

Spécificité du régime alimentaire du phragmite aquatique en halte migratoire

Christian KERBIRIOU et Bruno BARGAIN



Dans leurs zones de halte, les migrateurs doivent trouver une nourriture adéquate abondante pour accumuler les réserves énergétiques nécessaires au bon déroulement de la migration. La connaissance du régime alimentaire du phragmite aquatique est un préalable à la bonne gestion des habitats de ces sites de halte.

Les causes du déclin de nombreux oiseaux migrateurs à longue distance sont variées en raison de la complexité de leur cycle annuel. Ainsi, ces espèces qui nichent en Europe et passent l'hiver en Afrique subsaharienne peuvent être menacées par la dégradation ou la disparition de leurs sites de reproduction comme de leurs quartiers d'hivernage (Robbins *et al.*, 1989). En outre, le contexte actuel des changements climatiques constituent également une menace. En effet ceux-ci peuvent engendrer des décalages entre le cycle de leur proies et leur cycle de reproduction (Both *et al.*, 2006). Enfin, plus récemment certaines études ont souligné l'importance de l'état de conservation des haltes migratoires pour ces espèces migratrices (Russell *et al.*, 1994, Moore *et al.*, 1995, Ktitorov *et al.*, 2008). Afin de permettre des stratégies de conservation adaptées dans les haltes migratoires, une bonne connaissance de l'écologie des espèces migratrices concernées est très importante.

Cependant, en ce qui concerne une espèce rare, cryptique et menacée comme le phragmite aquatique, peu d'éléments sont souvent disponibles que ce soit sur l'écologie en halte migratoire (sélection des proies et de l'habitat...) ou sur leur stratégie migratoire. Compte tenu de l'urgence d'agir, les mesures conservatoires mises en œuvre sont inspirées de celles déjà développées pour des espèces jumelles, plus communes et mieux

connues. Cette stratégie, de l'urgence peu s'avérer relativement inefficace si des divergences écologiques trop importantes existent entre l'espèce cible (rare ou cryptique) et l'espèce jumelle (commune). En conséquence, la comparaison des exigences écologiques entre espèces menacées et espèces jumelles plus communes peut fournir des informations intéressantes pour la gestion conservatoire.

Si l'urgence de la mise en place de programmes de sauvegarde pour le phragmite aquatique est acquise aussi bien à l'échelle européenne (programme Life) qu'à l'échelle nationale (en France lancement du programme national d'action), les données disponibles sur l'écologie de l'espèce en halte migratoire étaient jusqu'à présent relativement réduites. La mise en évidence de l'importance au niveau européen des zones côtières du secteur Manche Atlantique pour la halte migratoire de cet oiseau, est récente (Julliard *et al.*, 2006). Compte tenu de la responsabilité de la Bretagne et notamment de sites comme la baie d'Audierne pour la migration de l'espèce, Bretagne Vivante a entrepris un vaste programme d'étude du phragmite aquatique avec pour objectif de proposer une gestion conservatoire efficace. Un volet a donc été consacré à l'étude du régime alimentaire avec trois objectifs :

- identifier les proies du phragmite aquatique ;
- définir la relation entre proies et habitat ;

- déterminer la stratégie de prise de poids sur les haltes migratoires.

Les proies du phragmite aquatique

Pour établir le régime alimentaire du phragmite aquatique, nous avons analysé 128 fientes de cette espèce, collectées lors des opérations de baguage menées à la station de Trunvel/baie d'Audierne entre 2001 et 2004. La description du régime alimentaire à partir des restes de proies identifiables dans les fientes se heurte cependant au fait que les proies ne sont pas toutes digérées de la même façon. Ainsi les plus grosses à carapace chitineuse comme des coléoptères ont plus de chances d'être retrouvées par rapport à de petites proies à corps « mou » comme par exemple des pucerons. Nous avons donc décidé d'analyser simultanément les fientes de deux autres fauvettes paludicoles très proches du phragmite aquatique : la rousserolle effarvate (*Acrocephalus scirpaceus*) et le phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*), respectivement 28 et 78 fientes. L'hypothèse est alors que la détectabilité des proies dans les fientes doit être très similaire entre ces trois espèces de fauvettes. L'étude comparative de fientes nous renseigne sur la spécificité du régime alimentaire du phragmite aquatique par rapport aux deux autres espèces.

