

► Identification des voies migratoires automnales du phragmite aquatique

Romain JULLIARD, Bruno BARGAIN,
Alice DUBOS et Frédéric JIGUET



Il est important de mieux connaître la stratégie de migration du phragmite aquatique afin que des mesures efficaces soient prises pour conserver ses principales haltes migratoires. En utilisant les données récoltées par les stations de baguage lors de la migration automnale des passereaux paludicoles de roselière, nous avons développé un indice qui permet de comparer des sites entre eux en terme d'importance pour les phragmites aquatiques. Selon cet indice, il n'y a pas eu de déclin significatif du nombre de phragmites aquatiques migrant à travers l'Europe dans les années 1990. Durant le passage post-nuptial, c'est la France qui, au plan européen, semble accueillir la majorité des effectifs de l'espèce. À l'intérieur du pays, seules les régions côtières sont fréquentées (mais pas la Méditerranée), les effectifs les plus importants provenant de Normandie et de la Loire, alors que la Bretagne en accueille beaucoup certaines années seulement. Nous avons aussi identifié des sites français cruciaux pour leur rôle de zone d'engraissement. La France joue donc un rôle central quant aux haltes migratoires des phragmites aquatiques, ce qui implique qu'elle devrait aussi jouer un rôle majeur dans la prise de mesures de conservation en faveur de cette espèce menacée.

Afin de réussir leur migration, les oiseaux ont habituellement besoin de la diviser en plusieurs vols entrecoupés de haltes (Bairlein, 1985, Biebach *et al.*, 1986). La stratégie de migration d'une espèce se définit par sa succession de vols et de haltes, ainsi que par son gain en masse corporelle pendant ces haltes (Ellegren, 1991). Étudier un système de haltes migratoires au sein d'un pays n'est pas facile, mais c'est faisable pour certaines espèces spécialistes en terme d'habitat comme les passereaux de roselière. Ces espèces fréquentent des habitats de zones humides, surtout dans les régions côtières et estuariennes, ce qui facilite l'étude des individus en migration. Parmi les passereaux paludicoles, le phragmite aquatique (*Acrocephalus paludicola*) semble utiliser des haltes migratoires traditionnelles où beaucoup de migrants se rassemblent (Atienza *et al.*, 2001). Définir

les haltes migratoires potentiellement importantes pour cette espèce (c'est-à-dire, qui reçoivent de gros effectifs pendant la migration) peut donc se faire en réalisant des baguages sur les sites potentiels le long des côtes maritimes.

Le phragmite aquatique est une espèce menacée au niveau mondial (Collar *et al.*, 1994) et un migrateur peu commun au passage en Europe de l'Ouest. Il fait l'objet d'un plan d'action européen (Heredia, 1996). On rapporte que les populations nicheuses diminuent (Aquatic Warbler Conservation Team, 1999, Kozulin & Flade, 1999, Birdlife International, 2004), déclin principalement dû à une perte d'habitat (Dyrce & Zdunek, 1993, Kozulin *et al.*, 2004). Cette espèce est l'une des plus spécialisées en terme d'habitat parmi les passereaux paludicoles d'Europe, fréquentant des

tourbières basses, riches et inondées qui sont elles-mêmes globalement menacées par l'intensification de l'agriculture et par le drainage. L'espèce a déjà disparu de ses précédents sites de reproduction en France, en Belgique, aux Pays-Bas et en Autriche (Bargain, 1999). Les populations reproductrices actuelles migrent vers l'ouest à travers l'Europe occidentale à l'automne, fréquentant les marais des Pays-Bas, de Belgique, de France et du Royaume-Uni (de By, 1990). Les quartiers d'hivernage, situés quelque part en Afrique tropicale, sont encore à identifier avec plus de précision, au Sénégal et au Mali notamment (Heredia, 1993). Les signatures d'isotopes stables dans les plumes d'hiver de différentes populations laissent penser qu'il existe un lien étroit entre les latitudes de reproduction européennes et les latitudes de mue hivernale africaines, (Pain *et al.*, 2004). Pour ce qui concerne l'Europe de l'Ouest et pour assurer la conservation de ce passereau mondialement menacé, il faut en priorité identifier les caractéristiques des sites de halte migratoire dans chaque pays traversé pendant la migration. Le système de haltes du phragmite aquatique ne peut pas être déduit d'après ce que l'on sait de ses congénères, car les espèces d'un même genre peuvent avoir des stratégies migratoires différentes (Bibby & Green, 1981), et les phragmites aquatiques d'Europe empruntent effectivement une route indirecte et différente de celle des autres espèces *Acrocephalus* lors de leur migration post-nuptiale (de By, 1990, Sutherland, 1998). Comprendre son système de haltes en Europe devrait nous permettre de définir des priorités de conservation relatives aux sites afin de contribuer plus avant à la conservation de l'espèce.

Les objectifs de cette étude comprennent trois volets. Premièrement, utiliser les données relatives au baguage pour déterminer une éventuelle tendance annuelle dans l'abondance des phragmites aquatiques migrant en France sur les dix dernières années, et mettre ces résultats en lien avec les schémas annuels observés dans la plupart des pays européens.

Le deuxième objectif consiste à évaluer l'importance des sites de halte migratoire pour les phragmites aquatiques en migration en comparaison avec d'autres pays européens.

Le troisième objectif est d'étudier de façon plus précise le système de sites de halte migratoire de l'espèce au niveau régional en France, pendant deux ans d'un suivi intensif et standardisé par baguage des sites potentiels de halte potentiels.

