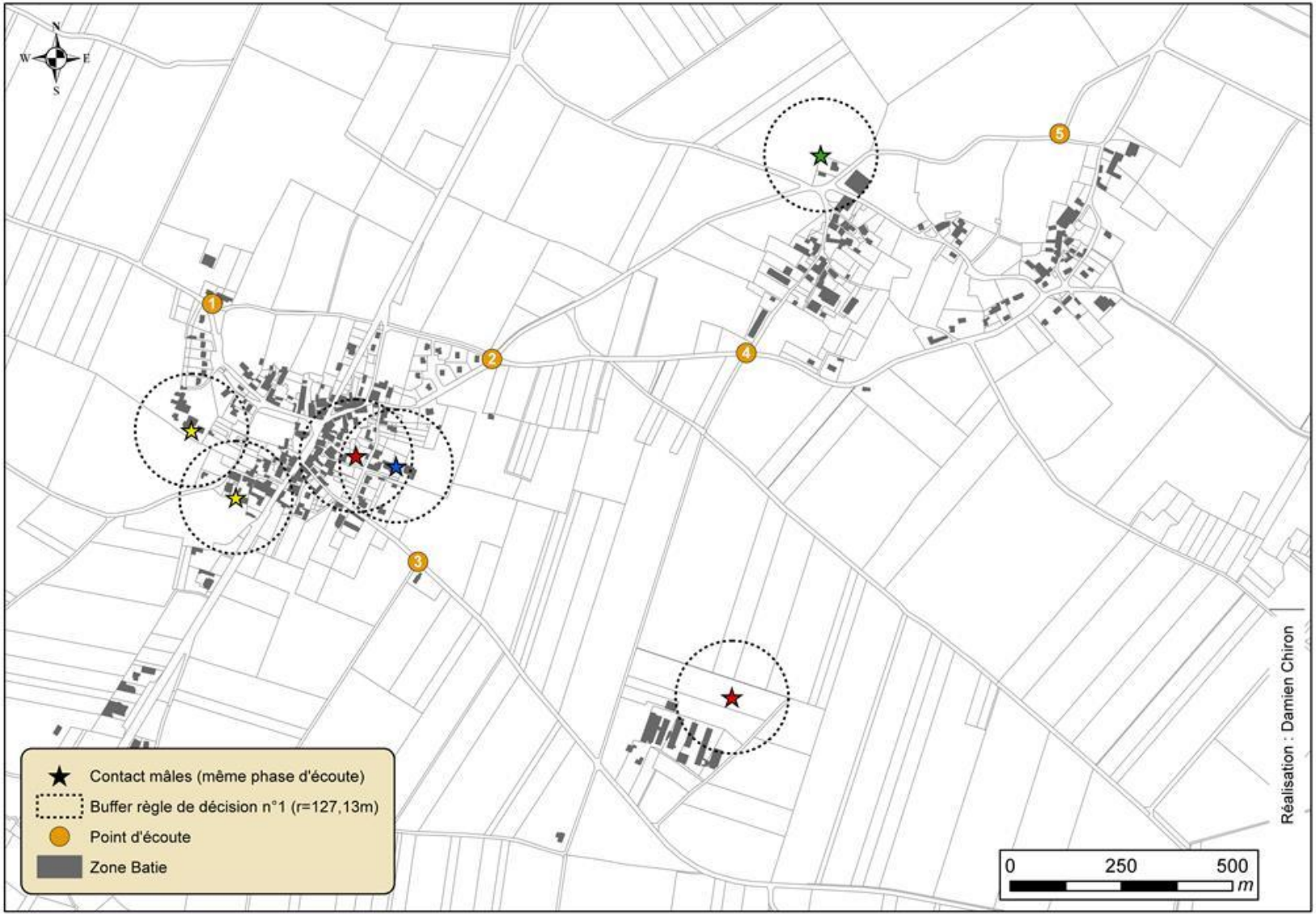
***Annexe VII** : champ d'application de l'enquête nocturne départementale*