L'analyse des fientes du phragmite aquatique a permis d'identifier 571 proies, mais assez peu ont pu être déterminées au niveau de l'espèce. En terme d'abondance, le régime alimentaire du phragmite aquatique apparaît dominé par les diptères (38 %) puis secondairement par les pucerons des roseaux (*Hyalopterus pruni*) (19 %). C'est également le cas de celui de la rousserolle effarvate (respectivement 54 % et 22 %), tandis que le régime du phragmite des joncs est dominé d'abord par les pucerons (67 %) puis par les diptères (17 %) [1]. Cependant, c'est chez le phragmite aquatique que les proies de grosses tailles sont le mieux représentées : odonates (*Ischnura elegans*), orthoptères (*Conocephalus discolor*, araignées (*Clubiona phragmitis*, *Tetragnatha extensa*, *Larionides cornutus*), et lépidoptères.

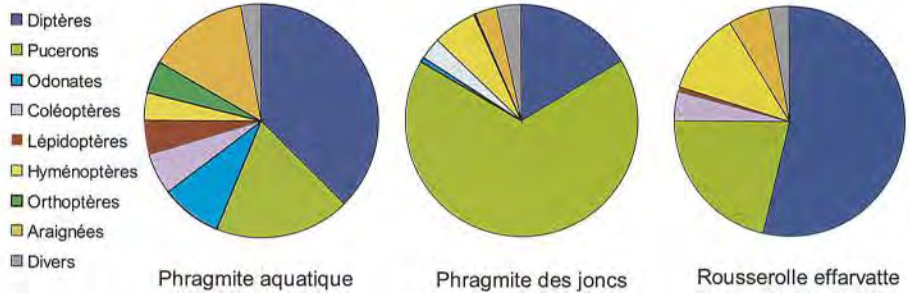
En plus de l'abondance globale, nous avons exploré la fréquence des proies dans les fientes au cours de la période de migration postnuptiale [2]. Quelque soit le

moment de la saison où les phragmites aquatiques sont capturés, leur fientes présentes presque toujours des diptères (96 % des cas en moyenne). Par ailleurs, certaines proies notées minoritaires en terme d'abondance, sont assez régulièrement identifiées : ainsi les odonates sont contactés dans 38 % des fientes, les araignées dans 28 %, les orthoptères dans 21 %. Par contre, les pucerons, en deuxième position en terme d'abondance, ne sont contactés que dans un quart des fientes. De plus, les pucerons semblent moins contactés lors du maximum de passage du phragmite aquatique, du 10 au 25 août (Bargain & Henry, 2005). A cette période clé, les odonates, araignées, orthoptères peuvent être contactés dans plus de 50% des fientes [2].

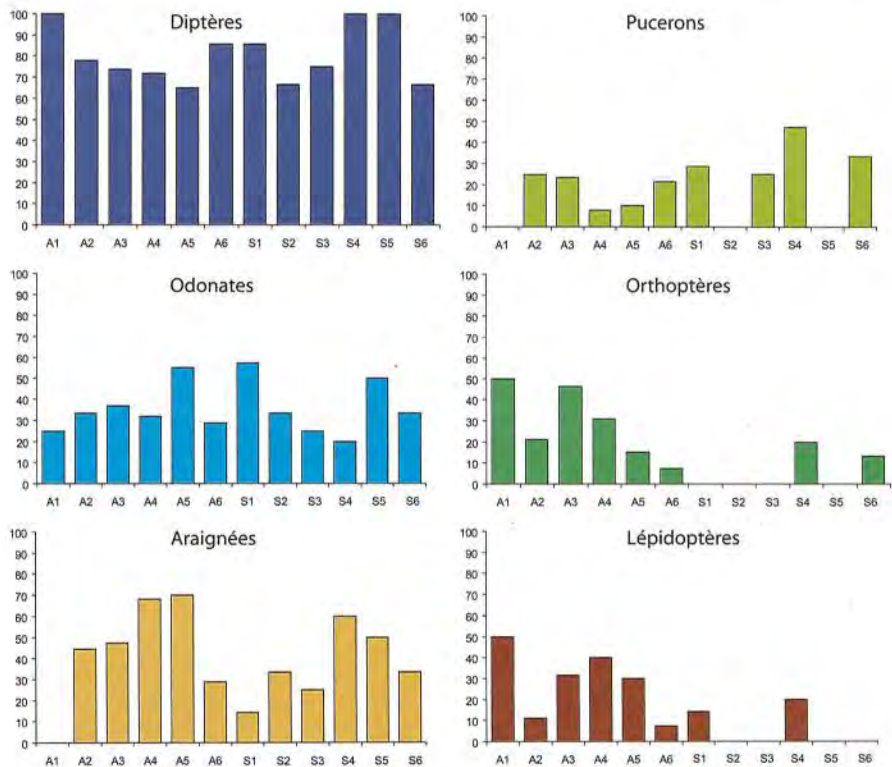
Une analyse statistique multivariée (CCA) intégrant abondance et fréquence (Kerbiouri *et al.*, *in prep.*) a permis de souligner que les odonates, orthoptères, lépidoptères, cicadelles étaient plus spécifiquement liés au phragmite aquatique tandis que les pucerons étaient liés au phragmite des joncs et les diptères et hyménoptères à la rousserolle effarvate.