Méthodes

Utiliser les données de baguage pour établir des indices

Nous avons utilisé les données issues des programmes de baguage des passereaux paludicoles menés sur divers sites et dans divers pays entre 1990 et 2001. Les données annuelles des différents pays ont été fournies par les centres de baguage nationaux correspondants. Ces pays sont ceux visités par le phragmite aquatique pendant sa migration post-nuptiale et sont listés dans le tableau [1] (de la Pologne et des pays baltes jusqu'au Maroc). Dans chaque pays, le baguage a été réalisé via des filets de capture sans diffusion du chant de l'oiseau pour l'attirer, sauf à Tréogat/Baie d'Audierne en France et sur certains sites espagnols en 1999, 2000 et 2001. En France, les totaux annuels de phragmites aquatiques bagués variaient de 51 à 166 pour la période 1990-2001 (moyenne et médiane, 97).

Une deuxième méthode d'échantillonnage a été utilisée à Tréogat en France, de 1990 à 2003, et a été étendue à 28 autres sites français en 2002 [2] et 9 autres sites en 2003. Cette méthode comprenait la diffusion du chant de l'oiseau pendant les sessions de capture et un agencement spatial standardisé des filets de capture. Ces derniers étaient placés en lignes de filets perpendiculaires à la côte (la plupart des sites étaient proches de la mer ou d'une grande zone d'eau ouverte), à 50 m les uns des autres. Le chant territorial du phragmite aquatique était diffusé dans la ligne de filets centrale pendant toute la durée de la session de capture, mais jamais la nuit.

Toute journée de capture commençait à l'aube et se terminait habituellement à midi, mais la plupart des captures étaient concentrées dans les quelques premières heures.

Afin d'étudier les variations annuelles, saisonnières et spatiales des effectifs de phragmites aquatiques, nous avons développé un indice baptisé « Acrola », qui se définit comme le nombre total de phragmites aquatiques capturés divisé par le nombre total de fauvettes aquatiques du genre *Acrocephalus* capturées (en pourcentage). Cet indice permet de contrôler les biais dus à l'hétérogénéité des efforts de capture entre les pays ou sites. La justification d'un tel indice est que la variation spatiale réelle des effectifs de phragmites aquatiques est plus importante que la

Pays	Indice Acrola
Pologne (11 ; 1497)	2,286±1,834
France (12 ; 240)	0,184±0,097
Maroc (4 ; 3)	0,160±0,376
Pays-Bas (9 ; 136)	0,079±0,026
Belgique (12 ; 476)	0,055±0,025
Royaume-Uni (11 ; 284)	0,049±0,030
Lithuanie (12 ; 22)	0,048±0,125
Espagne (9 ; 76)	0,047±0,044
Danemark (12 ; 8)	0,036±0,041
Allemagne et Autriche (12 ; 60)	0,032±0,030
Suisse (12 ; 4)	0,019±0,037
Italie (5 ; 4)	0,014±0,034
Suède (12 ; 6)	0,003±0,003
Estonie (11 ; 1)	0,001±0,003

[1] Valeurs ($\pm$ se) de l'indice Acrola moyen pour les pays étudiés (période 1990-2001). L'indice Acrola annuel se définit comme la proportion de phragmites aquatiques capturés parmi toutes les fauvettes aquatiques du genre *Acrocephalus* (en pourcentage). Le nombre d'années pour lesquelles des données sur ces fauvettes *Acrocephalus* baguées étaient disponibles afin de calculer l'indice, ainsi que le nombre total de phragmites aquatiques enregistré, sont donnés dans cet ordre et entre parenthèses pour chaque pays.

variation spatiale du nombre total d'*Acrocephalus*. Ceci est plausible sachant que les autres espèces de fauvettes aquatiques viennent de très vastes populations (des dizaines de millions d'individus), et que dans chaque site de capture, les populations venues de vastes zones se mélangent (d'Irlande à la Finlande, dans des proportions diverses). C'est pourquoi, tout site de halte migratoire potentiel reçoit un grand nombre de fauvettes aquatiques, parmi lesquelles on compte aux mieux quelques phragmites aquatiques. De fait, l'indice Acrola varie grandement, allant de moins de 0,01 à 1 % (voir résultats). Un tel ordre de grandeur ne peut pas être seulement dû à une variation du nombre d'*Acrocephalus*. Un deuxième indice a été développé pour les sites français recensés en 2002 et 2003 avec la méthodologie standardisée : le nombre moyen de phragmites aquatiques capturés pour 100 m de filets et par jour.

Comparaison des tendances des indices entre les pays, 1990-2001

Nous avons d'abord comparé les indices nationaux obtenus chaque année dans différents pays, excluant les données

obtenues dans les sites où le chant de l'oiseau a été diffusé pour attirer les phragmites aquatiques en France et en Espagne [1]. La variation spatiale et temporelle de l'indice Acrola a été modélisée en utilisant des modèles linéaires généralisés standards, en postulant une distribution binomiale et en utilisant un lien logit. En cas de surdispersion (déviance résiduelle supérieure au *au* degré de liberté résiduel), nous avons utilisé la statistique *F* plutôt que la statistique khi-deux. Nous avons recherché différentes tendances annuelles possibles de l'indice à travers l'Europe de 1990 à 2001. Le modèle linéaire prend en compte les effets année (continu) et pays (facteur). La présence d'une tendance non-linéaire a été évaluée avec un modèle GAM non paramétrique exécuté via le logiciel S-plus. Nous avons ensuite testé si les tendances obtenues en France différaient de celles des autres pays européens (interaction année x pays dans le modèle linéaire), et si l'indice était plus élevé en France que dans d'autres pays européens (Anova, effet pays comme France ou non-France, après ajustement de l'indice à l'effet année).



