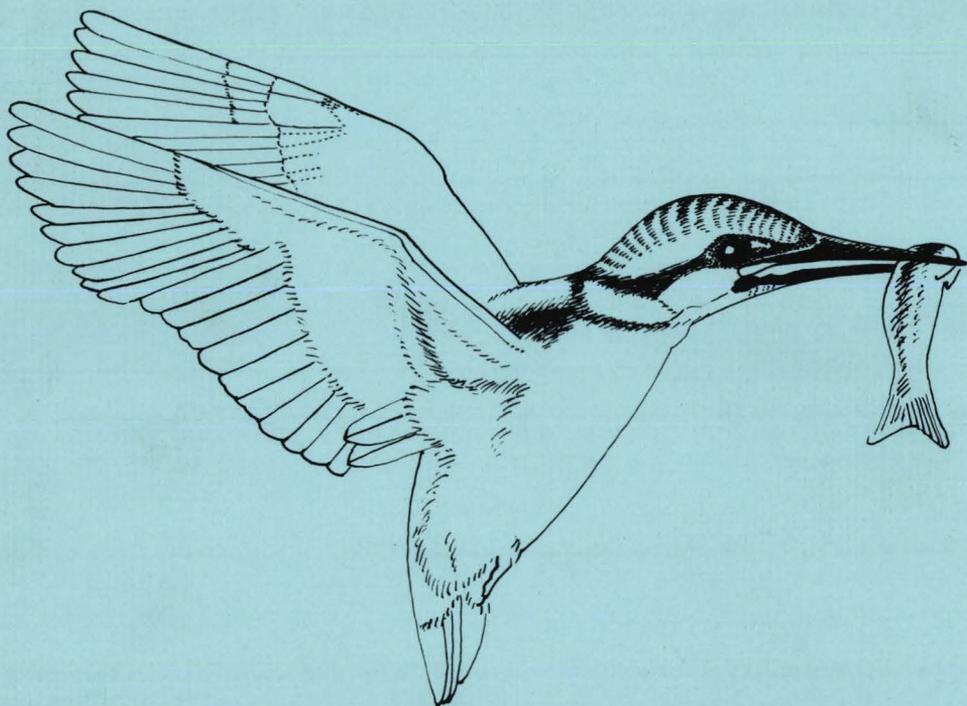


Revue trimestrielle  
Distribution : 1er trim. 1986

ANNEE 1985  
Volume 5, Fascicule 4

# CAHIERS d'ETHOLOGIE APPLIQUEE

à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et  
au contrôle des ressources et productions animales  
Collection Enquêtes et Dossiers : 9



## MODULATIONS DE LA STRATEGIE ALIMENTAIRE CHEZ LE MARTIN-PECHEUR

par  
C. HALLET-LIBOIS



Le service d'Ethologie et Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, à partir de l'année 1981, d'une nouvelle revue trimestrielle consacrée à la Protection et à la Conservation de la Vie sauvage, à la Gestion et au Contrôle des Ressources et Productions animales. Elle s'intitule :

#### LES CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

Le service, organisé autour de la chaire d'Ethologie, est composé essentiellement de zoologistes naturalistes se consacrant par priorité à l'étude du comportement, des structures sociales et de la dynamique des populations des vertébrés sauvages. Il pratique donc la recherche de terrain, en milieu rural et forestier, comme dans les sites privilégiés que sont les réserves naturelles et parcs nationaux, en Europe et en Afrique. Il se voue à la conservation des milieux naturels et à la protection des espèces.

Le service a de lourdes charges d'enseignement et s'adresse à un large éventail d'étudiants susceptibles d'utiliser l'éthologie dans leur métier (zoologues, psychologues, sociologues, zootechniciens, vétérinaires). Il est l'émanation des milieux académiques et a d'étroits contacts avec des associations d'amateurs (ornithologistes, aquariophiles, pêcheurs). Il côtoie des fondamentalistes, théoriciens et expérimentateurs, comme des praticiens, producteurs, gestionnaires, décideurs. De ce fait, le service a le souci de prolonger ses recherches fondamentales et réflexions théoriques par un engagement dans la pratique et l'action. Il aborde ainsi des problèmes liés à l'étude des animaux domestiques et du gibier, au contrôle et à la gestion des populations animales, à l'aménagement du milieu rural, à la valorisation des ressources et productions animales.

Dans sa composition, le service est d'ailleurs le point de rencontre d'individualités et d'unités de recherche qui traduisent différentes attitudes vis-à-vis de l'animal sauvage ou domestique, libre ou captif, protégé ou contrôlé, menacé ou produit. Il est ainsi un creuset où s'affrontent et se fécondent opinions et travaux au carrefour de l'Ecologie et de l'Ethologie, de la Zoologie et de la Zootechnie, de la Protection et de la Production, des Sciences naturelles, économiques ou humaines, des Sciences douces, fondamentales ou appliquées.

C'est pour faire connaître cette part de notre activité qui prolonge nos recherches à caractère plus fondamental par des engagements dans le concret, et pour dégager les problèmes déontologiques et d'éthique du chercheur et du praticien que ces engagements supposent que sont créés les CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE. Ils s'adressent à tous ceux - naturalistes, zoologues, zootechniciens, vétérinaires, agronomes, forestiers, aquariophiles, ornithologues, pêcheurs, pisciculteurs, producteurs, éleveurs, amateurs ou professionnels - qui recherchent un contact constructif avec les animaux sauvages ou domestiques, qu'intéressent la conservation et la protection des espèces sauvages et de leur habitat, la gestion des parcs et réserves, l'aménagement du milieu rural, l'utilisation rationnelle des ressources animales, la promotion raisonnable des productions animales, le bien-être des animaux domestiques.

Les Cahiers d'Ethologie Appliquée paraissent en 4 livraisons annuelle-  
ment : deux fascicules d'articles et chroniques (sous couverture verte)  
et deux fascicules d'une collection "Enquêtes et Dossiers", traitant  
un sujet d'une manière approfondie (sous couverture bleue). L'ensemble  
est numéroté de 1 à 4.

Toute la correspondance relative aux Cahiers (Administration, Abonnements,  
Echanges, Recensions d'ouvrages, etc.) doit être adressée à :

Cahiers d'Ethologie appliquée - Service d'Ethologie - Institut de  
Zoologie de l'Université - Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

#### Abonnements 1985

Institutions, Associations	1.000 F.B.
Particuliers	750 F.B.
Etudiants et diplômés depuis moins de deux ans (signaler la date de proclamation du diplôme)	500 F.B.

Pour l'étranger, le prix de l'abonnement est ma-  
joré du montant des frais bancaires, soit :

Institutions	1.250 F.B.
Particuliers	1.000 F.B.
Etudiants	750 F.B.

<u>Prix de vente au numéro</u> : Belgique	250 F.B.
Etranger	350 F.B.

Paiement exclusivement par virement au compte 340-0000044-82 du Patri-  
moine de l'Université de Liège, avec la mention "Abonnement Cahiers  
d'Ethologie, 6114/P07".

Pour l'étranger, en cas de paiement par chèque bancaire ou mandat inter-  
national, l'établir impersonnellement au nom de : Patrimoine de l'Univ.  
de Liège, Place du 20 Août 7, B-4020 Liège, Belgique, avec indication  
de la même mention que ci-dessus.

#### Rédacteur en chef - Editeur responsable :

Prof. J.CI. RUWET  
Chaire d'Ethologie et Psychologie animale  
Université de Liège - Institut de Zoologie  
Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

Assistante de réalisation : Mme M. KEIRSSCHIETER-RENNOTTE

Composition et montage : Mme D. CASEAU

Ont également participé à la réalisation de ce fascicule :

Mmes A. ALBECK et V. MAES-HUSTINX

Dessin de couverture : Mme A.M. MASSIN; Photos : Mr. A. KEULEN

Dépôt légal : D/1985/0480/19

# CAHIERS d'ETHOLOGIE APPLIQUEE

à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et  
au contrôle des ressources et productions animales  
Collection Enquêtes et Dossiers : 9

## MODULATIONS DE LA STRATEGIE ALIMENTAIRE CHEZ LE MARTIN-PECHEUR

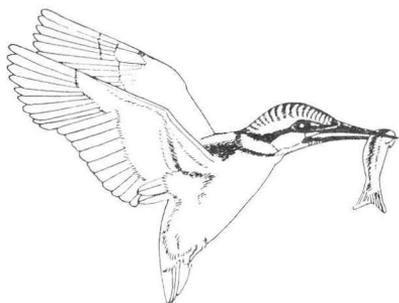
par  
C. HALLET-LIBOIS  
Docteur en Zoologie, FNNDP-Namur

citation complète :

### **Modulations de la stratégie alimentaire d'un prédateur : Eco-éthologie de la prédation chez le martin-pêcheur *Alcedo attis* (L., 1758), en période de reproduction**

Thèse présentée et défendue publiquement le 12 juillet 1984  
aux Facultés Notre Dame de la Paix de Namur  
devant le jury d'examens composé de :  
MM. A. BAUCHAU (FNNDP-Namur), Président; F. BOURLIERE (Paris);  
J. BURTON (FNNDP-Namur); E. FEYTMANS (FNNDP-Namur);  
U.N. GLUTZ von BLOTZHEIM (Berne); J.C. MICHA (FNNDP-Namur), Promoteur;  
J.Cl. RUWET (Liège)





Le premier jour, nous nous rendons compte que nous ne savons pratiquement rien, mais nous croyons qu'une étude approfondie du phénomène accroîtra nos connaissances et réduira d'autant notre ignorance. Cependant, nous découvrons avec le temps qu'au lieu de diminuer, notre sentiment d'ignorance ne fait que croître, et qu'il croît par ailleurs plus vite que notre compréhension, parce que la solution apportée à chaque problème révèle l'existence d'un certain nombre de nouveaux problèmes. Nous éprouvons néanmoins de la satisfaction parce que la perception de notre ignorance constitue en soi une forme de savoir, savoir fait de la conscience qu'il existe des problèmes qui doivent être résolus.

Niko TINBERGEN

(L'univers du  
Goéland argenté)

A mes parents,

à Roland et à Jean.

## Remerciements

Cette thèse est un travail de longue haleine, résultat de réflexions, de critiques, de discussions... De nombreuses personnes y ont contribué, parfois bien indirectement, que ce soit par leur aide, leurs services, leur personnalité ou leur amitié. Je leur dois beaucoup et je voudrais qu'elles trouvent ici l'expression de ma gratitude.

J'ai eu la chance de pouvoir m'insérer dans un laboratoire de recherches où j'ai bénéficié de nombreuses facilités techniques. J'en suis très reconnaissante aux Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix à Namur et à l' I.R.S.I.A. mais je pense plus particulièrement au Professeur MICHA qui m'a ouvert les portes de son service et m'a soutenu dans mes débuts.

Je voudrais remercier les Professeurs A. BAUCHAU, F. BOURLIERE, E. FEYTMANS, U.N. GLUTZ von BLOTZHEIM et J. Cl. RUWET ainsi que le Docteur J. BURTON pour l'honneur qu'ils me font en acceptant de juger cette thèse. Leur présence est pour moi, la meilleure récompense de mes efforts.

A Jean DOUCET, qui le premier s'est attaché à une étude détaillée du régime alimentaire du martin-pêcheur, je dois une reconnaissance toute spéciale : il m'a transmis sa connaissance des techniques d'ouverture des nids, de traitement des échantillons de pelotes et de baguage des martins-pêcheurs. Il m'a de la sorte fait gagner un temps précieux. Dans les moments difficiles, son amitié m'a toujours réconfortée.

Je dois aussi beaucoup à L. TERROIR, ingénieur électronicien, qui a mis au point les actographes sur lesquels repose toute l'étude du rythme d'activité des adultes au nid. A lui qui n'a pas épargné ses soirées et à son épouse, Pascale, je dédie cette partie de ma thèse.

Je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont accueillie lorsque j'ai eu besoin de services, de conseils ou d'appareils dont ils avaient la responsabilité, en particulier les Professeurs E. FEYTMANS, P. OVERLAU et R. PAQUAY; les Docteurs E. DEPIERREUX, R. FONS, J. Cl. PHILIPPART et J.M. VAN DIJCK; Messieurs M. AVERYN, J.C. BOUCHAT, Madame F. DEJARDIN, MM. E. DUCHATEAU, J.M. GOHY, H. LOISEAU, B. LOTIN, Mme G. PIERRARD, MM. W. ROGGEMAN, B. WAROLUS ainsi que le personnel de la bibliothèque Moretus Plantin et les responsables de la bibliothèque AVES: M. M. ITTELET, M. & Mme J. & J. VAN ESBROECK de BONHOMME. Ajoutons que les nombreux échanges de vues que j'ai eus avec les membres du laboratoire d'éthologie et de psychologie animale de l'Université de Liège (Prof. J. Cl. RUWET) ont été des plus enrichissants pour mon travail. M. P. GAILLY m'a de plus initiée au traitement des enregistrements des vocalisations aviaires.

La recherche du terrain est exigeante et requiert souvent de l'aide. C'est avec plaisir que je remercie et que je pense à toutes les personnes qui m'ont secondée lors des pêches électriques, du recensement ou du baguement des martins-pêcheurs : M.A. BERTRAND, B. DARVILLE, D. DIRICK, J. DOUCET, P. GAILLY, A., A.M., B., G., J. et V. HALLET, R. KAISER, R. le POLAIN, R. LIBOIS, P. LOTHAIRE, B. MAQUET, D. MEAN, Y. MINE, J.L. NOISET, G. NUYTEN, M. PAQUAY, G. PEROT, J.L. ROUSSEAU, F. ROUSSEAU, P. STROOT, L. TERROIR et G. VERNIERS.

Je remercie aussi les riverains qui m'ont permis de travailler en toute quiétude dans leur propriété. Je pense plus spécialement à MM. DELFORGE, de l MARMOL, de WASSEIGES, EMSEMS, GYSELINX et MALEVE ainsi qu'à la SAMIC. J'y associe le Professeur et Madame CAUDANO qui, après les fortes crues de 1980, m'ont renseigné un nid de martin-pêcheur occupé et ont assuré la garde de mon matériel.

En Yves MINE, technicien au laboratoire d'écologie, j'ai trouvé un collaborateur toujours disponible et encourageant. Qu'il soit assuré de mon amicale reconnaissance.

Je remercie vivement Agnès BRUYERE, secrétaire et dessinatrice au laboratoire d'écologie. Malgré les nombreuses tâches prioritaires qu'elle devait accomplir pour le laboratoire, elle a assuré avec énormément de gentillesse, de soin et de patience, la dactylographie de mon manuscrit.

Pour la finition du texte et la réalisation des figures j'ai, en outre, bénéficié de l'aide d'Yves MINE, de Marie-Anne RASQUAIN et de Roland. A tous un grand merci.

Ce travail ne serait pas sans mes parents et Roland, mon époux. J'ai eu la chance d'avoir des parents attentifs qui ont su éveiller en moi le goût de la nature et m'ont procuré la possibilité de le développer; les nombreuses heures passées avec eux dans la nature sont pour beaucoup dans ce travail. Au travers de nos maintes discussions, Roland a su donner à mon amour de la nature une tournure plus scientifique et plus critique. C'est aussi à ses encouragements inlassables que je dois d'avoir terminé ma thèse et de la présenter aujourd'hui. Je leur adresse ma plus profonde gratitude. J'y associe également mes frère et soeurs, mes beaux-parents ainsi que mon oncle, Adolphe HALLET.