En considérant, cette fois ci, le poids des proies, on s'aperçoit que chez le phragmite aquatique celles dont l'abondance apparaissait secondaire se révèlent avoir une biomasse particulièrement importante. Ainsi, les odonates contribuent pour 43 % de la biomasse des proies, les araignées pour 13 %, les orthoptères 12 % et les lépidoptères pour 8 %, la fraction des pucerons apparaissant alors assez marginale (environ 1 %). Ces estimations sont à prendre avec précaution car les grosses proies peuvent être surreprésentées du fait de leur moindre digestibilité. Notons cependant que les proies les plus importantes au regard de leur biomasse sont aussi celles qui apparaissent comme spécifiques au phragmite aquatique.

Ces premiers résultats sont assez concordants avec les études sur le régime alimentaire déjà publiées sur ces trois fauvettes paludicoles : ainsi la dominance des pucerons dans le régime alimentaire du phragmite des joncs à Trunvel avait déjà été constatée aussi bien sur les zones de reproduction (Koskimies & Saurola, 1985 ; Chernetsov & Manukyan, 2000 ; Leivits & Vilbaste, 1990) qu'en migration (Bibby & Green, 1981). De même, le régime alimentaire de la rousserolle effarvate basé sur les diptères a également été observé par Bibby & Green (1981), Evans (1989) et Grim & Honza (1996). Si le régime alimentaire du phragmite aquatique



[1] Composition du régime alimentaire du phragmite aquatique, du phragmite des joncs et de la rousserolle effarvate.



[2] Évolution de la fréquence des proies dans les fientes du phragmite aquatique de début août à fin septembre. Chaque mois est découpé en périodes de 5 jours (août A1 à A6 ; septembre S1 à S6)

en halte migratoire n'avait jamais été étudié jusqu'ici, ces premiers résultats présentent de fortes convergences avec ceux obtenus sur les sites de reproduction où l'espèce semble également sélectionner les grosses proies : araignées, diptères, coléoptères, orthoptères et lépidoptères (Shulze-Hagen, 1989). Cette alimentation à base de grosses proies dont certaines sont des prédateurs tels les araignées, ou les odonates place le phragmite aquatique au sommet d'un réseau trophique complexe et en fait un bon indicateur de la qualité des milieux.

Les habitats des proies du phragmite aquatique

Dans l'objectif d'élaborer des propositions de gestions adaptées pour le phragmite aquatique en halte migratoire, il est essentiel d'évaluer l'importance des habitats favorables aux proies de cette espèce. Lors de la création de la collection de référence, trois milieux ont été échantillonnés sur l'étang de Trunvel à proximité de la station de baguage :

- la roselière à *Phragmites australis* où sont placés les filets de capture des oiseaux migrateurs, où aucune gestion n'est pratiquée,
- la prairie sub-halophile dominée par *Juncus maritimus* et *gerardii*, *Eleocharis palustris*, *Iris pseudacorus*, *Oenanthe lachenalii* et *Orchis palustris*. Cette formation est située en périphérie de la roselière et est fauchée en été par rotation de trois à cinq ans,
- la prairie méso-hygrophile pâturée extensivement par des ovins est dominée par *Agrostis stolonifera*, *Dactylis glomerata*, *Hydrocotyle vulgaris*.