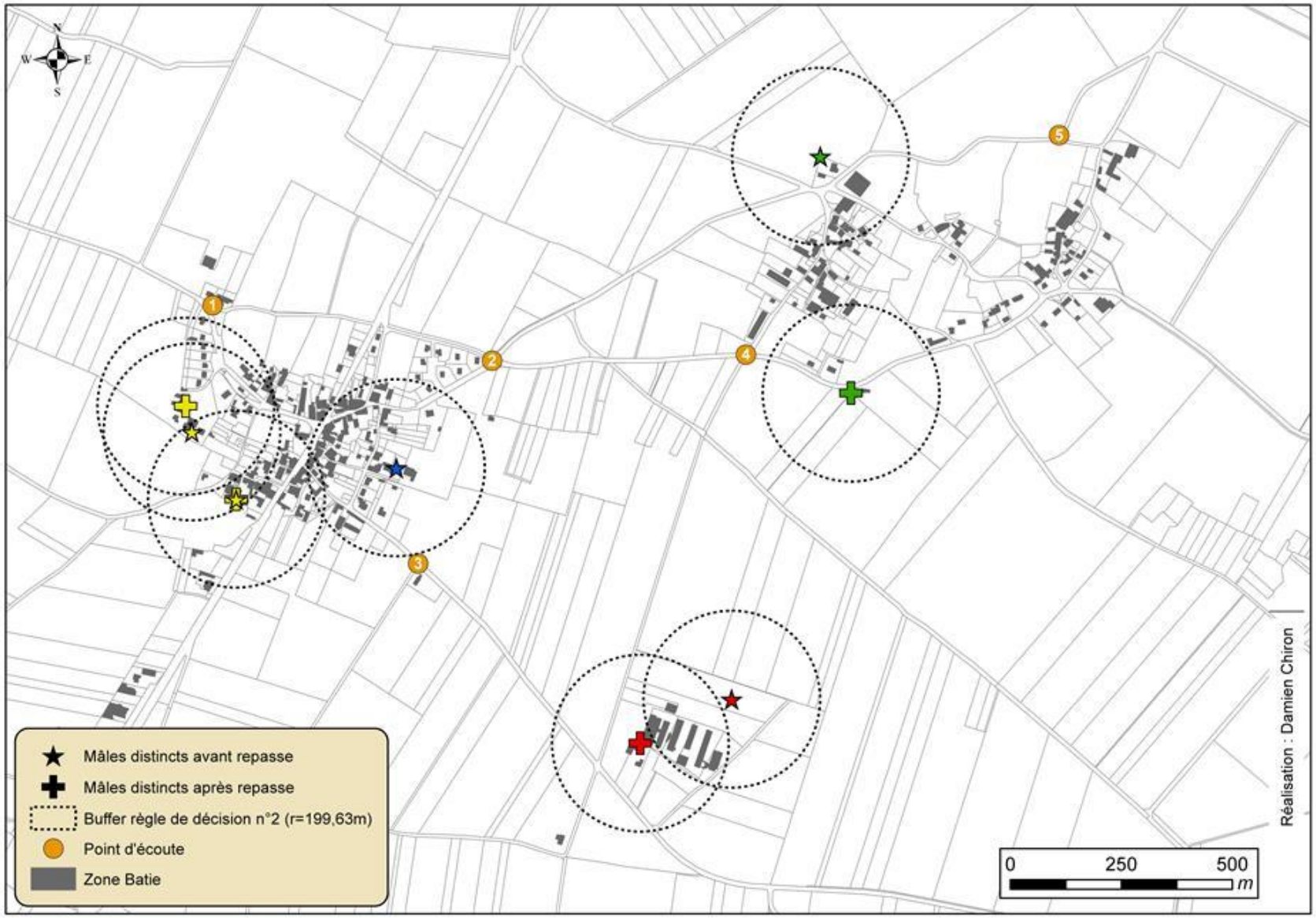
***Annexe VIII*** *: effort de prospection assuré au cours des deux enquêtes départementales nocturnes*



