



# Dynamique de la population

Ce chapitre nous donne l'occasion d'évoquer ce que nous connaissons de l'évolution des effectifs de la rousserolle en baie d'Audierne depuis trente ans, puis de poser les questions sur le fonctionnement de cette population et les réponses que nous apportent les informations obtenues durant la dernière décennie par le baguage. La première étape consiste à passer en revue les paramètres de la reproduction.

La première mention de la rousserolle effarvatte en baie d'Audierne remonte à la fin des années 1950 et elle y est déjà abondante une décennie plus tard (Dorval 1969). Au début des années 1970, des densités comparables aux maxima trouvés au cours de cette étude sont déjà relevées, au moins sur le marais de Trunvel. On peut dès lors considérer qu'à cette époque la totalité des milieux favorables à l'espèce était occupée de façon optimale. A cette période, compte-tenu des surfaces de roselières disponibles, l'effectif pouvait être de l'ordre de 1 000 couples. C'est au début des années 1990 que les premiers recensements d'ensemble à l'échelle de la baie d'Audierne sont réalisés en utilisant plusieurs méthodes d'investigation qui per-

mettent d'avancer une fourchette de 3 000 à 4 000 couples reproducteurs. Cette estimation correspond au maximum de développement de la population locale, puisque de récents inventaires menés en 2005 font état d'un effectif de l'ordre de 2 500 couples.

## Paramètres de la reproduction

### Nombre de pontes par femelle

Les informations concernant ce paramètre sont issues du suivi de 57 cas de reproduction au cours de quatre années successives. Chez la rousserolle effarvatte, en baie d'Audierne, il n'a jamais été observé plus de deux pontes annuelles. Certaines femelles n'effectuent qu'une ponte, d'autres oiseaux pondent deux fois lors d'une même saison de reproduction, et il s'agit alors soit d'une deuxième ponte après envol de la première nichée soit d'une ponte de remplacement après échec. Selon les années, de 46 % à 70 % des femelles n'effectuent qu'une seule ponte et la moyenne sur les quatre années est voisine de 60 %. S'il est facile de comprendre que des oiseaux installés tardivement ne pondent qu'une fois, nous ne nous expliquons pas pourquoi certaines femelles qui auraient le temps d'entamer un nouveau cycle de reproduction ne le font pas, surtout lorsqu'elles se sont reproduites avec succès en mai-juin. Des recherches effectuées en périphérie de la zone d'étude, pour prouver une seconde reproduction de ces oiseaux, sont toujours restées vaines. Une femelle doit avoir pondu avant le 31 mai pour entreprendre une seconde nichée (sur quatre ans, moyenne = 29 mai,  $\pm 1,5$  jours, extrêmes = 28-31 mai). Il faut ici remarquer qu'un peu plus des deux tiers (71 %) des femelles remplissant ces conditions ont, à notre connaissance, effectué deux nichées. Notons aussi une grande stabilité des couples entamant une seconde nichée après succès de reproduction car, dans 11 cas sur 12, ce sont les mêmes partenaires qui ont effectué les deux cycles