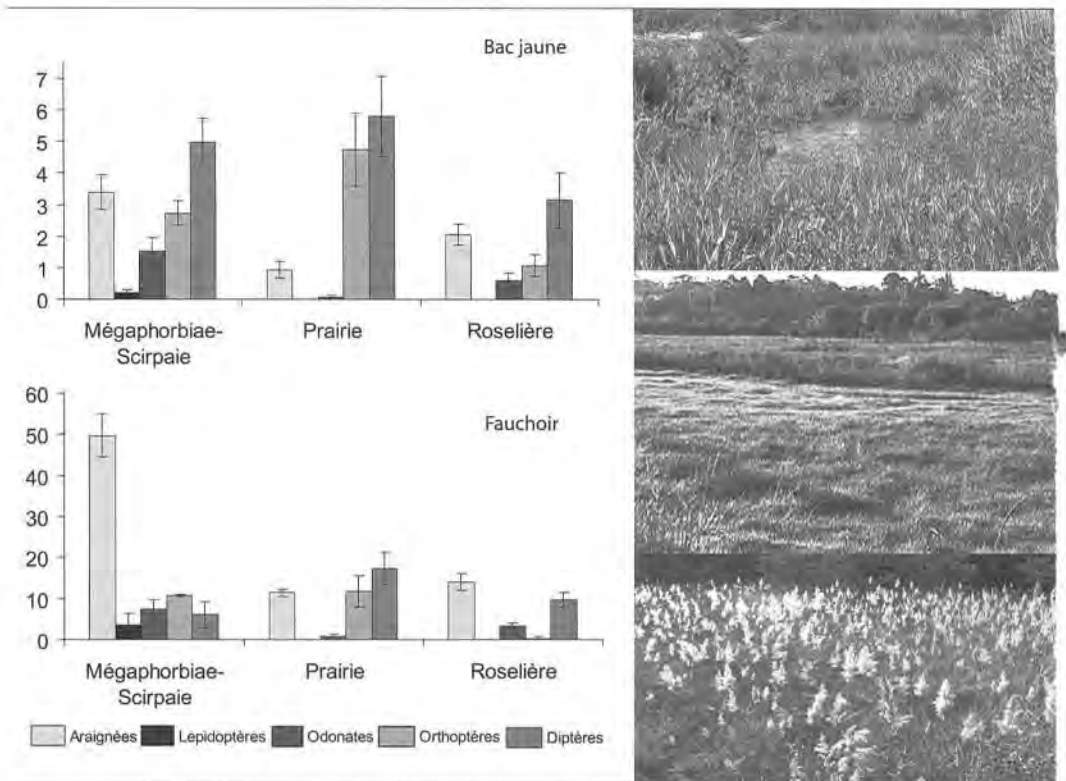
Trois techniques d'échantillonnages ont été développées simultanément dans chacun de ces milieux : le filet fauchoir, le bac jaune et le piège Barber. Le filet fauchoir est adapté pour la capture d'espèces occupant la strate haute de la végétation comme par exemple les araignées à toile géométrique ou les insectes volants. Le bac jaune est posé sur la végétation, c'est un piège attractif qui cible les espèces floricoles (diptères, hyménoptères) mais collecte aussi de nombreuses autres espèces qui en se déplaçant y tombent (orthoptères, araignées errantes). Enfin, le piège Barber est un piège d'interception qui capture essentiellement des insectes se déplaçant au ras du sol (fourmis, araignées errantes, coléoptères carabidae,...). Pour des

raisons techniques, ces derniers n'ont pas pu être disposés en roselière.