[2] Localisation des sites de baguage français (29) où la méthodologie standardisée au filet de capture (comportant la diffusion du chant de l'oiseau) a été mise en place en juillet-septembre 2002 afin de capturer des phragmites aquatiques en migration. Les trois sites de référence sont représentés par des points gris (du nord au sud : Genêts/baie du Mont-St-Michel, Tréogat/baie d'Audierne et Frossay/estuaire Loire). Nous avons défini dix régions en regroupant des régions administratives adjacentes selon des critères biogéographiques. Les labels 1-6 renvoient aux régions listées dans le tableau [1].

Comparaison des indices entre les sites français, 1993–2001

Nous avons calculé l'indice Acrola pour chaque année entre 1993 et 2001 en utilisant les totaux de baguage obtenus dans dix régions administratives françaises (voir [2] pour la délimitation de ces régions) et dans deux sites suivis en utilisant la diffusion du chant de l'oiseau pour l'attirer (Tréogat/Baie d'Audieme, Bretagne, et Genêts, Manche, cette dernière sur la période 1999–2001 seulement). Nous avons comparé les valeurs d'indice obtenues dans ces dix régions via un Anova (effet région ajusté à un effet année). Nous avons ensuite comparé les tendances annuelles de l'indice obtenu à Tréogat (en utilisant la diffusion du chant pour attirer l'oiseau sur toute la période) et dans tous les sites français (sans utiliser la diffusion du chant sur la période).

Comparaison des indices entre les sites français, 2002 et 2003

En 2002, 29 sites de baguage français ont utilisé une méthode standardisée pour capturer des passereaux paludicoles, en ayant recours à la diffusion du chant de l'oiseau et à une distribution spatiale standardisée des filets de capture. Trois de ces sites ont été presque constamment suivis pendant la période de migration post-nuptiale (du 15 juillet au 30 septembre): le site de Tréogat/Baie d'Audieme (Bretagne; 75 jours de capture), Genêts (Normandie, 40 jours de capture du 22 juillet au 15 septembre) et Frossay (estuaire de la Loire, 83 jours de capture) et seront ci-après appelés « sites de référence ». Vingt-six sites supplémentaires ont été échantillonnés sur une période plus courte durant la migration post-nuptiale (2–11 jours consécutifs pour un total de 134 jours de capture). La variation de l'âge-ratio au sein d'un site a été examinée en utilisant un test du khi-deux. En 2003, dix sites ont à nouveau employé la méthode standardisée pour attraper des phragmites aquatiques. Les deux années, l'indice Acrola a été calculé pour chaque site et pour six zones régionales. Ces dernières sont (entre parenthèse, les noms des régions ou départements administratifs correspondants): Nord (Nord, Pas de Calais; deux sites en 2002, un site en 2003), Normandie (Basse et Haute Normandie; deux sites en 2002 et 2003), Bretagne (Bretagne; 17 sites en 2002, un en 2003), Loire (Loire-Atlantique, Vendée; cinq sites en 2002, quatre en 2003), Côte Atlantique (Charente-Maritime et Gironde; deux sites en 2002 et 2003) et Sud (Hérault; un site en 2002).

Les données de baguage obtenues dans les trois sites de référence en 2002 ont été utilisées pour rendre compte des captures quotidiennes de phragmites aquatiques en

France pendant la période de migration post-nuptiale, de la mi-juillet à la fin septembre. Nous avons plus particulièrement cherché des tendances saisonnières pour les phragmites aquatiques capturés en France à l'automne 2002, afin d'identifier la période de pic migratoire de l'espèce dans le pays. Nous avons ensuite comparé les valeurs de l'indice Acrola obtenues dans différents sites ou régions pendant la période identifiée comme constituant le pic de migration. Nous avons aussi comparé les valeurs du deuxième indice que nous avons retenu (le nombre de phragmites aquatiques capturés pour 100 m de filet par jour) entre les sites et régions.

Pour 2003, nous avons calculé l'indice Acrola pour chaque site pendant la période de pic migratoire avant de regrouper les indices pour obtenir une valeur moyenne pour chacune des six régions côtières.

Masse corporelle : moyenne, variance et gain

La plupart des oiseaux capturés en 2002 ont été pesés avec un peson à ressort Pesola avec une précision de 0.5 g. La variation de la masse corporelle a été analysée avec un Anova standard.

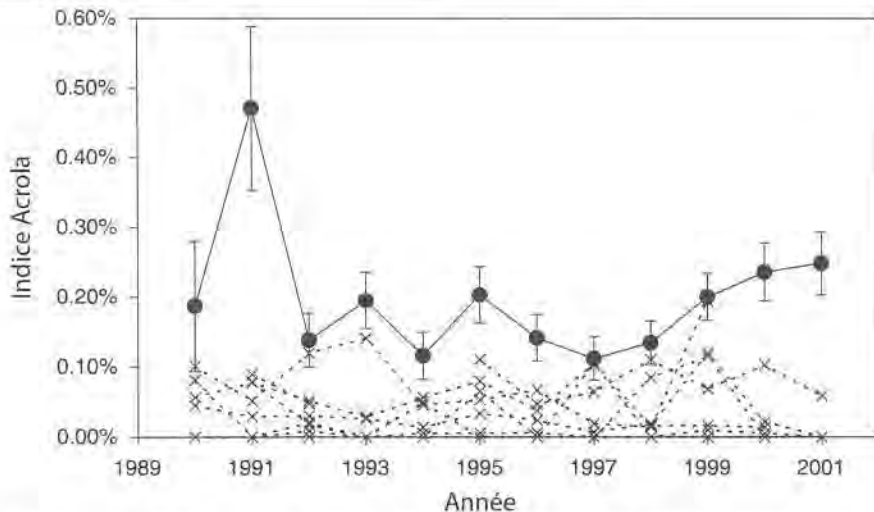
La moyenne et la variance de la masse corporelle ont ensuite été comparées entre les quatre régions principales qui accueillait des phragmites aquatiques. La variance a été comparée via le test- F (Snedecor & Cochran, 1980). Nous avons estimé le gain de masse corporelle (en g/jour) pour les individus recapturés après un ou plusieurs jours en utilisant les données de la période 1993–2002. Nous avons testé la linéarité et la non-linéarité de la tendance, pour les 54 oiseaux concernés (en utilisant des modèles linéaires généralisées et des GAM).