# SOMMAIRE

	pages
CHAPITRE I : INTRODUCTION . . . . .	1
CHAPITRE II : MATERIEL & METHODES . . . . .	11
2.1. Recensement des populations de martins-pêcheurs . . . . .	11
2.2. Etude du régime alimentaire . . . . .	13
2.2.1. Choix et fondements de la méthode . . . . .	13
2.2.2. Prélèvement et traitement des échantillons . . . . .	19
2.2.3. Identification des proies . . . . .	20
2.2.3.1. Les poissons . . . . .	20
2.2.3.2. Les batraciens . . . . .	21
2.2.3.3. Les insectes . . . . .	21
2.2.3.4. Les crustacés . . . . .	21
2.2.3.5. Les mollusques . . . . .	21
2.2.4. Comptage des proies . . . . .	23
2.2.4.1. Les poissons . . . . .	23
2.2.4.2. Les autres proies . . . . .	23
2.2.5. Détermination de la taille des poissons capturés . . . . .	23
2.2.6. Détermination de la consommation pondérale . . . . .	29
2.2.6.1. Les poissons . . . . .	29
2.2.6.2. Les batraciens . . . . .	30
2.2.6.3. Les insectes . . . . .	30
2.3. Etude du rythme d'activité des adultes . . . . .	31
2.4. Etude de la croissance des poussins . . . . .	31
2.5. Etude des populations piscicoles . . . . .	33
2.5.1. Fleuve . . . . .	33
2.5.2. Grosse rivière . . . . .	34
2.5.3. Petite rivière . . . . .	34
2.5.4. Etang . . . . .	34
CHAPITRE III : CADRE GEOGRAPHIQUE et PRESENTATION des NIDS ETUDIES	35
3.1. Cadre géographique . . . . .	35
3.2. Nids étudiés . . . . .	40
CHAPITRE IV : COMPOSITION du REGIME ALIMENTAIRE . . . . .	45
4.1. Généralités . . . . .	45
4.2. Importance de la composition de l'ichtyofaune locale dans la composition du régime alimentaire du martin-pêcheur . . . . .	46
4.3. Importance de la diversité d'habitats du domaine de pêche . . . . .	51
4.4. Importance de la biologie des poissons . . . . .	53
4.5. Discussion . . . . .	55

CHAPITRE V : TAILLE des POISSONS CONSOMMES . . . . .	59
5.1. Aperçu général . . . . .	59
5.1.1. Ensemble des résultats . . . . .	59
5.1.2. Le chabot . . . . .	61
5.1.3. La truite . . . . .	63
5.1.4. Le gardon . . . . .	65
5.1.5. La loche franche . . . . .	68
5.1.6. L'épinoche . . . . .	68
5.2. Variation de la taille de capture des poissons au cours de la période de reproduction . . . . .	68
5.2.1. Aperçu général . . . . .	68
5.2.2. Evolution au cours de la période de nourrissage . . .	71
5.3. Discussion . . . . .	83
CHAPITRE VI : CONSOMMATION . . . . .	91
6.1. Comportement des adultes en période de reproduction et défini- tion des hypothèses de travail . . . . .	91
6.1.1. La formation du couple . . . . .	93
6.1.2. Période précédant la ponte . . . . .	101
6.1.3. La ponte . . . . .	103
6.1.4. La couvaion . . . . .	104
6.1.5. L'éclosion . . . . .	106
6.1.6. La période de réchauffement des poussins . . . . .	107
6.1.7. La période de nourrissage strict . . . . .	109
6.1.8. L'envol et la période suivant l'envol . . . . .	109
6.1.9. Rythme nycthéméral d'activité . . . . .	111
6.1.10. Hypothèse de travail pour préciser la consommation des martins-pêcheurs . . . . .	116
6.2. Consommation des adultes . . . . .	118
6.3. Consommation des poussins . . . . .	124
6.3.1. Consommation au cours de la période de réchauffement	124
6.3.2. Consommation après la période de réchauffement . . .	126
6.4. Patron de consommation des poussins . . . . .	128
6.4.1. MON12 . . . . .	128
6.4.2. HER12 . . . . .	128
6.4.3. CAVO1 . . . . .	130
6.4.4. CAMO1 . . . . .	130
6.4.5. Conclusion . . . . .	130
6.5. Patron de consommation et patron de croissance des poussins	131
6.5.1. Description du développement des jeunes martins- pêcheurs . . . . .	132
6.5.2. Discussion . . . . .	142

	pages
6.6. Autres sources de variation de la consommation des poussins	144
6.7. Discussion . . . . .	148
6.7.1. Consommation des adultes . . . . .	148
6.7.2. Consommation des poussins . . . . .	148
6.7.3. Stratégie adoptée par les parents pour satisfaire aux besoins alimentaires . . . . .	150
6.7.4. Régulation du comportement parental . . . . .	153
<b>CHAPITRE VII : IMPORTANCE de la PREDATION du MARTIN-PECHEUR sur ses                   POPULATIONS de PROIES . . . . .</b>	<b>163</b>
7.1. Estimation de la consommation annuelle d'un couple de mar- tins-pêcheurs . . . . .	164
7.2. Estimation de la consommation d'une population nicheuse de martins-pêcheurs : exemple de la Lesse inférieure de 1975 à 1983 . . . . .	165
7.2.1. Evolution de la population nicheuse . . . . .	165
7.2.2. Estimation de la consommation . . . . .	167
7.3. Estimation de l'importance de la prédation d'un couple de martins-pêcheurs sur une population de poissons pendant une saison de nidification . . . . .	170
7.3.1. Exposé des faits se rapportant à la nidification . .	170
7.3.2. Estimation de la consommation des martins-pêcheurs .	175
7.3.3. Estimation de l'étendue du domaine de pêche . . . . .	173
7.3.4. Estimation de la densité et de la biomasse de la popu- lation de chabots . . . . .	173
7.3.5. Importance des prélèvements opérés par les martins- pêcheurs . . . . .	176
7.4. Conclusion . . . . .	176
<b>CHAPITRE VIII : CONCLUSIONS GENERALES . . . . .</b>	<b>177</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE . . . . .</b>	<b>181</b>
<b>ANNEXES . . . . .</b>	<b>189</b>

# CHAPITRE I

## Introduction

Selon LEMAIRE et LEMAIRE (1975), le prédateur est un organisme animal qui tue et mange des proies en général plus petites que lui. Cette définition s'applique à de nombreux animaux mais il existe différents niveaux de prédation : consommateur de "vers", d'insectes, de reptiles, de mammifères...

Au sein de l'ensemble des prédateurs, on peut distinguer des espèces sténophages qui n'exploitent qu'un nombre limité de catégories de proies (ex. : le circaète jean-le-blanc, Circaëtus gallicus, prédateur de reptiles (GEROUDET, 1955)) et des espèces euryphages dont le régime est très diversifié et peut même comprendre des végétaux (ex. : Martes foina, Vulpes vulpes... voir BROSSET, 1975; KALPERS, 1983).

La position d'une espèce dans les réseaux trophiques peut varier au cours du temps; ainsi, certains animaux ne sont prédateurs qu'en période de reproduction. C'est par exemple le cas des oiseaux granivores qui nourrissent leur nichée au moins en partie avec des invertébrés (ex. : pinson des arbres, Fringilla coelebs (NEWTON, 1967)).

D'une espèce à l'autre, la capture de la proie est assurée de différentes manières. Certains prédateurs se postent à l'affût et guettent le passage d'une proie potentielle (ex. : le brochet, Esox lucius L. (SPILLMANN, 1961), le martin-pêcheur, Alcedo atthis L. (GEROUDET, 1961)). D'autres, par contre, recherchent activement leur nourriture (ex. : les mustélidés (HAINARD, 1961), les mésanges (ROYAMA, 1970)). Il en existe aussi qui chassent en groupe (ex. : le loup, Canis lupus (HAINARD, 1961)) qui fabriquent des pièges (ex. : épeire, Araneus sp. (HUBERT, 1979)), ou qui utilisent des outils (ex. : le chimpanzé, Pan paniscus, le pinson pic, Cactospiza pallida (EIBL-EIBESFELDT, 1972)). Pour plus de détails, le lecteur se reportera avantagement au livre de CURIO (1976).

Ces quelques exemples montrent que les domaines d'investigation sont multiples et vastes. De très nombreuses études ont d'ailleurs déjà été publiées sur la prédation. Nous les regroupons schématiquement en trois catégories : les travaux théoriques à caractère mathématique, les descriptions naturalistes et les études plus précises de la stratégie alimentaire, c'est-à-dire de l'ensemble des mécanismes qui font que le prédateur "choisit" tantôt une certaine proie, tantôt une autre.

Les approches mathématiques sont généralement assez éloignées de la réalité biologique. Elles ne considèrent bien souvent que deux types de proies très contrastées quant à l'intérêt qu'elles présentent pour le prédateur. On essaye de comprendre comment les choses se passent dans la nature au moyen de modèles simplifiés qui ne sont que des caricatures de la réalité. De telles études permettent surtout de proposer des hypothèses. Celles-ci doivent être testées sur le terrain.

Par approche naturaliste, nous entendons toute étude descriptive du régime alimentaire des animaux et des comportements associés à l'acte de prédation. Il s'agit de l'établissement du spectre alimentaire à partir duquel il est possible de situer l'animal dans les réseaux trophiques, de la description de l'éthogramme, de la quantification de la consommation... L'étude de ces paramètres chez plusieurs espèces animales fréquentant les mêmes milieux permet de préciser leur niche trophique respective et d'aborder certains aspects des phénomènes de compétition intra et interspécifique (chevauchement de niche, par exemple). Ces études éclairent sur les mécanismes qui régissent la cohabitation des individus appartenant à la même espèce ou à des espèces différentes (cf. PONTIN, 1982). Elles ne permettent cependant pas une approche fine des problèmes liés à la stratégie alimentaire.

Quelques études de terrain très détaillées, portant sur un petit nombre d'individus mais abordant simultanément différents aspects de l'alimentation, révèlent certains des mécanismes de "décision" du prédateur.

Dans les lignes qui suivent, nous résumons les éléments importants qui se dégagent des principaux travaux concernant la stratégie alimentaire des différents prédateurs.

TINBERGEN (1960) constate que dans le régime alimentaire des jeunes mésanges charbonnières, *Parus major*, une proie déterminée est sous-représentée lorsque sa densité dans l'environnement est faible ou très élevée, tandis qu'elle est surexploitée aux densités intermédiaires. Pour expliquer ce phénomène, il formule le concept "d'image de recherche". Il s'agit d'un processus d'apprentissage qui assure une meilleure détection de la proie. A faible densité, la proie est peu rencontrée et ne retient pas l'attention du prédateur. Lorsqu'elle devient plus abondante, l'oiseau la voit de plus en plus souvent et il acquiert une plus grande facilité à la repérer (image de recherche), il en capture alors un plus grand nombre et l'intensité de la prédation augmente fortement. Toutefois, le régime ne devient jamais monophage. L'oiseau semblerait assurer une certaine variété dans le régime de ses poussins, variété indispensable à leur bon équilibre alimentaire. TINBERGEN pense que le prédateur acquiert différentes images de recherche dont il se sert, soit en alternance, soit simultanément mais, dans ce cas, elles seraient en nombre limité.

ROYAMA (1970) travaille également sur les mésanges charbonnières et observe le même phénomène que celui signalé par TINBERGEN (1960). Il rejette toutefois le concept d'image de recherche. Selon lui, le prédateur tend à maximiser le rendement énergétique de sa chasse; c'est le concept de "profitabilité". On sait que les proies ne sont pas réparties au hasard dans l'environnement mais se trouvent la plupart du temps en agrégats. Au cours de leurs prospections, les mésanges rencontrent donc des zones où les proies sont peu abondantes; le rendement énergétique de la chasse y est faible et les oiseaux ne s'y attardent pas. Par contre, dans les zones à forte densité de proies, la chasse est plus rentable et les mésanges passent un temps d'autant plus long que la nourriture potentielle est abondante. Le prédateur associe sans doute très vite la présence d'un type de proie avec un milieu donné. La structure du régime alimentaire des jeunes mésanges s'explique alors de la manière suivante : une espèce déterminée est sous-représentée quand l'oiseau ne capture des individus qu'au hasard de rencontres dans des endroits où il exploite d'autres types de proies. Lorsque l'oiseau se

rend dans une place où la densité de l'espèce considérée est élevée, il en capture beaucoup et l'intensité de la prédation augmente fortement. La consommation atteint toutefois un plateau car l'oiseau est limité par le temps nécessaire au traitement de la proie. D'autre part, l'oiseau ne passe pas tout son temps dans la même place, il recherche d'autres places aussi ou plus profitables que la première. Au cours de ses explorations alimentaires, il lui arrive de rencontrer d'autres types de proies ou de trouver des places dont la profitabilité est assurée par un autre type de proie. Cela assure évidemment la diversité du régime.

Influence de la densité, "image de recherche" et "profitabilité" sont trois éléments qui marquent les travaux ultérieurs traitant de la stratégie alimentaire des prédateurs.

GRIFFITHS (1975) considère deux modèles de stratégie alimentaire. Dans un premier cas, le prédateur mange ses proies comme il les rencontre; il maximise alors le nombre de captures et le profil de son régime correspond à celui de la population exploitée. Cette stratégie se rencontre souvent chez les invertébrés. Dans le second cas, le prédateur agit de manière à maximiser son investissement énergétique. Le profil de son régime diffère alors plus ou moins fort de celui de la population. C'est ce qu'on observe généralement chez les vertébrés. Ces derniers sont capables d'apprendre et pourraient moduler leur stratégie en fonction de l'abondance des proies. Lorsque la densité est faible, le prédateur change de stratégie et tend à maximiser le nombre de captures. Cette idée avait déjà été émise par EMLEN (1966).

Pour PULLIAM (1974), seule la densité des proies préférées influence la stratégie, la densité des autres proies n'intervient pas. Il suggère aussi que les prédateurs qui se nourrissent de proies agrégées ont plutôt tendance à être des spécialistes.

Dans un modèle mathématique, où ils font intervenir 6 types de proies, ESTABROOK et DUNHAM (1976) supposent que lorsque les proies sont rares, le prédateur a tendance à capturer tout ce qu'il rencontre. Par contre, si les proies sont très nombreuses, il a intérêt à se spécialiser sur les proies les plus intéressantes. Les auteurs considèrent enfin qu'aucun régime optimal n'exclut des proies plus intéressantes que n'importe quel type déjà inclus. Dans ces conditions, on constate que l'abondance relative des proies alternatives joue un rôle assez important; ce facteur n'influence plus le régime si l'abondance totale des proies est très élevée. Si l'abondance relative est fixée, de petits changements dans la valeur relative de chaque proie pour le prédateur agissent sur la spécialisation. L'état de satiété joue également un rôle : si le prédateur est rassasié, le nombre de proies devient élevé par rapport à sa faim et on peut s'attendre à ce qu'il se spécialise.

Des expériences en laboratoire et des études de terrain confirment l'importance de l'abondance des proies dans la détermination d'une stratégie alimentaire chez un prédateur. Des variations de la composition du régime alimentaire d'oiseaux prédateurs sont liées à des variations de densité des proies dans les milieux exploités (HESPENHEIDE, 1975; NILSSON, 1981...).

Comme le prévoient les modèles, il apparaît que les prédateurs se spécialisent plus lorsque la densité des proies est élevée. HENRY (1978) observe une plus grande diversité du régime alimentaire du phragmite des joncs, Acrocephalus schoenobaenus, quand la densité des proies

diminue. Chez un rongeur du genre Kerodon, LACHER & al. (1982) remarquent que la décision d'accepter ou de rejeter un type d'aliment dépend de l'abondance absolue d'autres aliments plus "profitables". MARTI et HAGUE (1979) font des expériences avec Otus asio (strigiforme) en captivité. Ils constatent que plus les proies sont abondantes, plus la sélection de la proie préférée est importante.

Une forte densité améliore le rendement énergétique de la chasse. Lorsque la biomasse de ses proies augmente, le chevalier gambette (Tringa totanus(L.))ingère plus de nourriture par unité de temps; l'alimentation est donc plus efficace dans les zones à forte densité de proies (GOSS-KUSTARD, 1970). L'oiseau a dès lors intérêt à rechercher de telles zones. Ce fait est en parfait accord avec les vues de ROYAMA (1970).

DAVIES (1977) constate aussi que la densité des proies influence le mode de prédation. Lorsque les gros diptères, proies préférées, deviennent plus abondants, le gobe-mouches gris, Muscicapa striata, passe de la recherche active à une chasse à l'affût qui paraît plus profitable pour lui.

A côté de cette influence de l'abondance, on relève un attrait du prédateur pour les proies bizarres. Selon HORSLEY & al. (1979), les prédateurs autres que les passereaux ont tendance à prendre un excès de formes rares lorsque la densité des proies est forte et, inversement, un excès de formes communes lorsque la densité est faible. Les formes rares sont quasi plus sélectionnées lorsqu'elles ont déjà été rencontrées dans des populations où elles étaient communes. MUELLER (1974) constate que l'attention du faucon américain, Falco sparverius, est attirée par les formes bizarres, même si ces dernières sont moins voyantes. L'auteur pense que les proies bizarres sont peut-être moins bien adaptées, elles seraient alors plus sensibles à la prédation. Selon cet auteur, il pourrait se former une image de recherche à long terme. Cela expliquerait par exemple la capture des estropiés ou des malades. On peut cependant se demander si le fait que l'énergie dépensée pour la capture de tels individus soit moindre, ne joue pas le rôle déterminant.