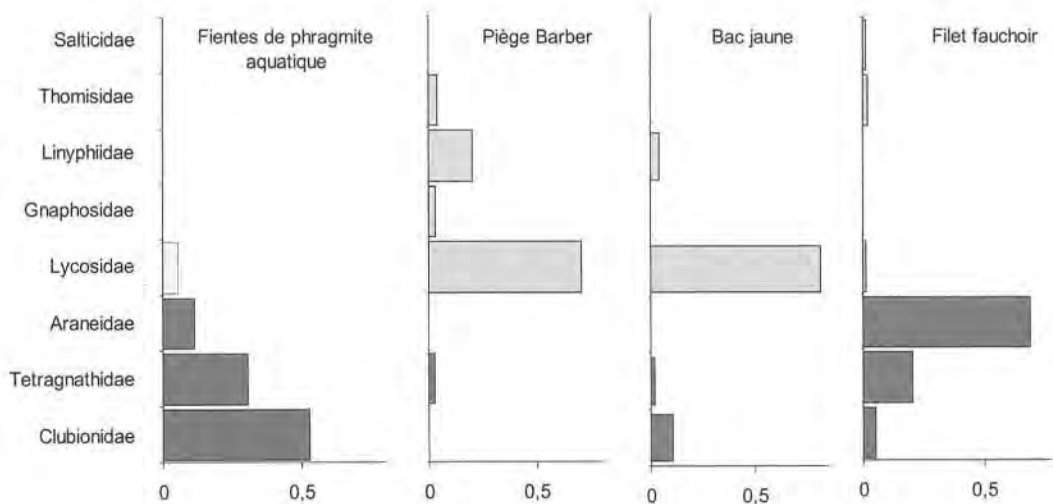
Les principales proies du phragmite aquatique semblent globalement plus abondantes dans la prairie subhalophile et secondairement dans la prairie méso-hygrophile que dans la roselière [3]. En se focalisant sur un groupe sensible à la structure de végétation comme les araignées et en comparant les résultats des analyses de fientes et des différentes techniques d'échantillonnage, il est également possible d'appréhender la strate dans laquelle chasse le phragmite aquatique [4]. Ainsi les trois principales familles d'araignées identifiées dans les fientes du phragmite aquatique sont les Clubionidae, les Tetragnathidae et les Araneidae. Ces deux dernières sont surtout échantillonnées par le filet fauchoir car ce sont des espèces à toile géométrique qui recherchent les strates hautes. Les Clubionidae représentés ici par les espèces *Clubiona phragmitis* et *C. stagnatilis* sont des espèces errantes qui chassent généralement aussi en haut de végétation. Par contre les familles qui sont plus principalement actives au niveau du sol comme les Lycosidae ou Gnaphosidae sont logiquement échantillonnées par les pièges Barber et sont très faiblement représentées dans le régime alimentaire du phragmite aquatique.

Ainsi ces premières analyses semblent suggérer que le phragmite aquatique s'alimente principalement dans les strates élevées de la végétation et que ses proies présentent un maximum d'abondance dans les prairies sub-halophiles. Si au lever du jour, des phragmites aquatiques sont capturés en roselière, probablement parce qu'ils y passent la nuit à l'abri des prédateurs, la majorité des captures est ensuite réalisée dans les prairies sub-halophiles, colonisées ou non par des roseaux bas. La localisation des captures durant les périodes d'alimentation concorde donc avec l'habitat des proies de l'espèce.

Tout semble suggérer que le phragmite est une espèce spécialiste au niveau de la sélection de l'habitat, puisqu'il existe une très forte similitude entre les habitats de reproduction, les habitats occupés en hiver au Sénégal (Bargain *et al.*, 2008) et les habitats potentiellement utilisés en halte migratoire : les végétations herbacées de taille moyenne des prairies naturelles. Ainsi une gestion adaptée des zones humides pour l'accueil du phragmite aquatique pourrait consister à maintenir des étendues de prairies humides à proximité des roselières ce qui implique



[3] Abondances des principaux groupes d'espèces proies du phragmite aquatique dans la prairie subhalophile fauchée (haut, droit), la prairie méso-hygrophile pâturée (milieu, droit) et la roselière (bas, droit). Graphique du bas avec l'échantillonnage réalisé par filet fauchoir et en haut par les bacs jaunes.



[4] Distribution des familles d'araignées en fonction des techniques d'échantillonnage. En jaune, les familles d'araignées fréquentes dans le régime alimentaire du phragmite aquatique, en vert les familles rares ou absentes.