Toutes les analyses statistiques ont été faites en utilisant le logiciel S-PLUS (MathSoft 1999). Les résultats ont été considérés significatifs au seuil de $P < 0.05$.

Résultats

Comparaison des indices entre pays, 1990–2001

Nous n'avons détecté aucune tendance linéaire annuelle significative dans l'indice Acrola à une échelle européenne de 1990 à 2001 ($F_{1,99} = 1.02$, $P > 0.3$; [3]), en excluant les données obtenues en Pologne (qui incluent les oiseaux bagués sur les sites de reproduction) ou par diffusion du chant de l'oiseau. Nous n'avons repéré



[3] Variation annuelle de l'indice Acrola pour 13 pays listés dans le tableau [1] (période 1990-2001), excluant la Pologne où beaucoup de phragmites aquatiques bagués sont des reproducteurs, pas des migrateurs. Les points noirs, ligne continue : France (les barres verticales représentent ± 1 se) ; les croix, ligne en pointillés : les autres pays.

aucune différence significative entre les tendances linéaires obtenues pour la France et pour tous les autres pays européens lorsque nous excluons la Pologne ($F_{1,98} = 0.98$, $P > 0.3$). La modélisation GAM non paramétrique n'a détecté aucune tendance non linéaire ($F_{3,96} = 0.68$, $P > 0.5$; [3]). Lorsque nous avons comparé l'indice Acrola de la France avec ceux de tous les autres pays pris ensemble, l'indice de la France s'est avéré être plus élevé ([1] ; $F_{1,100} = 7.76$, $P = 0.006$). La tendance linéaire négative obtenue pour la Pologne n'était que faiblement significative, mais elle différait de la tendance obtenue pour tous les autres pays européens ($F_{1,109} = 4.02$, $P = 0.047$).

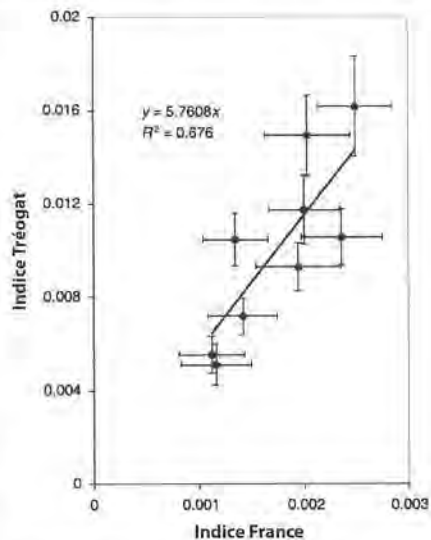
Comparaison des indices entre les sites français, 1993-2001

La diffusion du chant de l'oiseau a eu un effet considérable sur l'indice Acrola, qui a ainsi été multiplié par six environ [4]. Les variations de l'indice Acrola entre années ont été hautement significatives pour Tréogat/Baie d'Audierne et tous les autres sites (test du rapport des vraisemblances, $P < 0.001$), mais ont été très similaires entre Tréogat/Baie d'Audierne et tous les autres sites (même modèle, interaction site - année, test χ^2 , $P = 0.37$; corrélation entre les indices annuels pour Tréogat/Baie d'Audierne et tous les autres sites, $r = 0.822$, $n = 9$, $P < 0.001$; [4]). Nous avons trouvé une variation significative de l'indice à travers les dix régions ($F_{9,305} = 2.35$, $P = 0.014$), mais aucune tendance annuelle ($F_{1,306} = 2.18$, $P = 0.14$). Les régions avec les valeurs d'indice les plus élevées, en

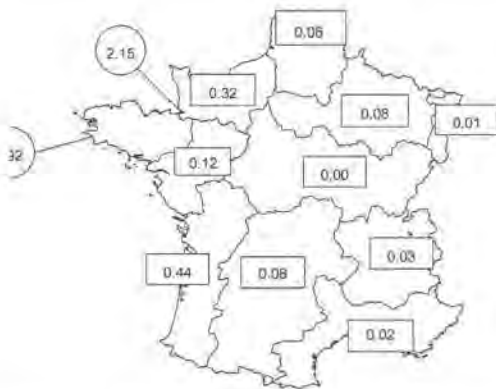
ordre décroissant, étaient : la Côte Atlantique, la Normandie et la Bretagne [5].

Comparaison des sites français à la méthode standardisée, 2002 et 2003

Au total, 277 phragmites aquatiques en migration ont été capturés en France en



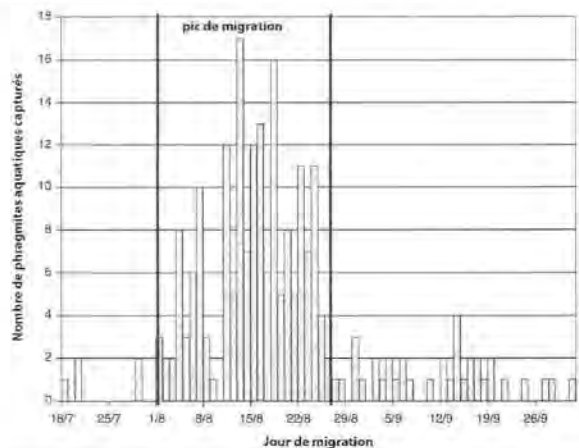
[4] Comparaisons des indices Acrola annuels obtenus à Tréogat/Baie d'Audierne (en utilisant la diffusion du chant de l'oiseau) et dans tous les autres sites de baguage français (sans diffusion du chant) pour la période 1993-2001.