Dans certains cas, on observe une "phobie" pour les choses nouvelles. GREENBERG (1983) a réalisé des observations et des expériences sur des fauvelles du genre Dendroica en hivernage. Il montre que les espèces au régime plus spécialisé sont plus "néophobiques" que les espèces généralistes. Ce fait peut se vérifier tant au niveau des microhabitats prospectés qu'à celui des objets dans lesquels les proies sont dissimulées. Cet auteur pense que le nombre de microhabitats visités par une fauvelle est le résultat d'une interaction dynamique entre l'attraction et la crainte. Le déplacement du seuil de "néophobie" pourrait être un mécanisme relativement simple qui déterminerait une variation de la spécialisation de la chasse parmi les espèces proches.

La taille des proies -- et donc leur biomasse -- est un terme important de l'équation du rendement énergétique. Il ressort des études de terrain que les prédateurs de vertébrés ont généralement tendance à choisir de petits animaux (KNIPRATH, 1969; MARTI et HAGUE, 1979; LIBOIS, 1984). L'inverse s'observe chez les prédateurs d'invertébrés (ROYAMA, 1970; HESPENHEIDE, 1975; DAVIES, 1977; GOSS-KUSTARD, 1977; HENRY, 1978). Ces stratégies s'expliquent vraisemblablement par la grandeur moyenne des animaux appartenant à l'un et l'autre groupe de même que par l'importance des manipulations nécessaires au traitement de ces proies.

Selon GOSS-KUSTARD (1977), le chevalier gambette, consommateur d'invertébrés, se comporte de manière optimale s'il délaisse les petits vers quand les gros sont nombreux et s'il prend plus de petits lorsque les gros sont rares.

La sélection de la taille des proies évolue au cours de la nidification; on constate en effet que de plus grosses proies sont apportées aux jeunes. Ce fait est lié à l'augmentation de la demande et à la nécessité du transport qui réduit le temps disponible pour la chasse. A ce moment, il est plus rentable de capturer de grosses proies et de diminuer le nombre de transports (ROYAMA, 1966; DAVIES, 1977; HAMILTON et NEILL, 1981; LEHTONEN, 1981; RUDOLPH, 1982; LIBOIS, 1984).

La nécessité de rentabiliser le transport se marque aussi au niveau de l'importance des becquées : plus le trajet est long, plus elles sont grosses (WALSH, 1978; CARLSON et MORENO, 1981). S'il en a la possibilité, le prédateur évite d'effectuer de longs trajets. Lorsqu'ANDERSON (1981) augmente artificiellement la densité des proies dans le domaine de chasse de traquets tariers, Saxicola rubetra, les oiseaux s'éloignent moins du nid. Cela reste vrai si l'on considère le point central duquel l'oiseau démarre sa prospection alimentaire.

D'autres facteurs influencent la sélection des proies. Le temps nécessaire à l'identification semble être un élément important. Si un animal peu profitable est difficile à distinguer des autres, il sera tout de même capturé (HUGHES, 1979).

La visibilité de la proie intervient également. Un animal intéressant du point de vue énergétique peut être négligé lorsqu'il devient trop cryptique; le temps de recherche atteignant un niveau trop élevé (HUGHES, 1979; ERICHSEN & al., 1980; GENDRON et STADDON, 1983). L'acquisition d'une image de recherche peut évidemment changer les données du problème (TINBERGEN, 1960; GENDRON et STADDON, 1983; LAWRENCE et ALLEN, 1983).

La mobilité de la proie agit dans deux directions opposées : la proie est rendue plus visible mais elle peut aussi être plus difficile à capturer (DAVIES, 1977; HENRY, 1978).

Les impressions gustatives jouent également un rôle. Elles sont toutefois généralement difficiles à apprécier (HENRY, 1978) mais cela apparaît clairement dans le cas des proies venimeuses ou possédant des moyens de défense (FONS, 1975; DAVIES, 1977).

Le statut social peut également influencer la stratégie alimentaire. MORTON (1971) constate que chez les pigeons ramiers, Columba palumbus, les subordonnés imitent le comportement de picorage des dominants.

Certains types de proie sont préférés, non en raison de leur haute valeur énergétique, mais pour leur qualité nutritionnelle (composition particulière en vitamines, oligoéléments...). DAVIES (1977) constate qu'au moment de la ponte, la femelle du gobe-mouches gris prélève plus d'animaux riches en calcium : mollusques, isopodes... Ce fait est également mis en évidence par J.M. TINBERGEN (1981) chez l'étourneau, Sturnus vulgaris, en période d'élevage des jeunes, vide infra.

Ces observations nous font passer du concept de "profitabilité", basé sur le rendement énergétique, au concept de "chasse optimale". Ce dernier postule que la stratégie adoptée par le prédateur est celle qui lui permet de satisfaire au mieux ses besoins alimentaires, qu'ils soient d'ordre qualitatif ou d'ordre quantitatif.

Parmi les proies disponibles, le prédateur en préfère généralement plusieurs, soit simultanément, soit successivement en fonction des disponibilités du milieu. Il y aurait donc une sorte de classement des proies par ordre de préférence (LACHER & al., 1982). On peut se demander comment celui-ci s'établit. Selon PULLIAM (1974), la proie préférée est celle dont le rapport "calories ingérées/temps de recherche" est maximal. Lorsque le critère de densité intervient, le nombre de proies capturées par unité de temps permet au prédateur d'évaluer la profitabilité du type de proie ou du site de chasse (GOSS-KUSTARD, 1970; DAVIES, 1977; LACHER & al., 1982). JAEGER et RUBIN (1982) montrent qu'une salamandre terrestre, Plethodon cinereus (GREEN), a besoin d'une expérience antérieure pour juger de la profitabilité des proies.

Cet ordre de préférence n'est pas fixe, il peut varier selon les endroits et selon les modifications de l'environnement. HOLLING (1965, in CURIO) introduit la notion de changement de proie (switching). A ce propos, CORNELL (1976), reprenant le concept d'image de recherche et examinant le cas de plusieurs prédateurs, constate qu'il peut y avoir, chez les généralistes, un conditionnement pour la proie la plus abondante. Qu'une autre proie devienne dominante, alors le prédateur se reconconditionne et concentre sur elle ses attaques. Il y aurait donc une image de recherche flexible, influencée par l'apprentissage. Les conditions d'apparition du changement de proie (switching) sont que la proie ait une répartition agrégative, que le prédateur soit mobile et qu'il utilise un système de détection à distance.

D'après le modèle mathématique de WADDINGTON (1982), il semble que la façon dont la nourriture est rencontrée influence très fort la composition du régime. Si les proies apparaissent de manière séquentielle, l'incorporation d'un type de proie dans le régime dépend de la densité de la proie préférée. Si elles sont présentées simultanément, l'intensité de capture dépend de leur densité et de leur valeur relatives.

KREBS & al. (1977) réalisent des expériences de choix séquentiels. Les résultats qu'ils obtiennent sont en accord avec les prévisions de la théorie du régime alimentaire optimal. Le passage d'une proie à une autre qui devient plus intéressante se fait progressivement. Les auteurs attribuent cela au fait que l'oiseau doit échantillonner pour se rendre compte de la "profitabilité" de chaque item. Il est également possible que le manque apparent de sélection provienne d'une erreur d'appréciation de la part de l'oiseau.

Nous voudrions terminer cette revue bibliographique en évoquant la thèse de J.M. TINBERGEN (1981). Il s'agit en effet d'un travail de terrain très précis et assez complet, relatif au problème que nous traitons ici. L'auteur s'intéresse aux décisions qu'un oiseau doit prendre lorsqu'il alimente sa nichée. Il vérifie, en fait, le bien-fondé de la théorie du régime optimal. L'essentiel de ses conclusions repose sur l'observation détaillée d'un étourneau femelle pendant le nourrissage de sa nichée. Le travail est réalisé sur une île où l'environnement est simple puisqu'il ne comprend pratiquement que deux types de milieu : des prés salés où les étourneaux trouvent des chenilles de Cerapteryx et des pâturages où ils récoltent des larves de tipules.

En ce qui concerne la représentativité d'un type de proie dans le régime alimentaire par rapport à sa densité sur le terrain, TINBERGEN trouve le même genre de relation sigmoïde que celle observée par son père (TINBERGEN, 1960) et par ROYAMA (1970).

La composition du régime alimentaire varie en fonction de l'âge des poussins : elle est plus diversifiée au cours des premiers jours suivant l'éclosion. TINBERGEN pense que ce fait est lié à la possibilité d'ingestion des jeunes ou au besoin de nutriments spécifiques.

Il constate également l'existence d'une relation entre le taux de consommation et l'activité des insectes. Cela ne se vérifie toutefois pas pour chaque espèce ni à tout moment; il existe donc d'autres critères de choix que la disponibilité.

TINBERGEN montre aussi que chez l'étourneau, la sélection des proies ne s'effectue pas seulement en fonction de leur contenu énergétique mais aussi en tenant compte de leur composition en nutriments. Lorsque la demande émanant de la nichée est forte, l'oiseau nourrit surtout avec des larves de tipules, c'est-à-dire avec de grosses proies intéressantes sur le plan énergétique. Par contre, lorsque les poussins sont rassasiés, il apporte plus de chenilles, proies plus petites, énergétiquement moins rentables. Or, on remarque que les nichées nourries quasi exclusivement avec les larves de tipules meurent de dysenterie ou de ses conséquences. Lorsqu'elle quitte le nichoir, la femelle choisit le type de proie qu'elle va chercher. Nous avons vu que les milieux où se trouvent tipules et chenilles sont nettement séparés. TINBERGEN constate que la femelle se dirige vers l'une ou vers l'autre zone en fonction des besoins de la nichée. C'est à ce niveau décisionnel qu'il fait intervenir le concept d'image de recherche proposé par son père.

Il est aussi intéressant de remarquer que la femelle consacre plus de temps à la recherche d'aliments et qu'elle se nourrit moins lorsque la demande des jeunes augmente. Dans ces circonstances, toutes les chenilles capturées sont apportées aux jeunes.

En ce qui concerne la stratégie de chasse proprement dite, TINBERGEN constate que l'étourneau se rend dans le milieu qu'il a choisi au départ. L'emplacement où il atterrit est déterminé par une expérience antérieure ("souvenir" d'une place associée à un taux de capture élevé). TINBERGEN introduit la notion de micro- et macroagrégats (micro- et macropatches). Les premiers sont petits, très abondants et forment ensemble un macroagrégat. Ce dernier constitue un centre d'exploitation assez vaste, fréquenté à plus ou moins long terme. A l'intérieur du macroagrégat, l'oiseau recherche les microagrégats. Si le prédateur peut reconnaître ces microagrégats, il peut construire une prévision théorique de rendement car leur répétitivité est forte. Dans les microagrégats, il est probable que la déplétion se fasse sentir après une visite seulement. La mémoire de l'oiseau relative aux microagrégats serait limitée dans le temps. Elle subsisterait à plus long terme dans le cas des macroagrégats et pourrait être liée au type de végétation. L'oiseau serait donc capable de mémoriser des endroits et d'utiliser ses informations pour maximiser le rendement de sa chasse.

TINBERGEN montre qu'il n'y a pas de "programme d'alimentation optimale". Le prédateur peut évaluer les bénéfices qualitatifs des proies et le coût en énergie ou en temps de la chasse. Il adapte sa stratégie de chasse aux circonstances. L'auteur remarque également que le choix

de la proie précède le choix de l'habitat de recherche. Les circonstances de son étude étaient favorables à la mise en évidence de ce phénomène mais ces observations sont-elles généralisables à des situations complexes ? En outre, l'auteur ne dit mot des informations transmises par les poussins aux parents. Nous verrons cependant toute leur importance dans la modulation de la stratégie alimentaire des parents.

Aussi intéressantes soient-elles, les études théoriques, naturalistes ou expérimentales, même lorsque celles-ci sont, comme le travail de TINBERGEN, réalisées dans la nature, n'envisagent bien souvent qu'un contexte simple ou volontairement simplifié. Dans son milieu, un prédateur est très souvent confronté à une situation extrêmement complexe, notamment en raison du spectre de proies dont il dispose normalement mais aussi en fonction de ses besoins propres qui évoluent particulièrement au cours de la saison de reproduction.

C'est l'étude de pareille situation que nous nous proposons d'entreprendre ici. Nous choisissons délibérément de nous intéresser à la période de reproduction dans la mesure où, à cette époque, les besoins alimentaires sont très importants et varient en fonction d'une foule de facteurs : âge des jeunes, nombre des jeunes, température extérieure...

Dans la foulée, nous avons poussé nos investigations pour tenter de cerner les mécanismes d'adaptation du comportement des adultes aux besoins de leur progéniture.

Il restait à choisir un prédateur ...

Le martin-pêcheur, *Alcedo atthis*, s'est rapidement avéré le sujet idéal. Il vit au bord des eaux libres : sa répartition a un caractère linéaire. De ce fait, il est relativement aisé de recenser les couples nicheurs et de connaître ainsi l'étendue des domaines de chasse potentiels et la densité de populations.

Le martin-pêcheur se nourrit essentiellement de poissons. Son régime piscivore peut s'étudier de manière fort précise puisque l'identification des espèces capturées et la détermination du nombre d'individus pêchés, de leur taille et de leur biomasse sont réalisables (DOUCET, 1969; HALLET, 1977, 1978 et 1982). En période de reproduction, nous pouvons connaître le régime des adultes et contrôler entièrement l'alimentation des poussins sans occasionner de dérangements significatifs. L'étude des populations de proies est possible : les poissons, en effet, comptent parmi les rares vertébrés pour lesquels ont été mises au point des techniques relativement fiables de capture et de recensement.

Enfin, la nidification hypogée du martin-pêcheur permet le contrôle permanent de l'activité des adultes au nid. Elle facilite également la manipulation de jeunes jusqu'au moment de l'envol en évitant leur fuite prématurée lorsqu'on les approche.

Dans ce travail, nous abordons successivement différents aspects de la stratégie alimentaire du martin-pêcheur en période de reproduction. Nous étudions également les paramètres susceptibles de la moduler. Après avoir exposé le matériel et les méthodes utilisés et situé le cadre géographique de notre étude, nous consacrons un premier

chapitre au choix des proies et des endroits de pêche. Nous parlons ensuite de la taille des poissons capturés. Nous présentons un aperçu général puis, nous examinons les variations qui apparaissent d'une espèce proie à l'autre ainsi qu'au cours de la saison de reproduction. Dans un troisième chapitre, nous quantifions la consommation des adultes et des poussins et déterminons son évolution au cours du temps. L'interprétation de nos résultats nous amène à étudier d'autres aspects du comportement et de la biologie des martins-pêcheurs, notamment, le rythme d'activité des adultes et le patron de développement des poussins. Enfin, dans la dernière partie, nous évaluons l'importance de la prédation des martins-pêcheurs sur les populations de leurs proies.

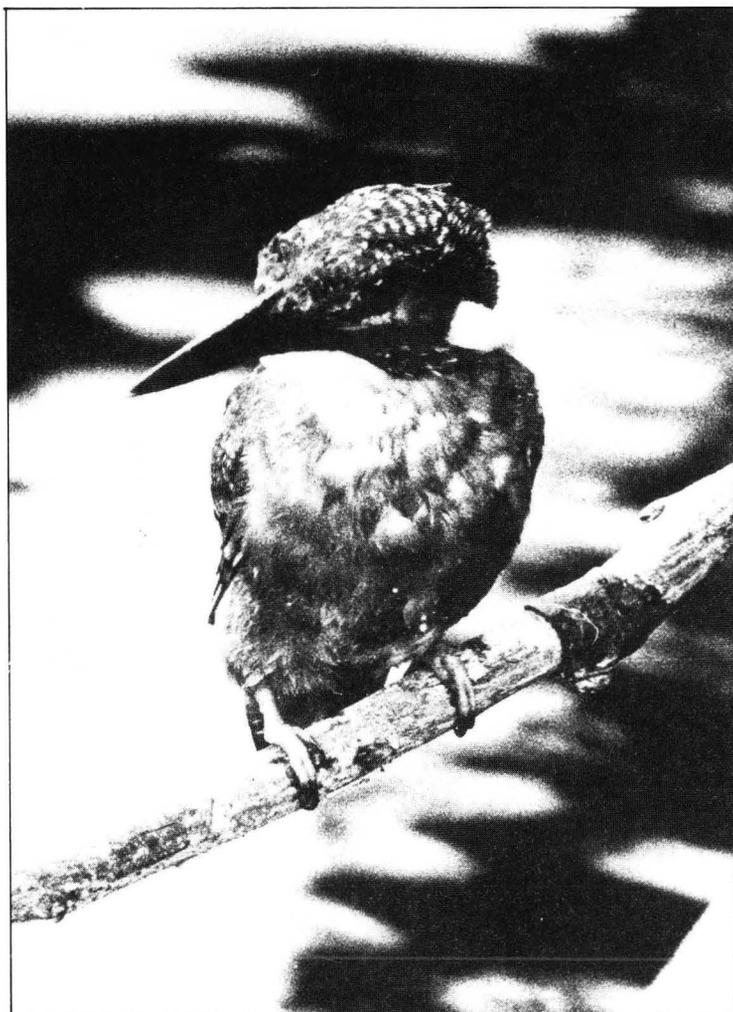


Photo : A. KEULEN.