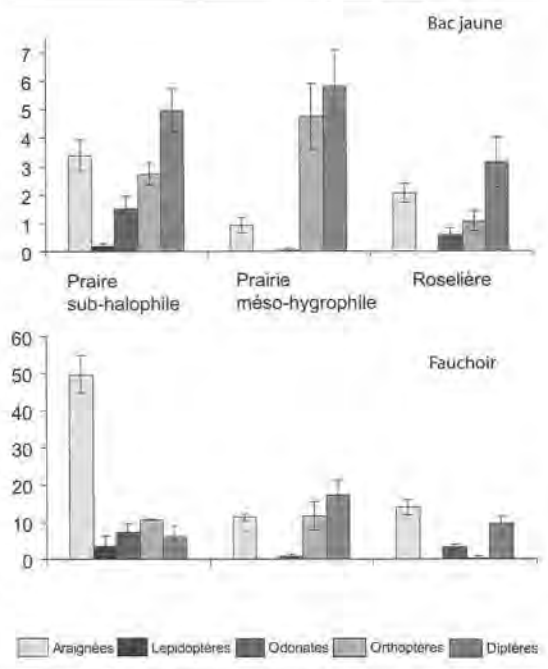
dans certains secteurs de lutter, par la fauche estivale, contre l'extension des roselières ou des saules sur cette périphérie. Enfin, de nombreuses espèces proies du phragmite aquatique réalisent une partie de leur cycle en milieu aquatique : odonates, hydromètres (*Hydrometra stagnatorum*), et diptères Dolichopodidae. Veiller au maintien de la bonne qualité de l'eau est une priorité, et entretenir ou créer des mares dans ces zones est une option à envisager.

La stratégie de prise de poids sur les haltes migratoires

Dans un objectif de conservation d'une espèce migratrice, il est également important d'évaluer la stratégie migratoire : s'agit-il d'une migration par petits sauts entre une multitude de sites ou plutôt de grands trajets entre quelques escales majeures ? Dans ce dernier cas, les haltes migratoires sont peu nombreuses, mais chacun des sites prend alors une grande importance, puisque les oiseaux s'y arrêtent et y accumulent les réserves nécessaires pour parcourir la distance les séparant de la prochaine halte. L'étude des voies migratoires et la description des stratégies migratoires s'effectuent traditionnellement en analysant les données de recaptures d'oiseaux bagués : quelle distance parcourue et en combien de temps ? Ainsi, on a pu déterminer qu'une majorité des phragmites des joncs transitant à Trunvel sont originaires des îles britanniques (Bargain *et al.*, 2002). À l'échelle européenne, il a été montré que la rousserolle effarvate a tendance à migrer en réalisant de petits sauts, de l'ordre de la centaine de kilomètres entre chaque site. Le phragmite des joncs démarre plus tôt sa migration. Les individus britanniques se regroupent sur quelques grandes zones du littoral Manche Atlantique, où ils s'engraissent avant d'effectuer de étapes. Certains individus peuvent même rejoindre directement l'Afrique (Bibby & Green, 1981). Il y a pour le moment trop peu de données de contrôle de phragmites aquatiques entre deux sites dans la base de baguage du CRBPO-MNHN¹ pour permettre d'étudier de cette manière sa stratégie migratoire. Nous avons donc opté pour une analyse comparative entre les trois fauvelles paludicoles en nous focalisant sur l'évolution de leur poids durant une même halte. Les oiseaux restant sur un site s'engraissent-ils ?

Nous avons utilisé les données de capture/recapture provenant de la station de Trunvel (période 1988-2005) pour lesquelles il existait des mesures de poids. Le jeu de données en comprend 3 517 données pour le phragmite des Joncs, 2 727 pour la rousserolle effarvate et 50 pour le phragmite aquatique. Pour ce dernier, nous avons rajouté trente et une données issues d'autres sites français. Comme il existe des variations intra-individuelles chez les oiseaux, il y a aussi des petits gros et des grands maigres, il est préférable d'étudier l'évolution du poids en terme de gain de masse relatif. Celui-ci est calculé de la manière suivante où *M*rest la masse lors du contrôle et *M*cla masse lors de la première capture.