de reproduction. La production de jeunes à l'issue du premier cycle de reproduction est donc propice au maintien des couples au sein d'une même année. Sur quatre années d'étude, seulement six pontes de remplacement ont été observées. Quatre d'entre elles surviennent après un échec en cours d'incubation et deux à la suite de la mort des jeunes au nid. A la lecture de la bibliographie, nous découvrons que le nombre de pontes effectuées par chaque femelle est largement méconnu. Il s'agit pourtant d'un élément essentiel de la démographie de l'espèce. D'après Simms (1985), une bonne proportion de femelles entame une seconde ponte après un succès de reproduction obtenu tôt en saison, mais sans fournir de pourcentage. Selon Glutz et al. (op. cit.), « il manque des données exactes sur les variations inter annuelles du nombre de deuxièmes couvées » et les nombres cités vont de 8 % à 35 %. Les quelques valeurs proposées par Cramp et al. (op. cit.) varient de 8 % à 32 %. Dans les salines incultes de Guérande en Loire-Atlantique, Taillandier (1990) obtient un taux de deuxième couvée variant de 20 à 25 % à partir de femelles « codées ». Notre étude montre que, selon les années, de 30 % à 54 % des femelles entreprennent une deuxième ponte (moyenne = 41 %). Cela signifie qu'au moins une femelle sur deux n'effectue qu'une seule nichée dans une saison. D'après les résultats obtenus en baie d'Audierne, il est impossible, à notre latitude, qu'un couple de rousserolle effarvatte mène à bien plus de deux nichées par an, sachant qu'un cycle complet de reproduction (de la construction du nid à l'émancipation des jeunes) s'étale sur 54 jours, que le délai entre le début de deux nichées réussies est de 47 jours et que la durée maximale de la période de reproduction n'excède pas 127 jours, soit un peu plus de 4 mois. Cela corrobore toutes les observations réalisées antérieurement dans la nature dans différents pays d'Europe.

### Taille des pontes

En baie d'Audierne, pour l'ensemble des pontes, le nombre d'œufs varie de 2 à 5, la moyenne étant de 3,96 œufs,  $\pm 0,7$  œuf.

Il n'existe pas de différence significative entre les tailles des premières pontes, des deuxièmes pontes et des pontes de remplacement. En cumulant les données obtenues sur quatre années d'étude, nous observons une légère augmentation entre la taille moyenne des pontes les plus précoces et celles de la fin mai. Par la suite, ce paramètre semble décroître faiblement et régulièrement. Ce sont les premières pontes qui présentent à la fois la taille la plus faible (2 œufs), la plus forte (5 œufs) et la moyenne la plus importante (4,04 œufs). La taille moyenne des pontes figure parmi les paramètres les plus faciles à obtenir. Nous pouvons souligner la grande concordance des résultats publiés pour l'Europe, qui varient de 3,64 (Taillandier 1990) à 4,05 œufs (Nilsson et Persson 1986), alors que la valeur obtenue en baie d'Audierne est de 3,96 œufs. La plupart des auteurs présentent la variation de la taille des pontes en fonction du temps en utilisant un découpage mensuel arbitraire. Par volonté de comparaison de nos données avec celles de la littérature, nous avons dans un premier temps suivi un découpage temporel analogue (mois) et obtenu des résultats similaires, à savoir une décroissance globale de la taille des pontes en fonction du temps. En revanche, une analyse plus fine, par décade, montre une légère augmentation, entre les valeurs moyennes des toutes premières pontes de la mi-mai et de celles de la fin de ce mois. Puis, nous avons calculé les valeurs moyennes correspondant à chaque type de ponte, et nous obtenons les valeurs suivantes : 4,04 œufs pour les premières pontes, 3,77 œufs pour les deuxièmes pontes et 3,60 œufs pour les pontes de remplacement. Ces données se rapprochent de celles fournies par deux publications. Ölschlegel (1981) obtient 3,93 œufs pour les premières pontes et 3,14 œufs pour les secondes couvées ; Nilsson & Persson (1986) proposent 4,37 œufs et 3,50 œufs (voir tableau ci-dessous).

### Nombre d'œufs pondus par femelle

En moyenne, chaque femelle pond 5,54 œufs par saison de reproduction. Selon

|                          | n  | moyenne | écart-type | extrêmes |
|--------------------------|----|---------|------------|----------|
| Premières pontes         | 43 | 4,04    | 0,72       | 2-5      |
| Deuxièmes pontes         | 9  | 3,77    | 0,44       | 3-4      |
| Pontes de remplacement   | 5  | 3,60    | 0,61       | 3-5      |
| Toutes pontes confondues | 57 | 3,96    | 0,70       | 2-5      |

*Taille moyenne des pontes (1989 à 1992) (n = nombre de nids concernés).*

les années, ce paramètre varie de 4,78 à 6,00 œufs, et il n'existe pas de différence inter-annuelle significative du nombre moyen d'œufs pondus par femelle.