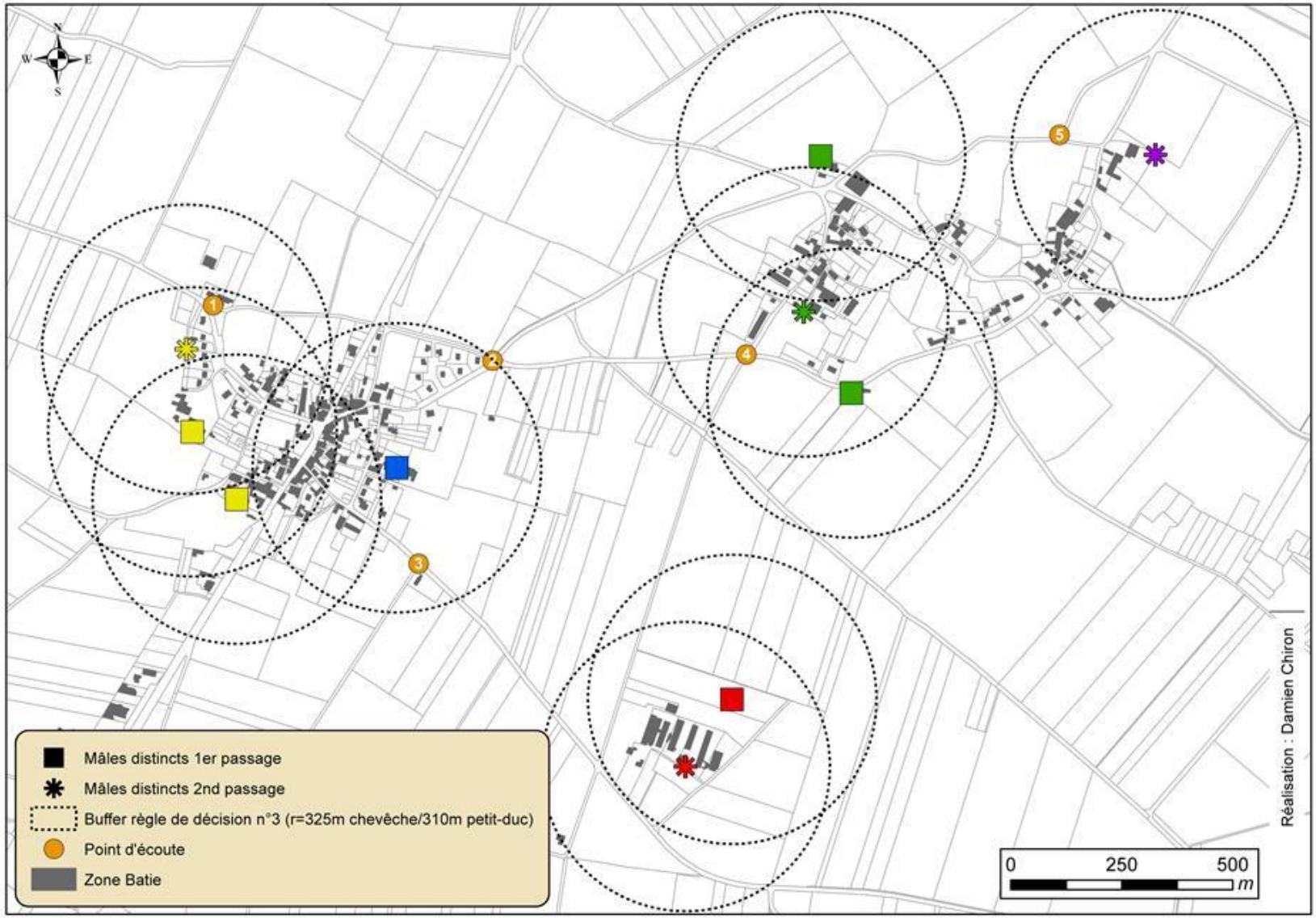
***Annexe IX** : illustration concrète de la règle de décision n°1*



***Annexe X*** *: illustration concrète de la règle de décision n°2*



***Annexe XI** : illustration concrète de la règle de décision n°3*



## ***Annexe XII*** *: regroupement des nomenclatures Corine Land Cover niveau 3*

| *Nomenclature Corine Land Cover niveau 3*[1] | *Appellation Corine Land Cover* | *Classes d'habitat* |
|---|---|---|
| 111 | *Tissu urbain continu* | *Zones bâties (fortement artificialisées)* |
| 112 | *Tissu urbain discontinu* | |
| 121 | *Zones industrielles et commerciales* | |
| 122 | *Réseaux routier et ferroviaire et espaces associés* | |
| 124 | *Aéroports* | |
| 131 | *Extraction de matériaux* | *Zones artificialisées* |
| 132 | *Décharges* | |
| 133 | *Chantiers* | |
| 142 | *Equipements sportifs et de loisirs* | |
| 211 | *Terres arables hors périmètres d'irrigation* | *Cultures arables* |
| 221 | *Vignobles* | *Vignobles* |
| 222 | *Vergers et petits fruits* | *Vergers* |
| 231 | *Prairies* | *Prairies* |
| 242 | *Systèmes culturaux et parcellaires complexes* | *Cultures hétérogènes* |
| 243 | *Surfaces essentiellement agricoles, interrompues par des espaces naturels importants* | *Cultures en îlots* |
| 311 | *Forêts de feuillus* | *Forêts* |
| 312 | *Forêts de conifères* | |
| 313 | *Forêts mélangées* | |
| 322 | *Landes et broussailles* | *Landes* |
| 324 | *Forêt et végétation arbustive en mutation* | |
| 411 | *Marais intérieurs* | *Marais* |
| 512 | *Plans d'eau* | *Plans d'eau* |