Milieu de pêche d'un couple de martins-pêcheurs.

Photo : A. KEULEN.

# CHAPITRE II

## Matériel et Méthodes

Dans ce chapitre, le lecteur trouvera un exposé de la méthodologie utilisée. Comme le martin-pêcheur est un oiseau relativement peu étudié et connu de manière fort superficielle, nous avons dû mettre au point nous-mêmes la plupart des techniques que nous allions employer. Nous exposerons donc ici des résultats relatifs à ce travail de mise au point préalable.

### 2.1. RECENSEMENT DES POPULATIONS DE MARTINS-PECHEURS.

La connaissance de la dynamique de population d'une espèce prédatrice permet de situer l'impact de la prédation dans le contexte d'une région plus ou moins étendue.

Les techniques habituelles de recensement des populations aviaires (transects, quadrats, points d'écoute,... (BLONDEL, 1969; FERRY et FROCHOT, 1970; BLONDEL, FERRY et FROCHOT, 1970...) ne sont pas applicables dans le cas du martin-pêcheur. Les territoires de nidification sont en effet fort étendus (généralement plusieurs kilomètres) et les oiseaux sont très discrets et donc difficilement dénombrables. De plus, dès le mois de mai, les jeunes quittent le nid et se dispersent; le nombre d'oiseaux observés dépendra donc de l'époque à laquelle le recensement est effectué.

Pour ces raisons, nous pensons que la seule méthode précise et répétitive pour estimer le niveau des populations de martins-pêcheurs consiste à compter les sites de nids occupés le long de différents cours d'eau.

Dans le cadre de ce travail, deux types de prospection sont menés. D'une part, nous explorons systématiquement au moins une fois par an, un secteur de la Lesse, long d'une quarantaine de kilomètres. D'autre part, une vingtaine de sites de nidification repérés en 1975-76, années de forte densité, par J. DOUCET (com. pers.) ou par nous-mêmes sur de petites rivières, sont contrôlés annuellement. On sait en effet que les mêmes sites sont généralement réutilisés (MORGAN et GLUE, 1977; KUMARI, 1978; obs. pers.). Cela tient vraisemblablement au fait que l'oiseau choisit l'endroit où les éléments nécessaires à l'établissement du terrier (berge haute, verticale à concave, meuble) sont les plus favorables.

A partir des données ainsi recueillies, nous déterminons chaque année la proportion de sites occupés. Pour ce calcul, les sites ne convenant plus à la nidification (éboulement, reboisement, reprofilage du cours d'eau...) sont écartés.

#### Repérage des nids

Le nid est un terrier comprenant deux parties : une chambre et un couloir d'accès de section ovale, généralement rectiligne et qui présente une inclinaison par rapport à l'horizontale (fig. 2.1.).

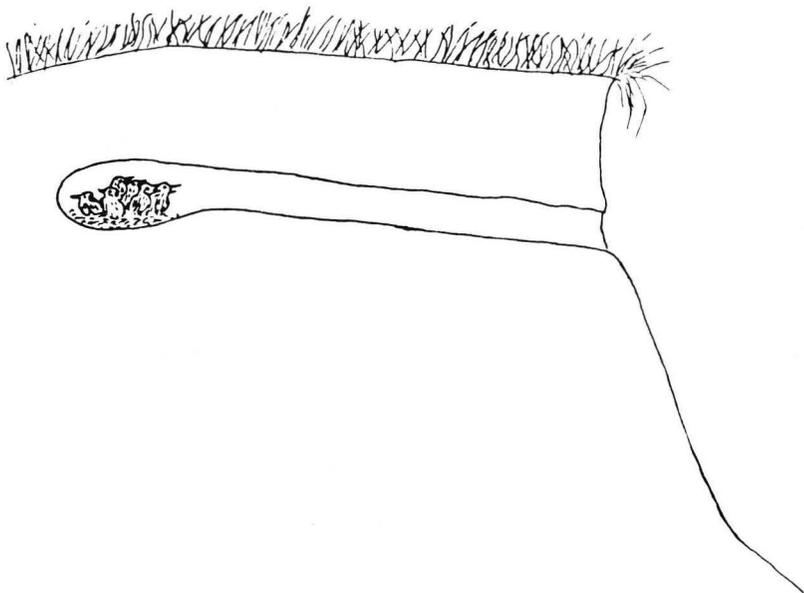


Fig. 2.1. : Croquis d'un terrier de martin-pêcheur.

Les sites préférés sont les berges verticales, naturelles et artificielles des cours d'eau, lacs et étangs, les talus de carrières, chemins et fossés (MORGAN et GLUE, 1977). Plus rarement, on trouve des nids creusés entre les racines d'un chablis (RIVIERE, 1933; SPREUWENBERG, 1968). Quelques sites exceptionnels sont également renseignés : un poteau pourri (TUBBS, 1952), une fissure de grotte (KUMARI, 1978), un tuyau de béton, un trou dans la muraille d'un pont, un terrier d'hirondelle de rivage, *Riparia riparia* (L.) et un autre d'*Arvicola* sp. (MORGAN et GLUE, 1977).

EASTMAN (1969) et WALDSCHMIDT (1975) ont démontré la possibilité d'aménager des berges artificielles susceptibles d'être adoptées par les martins-pêcheurs.

Dans la région où nous travaillons, les berges des rivières sont pratiquement les seuls sites potentiels pour l'établissement des terriers. Une exception cependant, en Malignée où un nid a été découvert dans la falaise d'une carrière proche (DOUCET, com. pers.). Pour repérer les terriers, nous parcourons donc à pied ou en canot des portions plus ou moins importantes de rivières. Les berges verticales sont explorées et les nids trouvés sont examinés à l'aide d'une lampe de poche ou d'un miroir monté à 45° sur une petite perche. La présence de pelotes de réjection fraîches dans le tunnel et une forte odeur d'ammoniaque attestent de l'occupation du terrier.

## 2.2. ETUDE DU REGIME ALIMENTAIRE.

Dans ce paragraphe, nous justifions le choix de la méthode et discutons de sa validité. Nous précisons ensuite les différentes techniques utilisées pour le prélèvement et le traitement des échantillons de pelotes de réjection. Enfin, les procédés d'identification, de comptage des proies et d'estimation de leur taille et de leur biomasse sont explicités.

### 2.2.1. Choix et fondements de la méthode

Le régime alimentaire d'un animal peut s'étudier de plusieurs manières. La méthode idéale est, à notre avis, celle qui permet un grand nombre d'observations sans pour autant mettre en danger l'espèce étudiée surtout si cette dernière est peu fréquente.

En général, l'observation directe est malaisée et dans le cas du martin-pêcheur, elle s'avère impraticable en raison de la vélocité de l'oiseau et de la petitesse des proies.

L'analyse systématique des contenus stomacaux se révèle peu intéressante car elle ne permet qu'un nombre fort restreint d'observations et parce qu'elle est surtout incompatible avec la protection d'espèces peu abondantes. Nous l'avons donc également rejetée si ce n'est pour procéder à quelques vérifications à partir d'individus trouvés morts.

L'utilisation de colliers empêchant l'ingestion de la nourriture par les jeunes (ex. : KLUIJVER, 1950; HENRY, 1982), de systèmes d'aspiration du contenu du jabot (DAHLGREN, 1982) ou de mimes (BETTS, 1956) est en général peu rentable. En effet, elle occasionne un dérangement important des oiseaux et les observations ne peuvent être réalisées que sur de courtes périodes. Les deux premiers procédés sont en outre inapplicables dans le cas du martin-pêcheur qui avale de grosses proies entières et ne possède pas de jabot.

Nous avons également rejeté l'emploi d'appareils photographiques disposés à l'entrée du terrier et déclenchés par un système de cellules photoélectriques (ex. : TINBERGEN, 1981; JUILLARD, 1983). Les raisons en sont le coût élevé de ce matériel et le grand risque de vol lié à son abandon dans la nature.

La détermination des restes de proies contenus dans les réjections (fèces et/ou pelotes de réjection) a retenu notre attention. Cette technique a souvent été utilisée avec succès chez des mammifères (ex. : Martes foina (ERXLEBEN) : WAECHTER, 1975; KALPERS, 1983 ; Vulpes vulpes (L.) : BROSSET, 1975 ...) et chez des oiseaux (Athena noctua (SCOP.) : LIBOIS, 1977; Tyto alba (SCOP.) : LIBOIS, 1984; Ciconia ciconia (L.) : SCHIERER, 1962; BAUDOUIN, 1973; Hirundo daurica rufula L. : PRÖDON, 1982 ...) y compris chez certains martins-pêcheurs (Megaceryle alcyon : WHITE, 1936 et 1953; Alcedo atthis (L.) : DOUCET, 1969 et Ceryle rudis: DOUTHWAITE, 1976, WHITFIELD et BLABER, 1978 ...).

Le martin-pêcheur avale ses proies entières puis il régurgite les restes non digérées sous forme de pelotes. On y retrouve les pièces osseuses des poissons et batraciens, des débris cuticulaires d'insectes (pièces mandibulaires, élytres ...) et de crustacés (pincés, plaques du telson ...) ainsi que des tests de mollusques.

Une méthode basée sur l'examen de ces restes est séduisante car elle permet de travailler sur de longues périodes sans déranger les oiseaux. Pour pouvoir l'appliquer, il faut cependant que les renseignements obtenus par ce biais soient exhaustifs et représentatifs du régime alimentaire des oiseaux.

Chez des Alcedinidae appartenant à la sous-famille des Cerylinae, Megaceryle alcyon et Ceryle rudis, WHITE (1939) et DOUTHWAITE (1976) constatent que les jeunes poussins digèrent les arêtes et écailles des poissons même lorsqu'on les nourrit artificiellement avec des pièces osseuses de gros individus. Ce fait n'a jamais été observé chez Alcedo atthis. Des oisillons d'un jour, élevés par nous, régurgitaient régulièrement des pelotes contenant des pièces osseuses de poissons. En outre, nous n'avons jamais trouvé d'os caractéristiques à moitié digérés dans les contenus stomacaux de poussins (cf. infra).

Les téléostéens ne posent donc pas de problème : leur squelette n'est pas digéré et se retrouve dans les pelotes de réjection. Les lamproies (Lampetra planeri (BLOCH)) par contre ne laissent pas de trace. Il est cependant vraisemblable qu'elles sont très peu consommées. En effet, en dehors de la période du frai, elles vivent enfouies dans la vase. De plus, il semble que le martin-pêcheur capture et ingère difficilement les poissons à corps cylindrique, long, mince et glissant. EASTMAN (1969) a observé la prise d'une anguille (Anguilla anguilla (L.)) par le martin-pêcheur, l'oiseau ne sut pas la tuer et finit par la laisser choir. Quelques données sur ces poissons existent cependant : EASTMAN (1969) et DOUCET (com. pers.) ont découvert des lamproies non ingérées dans des nids (en tout : 3) tandis que IRIBARREN et NEVADO (1982) ont retrouvé dans des contenus stomacaux, les restes de deux anguilles pour un total de 133 poissons identifiés.

Les batraciens au stade post-larvaire laissent également des traces identifiables (os). Il est par contre impossible de détecter les têtards. Aucun têtard n'a cependant été trouvé dans les 194 contenus stomacaux analysés par RORIG (1900), KUMARI (1978), IRIBARREN et NEVADO (1982) et nous-mêmes. Les expériences de EASTMAN (1969) montrent qu'en présence de poissons, les têtards, tritons et vers sont délaissés. Pour compléter ces informations, nous avons lancé une enquête auprès des associations ornithologiques de différents pays d'Europe (Angleterre, Belgique, Luxembourg, Pays-Bas, Allemagne, Suisse, France) sur les proies du martin-pêcheur autres que les poissons. Quatre observateurs nous ont signalé des captures de larves de batraciens. Il s'agit chaque fois d'oiseaux exploitant de petites mares (tableau 2-I).

A première vue, les insectes posent plus de problèmes. Ils ne laissent en effet que peu de traces dans les pelotes. Trois études portant sur l'examen de contenus stomacaux ont été réalisées, l'une en Allemagne (RORIG, 1900), la deuxième en Russie (KUMARI, 1978), l'autre en Espagne (IRIBARREN et NEVADO, 1982). Le travail de RORIG porte sur 70 martins-pêcheurs abattus dont 3 étaient à jeun. Des insectes sont trouvés dans 16 % des contenus (11 sur 67). Il n'est malheureusement pas possible de préciser ce que cela représente quant au nombre ou à la biomasse car l'auteur ne comptabilise pas les proies dans tous les échantillons. Notons que les estomacs examinés contenaient, soit des insectes, soit des poissons mais jamais les deux ensemble. On peut se demander si cela est dû à une spécialisation de certains individus ou à l'exploitation de pièces d'eau contenant de nombreuses larves et imagos d'insectes

et peu ou pas de poissons. KUMARI sur 15 analyses ne trouve que des poissons. IRIBARREN et NEVADO, quant à eux, examinent l'estomac de 96 martins-pêcheurs cédés par des taxidermistes. Ils comptent 33 % d'insectes sur un total de 217 proies. Ils estiment que cela représente 8,5 % de la biomasse ingérée. L'examen des taxons capturés montre qu'il s'agit d'insectes aquatiques (larves ou imagos) vivant essentiellement en milieu lentique (tableau 2-II). Les résultats de RORIG, bien que moins détaillés, vont dans ce sens également (Notonectidés (6 x), larves de libellules (4 x), hydrophilidés (1 x)). Il en est de même de ceux mentionnés lors de notre enquête (tableau 2-I). Si l'on considère l'époque de collecte des martins-pêcheurs étudiés, on constate que 65 % (80 sur 130) des individus sont tués d'octobre à mars, c'est-à-dire en dehors de la période de reproduction.

34 % (44) sont prélevés de juillet à septembre soit au moment de la dispersion des nichées, lorsque les oiseaux peuvent être observés au bord de petites pièces d'eau où les poissons ne sont pas nécessairement présents. De notre côté, nous avons analysé 11 contenus stomacaux de jeunes trouvés morts au nid. Les résultats sont repris dans le tableau 2-III. On constate que l'alimentation de ces jeunes ne comprend que des poissons. Les quelques insectes trouvés proviennent vraisemblablement de l'estomac des poissons capturés par le martin-pêcheur. Ils sont en effet très petits et appartiennent à la faune benthique des rivières (chironomes, oligochètes, baetidés ...). C'est en outre dans les estomacs contenant un chabot, poisson carnivore, qu'ils sont le plus nombreux. Dans les estomacs contenant des gardons, nous trouvons également des débris végétaux.

Au vu de ces observations, nous pensons que la méthode envisagée est suffisamment précise en ce qui concerne les insectes. Pendant la période de nidification, les oiseaux sont cantonnés et les nids étudiés sont tous situés le long de cours d'eau. Les larves d'insectes peuplant ces milieux sont généralement petites et benthiques. Elles sont donc peu susceptibles d'être capturées et, dans ce cas, leur importance pondérale est négligeable. Enfin, si de petits étangs sont parfois inclus dans l'un ou l'autre domaine de pêche, il faut remarquer que les insectes qui pourraient y être pêchés sont ceux qui laissent des traces dans les pelotes (hémiptères, coléoptères, larve d'odonates et de coléoptères); ils peuvent donc être détectés.

Les crustacés sont des proies rares. On retrouve dans les pelotes des traces des plus gros d'entre eux (écrevisses, par exemple).

Les mollusques quant à eux ne sont pas signalés ni dans les contenus stomacaux analysés ni au cours de l'enquête réalisée. Si nous trouvons régulièrement des tests dans les pelotes, ceux-ci sont toujours très petits (< 3 mm) et proviennent vraisemblablement de l'estomac de poissons consommés.