[5] Variations dans l'indice Acrola moyen à travers dix régions françaises pour la période 1993-2001. Deux sites (cercles) recensés pendant la période en utilisant la diffusion du chant de l'oiseau sont isolés en Normandie et en Bretagne (Tréogat/Baie d'Audierne).

2002. Nous n'avons trouvé aucune différence significative entre les répartitions de juvéniles et d'adultes entre les différents sites (test χ^2 , $n = 274$ individus, $P = 0.8$). Nous avons mesuré le nombre de phragmites aquatiques capturés pendant les jours de migration pour les trois sites de référence [6]. Le pic de migration du phragmite aquatique en France pourrait être déduit de la figure [6] comme ayant lieu entre le 1^{er} et le 25 août. L'indice Acrola n'indique aucune tendance au sein de cette période (test du rapport des vraisemblances pour une tendance linéaire $\chi^2 = 0.12$, $df = 1$, $P = 0.7$; tendance non linéaire $\chi^2 = 4.12$, $df = 3$, $P = 0.19$). Les indices Acrola ont été comparés pour la période 1^{er}-25 août seulement [8]. Frossay et Genêts étaient équivalents et semblaient être les sites les plus fréquentés, avec un indice Acrola quatre fois plus élevé que celui de Tréogat/Baie d'Audierne en 2002. À l'échelle régionale, la Normandie et la Loire étaient équivalentes et semblaient être les régions les plus fréquentées, avec un indice Acrola trois fois plus élevés que ceux de la Bretagne et de la Côte Atlantique [7].

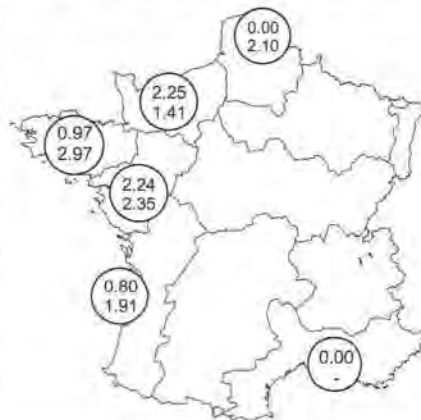
De la même manière, le nombre de phragmites aquatiques capturés pour 100 m de filet par jour était plus élevé dans la Loire qu'en Normandie, Bretagne ou sur la Côte Atlantique [8]. Cet indice s'est avéré capable de différencier les zones géographiques et de différencier les sites de référence les uns des autres. Cet indice était deux fois plus



[6] Effectifs quotidiens de phragmites aquatiques capturés pour les trois sites de référence français (Tréogat/Baie d'Audierne, Genêts et Frossay), du 18 juillet au 30 septembre 2002.

élevé à Frossay qu'à Genêts, l'indice de ce dernier étant aussi deux fois plus élevé que celui de Tréogat/Baie d'Audierne [8].

Au total, 426 phragmites aquatiques en migration ont été capturés en France en 2003. Cette année-là, l'indice était trois fois plus élevé en Bretagne (Tréogat) qu'il l'avait été en 2002 [7]. Il était aussi plus élevé qu'en 2002 pour le Nord et la Côte Atlantique, et similaire à 2002 pour la Loire, et inférieur à celui de 2002 pour la



[7] Variations de l'indice Acrola moyen à travers six régions en France en 2002 (haut) et 2003 (bas), pour les sites recensés avec une méthodologie standardisée avec filets de capture et entre le 1^{er} et le 25 août.

Normandie. Dans l'ensemble, les variations spatiales de l'indice au sein des régions étaient moins marquées qu'en 2002.

Masse corporelle : moyenne, variance et gain

La masse corporelle ne variait pas selon la date de capture (tendance linéaire, $F_{1,257} = 0.13$, $P > 0.7$; tendance non linéaire estimée avec un modèle GAM, $F_{3,254} = 1.74$, $P = 0.16$). Les adultes avaient tendance à être légèrement plus lourds que les juvéniles (ajusté à la variation régionale : $+0.44 \pm 0.23$ g (moyenne $\pm$ sd) ; $P = 0.05$), une telle différence étant additive à travers les régions (âge $\times$ région, $F_{3,255} = 1.39$, $P = 0.25$). La masse corporelle moyenne variait fortement entre régions ($F_{3,258} = 5.28$, $P = 0.001$; [8]). Seule la masse corporelle des oiseaux de la Loire différait de façon significative par rapport aux autres régions, les oiseaux de la Loire étant plus légers. Nous avons ensuite calculé la variance résiduelle de la masse corporelle ajustée à l'âge de l'oiseau, et comparé ces variances entre les régions [8]. Les oiseaux capturés dans la région de la Côte Atlantique avait une variance de la masse corporelle plus élevée que dans la Loire ($F_{17,147} = 4.16$, $P < 0.001$) et qu'en Normandie ($F_{17,37} = 2.52$, $P = 0.02$), mais pas qu'en Bretagne ($F_{17,49} = 1.91$, $P > 0.05$). La seule autre différence significative a été repérée entre les oiseaux capturés en Bretagne et ceux capturés dans la Loire, avec une variance de la masse corporelle plus élevée pour les premiers ($F_{49,147} = 2.17$, $P < 0.001$).