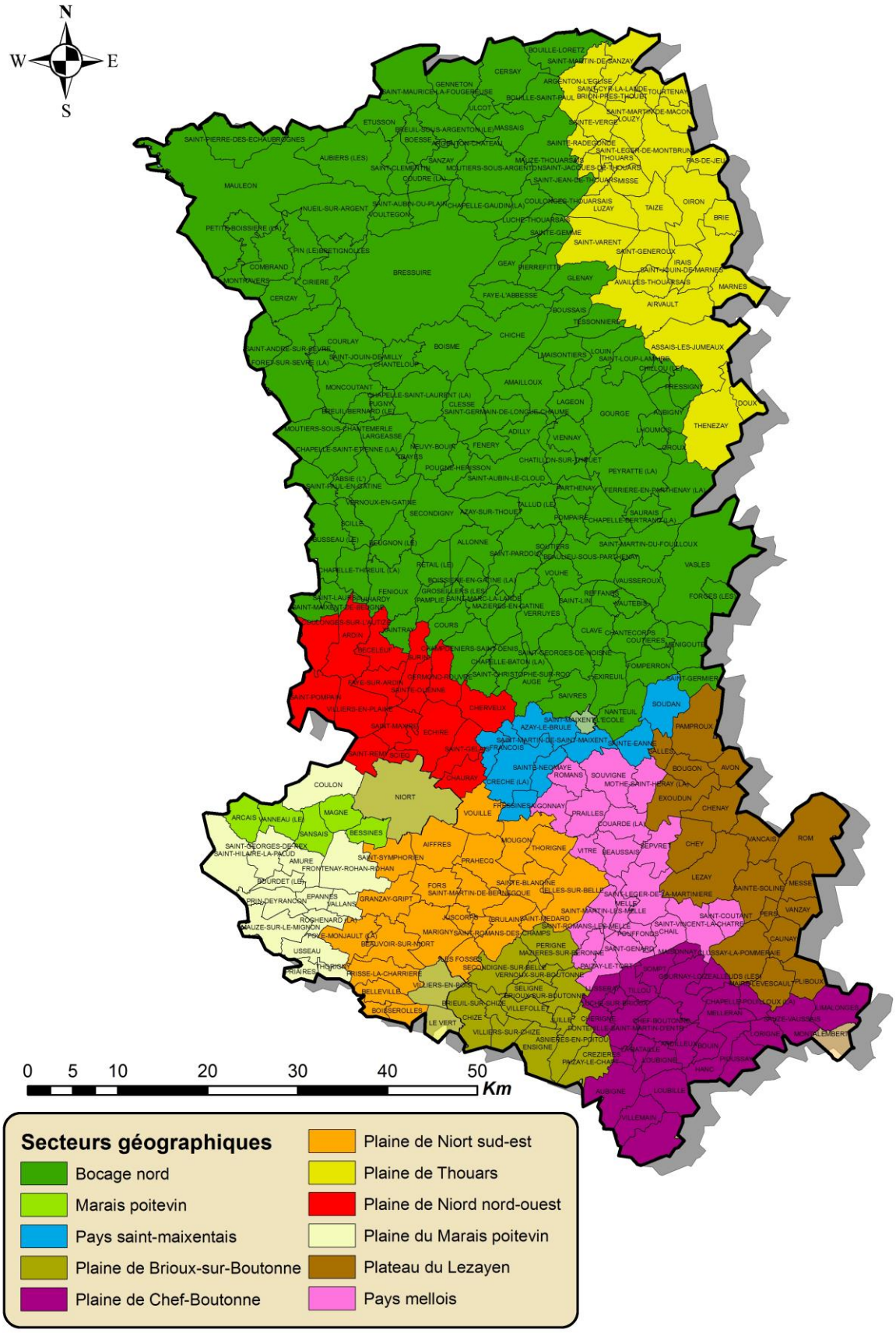
[1] *Les différentes nomenclatures et la nature des entités surfaciques prises en compte dans chacune d'elles sont décrites sur le lien suivant :* http://crdp.ac-bordeaux.fr/epb/documents/documentation_CLC2.pdf

***Annexe XIII*** *: description des 19 varaibles bioclimatiques prises en compte - d'après Hijmans et al., 2005.*

| Code bioclimatique | Description des variables |
|---|---|
| BIO1 | *Température annuelle moyenne* |
| BIO2 | *Amplitude thermique diurne moyenne (moyenne mensuelle [température maximum - température minimum])* |
| BIO3 | *Isothermie (BIO2 / BIO7)*100* |
| BIO4 | *Fluctuation des températures (écart-type * 100)* |
| BIO5 | *Température maximum du mois le plus chaud* |
| BIO6 | *Température minimum du mois le plus froid* |
| BIO7 | *Amplitude thermique annuelle (BIO5 - BIO6)* |
| BIO8 | *Température moyenne du trimestre le plus pluvieux* |
| BIO9 | *Température moyenne du trimestre le plus aride* |
| BIO10 | *Température moyenne du trimestre le plus chaud* |
| BIO11 | *Température moyenne du trimestre le plus froid* |
| BIO12 | *Précipitations annuelles* |
| BIO13 | *Précipitations du mois le plus pluvieux* |
| BIO14 | *Précipitations du mois le plus aride* |
| BIO15 | *Fluctuation des précipitations (Coefficient de variation)* |
| BIO16 | *Précipitations du trimestre le plus pluvieux* |
| BIO17 | *Précipitations du trimestre le plus aride* |
| BIO18 | *Précipitations du trimestre le plus chaud* |
| BIO19 | *Précipitations du trimestre le plus froid* |