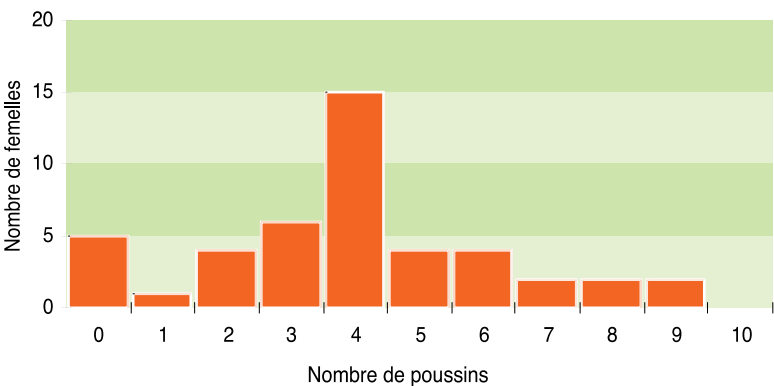
**Nombre de poussins élevés par nid**

Sur quatre années, le nombre moyen de jeunes produits par nid est de 2,92. Les nids les plus productifs sont ceux qui sont construits après un premier succès de reproduction (3,30 poussins), alors que les nids élaborés après un échec ont la production la moins bonne (2,60 poussins) mais cette différence n'est pas significative. S'il existe des variations de production selon le statut du nid, il en existe de plus fortes en fonction des années ; elles s'échelonnent de 2,31 à 3,35 poussins et la diminution de la production moyenne par nid d'une année à l'autre peut être de l'ordre du tiers, lorsque des conditions météorologiques très défavorables entraînent une forte mortalité des poussins au nid. Cependant, il n'y a pas de différence significative dans la production inter-annuelle. Nous n'avons jamais constaté de mortalité des poussins imputable à la prédation.

**par femelle**

Selon les années, les résultats s'échelonnent de 3,36 à 4,82 poussins par femelle reproductrice, mais cette différence n'est pas significative. Sur quatre ans, la production moyenne annuelle est proche de 4 poussins par femelle. Mais les valeurs moyennes cachent de grandes disparités individuelles. En effet, la performance des différentes femelles est très variable, certains oiseaux n'arrivant pas à produire le moindre jeune, alors que d'autres en élèvent jusqu'à 9 pendant une saison de reproduction. Le cas le plus commun est de 4 jeunes par femelle (graphique ci-dessous).

Quelques études fournissent des informations sur le nombre de poussins élevés par femelle. Les valeurs obtenues en baie d'Audierne sont les plus fortes calculées pour les minima et les maxima, et se rapprochent de la moyenne la plus élevée (tableau ci-dessous). Cela est en accord avec les nombres obtenus dans ce site en ce qui concerne la production moyenne par nid et la proportion de femelles effectuant une deuxième couvée.



**Nombre moyen de poussins produits par femelle reproductrice et par an en baie d'Audierne (1989 à 1992).**

| Pays               | Localité        | Production |      |      | Références             |
|--------------------|-----------------|------------|------|------|------------------------|
|                    |                 | min.       | max. | moy. |                        |
| Grande-Bretagne    | Surrey          |            |      | 3,47 | Brown et Davies, 1949  |
| République Tchèque | Namestské ponds |            |      | 2,90 | Havlin, 1971           |
| Grande-Bretagne    | Lincolnshire    |            |      | 4,09 | Bibby, 1978            |
| Allemagne          | Gera            | 3,27       | 4,24 |      | Olschlegel, 1981       |
| France             | Guérande        | 3,10       | 3,90 | 3,50 | Taillandier, 1990      |
| France             | Baie d'Audierne | 3,36       | 4,82 | 3,98 | Bargain et Henry, 2000 |