En conclusion, nous estimons que pour l'étude du régime alimentaire du martin-pêcheur pendant la période de nidification et dans des milieux lotiques, l'analyse des pelotes de réjection nous donne des résultats fiables puisqu'elle permet de détecter la presque totalité des proies.

Tableau 2-I : Résultats de l'enquête commencée en 1979 sur les proies du martin-pêcheur autres que les poissons.

Observateur	Lieu	Milieu	Date ou période	Proies	Remarques
BERTRAND, A.	Ile de Ré (F)	bord de mer	hivers 76-77 77-78 78-79	crevettes	-
BERTRAND, A.	Tonnay-Charente (F)	mare très réduite par l'évaporation	30-07-75 01-08-75	larves de tritons	proportion relative de capture : environ 2 larves pour 10 poissons. 1 ex. trouvé dans le cadavre d'un martin-pêcheur, tué sur une route.
BRUCKER, J.	Witney (G.B.)	-	26-07-68	musaraigne aquatique ( <u>Neomys fodiens</u> , PENNANT)	trouvée accrochée à l'intérieur du bec d'un martin-pêcheur. Provient probablement d'un poisson.
BUNZEL, M.	Ahse-Bettinghausen (D)	rivière	22-07-77	1 sangsue	un oiseau, posé sur un banc de galets, "picore".
CAMBIER, T.	Florennes (B)	rivière	septembre 78	gammares	5 observations : capture de 2, 2, 3, 8 et ? ex.
DEL AQUILLA, F.	Fontenay-Rohan - Rohan (F)	bassin de 15 m <sup>2</sup>	sept. et oct. 75 et 76 octobre 75 octobre 76	larves de libellules  1 dytique insectes et larves indéterminées	
GRABER, F.	Plistermühle (D)	bras mort de la Werse	04-09-72 02-06-78	1 larve de libellule ou dytique 1 larve de triton ou têtard 1 essai manqué de capture d'un triton adulte	
HODSON, N.L. (1961)	Eye Brood (G.B.)	étang		insectes volants	
HORDIES, F. et VANHECKE, A.	Brasschaat (B)	mare	09-08-78	têtards de grenouille verte, <u>Rana cf. esculenta</u>	
OLIOSO, G.	Goult (F)	gravière inondée	15-08-78 24-05-78	1 têtard 1 <u>Gerris</u> , 2 larves de dytique ou <u>Aeschnidae</u>	
SHARROCK, J.T. (1962)	Estartit (E)	lagune	03 et 15-09-61	libellules adultes et araignées (?)	les araignées étaient les seules proies disponibles à l'endroit de chasse
SLATER, F.	Ilysdinam (G.B.)	petit étang	juin 1977	1 triton palmé	
SUEUR, F.	Marquenterre (F)	bord de mer	03-07-75	1 crevette	
THONNERIEUX, Y. (1982)	Vailleille (Loire) (F)	bord d'étang	10-06-81	1 lombric	

TABLEAU 2 - II : Proies non-poissons trouvées dans 96 contenus stomacaux de martins-pêcheurs (d'après IRIBARREN & NEVADO, 1982).

- Liste de proies trouvées avec indication de :

- % E - Pourcentage de chaque genre de proie par rapport au total des tractus analysés.
- N - Nombre d'exemplaires de chaque genre de proie trouvés.
- % N - Pourcentage de chaque genre de proie par rapport au nombre total des proies capturées.
- P - Poids en grammes de chaque genre de proies.
- % P - Pourcentage en poids de chaque genre de proie par rapport au poids total consommé.

Espèce proie	% E	N	% N	P	% P
TOTAL PISCES .....	72,86	133	61,01	240,50	77,54
AMPHIBIA					
<u>Rana perezii</u>	1,43	2	0,92	5,00	1,61
<u>Rana sp.</u>	1,43	1	0,46	2,50	0,81
<u>Anura non ident.</u>	1,43	1	0,46	2,50	0,81
TOTAL AMPHIBIA .....	4,29	4	1,84	10,00	3,22
CRUSTACEA					
<u>Austropotamobius pallipes</u>	8,57	9	4,13	33,30	10,47
INSECTA					
Hemiptera					
<u>Gerridae</u>	2,86	4	1,83	0,04	0,01
<u>Corixidae</u>	1,43	1	0,46	0,03	0,01
<u>Naucoris sp.</u>	1,43	3	1,38	0,51	0,16
<u>Nepa sp.</u>	2,86	3	1,38	0,39	0,13
<u>Notonecta sp.</u>	21,43	26	11,93	4,42	1,42
Hemiptera non ident.	1,43	1	0,46	0,08	0,03
TOTAL Hemiptera .....	30,00	38	17,43	5,47	1,76
Odonata					
Anisoptera					
<u>Gomphidae (larvae)</u>	1,43	1	0,46	1,00	0,32
<u>Achnidae (larvae)</u>	7,14	11	5,05	11,00	3,55
Anisoptera non ident. (larvae)	1,43	1	0,46	1,00	0,32
Zygoptera					
<u>Coenagrionidae</u>	1,43	1	0,46	0,50	0,16
TOTAL Odonata .....	12,86	15	6,88	14,50	4,67
Megaloptera					
<u>Sialis sp. (larvae)</u>	1,43	1	0,46	0,20	0,06
Trichoptera					
Trichoptera non ident. (larvae)	2,86	7	3,21	0,21	0,07
Diptera					
Diptera non ident.	1,43	1	0,46	-	-
Hymenoptera					
<u>Formicidae</u>	1,43	2	0,92	-	-
Coleoptera					
<u>Dystiscidae</u>	4,29	3	1,38	3,10	1,00
<u>Colymbetes sp.</u>	1,43	1	0,46	0,30	0,10
Coleoptera non ident.	2,86	2	0,92	1,60	0,52
TOTAL Coleoptera .....	8,57	6	2,75	5,00	1,61
Insecta non ident.	2,86	2	0,92	1,00	0,32
TOTAL INSECTA .....	47,14	72	33,03	26,38	8,49
TOTAL PROIES .....	-	218	100,00	310,18	100,00

Tableau 2-III : Résultats de l'analyse des contenus stomacaux de jeunes martins-pêcheurs trouvés morts au nid.

LIEU (nid cf. infra)	DATE	POISSONS : os caractéristiques trouvés (g = gauche, d = droit)	INVERTEBRES	VEGETAUX	
Ciergnon (CAV01)	1.	02-06-80	- os pharyngiens de <u>cyprins</u> : 6 g. et 6 d.	-	
	2.	"	- " " de <u>Loche</u> : 1 d.	-	
Montaigle	1.	28-04-81	- os préoperculaires de <u>chabot</u> : 1 g. et 1 d. os pharyngiens de <u>gardon</u> : 3 g. et 3 d. " " d' <u>ablette</u> : 1 g. et 1 d.	très petits débris	-
	2.	"	- os pharyngiens de <u>gardon</u> : 5 g. et 6 d.	traces de 2 insectes - pattes (< 5 mm) - 1 capsule céphalique (+ 1 mm)	-
	3.	"	- os pharyngiens de <u>gardon</u> : 1 g. et 1 d.	petits cailloux (fourreau de trichoptère ?) abdomen d'insecte (+ 1 mm)	débris
	4.	"	- os préoperculaires de <u>chabot</u> : 1 g. et 1 d. os pharyngien de <u>gardon</u> : 1 g.	2 chironomes (< 1/2 cm) 1 oligochète (< 1/2 cm) 3 éphéméroptères dont 2 baetidés et 1 éphémérelli- dé (long. tête corps : 1 cm)	-
	5.	"	- plaque ventrale d' <u>épinoche</u> : 1 os préoperculaire de <u>chabot</u> : 1 d.	1 plécoptère némuridé (1 cm) 2 annélides (?) (1,5 cm) 1 capsule céphalique (+ 1 mm) 1 diptère	-
	6.	"	- os pharyngiens de <u>gardon</u> : 3 g. et 4 d.	-	débris
Ermeton (ERM12)	1.	23-06-81	- os pharyngiens de <u>gardon</u> : 4 g. et 3 d. plaque ventrale d' <u>épinoche</u> : 1	débris d'insectes	2 gaines de graines
	2.	"	- restes d' <u>épinoches</u> (épines)	-	-
	3.	"	- os pharyngiens de <u>gardon</u> : 1 g. et 1 d.	quelques débris d'insectes (< 1 mm)	1 graine
Hermeton (HER12)	1.	2-07-81	-	-	-
	2.	"	-	-	-

## 2.2.2. Prélèvement et traitement des échantillons

Les pelotes de réjection des martins-pêcheurs sont essentiellement constituées d'os de poissons. Une fois émises, elles se désagrègent rapidement et les constituants s'éparpillent. Une étude quantitative précise implique cependant une récolte complète de toutes les pelotes émises par un nombre connu d'individus pendant une période déterminée. Cela s'avère possible pendant la nidification car, à ce moment, les pelotes sont régurgitées dans le terrier et s'accumulent au niveau de la chambre.

Pour atteindre cette chambre, il est nécessaire de creuser un accès indépendant du tunnel d'envol, celui-ci étant trop étroit (section ovale d'environ 8 sur 6 cm). L'accès est pratiqué, soit latéralement, soit postérieurement au nid en fonction de la disposition des lieux. Les opérations une fois terminées, il est soigneusement rebouché de manière à ne pas attirer l'attention d'éventuels curieux. Une boule de naphthaline est enfouie à quelques centimètres de la surface du sol afin d'écartier les mammifères prédateurs.

Lorsque des manipulations répétées doivent avoir lieu au même endroit, nous plaçons un caisson destiné à minimiser le dérangement des oiseaux et à faciliter notre travail. Ce caisson, enterré juste en arrière du nid, comprend une ouverture au niveau de la chambre. En surface, il est recouvert d'une planche que nous camouflons par une motte de gazon ou une poignée de terre et de feuilles, selon l'endroit.

Au cours de notre étude, divers types de prélèvements sont réalisés :

- Type I : Nous ramassons quelques poignées de pelotes dans la chambre du nid. Ces pelotes proviennent des adultes et des poussins et concernent la nidification en cours. Les résultats obtenus renseignent sur la proportion des espèces capturées.
- Type II : Deux ramassages complets des pelotes sont réalisés au cours de la nidification.  
Le premier est effectué 8 à 15 jours après l'éclosion, il couvre donc la période qui s'étend de la fin du creusement du terrier jusqu'au moment de la récolte. On y trouve en plus des pelotes des jeunes oisillons, des régurgitations d'adultes émises au cours de la ponte, de la couvaison et au début de la période d'élevage des poussins, lorsque ceux-ci sont encore régulièrement réchauffés.  
Le second prélèvement a lieu après l'envol. Il ne contient que des pelotes de poussins, celles émises entre le moment de la première récolte et celui de l'envol.  
A partir de ce type de prélèvement, nous pouvons estimer la consommation des oiseaux. Notons que, faute de temps, les premiers prélèvements n'ont pas toujours été traités.
- Type III : Un premier ramassage complet a lieu le plus tôt possible après l'éclosion. Des prélèvements complets sont ensuite effectués à un ou deux jours d'intervalle.  
Cette méthode permet d'étudier la consommation des adultes (premiers prélèvements) et la variation au cours de la période d'élevage de divers paramètres tels que la taille des poissons capturés et la consommation des oisillons.

Lors des prélèvements complets, les rejecta sont enlevés à la main puis le fond du nid est gratté à l'aide d'un canif et les parois du tunnel sont raclées au moyen d'une petite brosse. Un miroir nous permet de nous assurer de l'efficacité de notre récolte.

Pour ne pas supprimer l'effet isolant assuré par les pelotes (DOUCET, com.pers.) nous répandons une poignée de vermiculite dans la chambre du nid avant de replacer les jeunes.

Les échantillons sont rapportés au laboratoire dans des sachets étiquetés. Les rejecta sont alors mis à tremper quelques jours dans l'eau afin de désagréger la terre à laquelle ils sont mêlés. Ils sont ensuite passés sur un petit tamis d'environ 7 cm de diamètre et haut de 5 cm, à parois métalliques pleines et dont le fond est constitué d'un treillis à maille de 0,6 mm de côté. Les pièces anatomiques intéressantes pour la détermination des proies sont généralement de dimensions supérieures à celles des mailles du tamis; la perte de données à ce niveau est donc certainement négligeable.

Le tri s'effectue en répandant l'échantillon par petites traînées sur un papier foncé et en le parcourant sous fort éclairage avec l'aide éventuelle d'une loupe. Les arêtes caractéristiques des poissons, les os de batraciens, les débris d'insectes et de crustacés ainsi que les tests de mollusques sont retirés et classés par groupes systématiques.

### 2.2.3. Identification des proies

#### 2.2.3.1. Les poissons

L'identification des téléostéens susceptibles d'être rencontrés dans la région prospectée (PHILIPPART et VRANKEN, 1983; obs.pers.) est basée sur la reconnaissance d'os caractéristiques de chaque espèce d'après les critères donnés par DOUCET (1969) et complétés par nous à partir d'une collection de référence.

Généralement, plusieurs types d'osselets caractéristiques sont mis en évidence. Pour faciliter les comptages, une seule sorte de pièce par groupe systématique est utilisée. Notre choix s'est porté sur des éléments symétriques et solides. Chaque poisson est donc représenté par deux osselets, un gauche et un droit.

Les pièces retenues sont les suivantes :

- les mâchoires inférieures pour
  - l'anguille, Anguilla anguilla (L.)
  - la truite, dans la région considérée : Salmo trutta (L.)
  - l'ombre, Thymallus thymallus (L.)
  - le brochet, Esox lucius L.
  - le sandre, Stizostedion lucioperca (L.)
  - la perche, Perca fluviatilis L., dans le cas des échantillons contenant des sandres.
- les os préoperculaires pour
  - le chabot, Cottus gobio L.
  - la grémille, Acerina cernua (L.)
  - la perche dans le cas des échantillons ne contenant pas de sandre

- les plaques ventrales pour
  - l'épinoche, Gasterosteus aculeatus L.
  - l'épinochette, Pungitius pungitius L.
- les os pharyngiens pour
  - les Cobitidae, dans la région considérée : la loche franche, Noemacheilus barbatula (L.)
  - les Cyprinidae

Chez les cyprinidés, les os pharyngiens sont pourvus de dents bien développées et certains auteurs se basent sur la forme, le nombre et la disposition en rangées de ces dents pour distinguer les différentes espèces (DOTTRENS, 1952; SPILLMANN, 1961; WHEELER, 1978). Malheureusement, dans les pelotes des martins-pêcheurs, les os pharyngiens sont petits et souvent édentés; dans notre travail l'emploi de ces critères habituels est de ce fait singulièrement limité.

Nous avons alors constitué une collection de référence qui nous permet, sur base de la forme des os et du nombre de rangées de dents, de distinguer différents taxons. Les critères retenus sont explicités dans le tableau 2-IV ainsi que le niveau de détermination.

#### 2.2.3.2. Les batraciens

Les os iliaques de batraciens sont conservés. La détermination taxonomique n'est pas approfondie; nous n'avons en effet pas jugé utile de constituer une collection de référence vu le très faible nombre d'individus trouvés dans les pelotes.

#### 2.2.3.3. Les insectes

La détermination des gros insectes est établie à partir des pièces anatomiques suivantes :

- pièces mandibulaires
  - larves de Coléoptères
  - larves d'Odonates
- capsules céphaliques
  - Notonectidés
  - Corixidés
- élytres
  - Coléoptères

#### 2.2.3.4. Les crustacés

Un seul crustacé a été trouvé. Il s'agit d'une écrevisse, Orconectes limosus, facilement reconnaissable à ses pinces.

#### 2.2.3.5. Les mollusques

Les tests de mollusques sont identifiés à l'aide de la faune d' ADAM (1960).

TABLEAU 2-IV : Critères de différenciation des os pharyngiens des espèces de cyprinidés présentes dans la région prospectée.