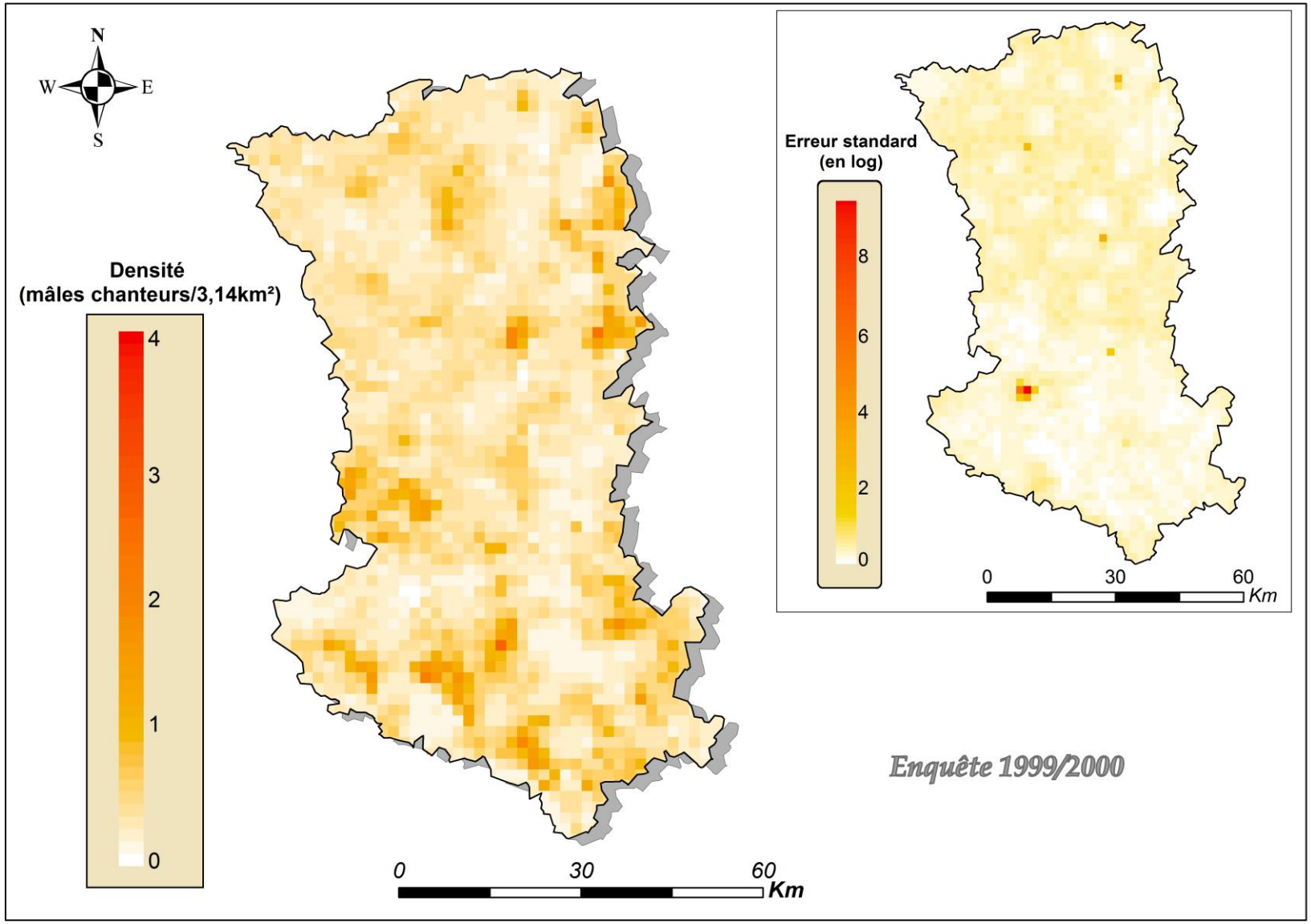
D'après Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones P.G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology, 25*, 1965-1978. Source: http://www.worldclim.org/bioclim.