**Données sur la production annuelle en jeunes par femelle chez la rousserolle effarvate dans quelques sites d'Europe.**

|        | Surface-échantillon | Nombre d'individus | Taux de retour |
|--------|---------------------|--------------------|----------------|
| Zone 1 | 0,35 ha             | 59                 | 22%            |
| Zone 2 | 10 ha               | 2985               | 45%            |

**Taux de retour des adultes selon la taille des zones échantillonnées.**

| Taux de retour  |      |                  |              |                    |
|-----------------|------|------------------|--------------|--------------------|
| Localité        | n    | Valeur           | Modèle       | Références         |
| Wicken Fen      | 422  | 61,2% $\pm$ 4,4% | Surge S pt   | Peach et al., 1990 |
| Baie d'Audierne | 1835 | 44,2%            | Phi pt rt Ft | ce travail         |

**Comparaison des taux de retour des adultes dans deux sites.**

## Démographie

La stratégie de reproduction de la roussette effarvate est de type R, stratégie commune à l'ensemble des passereaux. Elle se caractérise par une accession précoce à la reproduction (dès l'âge de un an), une production relativement importante et une durée moyenne de vie plutôt courte.

Nous avons montré que chaque femelle reproductrice élève en moyenne 3,98 jeunes par année. Pour tenter de comprendre l'évolution numérique de la population locale, il va falloir préciser de nouveaux paramètres tels que les taux de retour et les survies des adultes et des juvéniles et la proportion d'adultes qui se reproduisent chaque année.

### Taux de retour

Pour les adultes, il est souvent possible de déterminer le sexe de manière certaine à la première capture. Le taux de retour des mâles et des femelles adultes est comparable, mais nous n'avons aucune information sur le détail par sexe du taux de retour des oiseaux marqués au stade juvénile.

Un oiseau aura d'autant plus de chance d'être repris d'une année sur l'autre que la taille de la zone échantillonnée sera vaste. Ce phénomène est illustré par les résultats obtenus dans deux zones de tailles différentes (voir tableau ci-dessus).

Les taux de retour varient du simple au double entre les deux zones. En revanche, il n'existe pas de différence significative d'une année sur l'autre en fonction du sexe d'après la statistique de Breslow-Day pour les adultes.

Sur un échantillon de 213 poussins marqués au nid de 1988 à 1992, 11 % sont revenus nicher sur le même site l'année suivante.

Ce pourcentage est à rapprocher des 10 % obtenus à partir des juvéniles capturés volants dans une autre zone. Cela signifie qu'un jeune sur dix revient nicher sur le site qui l'a vu naître. Mais les chances ne sont pas les mêmes pour tous les juvéniles. Les oiseaux capturés et marqués tôt dans la saison, jusqu'à fin juillet, ont un taux de retour de 17 % alors que ceux capturés pour la première fois à compter du 1<sup>er</sup> août ont un taux de retour de 8 % seulement.

### Taux de survie

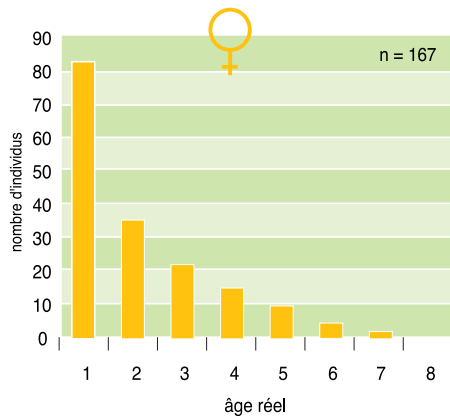
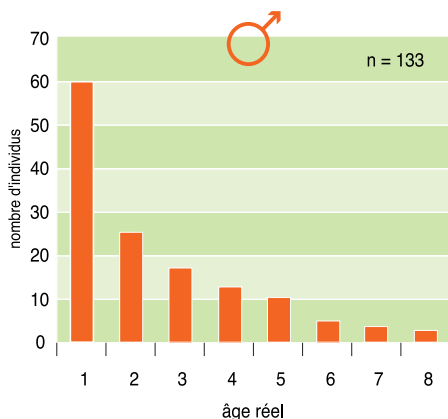
Pour calculer les survies réelles des oiseaux, il est nécessaire d'intégrer d'autres informations en plus des taux de retours, telles que la dispersion des reproducteurs hors de la zone de référence où ils ont été bagués et l'histoire individuelle de chaque individu, sachant qu'ils ne sont pas tous retrouvés chaque année dans la zone d'étude. Ces paramètres ne peuvent s'obtenir que sur une longue période. Dans notre cas, pour connaître la survie, nous avons travaillé sur une période de seize ans pour optimiser les chances de retrouver tous les oiseaux marqués et encore vivants.