Nous avons trouvé une tendance linéaire significative entre la masse corporelle et le temps qui passait entre deux captures consécutives du même individu sur un site ($F_{1,52} = 14.02$, $P < 0.001$), mais aucune tendance non-linéaire au-delà (modélisation

GAM, $F_{3,52} = 1.97$, $P = 0.13$). Le gain de masse était de 0.29 g/jour, et l'ordonnée à l'origine n'était pas significativement différente de zéro ($t = -1.77$, $n = 52$, $P = 0.08$).

Discussion

Pendant la période 1991-2000, les populations reproductrices des deux espèces d'*Acrocephalus* les plus abondantes (phragmite des joncs *A. schoenobaenus* et rousserolle effarvée *A. scirpaceus*) ont généralement augmenté à travers l'Europe (Birdlife International, 2004). Ceci a peut-être causé une erreur systématique négative au sein de l'indice Acrola au cours du temps. Le fait que nous n'ayons pas réussi à détecter de tendance annuelle négative pour les effectifs relatifs de phragmites aquatiques migrant à travers l'Europe et la France est donc d'autant plus fiable. Pourtant, on a signalé une baisse des effectifs de phragmites aquatiques reproducteurs sur les dix dernières années dans les sites de reproduction européens, déclin principalement dû à une perte d'habitat (Aquatic Warbler Conservation Team, 1999 ; Birdlife International, 2004). Effectivement, nous avons trouvé un indice décroissant pour la Pologne sur la dernière décennie (comprenant les reproducteurs et les migrateurs), mais ceci ne semble pas avoir affecté les effectifs migrant à travers l'Europe occidentale. Ceci pourrait être corroboré par la réestimation récente des effectifs se reproduisant dans les pays d'Europe de l'Est, qui semble être plus élevée que ce qui était supposé auparavant, excédant potentiellement les populations polonaises (e.g. Kozulin & Flade, 1999 ; Birdlife International, 2004). Le phragmite

Région (site de référence)	nb de jours de capture	nb d'oiseaux /100 m/jour	Indice Acrola	masse corporelle moyenne	n
1. Nord	5	0,000	0,000	-	0
2. Normandie	23	0,965	3,395	11,51 $\pm$ 0,99	40
3. Bretagne Tréogat)	53	0,402	1,064	11,20 $\pm$ 1,14	52
4. Loire (Frossay)	36	2,139	3,539	10,92 $\pm$ 0,79	151
5. Côte atlantique	23	0,280	0,782	11,36 $\pm$ 1,55	20
6. Sud	2	0,000	0,000	-	0

[8] Valeurs de deux indices d'abondance relative des phragmites aquatiques pour six régions (données obtenues avec une méthodologie standardisée de capture au filet ; 1-25 août 2002). Ces indices sont, respectivement : le nombre de phragmites aquatiques capturés pour 100 m de filets par jour et l'indice Acrola. La masse corporelle moyenne (en grammes, $\pm$ sd) et la variance de la masse corporelle de tous les phragmites aquatiques capturés sont aussi données, avec la taille de l'échantillon étudié (n). Les régions sont telles qu'indiquées sur [2].

aquatique est peut-être en déclin sur ses sites de reproductions les plus à l'ouest, mais pas à l'est, et ses populations reproductrices de l'est sont plus importantes que celles de l'ouest. En ce qui concerne les méthodes d'échantillonnage utilisées pour capturer les phragmites aquatiques en migration, la diffusion du chant n'a pas eu d'influence sur les variations de l'indice annuel en France [4]. Ceci fournit une preuve supplémentaire que la diffusion du chant est hautement efficace à la fois pour capturer plus de phragmites aquatiques et pour augmenter la précision de l'estimation des tendances annuelles concernant les effectifs en migration. Toutefois, il est aussi à noter que l'indice Acrola pourrait être biaisé dans certains pays qui reçoivent peut-être proportionnellement plus d'individus d'autres espèces de fauvettes aquatiques. Utiliser un second indice, en quantifiant l'effort d'échantillonnage différemment, comme le nombre moyen de phragmites aquatiques capturés pour 100 m de filet par jour, devrait permettre tenir compte de cela, bien que les données sur les longueurs totales de filets et la durée des sessions de capture soient difficilement accessibles et rarement notées par les centres nationaux de baguage.

Dans un contexte européen, la France apparaît être le pays à accueillir le plus grand nombre de phragmites aquatiques pendant la période de migration post-nuptiale. Le fait que l'indice Acrola varie le long du trajet migratoire présumé du phragmite aquatique (de Pologne en Espagne) laisse à penser que le phragmite aquatique n'a pas la même stratégie migratoire que les autres espèces de fauvettes aquatiques prises ensemble. L'espèce semble voler vite vers la France, où elle se concentre; l'indice dans le nord-ouest de la France est environ quatre fois plus élevé que dans les pays voisins que sont la Belgique et le Royaume-Uni [1], [5]. L'indice Acrola étant plus faible dans le sud-ouest de la France et en Espagne, il est possible qu'une partie de la population quitte les sites de halte migratoire et rejoignent directement les quartiers d'hiver sans arrêt supplémentaire en Europe.

À ce niveau, la stratégie de migration du phragmite aquatique semble plus proche de celle du phragmite des joncs que de celle de la rousserolle effarvatte. Les phragmites des joncs migrent plus tôt, et plus rapidement, et la plupart font une longue étape de leurs dernières haltes, situés dans la moitié nord de la France ou dans le sud de l'Angleterre, jusqu'en Afrique de l'ouest. Au contraire, les rousserolles effarvates migrent plus tard, sur une période plus

longue, et plus lentement, en divisant leur voyage, en se ravitaillant en Espagne et au Portugal avant la traversée Méditerranée-Sahara (Bibby & Green, 1981). Ceci est confirmé par le taux de prise de poids des phragmites aquatiques, tel qu'il est mesuré en France, et qui est proche de celui noté pour le phragmite des joncs par Bibby et Green (1981). Atienza *et al.* (2001) a publié une synthèse des données relatives à la migration du phragmite aquatique en Espagne et suggère que l'espèce suit une voie méditerranéenne et une voie atlantique. Toutefois, l'indice Acrola très bas basé sur les données relevées en 1993-2001 le long de la côte méditerranéenne en France [4] suggère que les phragmites aquatiques vus dans la vallée de l'Ebro et le long de la côte méditerranéenne espagnole à l'automne viennent de la côte atlantique française. Connaître la proportion de la population totale de phragmites aquatiques y faisant une véritable halte est certainement crucial pour évaluer l'importance relative de l'Espagne dans le système de haltes de l'espèce.