***Annexe XIV** : localisation des communes et des différents secteurs géographiques présents en Deux-Sèvres*

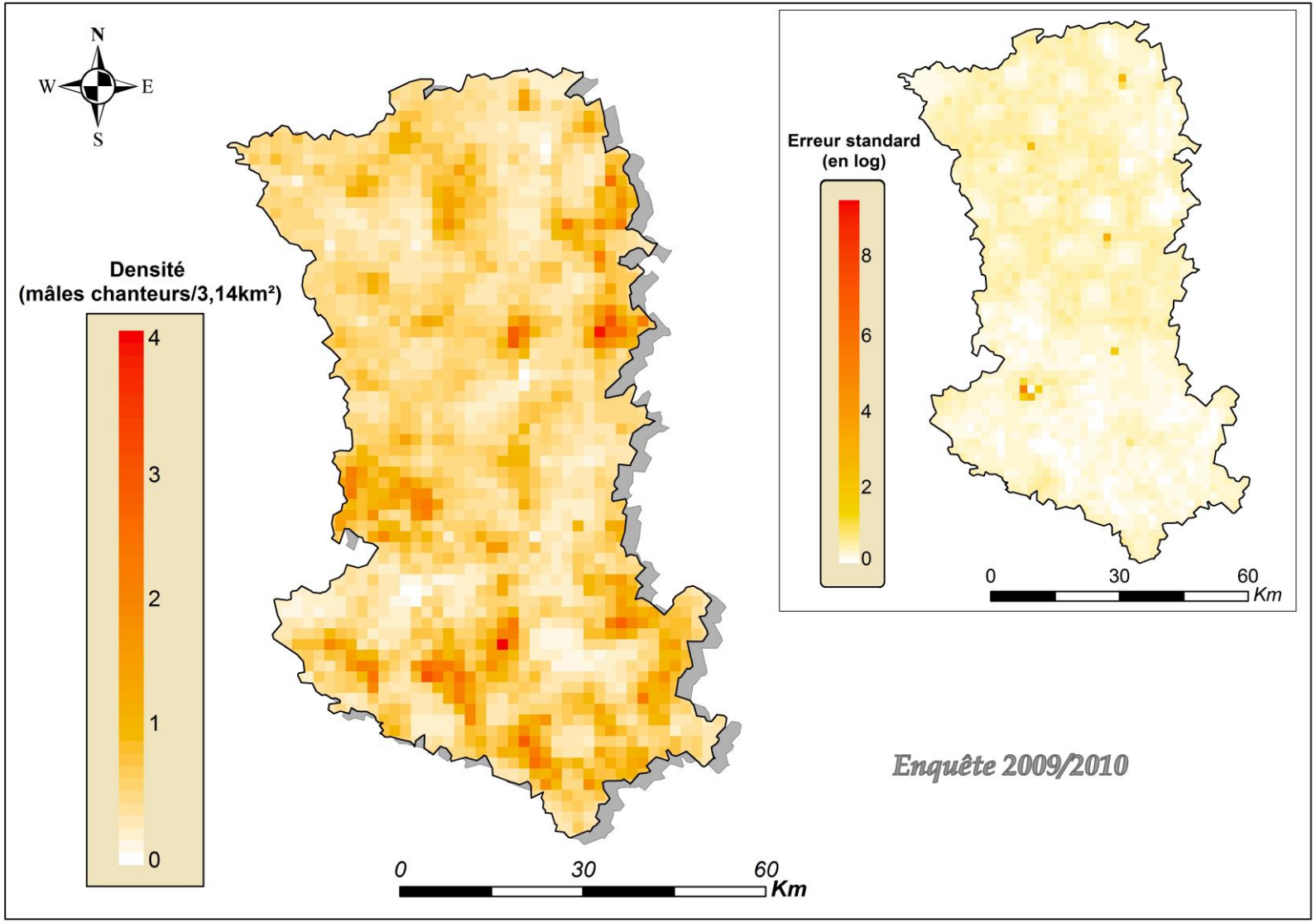



Réalisation: Damien Chiron

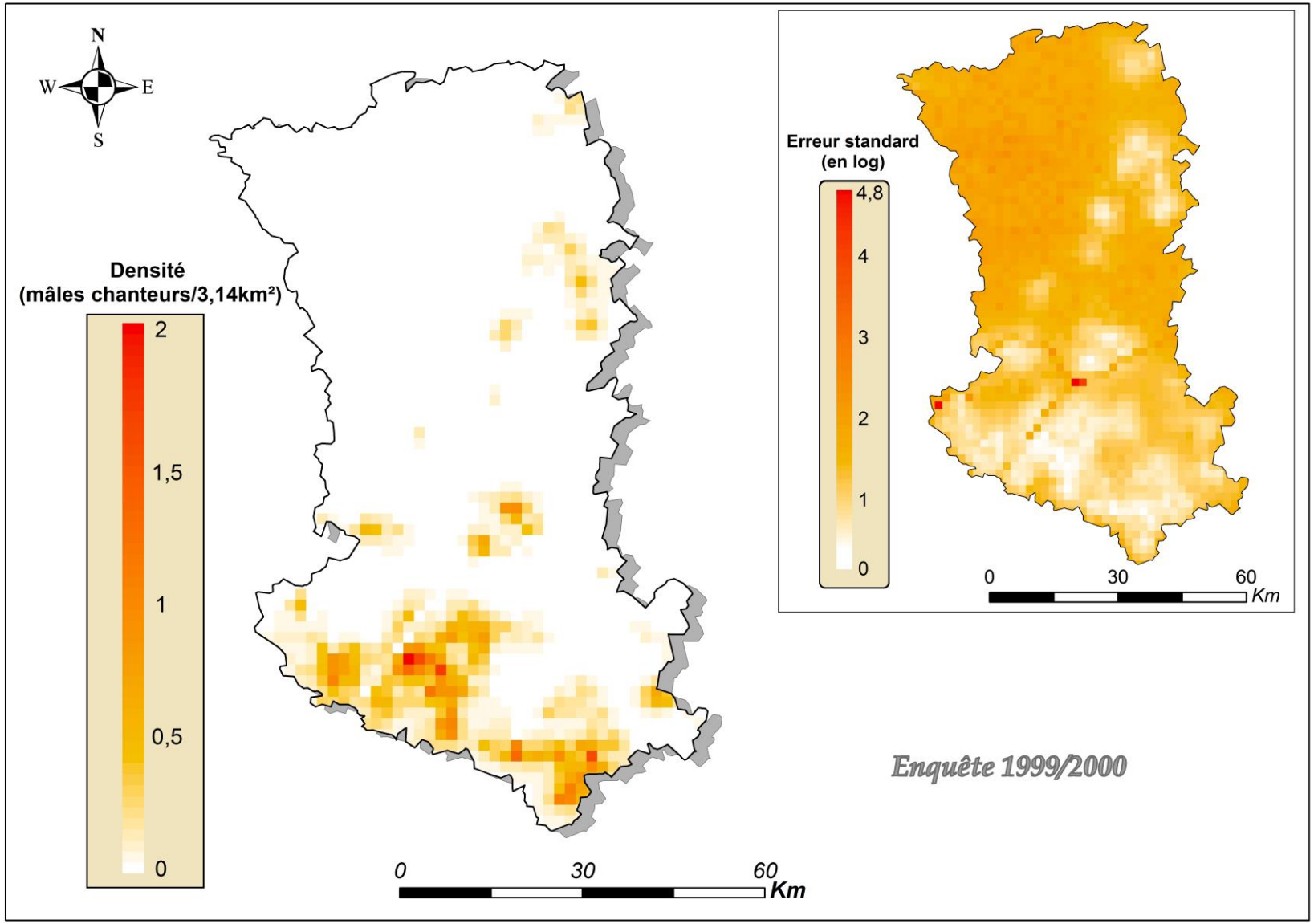
***Annexe XV*** *: distribution départementale de