Le taux de survie moyen annuel ainsi calculé s'établit à 69 % pour les adultes et celui des juvéniles à 25 %.

Cela signifie qu'environ sept adultes sur dix survivent d'une année sur l'autre et qu'un juvénile sur quatre atteint l'âge d'un an et devient lui-même un adulte potentiellement reproducteur, sachant que les effarvates se reproduisent à un an.

### Sexe ratio

Une analyse portant sur 194 adultes capturés durant la période de nidification et sexés à partir de critères fiables (plaque incubatrice, protubérance cloacale) indique que l'on capture plus de mâles (56 %) que de femelles (44 %), mais cette différence n'est pas significative et l'on peut donc consi-



### Structure de la population reproductrice de Trunvel (années 1998-2005).

dérer que le sexe ratio est équilibré chez les rousserolles de la baie d'Audierne. Cela est renforcé par le fait que des tests statistiques montrent une piègeabilité plus importante des mâles.

#### Proportion d'adultes reproducteurs

Après plusieurs années de terrain, il ne nous est pas possible d'être très précis à ce sujet. Étant entendu que des adultes contrôlés à plusieurs reprises dans un même secteur de roselière et présentant des critères sexuels évidents sont considérés comme des reproducteurs, nous avons montré que 72 % de 384 adultes capturés d'avril à juin sont des nicheurs avérés. Cette certitude n'a pas pu être établie pour les 28 % restants, mais compte-tenu de la difficulté de recontacter un oiseau dans ce type de milieu, il ne fait pas de doute qu'une partie et même peut-être la quasi-totalité de ces oiseaux s'est également reproduite dans le marais.

#### Type de reproduction

Nous n'avons jamais constaté le moindre cas de polygamie ou de polyandrie et toutes nos observations vont dans le même sens que les données de la littérature qui décrit la rousserolle comme une espèce typiquement monogame.

#### Structure de la population reproductrice

Depuis au moins 35 ans qu'il existe un suivi des oiseaux en baie d'Audierne, l'espèce semble avoir colonisé tous les milieux favorables de manière optimale. Cela n'a été possible que grâce à la qualité du milieu qui a permis le maintien de paramètres démographiques d'un niveau élevé. À partir d'un lot de 300 adultes d'âge connu (individus bagués, poussins ou juvéniles) et pour lesquels le caractère reproducteur dans le marais de Trunvel est établi, il faut remarquer que :

- pour les mâles, la classe des yearlings représente 45 % du total, et l'ensemble des autres adultes totalise les 55 % restants.
- pour les femelles, les résultats correspondants sont de 49 % et 51 %.

Précisons qu'est appelé yearling, l'oiseau se reproduisant l'année suivant sa naissance, c'est-à-dire au terme de sa première année d'existence.

Les deux histogrammes obtenus (ci-dessus) se rapprochent de ce qui est classiquement proposé pour illustrer la disparition théorique progressive d'une classe d'âge au fil des années.

#### Une population en augmentation ?

Pour tenter une approche démographique de la population de rousserolles de la baie d'Audierne, on peut appliquer les résultats obtenus dans ce travail à 50 couples reproducteurs.