L'analyse des variations de poids révèle que les rousserolles effarvates en moyenne n'accumulent pas de réserve de graisse en fonction de leur durée de présence sur le site de Trunvel. Il existe bien des individus gras et d'autres maigres, des individus qui prennent du poids d'autre qui en perdent (gain de masse relative négative), mais l'évolution individuelle de leur stock de graisse n'est pas liée à leur temps de présence sur le site [5]. Étant donné qu'une partie non négligeable des rousserolles



[5] Variation temporelle des gains de masse relatifs chez la rousserolle effarvate, le phragmite des joncs et le phragmite aquatique.

effarvattes de Trunvel sont des individus locaux qui n'ont pas encore commencé leur migration, nous avons refait cette analyse avec seulement des oiseaux étrangers (identifiés par le centre de baguage) et nous avons observé le même pattern : c'est-à-dire en moyenne l'absence de tendance à la prise de poids chez cette espèce. À l'inverse la prise de poids est positivement corrélée avec la durée du séjour pour le phragmite des joncs et pour le phragmite aquatique [5]. En moyenne un phragmite des joncs accumule 0,22 g par jour et le phragmite aquatique 0,34 g par jour.

Cette similarité quand au processus de prise de poids entre le phragmite des joncs et le phragmite aquatique semble suggérer que ce dernier à une stratégie migratoire plus proche du phragmite des joncs, c'est-à-dire un engraissement important sur un site avant une étape assez longue pour rejoindre le site suivant. Cette stratégie souligne donc l'importance des sites identifiés sur le littoral Manche-Atlantique dont la baie d'Audierne pour la conservation de cette espèce.

Les premiers éléments de cette étude suggèrent donc que le phragmite aquatique possède des exigences alimentaires – grosses proies – nettement différentes des autres fauvettes paludicoles, une probable forte sélection de l'habitat (prairie naturelle) et une stratégie migratoire reposant sur quelques sites clés pour la constitution des réserves nécessaires aux longues étapes entreprises en cours de migration. Le bon état de conservation des zones humides littorales du secteur Manche-Atlantique entretenu par une gestion adéquate semble donc être un paramètre important pour la survie de cette espèce. ■

Notes

1 C.R.B.P.O : recherche par le baguage sur les populations d'oiseaux
M.N.H.N. : Muséum national d'histoire naturelle

Remerciements :

Nos remerciements vont à l'ensemble des bénévoles et des salariés qui ont aidé au fonctionnement de la station de baguage de Trunvel et tout particulièrement aux bagueurs : Olivier Allenou, Gilles Balanca, Jean Claude Barbrault, Olivier barricault, Yves Beauvallet, Jacques Besnault, Marc Bethmont, Thomas Biteau, Bob Burridge, Marie-Françoise Canevet, Pascal Cavallin, Gérard Chaussi, Olivier Claessens, Jean Louis Clavier, Alejandro Conde, Patrick Damias, Gaëlle Deperrier, Alain Desnos, Philippe Dubois, Patrice Durrafort, Gilles Faggio, Jean-François Fleury, Mathieu Fortin, Cécilia Fridlender, Alain Gentric, Yvon Guerneur, Jacques Hamon, Claude Ingouf, Guy Jarry, Cécile Jolin, Stéphane Jouaire, Alain Leroux, Vincent Lieron, Guy Iorcy, George Oiloso, Pascal Provost, Sébastien Provost, Graham Roberts, Peter Rock, Alfred Texier, Alain Thomas, Conrad Thomas, Jean Paul Thomas, Maxime Zucca. Par ailleurs, nous voudrions remercier Patrick Frebourg, Gilles Le Guillou, Frédéric Baroteaux, Yves Beauvallet, Olivier Benoist, Bernard Caillaud, Laurent Demongin, Bruno Dumeige, Philippe Gautier, Gérard Goujon, Claude Ingouf, Joël Pigeon, Jo Pourreauf, Jean Pineau. Nous souhaitons également remercier Olivier Dehorter chercheur au CRBPO pour son aide dans l'extraction des données de la base de baguage du Muséum et Isabelle Le Viol, Sandrine Pavoine et Romain Lorrillière pour leurs conseils et relecture du manuscrit.

Christian KERBIRIOU, Muséum national d'histoire naturelle, Centre de recherche par le baguage des populations d'oiseaux, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Bruno BARGAIN, Bretagne Vivante, Trunvel, 29720 Tréogat, France.