la Chevêche d'Athéna* Athene noctua *en 1999/2000 suite à la première enquête nocturne*



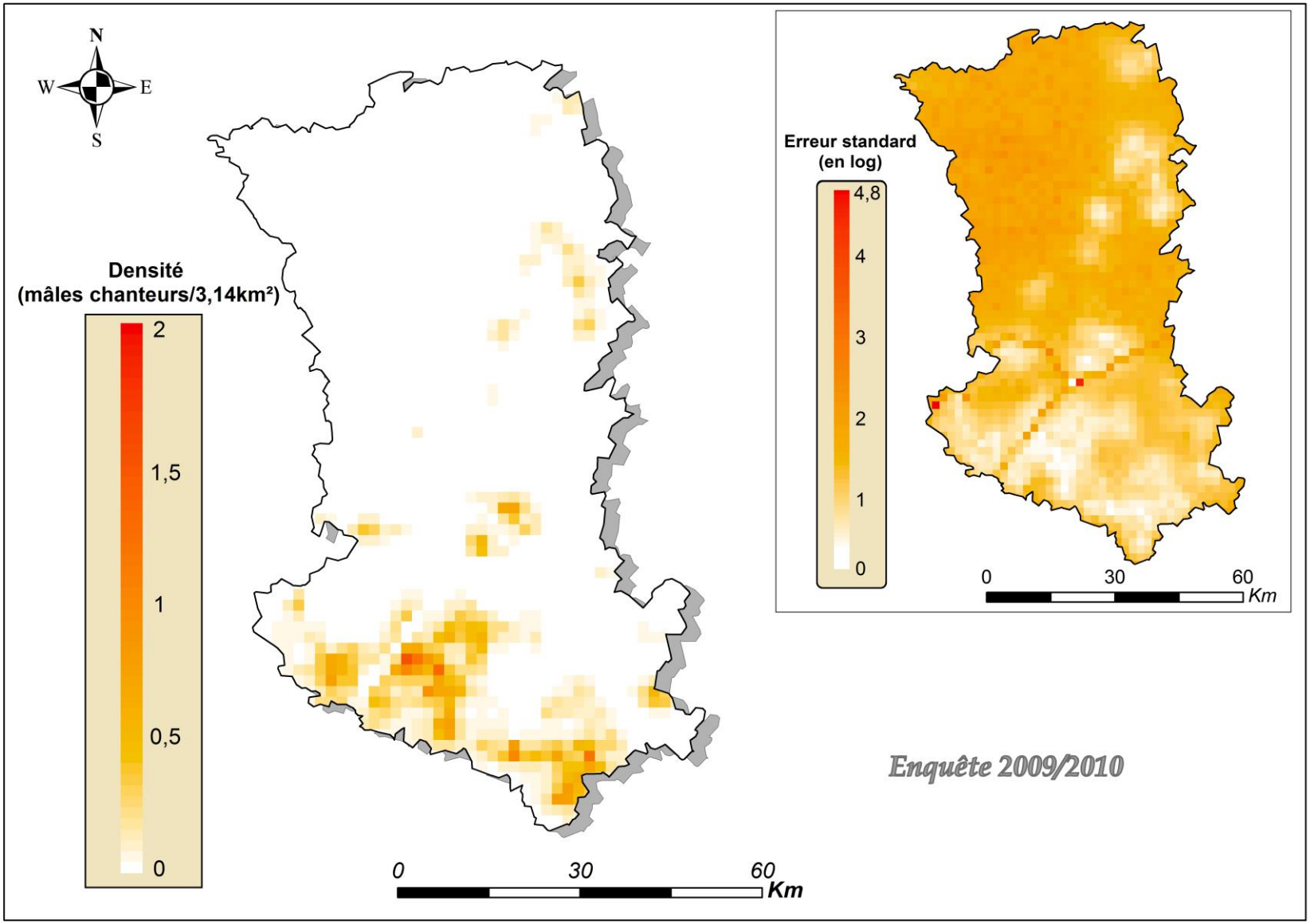
***Annexe XVI*** *: distribution départementale de la Chevêche d'Athéna* Athene noctua *en 2009/2010 suite à la seconde enquête nocturne*