Au cours d'une saison, ces 100 oiseaux produiront en moyenne 199 poussins. Sur ces deux lots d'oiseaux adultes et juvéniles, vont intervenir des taux de mortalité différente. Des 100 adultes, il ne restera que 69 individus l'année suivante après application d'une survie annuelle de 69 %. Des 199 jeunes, il restera 50 individus l'année suivante après application d'une survie annuelle de 25 %. Il reste donc au seuil d'une nouvelle saison de reproduction 119 rousserolles potentiellement reproductrices sachant que l'espèce est capable de se reproduire à un an, soit un excédent de 19 individus par rapport à une population numériquement stable de 100 individus.

Cette situation n'est pas conforme à la réalité puisqu'elle se traduirait par une augmentation régulière des effectifs, alors que



d'une année à l'autre nous observons des densités comparables sur les zones régulièrement suivies. Le maintien de ces densités implique l'existence de systèmes d'auto-régulation parmi lesquels nous pouvons évoquer l'existence d'une certaine proportion d'adultes non-reproducteurs, une émigration vers d'autres sites de la région des adultes comme des jeunes et il ne faut pas oublier qu'il existe aussi une immigration possible d'adultes et de jeunes en provenance d'autres sites de la région.

D'autre part, la production annuelle moyenne par femelle a été obtenue dans une zone de faible superficie et donc à partir d'un effectif limité. En plus, nous savons qu'il s'agit d'une zone très favorable à la reproduction de l'espèce car occupée de façon très précoce chaque année, condition sine qua non à la réussite de deux nichées. Il n'est donc pas exclu qu'à l'échelle de l'ensemble du marais, la production moyenne par femelle ne soit pas aussi forte que les 3,98 juvéniles produits dans la zone d'étude où les conditions paraissent optimales.

En prenant le recul que nous permettent les 30 années de relation intime avec la rousserolle effarvate, nous sommes persuadés que la population reproductrice locale utilise au maximum les capacités du biotope en atteignant des densités équivalentes aux plus fortes relevées ailleurs en Europe. Au regard des paramètres de survie et de production, il semble bien que la population bigoudène soit excédentaire et que le facteur limitant la taille de l'effectif reproducteur soit la surface de roselière disponible. En effet, nous avons pu constater que l'augmentation favorable des phragmitaies se traduit automatique-

ment par une croissance d'effectifs alors que leur réduction s'accompagne immédiatement d'une diminution de la population.

### Un peu d'histoire

En Europe, les renseignements disponibles sur cet oiseau ne remontent pas au-delà du 19<sup>e</sup> siècle. Il y aurait eu une extension de l'aire de distribution vers le nord et l'ouest au début du siècle dernier (Cramp 1992). A partir des années 1970 et durant les deux décennies suivantes, les effectifs semblent globalement stables dans une fourchette comprise entre 2 700 000 et 5 000 000 de couples (Birdlife 2004). Des données plus récentes évoquent une régression (Vansteenwegen 1998 ; Birdlife 2004).

Au niveau national, l'inventaire de Mayaud (1936) donnait la rousserolle effarvate comme nidificatrice dans « toute la France, plutôt rare dans le Midi méditerranéen » (Yeatman et al. 1994). La nouvelle carte de distribution de 1985 à 1989 montre peu de changements, si ce n'est un accroissement des observations dans quelques régions.

Les données bretonnes sont conformes à ce schéma. L'espèce est déjà qualifiée « d'assez commune » par Blandin en 1864 en Loire-Atlantique et elle est considérée comme « peu commune » en 1869 dans le Morbihan par Taslé. Encore en Loire-Atlantique, Kowalski la dit nicheuse très abondante dans tous les milieux humides en 1971. La première mention pour le Finistère date de 1930 (Barruel 1942), et dans les années 1950 elle est connue comme parfois abondante dans certains marais côtiers de Basse Bretagne (Guillou 1968 ; Guermeur et Monnat 1980).■