Comme la France joue un rôle important dans la stratégie de migration du phragmite aquatique en Europe, elle devrait s'engager fortement dans la prise de mesures de conservation en faveur de cette espèce menacée. En ce qui concerne le territoire français, notre étude a révélé que trois régions accueillent un nombre relatif de phragmites aquatiques particulièrement élevé. Comme on s'y attendait, les zones côtières avaient les plus hauts indices, mais, au sein même de ces zones, une hiérarchie a pu être établie en comparant les indices. Les grands estuaires de Normandie et des Pays de la Loire ont largement contribué à l'élévation des valeurs de l'indice pour ces régions, un résultat soutenu par trois analyses différentes, et basé sur deux indices différents : les proportions de phragmites aquatiques capturés parmi les fauvettes aquatiques du genre *Acrocephalus* entre 1993-2001 (sans diffusion du chant de l'oiseau) et les mêmes proportions pour la campagne de baguage de 2002. La concordance de ces résultats valide et conforte l'approche choisie pour estimer et comparer l'importance des sites de halte migratoire pour les phragmites aquatiques en migration.

La migration post-nuptiale des phragmites aquatiques a lieu pendant tout l'été en France, bien qu'elle culmine la troisième semaine d'août avec une majorité d'oiseaux présents entre le 1^{er} et le 25 août. Pour comparer l'importance relative des sites français recensés en 2002 et 2003, nous avons donc choisi de cantonner notre calcul



© A Le Névé

Les marais de la baie d'Audierne dans le Finistère, sont une des zones d'engraissement majeures pour le phragmite aquatique en France.

des indices à cette période. Les indices résultant étaient hautement concordant pour deux sites suivis avec la méthode standardisée pendant de nombreuses années et les sites proches recensés avec la même méthode en 2002 (valeurs de l'indice Acrola de 0,92 pour Tréogat/Baie d'Audierne sur la période 1993–2001 et 0,97 pour la Bretagne en 2002 ; 2,15 pour Genêts sur la période 1999–2001 et 2,25 pour la Normandie en 2002). Ainsi, l'importance relative de ces deux régions au moins ne semble pas être grandement affecté par les variations au sein d'une même année. Les résultats obtenus en 2003 différaient de ce schéma général. Cette année-là, les vents d'est prédominaient au mois d'août ont pu pousser une large proportion des phragmites aquatiques migrant à travers la France à s'arrêter à Tréogat/baie d'Audierne, alors que les effectifs faisant halte à Genêts étaient plus bas que d'habitude. Le même phénomène a pu se produire en 1995, où l'indice Acrola pour Tréogat/Baie d'Audierne a atteint 3,30, la plus grande valeur jamais enregistrée pour ce site sur la période étudiée. En 2002, certains sites avec des valeurs d'indice élevées enregistraient aussi de grandes variances dans la masse corporelle des phragmites aquatiques capturés. Si une telle variance peut être considérée comme indiquant des états variables dans la prise de poids entre oiseaux capturés, on pourrait alors avancer que ces sites sont de plus grande importance pour les phragmites aquatiques en migration afin qu'ils fassent des réserves. Ceci concerne plus particulièrement les petites zones humides de Bretagne et le long de la côte atlantique. L'estuaire de la Loire, couvert de grandes

étendues de roselières, accueille certainement d'importants effectifs de phragmites aquatiques en migration, bien que ces derniers ne restent probablement pas dans les roselières après leur arrivée, mais se dispersent certainement dans les prairies, d'où les indices de forte abondance, mais une moyenne et variance de la masse corporelle basses pour les oiseaux capturés là-bas.

En mesurant l'importance relative des zones humides côtières françaises pour le phragmite aquatique en migration, nous pouvons identifier avec assurance trois principales régions cruciales pour la conservation de l'espèce, à savoir la Normandie, la côte atlantique et la Bretagne. En conséquence, certaines zones humides au sein de ces régions pourraient être définies comme des sites prioritaires : les estuaires de la Seine et de la Loire (zones humides très étendues) et les zones humides plus restreintes dans la baie du Mont-Saint-Michel (par exemple, Genêts) et la Bretagne (par exemple, Tréogat/baie d'Audierne). Cette dernière a accueilli un nombre de phragmites aquatiques en migration plus élevé lorsque les vents d'est dominaient pendant le pic de migration, comme cela s'est produit en 1995 et 2003. Ayant identifié les sites de haltes d'importance en France, la préservation et la gestion des habitats en zone humide pourrait jouer un rôle crucial quant à la conservation de l'espèce menacée. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour identifier précisément les besoins écologiques de l'espèce sur ses haltes migratoires, cela afin de permettre la mise en place de mesures de gestion

efficaces qu'il reste toutefois à définir et à entreprendre ; d'où l'existence d'un programme Life (instrument financier pour l'environnement) qui se déroule en Bretagne jusqu'en 2008.