Nombre de rangées de dents	Critères	Espèces
1	<ul style="list-style-type: none"> <li>- os très anguleux, à bords externes presque parallèles; dents à implantation oblique très marquée, toutes de forme semblable, à couronne mince et oblique.</li> <li>- os plus long que large à bords externes non parallèles; premières dents en forme de pointes, les autres à couronne développée, implantées sur une grande partie du segment principal de l'os, extrémités de l'os effilées.</li> <li>- os anguleux, quasi aussi large que long, à bords externes non parallèles; excroissance osseuse située en arrière du massif dentaire plus développée que chez <i>R. rutilus</i>; dents groupées au sommet de l'os, toutes de forme semblable, à couronne mince et oblique; présence d'un petit bourrelet aux extrémités de l'os.</li> <li>- os anguleux épais; extrémité antérieure courte, en forme de crochet; dents molariformes.</li> <li>- os arrondi si ce n'est la présence d'une excroissance osseuse marquée au niveau du massif dentaire côté externe, os très mince; dents groupées.</li> <li>- os franchement arrondi, en forme de point d'interrogation; dents groupées.</li> </ul>	<p>le hotu, <i>Chondrostoma nasus</i> (L.)</p> <p>le gardon, <i>Rutilus rutilus</i> (L.)</p> <p>la bouvière, <i>Rhodeus amarus</i> (BLOCH)</p> <p>le carassin, <i>Carassius carassius</i> (L.)</p> <p>la brème commune, <i>Abramis brama</i> (L.)</p> <p>la tanche, <i>Tinca tinca</i> (L.)</p>
2	<ul style="list-style-type: none"> <li>- os arrondi, en forme de point d'interrogation; dents groupées.</li> <li>- os anguleux.</li> </ul>	<p>le goujon, <i>Gobio gobio</i> (L.)</p> <p>la brème bordelière, <i>Blicca bjoerkna</i> (L.)</p> <p>le rotengle, <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)</p> <p>l'ablète spirin, <i>Alburnoïdes bipunctatus</i> (BLOCH)</p> <p>l'ablète commune, <i>Alburnus alburnus</i> (L.)</p> <p>la chevaine, <i>Leuciscus cephalus</i> (L.)</p> <p>la vandoïse, <i>Leuciscus leuciscus</i> (L.)</p> <p>le vairon, <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)</p>
3	<ul style="list-style-type: none"> <li>- os épais; dents molariformes, massives.</li> <li>- os très mince, en forme d'équerre; dents plus fines et plus nombreuses que chez <i>C. carpio</i>.</li> </ul>	<p>la carpe, <i>Cyprinus carpio</i> (L.)</p> <p>le barbeau, <i>Barbus barbus</i> (L.)</p>

## 2.2.4. Comptage des proies

### 2.2.4.1. Les poissons .....

Pour les échantillons de type I (voir chapitre 2.2.2.), les os gauches et droits sont comptabilisés ensemble et la proportion des différents taxons est calculée sur cette base.

Dans le cas des échantillons de type II et III, les os caractéristiques gauches et droits sont dénombrés séparément pour chaque taxon et le nombre le plus élevé est retenu (technique dite du nombre minimum). Lorsqu'il s'agit d'une série d'échantillons prélevés à intervalles courts (type III), le nombre retenu au niveau de chaque échantillon est celui donné par les os (gauches ou droits) qui, au total de la série, sont les plus abondants. L'analyse des contenus stomacaux (tableau 2-III) montre en effet que les os d'un même poisson ne sont pas nécessairement tous régurgités dans la même pelote.

### 2.2.4.2. Les autres proies .....

Pour les proies mises en évidence par des pièces anatomiques symétriques (os iliaques de batraciens, crochets mandibulaires d'insectes, par exemple), on divise le nombre d'éléments trouvés par deux et on arrondit à l'unité supérieure.

Pour les proies détectées par des pièces anatomiques uniques (tests de mollusques, capsules céphaliques d'insectes, par exemple) les éléments sont simplement comptabilisés.

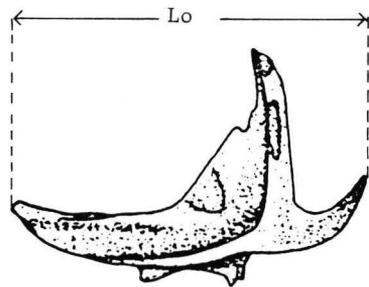
## 2.2.5. Détermination de la taille des poissons capturés

La connaissance de la taille des proies capturées par un animal permet de déterminer pour chaque espèce la fraction de la population soumise à la prédation. Elle constitue également une première étape pour l'estimation de la consommation pondérale.

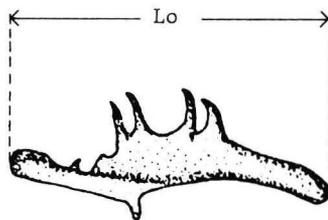
Disposant des os caractéristiques des poissons consommés, nous cherchons à établir s'il existe une bonne relation entre leurs dimensions et la taille des individus. Cette étude est réalisée pour les cinq espèces suivantes : la truite fario, le chabot, la loche franche, le gardon et l'épinoche. Ces espèces sont choisies pour leur représentativité des différents types morphologiques de poissons (respectivement : poissons à corps fusiforme, d'aspect têtard, cylindrique, aplati latéralement et pourvu d'épines). Elles sont, en outre, au moins localement, relativement abondantes dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs et il est assez facile de récolter le matériel de référence.

Les poissons utilisés pour établir les relations longueur de l'os caractéristique - longueur totale, proviennent de différents cours d'eau : Lesse (Chaleux et Houyet) et Samson (Faulx) pour le chabot, L'homme (Eprave) et Eau Noire (Frasnes) pour la loche franche, Meuse (Colébi et Andenelle) pour le gardon, Orneau et Mehaigne (Mehaignoule) pour l'épinoche et de piscicultures (Bonlez et Maredret) pour la truite fario.

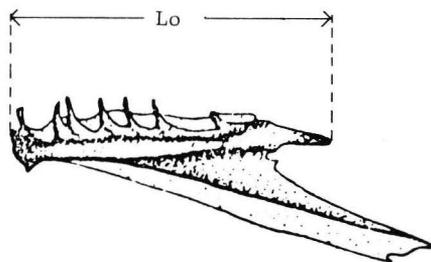
La longueur totale des poissons est mesurée à l'aide d'une planche à mesurer ou d'un pied à coulisse avec une précision d'au moins 1 mm. Dorénavant, lorsque nous parlerons de la longueur des poissons, il s'agira toujours de la longueur totale.



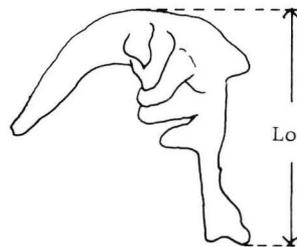
CHABOT



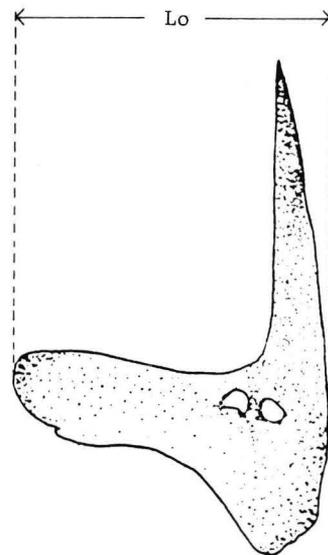
LOCHE FRANCHE



TRUITE



GARDON



EPINOCHÉ

FIG. 2.2. : Mesure de la dimension des os caractéristiques de cinq espèces de poissons ( Lo ). (Dessins R.M. Libois)

Les os sont mesurés au projecteur de profil Nikon 6C - 40444 comme indiqué à la fig. 2,2. Cependant, les os préoperculaires de chabots venant des pelotes récoltées en 1975, 1976 et 1977 ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse. Pour traiter ces résultats, une relation longueur os - longueur chabot, a été calculée en utilisant la même technique. La précision de mesure des os est dans tous les cas égale à 0,1 mm.

Pour établir les relations longueur os - longueur poisson, nous considérons la moyenne de la dimension des deux os caractéristiques (gauche et droit) et la longueur totale des poissons. Les résultats obtenus sont reportés sur graphiques (fig. 2,3). Les points se disposent linéairement, nous pouvons donc calculer une droite de corrélation.

TABLEAU 2-V : Caractéristiques des relations : longueur moyenne des os (Lo,mm) - longueur totale des poissons (LT,mm) pour les cinq espèces étudiées.

Espèce	n	r(1)	Equation de la droite moyenne
Truite fario	29	0,998	Lo = 0,080 LT - 0,360
Gardon	74	0,992	Lo = 0,071 LT - 0,231
Loche franche	62	0,903	Lo = 0,036 LT + 0,397
Epinoche	115	0,975	Lo = 0,130 LT + 0,330
Chabot	A. Os mesurés à l'aide du projecteur de profil Nikon 6C		
	59	0,995	Lo = 0,088 LT + 0,299
	B. Os mesurés à l'aide d'un pied à coulisse		
	71	0,981	Lo = 0,093 LT + 0,359

Les coefficients de corrélation ainsi que l'équation des droites moyennes sont repris dans le tableau 2-V. On remarque que les coefficients de corrélation sont très proches de 1 (de 0,903 à 0,998) et que la droite s'ajuste bien aux points expérimentaux. Le procédé utilisé nous semble donc fiable pour préciser la taille des proies capturées par le martin-pêcheur.

Au niveau des échantillons de pelotes, nous séparons les os gauches des droits et mesurons systématiquement les exemplaires non cassés des uns ou des autres selon le nombre le plus élevé trouvé.

Pour faciliter le traitement de ces résultats bruts, nous programmons l'ordinateur HP 9845 A du laboratoire pour qu'à partir des dimensions d'os et du nombre d'observations, il calcule la longueur et le poids (cf. infra) des poissons ainsi que la moyenne et la variance de ces deux paramètres pour l'espèce considérée et pour l'ensemble de l'échantillon.

D'une manière plus mathématique :

$$S = \sum_{i=1}^{nm} LT_i \quad \text{et} \quad \overline{LT} = S.nm^{-1}$$

(1) Valeurs toutes significatives au seuil  $\alpha = 0,001$

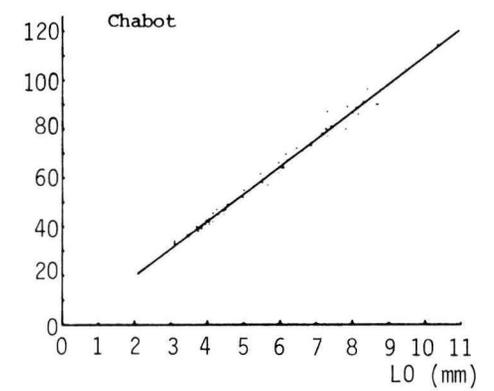
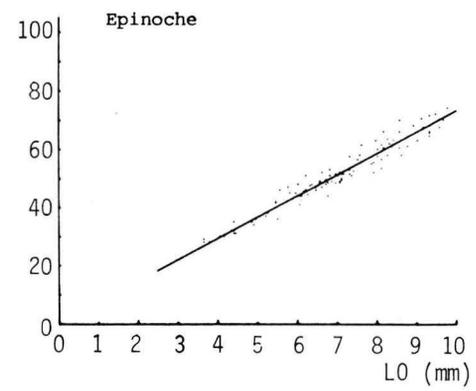
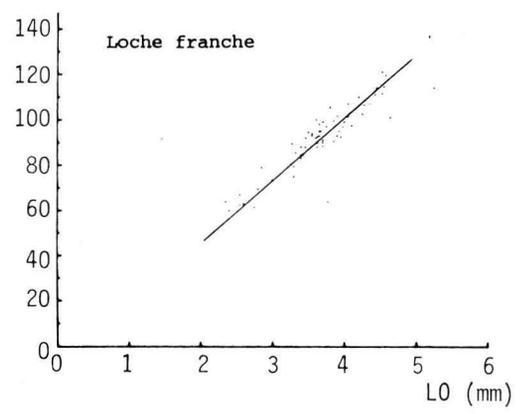
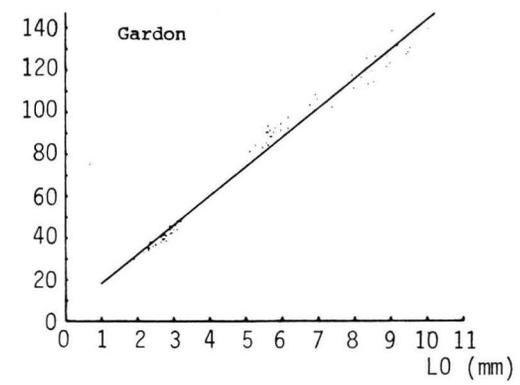
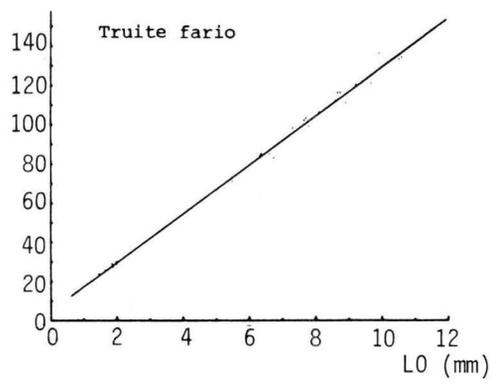


FIG. 2.3. : Diagrammes des relations "Longueur moyenne des os caractéristiques (Lo) - Longueur totale du poisson (LT)".

Pour l'espèce considérée dans l'échantillon traité,

$\overline{LT}$  = la longueur totale moyenne des poissons  
i = l'indice des individus mesurés  
nm = le nombre d'os mesurés.

Par la suite, le traitement des données est toujours basé sur la longueur totale des poissons. Plusieurs problèmes sont abordés et résolus de la manière suivante :

1. Globalement, la taille de capture des poissons d'une espèce est étudiée à partir de toutes les mesures réalisées pour cette espèce. Nous rassemblons toutes les données de tous les échantillons pour établir l'histogramme de fréquence des tailles et la longueur moyenne est calculée suivant la formule :

$$\overline{LT} = \left( \sum_{j=1}^N s_j \right) \times \left( \sum_{j=1}^N nm_j \right)^{-1}$$

où  $\overline{LT}$  = la longueur totale moyenne pour l'espèce  
j = l'indice des échantillons  
N = le nombre d'échantillons  
k = indice des espèces : il varie ici, de 1 à 5.

2. La taille de capture d'un poisson en général est étudiée à partir de l'ensemble des mesures réalisées. Nous rassemblons donc toutes les données de longueur des poissons de toutes les espèces de tous les échantillons pour établir l'histogramme de fréquence des tailles. La longueur moyenne est calculée sur la même base :

$$\overline{LT} = \left( \sum_{k=1}^5 \sum_{j=1}^N s_j \right) \times \left( \sum_{k=1}^5 \sum_{j=1}^N nm_j \right)^{-1}$$

3. La taille de capture d'un poisson dans un échantillon donné est étudiée en tenant compte des résultats obtenus pour les cinq espèces traitées. La proportion relative de celles-ci dans le régime alimentaire du martin-pêcheur et la proportion d'os mesurables ne sont pas constantes. L'étude de la variation de la taille des poissons capturés au cours de la nidification nécessite une précision maximale des estimations de longueurs. Pour le calcul de la longueur moyenne générale, nous considérons la longueur moyenne de chaque espèce, nous la multiplions par le nombre total d'individus de l'espèce, nous sommes les résultats et divisons par le nombre total de poissons des cinq espèces.