***Annexe XVII** : distribution départementale du Petit-duc scops* Otus scops *en 1999/2000 suite à la première enquête nocturne*



***Annexe XVIII*** *: distribution départementale du Petit-duc scops* Otus scops *en 2009/2010 suite à la seconde enquête nocturne*



**ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES**
**SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE**

# Approche méthodologique pour l'évaluation des populations de deux rapaces nocturnes nicheurs en Deux-Sèvres : la Chevêche d'Athéna *(Athene noctua)* et le Petit-duc scops *(Otus scops)*

***Damien Chiron***

29/10/2014

## *RÉSUMÉ*

Dans le contexte actuel de crise de la biodiversité, le suivi des populations animales (i.e. *monitoring*) est un préalable indispensable pour détecter les éventuels déclins et en déduire des mesures de conservation appropriées. Ces suivis doivent être adaptés aux espèces recherchées ce qui, pour certaines d'entre elles, peut s'avérer difficile. Ceci est notamment le cas des rapaces nocturnes (Strigidés et Tytonidés), dont le recensement est considéré comme un véritable challenge en raison de leurs mœurs de vie singulières.

Les suivis d'oiseaux nicheurs réalisés dans le cadre d'atlas départementaux ou régionaux ne sont guère adaptés à ces espèces. Nous sommes donc à ce jour dans l'incapacité d'évaluer la taille de leur population à large échelle, ni l'ampleur de leur déclin, qui semble pourtant avéré dans de nombreux pays d'Europe.

Le recensement des rapaces nocturnes, détectables essentiellement de nuit par leurs vocalisations, requiert des protocoles spécifiques dans lesquels la repasse émise lors de points d'écoute nocturnes est devenue une méthode incontournable. Mais, même si cette méthode est à ce jour la plus efficace pour recenser ces espèces, nous savons qu'une part d'individus présents demeurent non détectés (fausses absences). Qui plus est, les individus détectés sont, quant à eux, difficilement localisables avec précision dans l'obscurité par l'observateur, ce qui entraine inévitablement des doubles comptages ou des fausses présences. Ces biais peuvent affecter fortement l'estimation de leurs populations.

Par une approche méthodologique, la présente étude a eu pour objectif de quantifier un certain nombre de ces biais afin d'évaluer au mieux les populations départementales de deux rapaces nocturnes cavernicoles nicheurs en Deux-Sèvres : la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* et le Petit-duc scops *Otus scops*.

Pour ce faire, nous nous sommes efforcés de quantifier les comportements vocaux des espèces en réaction à la repasse (taux de réponse, temps de latence…). Nous avons également mesuré l'aptitude de plusieurs observateurs, d'une part à détecter les vocalises de ces espèces, et d'autres part à localiser précisément les individus vocalisant, ceci en fonction d'un facteur clé : la distance.

Enfin, nous avons appliqué ces résultats aux données obtenues lors des deux enquêtes départementales de 1999/2000 et 2009/2010, tout en tenant compte de facteurs environnementaux (habitats et variables bioclimatiques) propres aux Deux-Sèvres, pour estimer les effectifs, la distribution et les tendances d'évolution de ces deux rapaces nocturnes dans le département au début de ce 21$^{ème}$ siècle.

Mots clés : *Athene noctua* · *Otus scops* · repasse · taux de réponse · taux de détection · distance · erreurs de localisation · habitats · effectifs · distribution · tendances d'évolution · Deux-Sèvres.