Nous sommes grandement redevables à tous les centres de baguage qui nous ont donné accès à leurs données de baguage concernant les *Acrocephalus*, à savoir : l'Institut royal de sciences naturelles (Bruxelles), Vogelwarte Radolfzell, Helgoland, Bird Ringing Office Zoologisk Museum (Copenhague), Icona (Madrid), British Trust for Ornithology (Thetford), Bird Ringing Centre, Schweizerische Vogelwarte (Sempach), Istituto Nazionale per la Fauna Selvatica (Bologne), Lithuanian Bird Ringing Centre, Zoological Museum (Kaunas), Vogeltrekstation (Arnhem), Institute for Ornithology, Polish Academy of Sciences (Gdansk/Varsovie), Bird Ringing Centre, Swedish Museum of Natural History (Stockholm), Bird Ringing Centre, Matsalu Nature Reserve (Estonie), et Cemo (Hamid Rguibi Idrissi, University El Jadida, Maroc). Nous devons aussi énormément à tous les bagueurs qui ont mené des captures et des baguages de phragmites de roselière, et plus particulièrement de phragmites aquatiques en 2002 et 2003, selon la méthodologie standardisée établie au sein du projet baptisé « Acrola ». Ce manuscrit a été considérablement amélioré grâce aux révisions faites par Will Peach, James Reynolds et par un troisième relecteur anonyme. Cette étude a bénéficié du soutien financier du ministère français de l'écologie et du Centre National de la Recherche Scientifique, et s'inscrit dans le projet Life intitulé « Conservation du phragmite aquatique en Bretagne », n°. LIFE04NAT/FR/000086REV. ■

Post-scriptum

L'article ci-dessus est une traduction d'un article paru dans la revue Ibis en 2006 et s'appuie sur les données collectées en 2002 et 2003. Depuis, les activités du réseau des bagueurs sur les passereaux paludicoles en général et le phragmite aquatique en particulier se sont poursuivies. Nous avons repris et complété les analyses de la base de données en incorporant quatre années supplémentaires jusqu'en 2007 inclus (les analyses s'appuient sur les données présentes dans la base du CRBPO au 25/08/2008). Les données actualisées confirment un gradient croissant de l'indice Acrola le long des côtes du nord du pays au Finistère puis décroissant du Finistère à la Gironde. Malgré un effort de capture important, les phragmites aquatiques restent rarissimes à l'intérieur des terres et en région méditerranéenne. Sur la période 2002-2007, le Finistère (principalement la baie d'Audierne) domine, suivi par l'estuaire de la Loire et la baie de l'Aiguillon (Vendée), puis une zone qui s'étend de la baie de Somme à la Normandie (de part sa surface, l'estuaire de la Seine doit constituer une zone clé pour le phragmite aquatique dans cette

région). Le fait que l'indice soit plus faible dans le Nord-Pas-de-Calais et en Aquitaine semble donc confirmé, laissant supposer que les phragmites aquatiques arrivent très rapidement de leur zone de nidification vers les côtes françaises (depuis la baie de Somme et plus au sud), et qu'une partie d'entre elles quittent le pays pour les quartiers d'hivernage sans prolonger leur séjour au sud de la Gironde.

Sur la période 2002-2007, l'indice Acrola varie de manière marquée sans tendance commune à l'ensemble des régions. On peut noter une décroissance importante de l'indice sur la zone Loire Atlantique – Vendée – Charente Maritime, qui perd sa place prépondérante observée en 2002 au profit du Finistère. Il n'est pas exclu que cette évolution soit liée à un problème méthodologique (l'utilisation du protocole standardisé « Acrola » est difficile à vérifier dans la base de données et son absence peut générer de l'hétérogénéité). Néanmoins, il faudrait approfondir ce point car une réelle diminution de la fréquentation de l'espèce sur une région aussi importante serait inquiétante.

L'âge des phragmites aquatiques (adulte ou jeune de l'année) est aisément déterminé en main et nous avons analysé sa distribution spatiale. Les bagueurs capturent bien plus de jeunes que d'adultes (qui constituent moins de 10 % des captures). Ce déficit suggère soit que les adultes sont moins capturables (moins de déplacement, moins attirés par la repasse), soit qu'ils ont une stratégie de migration différente (autre voie, autre durée de stationnement, autres milieux fréquentés). L'âge-ratio varie entre région : les adultes constituent 4,2 % des captures en Bretagne, 8,5 % en Normandie-Picardie et 13,7 % en Poitou-Charentes. Il se pourrait que les jeunes phragmites utilisent de manière disproportionnée la Bretagne. Une recapture à quelques jours d'intervalle entre l'estuaire de la Loire et la baie d'Audierne va dans ce sens. On peut également constater le faible taux de recapture d'une année à l'autre qui ne concerne que 4 individus sur près de 1 500 phragmites attrapées.

Entre 2002 et 2007, 10 échanges ont eu lieu entre la France et les pays limitrophes : 2 avec l'Angleterre, 4 avec la Belgique et 6 avec l'Espagne, où la pression de capture est considérablement moindre. Le faible taux d'échange avec l'Angleterre et la Belgique confirme la faible utilisation de ces pays par l'espèce. En Espagne, les oiseaux sont recapturés à l'intérieur des terres, au Pays Basque et au sud des Cantabriques, ouvrant toutes sortes d'hypothèses sur les voies empruntées... Notons qu'en 2008, pour la première fois, l'espèce a été capturée en nombre en Gironde et dans les Pyrénées-Atlantiques laissant penser que nous ne connaissons encore pas tout... mais qui en doutait !

Paris, le 8 janvier 2009,
Romain Julliard, Frédéric Jiguet,
Olivier Dehorter

Romain JULLIARD, Alice DUBOS, Frédéric JIGUET, Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, UMR 5173, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75005 Paris France, julliard@mnhn.fr

Bruno BARGAIN, Bretagne Vivante, Trunvel, 29720 Tréogat.