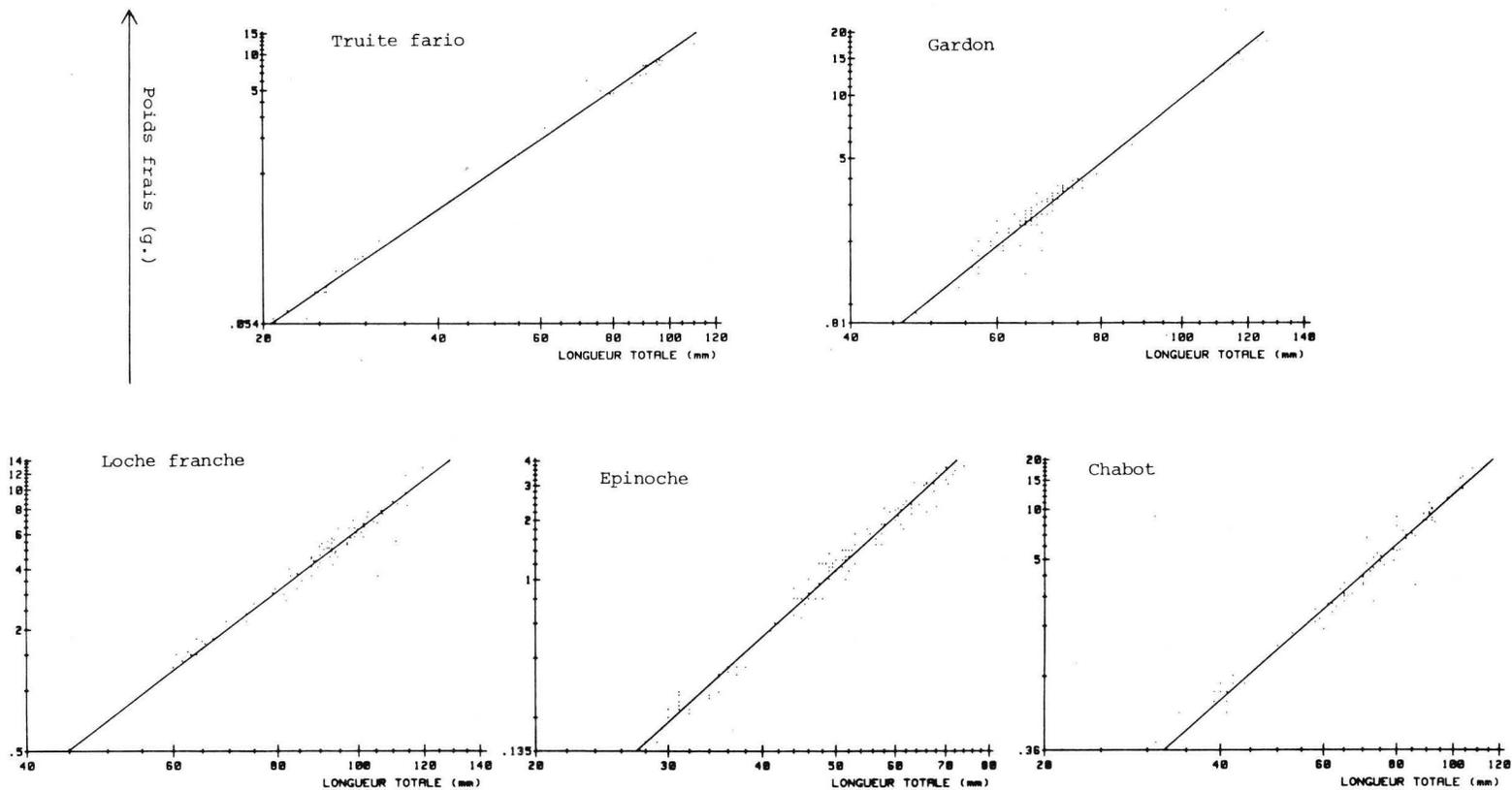


FIG. 2.4. : Diagramme des relations "Longueur totale du poisson (LT) - poids frais (g.)".

En bref, la longueur moyenne d'un poisson quelconque dans un échantillon est égale à :

$$\bar{L} = \left( \sum_{k=1}^5 (LT_k \cdot n_k) \right) \times \left( \sum_{k=1}^5 n_k \right)^{-1}$$

où  $n_k$  = le nombre total de poissons de l'espèce  $k$  dans l'échantillon. Plus la proportion des cinq espèces étudiées dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs sera élevée, plus la longueur moyenne calculée sera proche de la réalité.

## 2.2.6. Détermination de la consommation pondérale

Dans le cadre de ce travail, il est primordial de quantifier la consommation des martins-pêcheurs. Cela nous permet d'aborder différents problèmes tels que l'importance de la prédation de l'oiseau sur les populations de poissons et les fluctuations de la consommation au cours de la période de reproduction.

Le martin-pêcheur étant essentiellement piscivore, ses proies sont relativement homogènes d'un point de vue énergétique. Nous considérerons donc la consommation pondérale. Les lignes qui suivent décrivent le procédé d'estimation utilisé.

### 2.2.6.1. Les poissons

L'existence chez les poissons de relations logarithmiques entre le poids et la longueur est bien connue (PHILIPPART, 1975). Ces relations sont recherchées pour les cinq espèces ayant fait l'objet d'une étude de la taille.

Les poissons utilisés dans ce but, et dont la provenance est mentionnée au paragraphe précédent, sont pesés à l'aide d'une balance OHAUS 1500 avec une précision de 0,1 gr. Il s'agit bien entendu du poids frais.

Les données ainsi obtenues sont réparties sur graphiques logarithmiques. L'examen des fig. 2.4 confirme l'existence des relations recherchées. Les coefficients de corrélation et équations des droites sont repris dans le tableau 2-VI. On remarquera les valeurs élevées des coefficients de corrélation (de 0,971 à 0,997).

Nous avons déjà expliqué au paragraphe précédent la première étape du traitement des résultats bruts (utilisation de l'ordinateur et passage de la longueur de l'os à la longueur du poisson puis à son poids). Pour chaque échantillon  $j$  concerné et chaque espèce  $k$  la biomasse consommée ( $B_k$ ) est calculée en multipliant le poids moyen ( $\bar{P}_k$ ) par le nombre de captures ( $n_k$ ).

$$B_k = \bar{P}_k \times n_k$$

La biomasse totale est estimée en tenant compte du nombre total de proies et du poids moyen obtenu pour l'ensemble des cinq espèces étudiées.

$$B_j = \left( \sum_{k=1}^5 B_k \right) \times \left( \sum_{k=1}^5 n_k \right)^{-1} \times n_j$$

$n_j$  représente le nombre total de poissons dans l'échantillon. Cette biomasse sera d'autant plus proche de la réalité que la proportion des cinq espèces étudiées dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs sera élevée.

TABLEAU 2-VI : Caractéristiques des relations poids (P, gr.) - longueur (LT, mm) pour les cinq espèces de poissons étudiées.

Espèce	n	r(1)	Equation de la droite moyenne
Truite fario	35	0,997	log. P = 3,341 log. LT - 5,656
Gardon	90	0,978	log. P = 3,208 log. LT - 5,427
Loche franche	83	0,971	log. P = 3,17 log. LT - 5,54
Epinoche	114	0,989	log. P = 3,467 log. LT - 5,844
Chabot	79	0,989	log. P = 3,065 log. LT - 5,045

#### 2.2.6.2. Les batraciens

Les batraciens capturés sont de petits individus (longueur de l'os iliaque inférieure à 1 cm). Nous considérons que chaque individu pèse 1 gr.

#### 2.2.6.3. Les insectes

Dans les échantillons pour lesquels la biomasse est estimée, les insectes mis en évidence sont soit de grosses larves, soit des Notonectidés ou Corixidés. Par comparaison, le poids moyen des larves est estimé à 0,7 gr. Les Notonectidés et Corixidés étant peu nombreux (maximum 5 individus) et leur poids faible (inférieur à 0,5 gr), leur biomasse est négligée.

---

(1) Valeurs toutes significatives pour  $\alpha = 0,001$

### 2.3. ETUDE DU RYTHME D'ACTIVITE DES ADULTES.

Le rythme d'activité des adultes est étudié à l'aide de quatre actographes mis au point par L. TERROIR (Rue de la Victoire, 14, Noville-les-Bois). Ces appareils comprennent :

- un double jeu de cellules photosensibles (infrarouge) placé dans le tunnel du terrier à une dizaine de cm de l'entrée ;
- une imprimante ;
- un circuit électronique comprenant un chronomètre et un système transmettant l'information vers l'imprimante.

Le passage d'un animal devant les cellules interrompt le faisceau lumineux. L'impulsion qui en résulte est reçue par le circuit électronique qui provoque l'impression de l'heure donnée par le chronomètre. L'indication est précédée du signe '+' ou '-' selon qu'il s'agit d'une entrée ou d'une sortie.

Ce système présente de nombreux avantages :

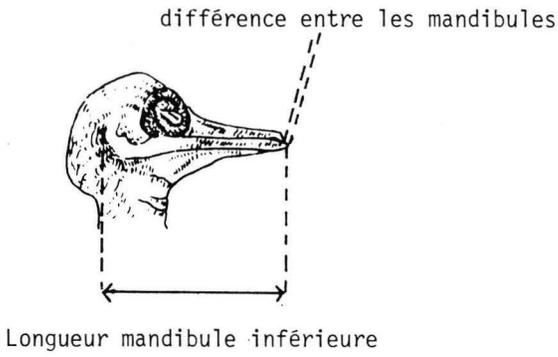
- les renseignements obtenus sont très précis :
  - moment en heures, minutes, secondes ;
  - sens du déplacement ;
- l'appareil fonctionne sur batterie voiture 12V. Son autonomie est de plus d'une semaine ;
- la consommation de papier très réduite assure également une longue autonomie ;
- l'appareil est très compact et tient dans un caisson étanche facile à enterrer et donc à soustraire à la curiosité et au vol.

Les résultats obtenus sont parfois difficiles à interpréter en raison de petites défaillances techniques (déclenchement plus rapide de l'une des 2 cellules, panne d'une cellule ...). Le déplacement de mouches devant les cellules peut également déclencher le mécanisme, ce fait est connu des utilisateurs de cellules photoélectriques sensibles (JUILLARD, 1983). Les enregistrements prêtant à confusion sont écartés, les résultats présentés ne couvrent donc pas toujours toute la nidification.

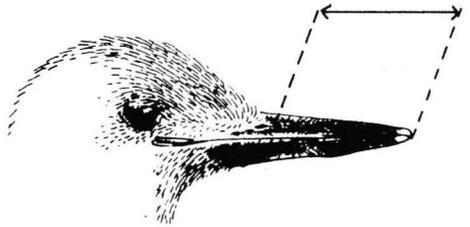
A partir des enregistrements de terrain, le temps de présence et d'absence des adultes est calculé ainsi que le nombre de va-et-vient. Les actogrammes sont ensuite dessinés. Le traitement de ces résultats étant lourd, des programmes utilisables sur l'ordinateur HP du service ont été mis au point avec l'aide de H. LOISEAU; ils peuvent être consultés sur demande (calcul des intervalles de temps, réalisation des actogrammes à la table traçante ...).

### 2.4. ETUDE DE LA CROISSANCE DES POUSSINS.

Le régime alimentaire des jeunes animaux varie en quantité et souvent en qualité au cours de la période de nourrissage (par exemple : DUNN, 1980; TINBERGEN, 1981). Il nous a donc paru intéressant d'étudier la croissance des poussins.



Longueur mandibule supérieure



Longueur du pied

FIG. 2.5. : Schéma indiquant les mensurations réalisées pour l'étude de la croissance des jeunes martins-pêcheurs.  
(Dessins A.M. Rasquain)

Divers paramètres sont mesurés à intervalles réguliers (1 ou 2 jours). En 1977, un premier essai est réalisé sur deux nichées; neuf mensurations sont relevées, il s'agit de (fig. 2.5.) :

- la longueur de la mandibule supérieure, de l'extrémité antérieure de la narine à la pointe du bec;
- la longueur de la mandibule inférieure;
- la différence de longueur entre les mandibules supérieure et inférieure;
- la longueur alaire;
- la longueur de la première rémige primaire;
- la longueur de la première rémige secondaire;
- la longueur de la rectrice externe gauche;
- la longueur du pied;
- le poids.

Les mesures sont réalisées à l'aide d'un peson PESOLA (100 gr, précision de 1 gr) pour le poids, d'une latte (précision 1 mm) pour la longueur alaire et d'un pied à coulisse (précision 0,1 mm) pour les autres longueurs.

A certains nids, pour éviter un temps de manipulation trop important des jeunes, une partie seulement des paramètres sont mesurés. Nous notons toutefois l'évolution de la coloration, de l'ouverture de l'œil et du plumage (émergence des plumes, perte des gaines ...).

Les émissions vocales des jeunes sont enregistrées sur le terrain avec un appareil UHER 4400 et un micro UHER M534. Les enregistrements sont réalisés à partir du trou d'envol, au niveau de la chambre du nid en plaçant le micro dans le caisson d'accès où à l'air libre. Dans le dernier cas, les poussins sont sortis du nid et maintenus au chaud (+ 35°C) ensemble ou isolément. Ces enregistrements sont analysés à l'aide du sonographe KAY ELECTRIC COMPANY, modèle 7029A du service d'éthologie du Professeur J.C. RUWET, de l'Université de Liège.

## **2.5. ETUDE DES POPULATIONS PISCICOLES.**

L'étude de l'importance de la prédation du martin-pêcheur sur ses populations de proies nécessite une certaine connaissance de celles-ci. Le martin-pêcheur étant essentiellement piscivore, nous ne considérons que les poissons. Les résultats que nous obtenons à ce sujet sont partiels et leur précision dépend surtout du type de milieu prospecté.

### **2.5.1. Fleuve**

Vu l'impossibilité d'évaluer avec précision l'importance des populations piscicoles en Meuse, nous tirons parti des données disponibles au laboratoire. Il s'agit de données qualitatives (espèces présentes, espèces se reproduisant) et d'histogrammes de fréquence de tailles (DETOLLENAERÉ et MEURISSE-GENIN, com. pers.).

### 2.5.2. Grosse rivière

En Lesse, nous disposons de résultats de pêches électriques réalisées à la confluence de l'Ywoigne et à Chaleux en 1967, par la station de Recherches des Eaux et Forêts (HUET et TIMMERMANS, com. pers.) et en 1980 par l'Unité de Recherches Piscicoles de l'Université de Liège (PHILIPPART et VRANKEN, com. pers.). Ces résultats comportent la liste des espèces, le nombre de poissons pêchés et pour les dernières, la taille des individus.

### 2.5.3. Petite rivière

Plusieurs estimations de densité sont réalisées sur la Molinee (Moulins) et sur le Flavion (Montaigle). La méthode des efforts de capture est appliquée (voir SEBER et LE CREN, 1967). Les captures sont réalisées par pêches électriques. Le matériel classique est composé d'un générateur de courant continu ELECTRO-PULLMAN (E.P.M.C.) d'une puissance de 4,5 C.V. généralement utilisé à une tension de 250 à 300 V et à une intensité de 1 à 2 A, d'une cathode d'une dizaine de mètres composée de deux cables reliés par une série de barreaux métalliques espacés de 25 cm. Cette dernière est placée en amont du secteur et sert également de barrière électrique. La pêche est réalisée en balayant systématiquement la rivière avec une anode circulaire, grillagée, de 30 cm de diamètre et les poissons sont récoltés à l'aide de deux ou trois épuisettes (section : 60 x 40 cm, mailles de 0,5 cm de côté). L'efficacité de ce matériel pour la capture des chabots, surtout des petits individus, est faible. Une estimation de densité est alors réalisée en utilisant un matériel plus adapté pour la capture des petites espèces, mis au point par R. KAISER et Y. MINE.

Il s'agit d'un double jeu de petites anodes et épuisettes (section de  $\pm 4 \text{ dm}^2$ , mailles de 1 mm de côté). La pêche est effectuée par deux personnes, chacune manipulant une anode et une épuisette. Cette technique permet de balayer la rivière mètre par mètre, de repérer plus facilement les petits poissons et de les conduire dans l'épuisette.

La longueur des poissons capturés est relevée à l'aide d'une planche à mesurer, avec une précision de 1 mm.

### 2.5.4. Etang

Des renseignements sont demandés aux propriétaires sur les espèces présentes, les repeuplements ...

## CHAPITRE III

### Cadre géographique et présentation des nids étudiés

Avant d'exposer les résultats, il nous reste à situer le cadre géographique de notre travail et à présenter les nids ayant fait l'objet d'une étude.

#### 3.1. CADRE GEOGRAPHIQUE.

Tous les nids visités sont situés en Belgique, au sud du sillon Sambre-Meuse, dans les régions du Condroz et de la Fagne-Famenne (fig. 3.1). La brève présentation que nous en faisons est très largement inspirée de SYMOENS (1957).

La dépression de la Fagne-Famenne, due à un large affleurement des schistes du dévonien supérieur, a une altitude de 180 à 200 m. Le sol y est argileux et humide.

Les terrains du Condroz appartiennent surtout au dévonien et au carboniférien, les calcaires y sont fréquents. Les points culminants sont situés aux environs de 300 m.

Du point de vue des températures, l'isotherme annuel de 8°C marque à peu près la limite sud de la région concernée. L'isotherme annuel de 9°C suit à une dizaine de km au sud l'axe Sambre-Meuse; au niveau de la vallée mosane, il décrit toutefois une forte anse vers le sud et ce, jusque Givet. L'amplitude des variations de température est prononcée, c'est en effet dans la basse vallée de la Lesse et dans la région de Rochefort que la variation diurne de température de l'air est la plus forte de Belgique (6,7°C en janvier, 13,5°C en juillet, 10,5°C pour l'ensemble de l'année). La variation mensuelle y est aussi importante (21°C en janvier, 31,4°C en mai, 27,3°C en juillet) ainsi que la variation annuelle : 48,1°C à Rochefort.

La moyenne annuelle des précipitations en Ardenne, région où certains des cours d'eau visités prennent leur source, est de 1000 à 1300 mm selon l'altitude. Dans la région où nous travaillons, cette moyenne est de 800 à 900 mm.

#### La Lesse

Une part importante de notre travail est réalisée en Lesse. Cette rivière est un affluent de la Haute-Meuse belge. Elle prend sa source dans les Ardennes sur le plateau de Recogne, à une altitude d'environ 500 m.

Elle s'écoule dans la direction nord-ouest et traverse trois régions bien définies au point de vue géologique, lithologique et géographique, à savoir : l'Ardenne, la Famenne et le Condroz.

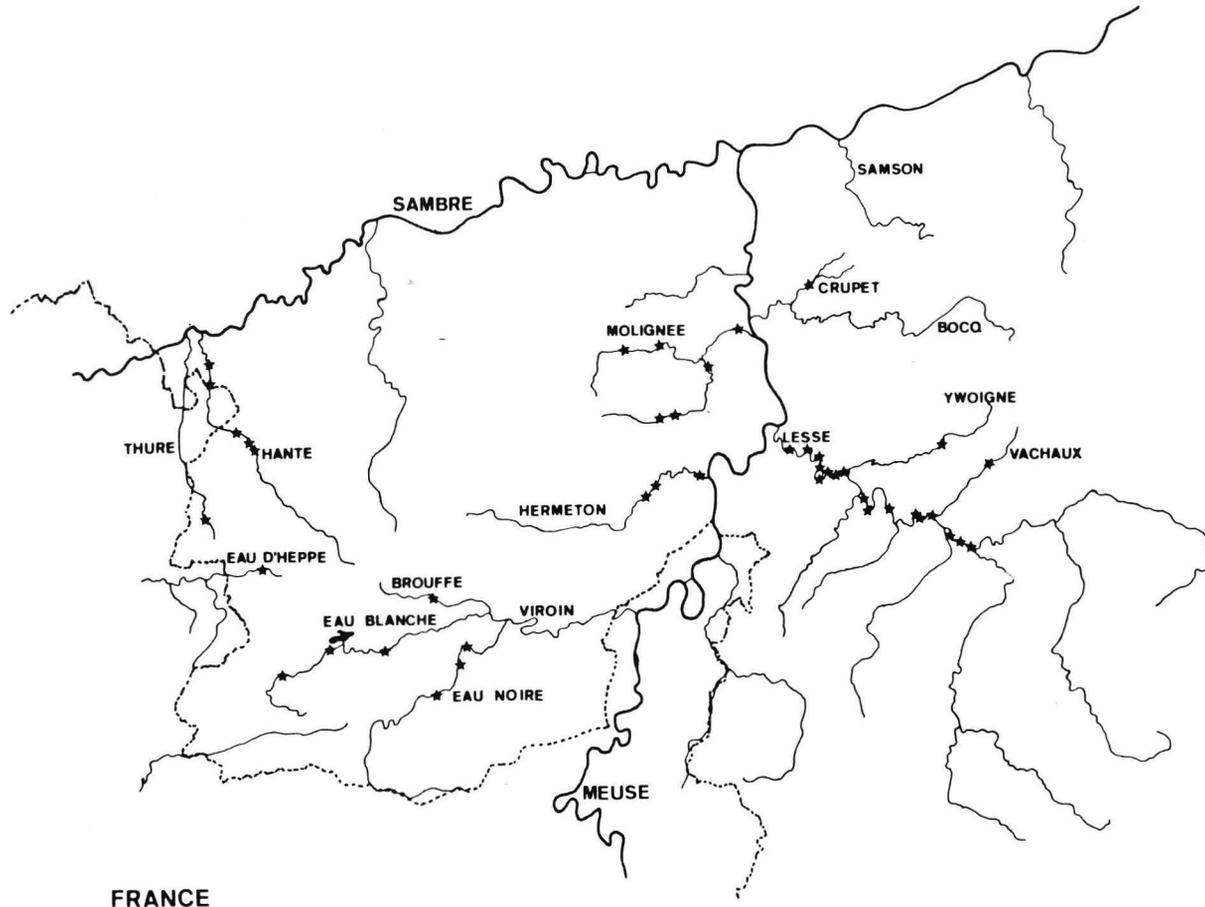


FIG. 3.1. : Rivières prospectées et sites de nidification des martins-pêcheurs (★).

La zone étudiée est la partie comprise entre Lessive et Anseremme (confluent avec la Meuse). Ce secteur d'environ 40 km où la largeur moyenne de la rivière est comprise entre 18 et 25 m est considérée par HUET (1951) comme une zone à barbeau de type supérieur. On peut y distinguer deux tronçons. De Lessive à Houyet, la Lesse traverse la dépression de la Famenne; son lit est souvent profond, son cours lent et les berges abruptes sont nombreuses et longues. Dans cette région, la vallée a une affectation essentiellement agricole (cultures et prairies). De Houyet au confluent, la rivière entaille le Condroz; les secteurs profonds sont moins étendus, le cours est plus rapide et les berges verticales sont plus rares et plus courtes. La pression touristique dans cette zone est très importante de Pâques à septembre (location de kayaks (+ 1000 embarcations), campings, pêche ...).

Dans la région considérée, l'eau est de type condruzien, c'est-à-dire bien minéralisée avec une forte prédominance des ions  $\text{Ca}^+$  et  $\text{HCO}_3^-$  (SYMOENS, 1957), ce qui assure une bonne productivité biologique (MICHA, 1977). La qualité des eaux est généralement satisfaisante. Toutefois, une eutrophisation est perceptible surtout en été et en période d'étiage (DESCY, EMPAIN et LAMBINON, 1981). Notons encore de fortes turbidités passagères et relativement localisées, dues au rejet d'eau de marbreries (Hour-Havenne) ou de lavage de graviers (carrière de Jemelle).

Le régime hydrologique moyen calculé à partir des relevés effectués à Gendron-Celles pendant les années 1968 à 1978 (IRM, 1983<sub>b</sub>) est représenté à la fig. 3.2. L'étiage se marque principalement en septembre avec une moyenne de  $4,0 \text{ m}^3/\text{sec.}$  et c'est en février que le débit est le plus élevé atteignant une moyenne de  $32,6 \text{ m}^3/\text{sec.}$  Entre ces deux valeurs, le débit croît et décroît régulièrement. L'examen des débits journaliers (fig. 3.3) montre l'existence de crues importantes et brutales qui apparaissent tard dans la saison. Ces crues, nous le verrons plus loin, ont une grande influence sur les populations de martin-pêcheurs. Notons encore que le débit est parfois très faible (ex. :  $0,7 \text{ m}^3/\text{sec.}$ , le 25.8.76 (IRM, 1978<sub>b</sub>)).

### La Mollignée et le Flavion

La Mollignée et son principal affluent, le Flavion, constituent notre seconde zone d'étude. Appartenant au bassin de la Haute-Meuse belge et situées dans le Condroz, ces rivières d'environ 5 m de large traversent d'abord des régions où l'agriculture domine, ensuite des contrées plus boisées. Les berges verticales y sont assez rares.

Le Flavion et la Mollignée dans la majeure partie de son cours, sont des rivières de type salmonicole (HUET, 1949); la partie inférieure de la Mollignée peut toutefois être considérée comme une zone à ombre. Notons que la présence de piscicultures et d'étangs dans les vallées explique que des poissons non caractéristiques de ces zones piscicoles (carpes, gardons,...) s'y trouvent.

Les eaux sont également de type condruzien (SYMOENS, 1957; SCHILTZ, 1981). Le niveau de pollution est généralement faible bien qu'une eutrophisation puisse s'observer dans les cours supérieurs (SCHILTZ, 1981; LE POLAIN & al., 1981) et lors de l'étiage. En aval de l'usine de Moulins, il existe une forte pollution due aux rejets de sulfate de cuivre (DESCY, EMPAIN et LAMBINON, 1981). Comme l'indique la fig. 3.2, le régime hydrologique moyen établi à Warnant pour la période de 1969 à 1978 est semblable à celui observé pour la Lesse, à

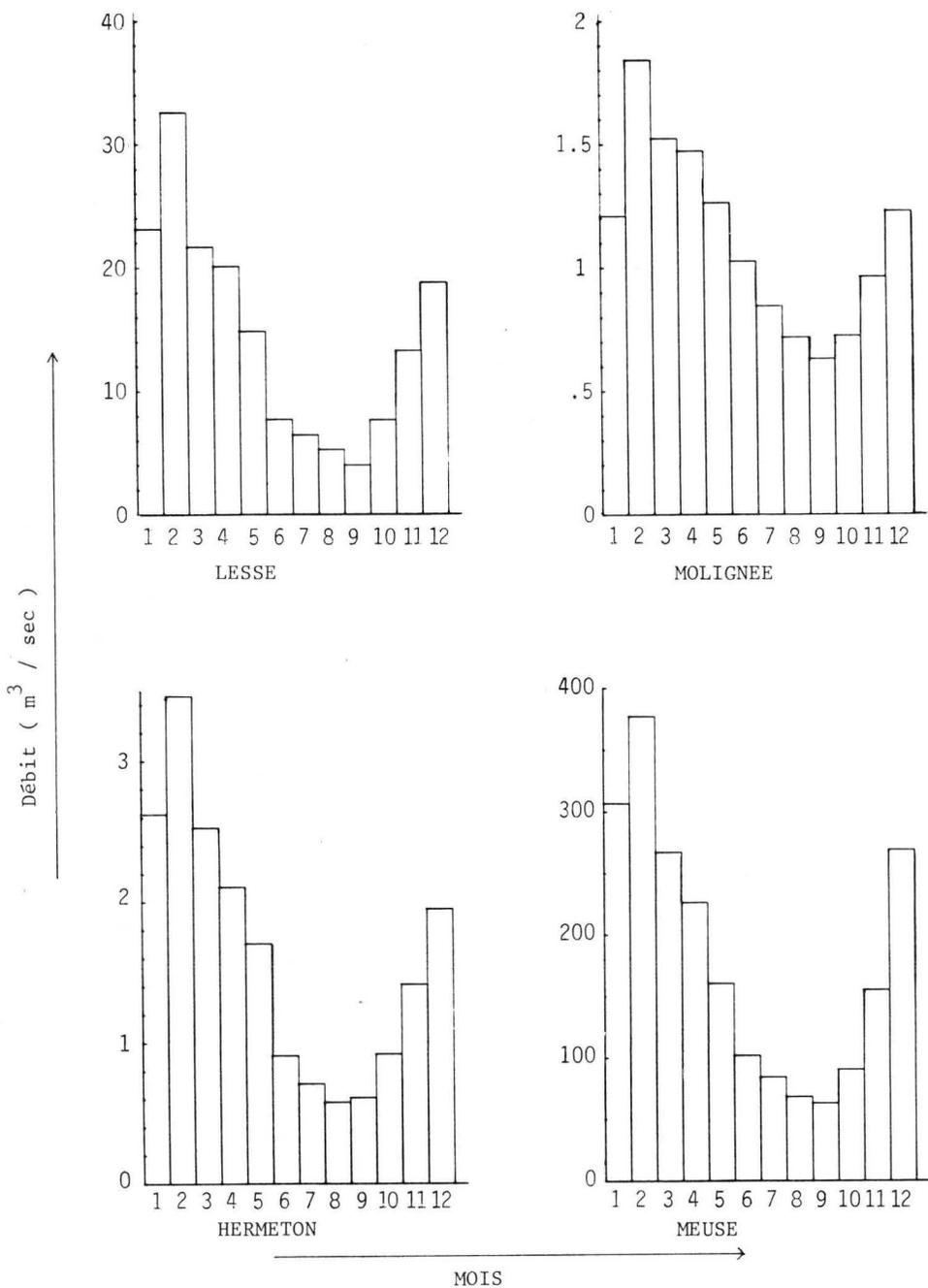


FIG. 3.2. : Débits mensuels moyens des cours d'eau où étaient établis des martins-pêcheurs étudiés en détail (d'après I.R.M., 1983 b).

savoir : un étiage en septembre (en moyenne :  $0,6 \text{ m}^3/\text{sec.}$ ) et un maximum en février (en moyenne  $1,8 \text{ m}^3/\text{sec.}$ ) (IRM, 1978 b). L'examen des débits journaliers montre aussi l'existence de crues brusques et importantes pouvant même se produire en été.

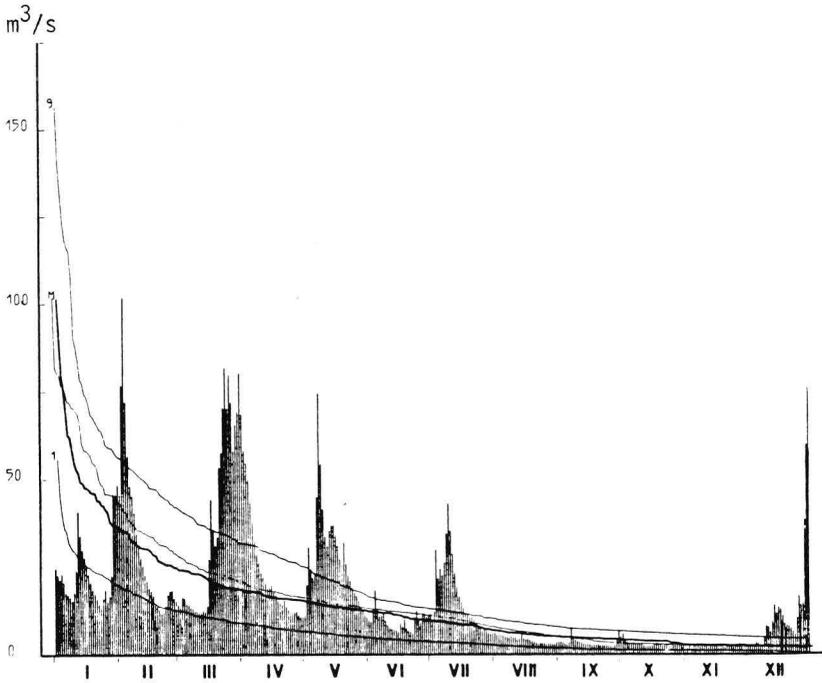


FIG. 3.3. : Débit journalier moyen de la Lesse à Gendron en 1978 (d'après I.R.M., 1983 b).

### L'Hermeton

En 1981, un nid est étudié sur l'Hermeton près de la confluence avec la Meuse. Il s'agit d'une rivière de la Fagne, d'une largeur d'environ 7 m dans le secteur considéré.

La partie supérieure du cours est altérée par les effluents de différentes agglomérations. La traversée de zones peu habitées et boisées permet ensuite une autoépuration qui assure une bonne qualité des eaux dans le cours inférieur (LE POLAIN, & al., 1981).

Le régime hydrologique présente un débit moyen minimal de  $0,58 \text{ m}^3/\text{sec.}$  en août et maximal de  $3,54 \text{ m}^3/\text{sec.}$  en février (IRM, 1983<sub>b</sub> : moyenne établie à Hastière pour la période 1968 à 1978) (Fig. 3.2). En ce qui concerne les crues, la même remarque que pour la Mollignée peut être faite.

## La Meuse

En 1980, après les inondations exceptionnelles du 21 juillet, un nid est étudié en Meuse, sur l'île de Dave. Peu d'observations étant réalisées à ce site, notons simplement qu'il s'agit d'un fleuve d'environ 100 m de large qui, malgré la régularisation du cours, est classé par SYMOENS (1957) dans la zone à barbeau. La fig. 3.2. reprend le débit mensuel moyen établi à partir des données recueillies de 1966 à 1978 à Amsin (IRM, 1983<sub>b</sub>). Il est maximal en février et minimal en septembre. Dans ce secteur, la qualité des eaux est bonne (IHE, 1980).

## Autres sites

Dans le cadre de l'étude de la dynamique des populations, une série de nids sont visités annuellement. La plupart d'entre eux ont été repérés par J. DOUCET (com. pers.). Généralement, ces nids sont situés sur de petites rivières de type salmonicole; on remarque toutefois que des étangs sont souvent présents à moins de 3 km des sites de nidification.

Les rivières concernées sont les suivantes :

- dans l'Entre-Sambre-et-Meuse : la Brouffe, l'Eau Blanche, l'Eau Noire, la Hante, l'Eau d'Eppe et la Thure
- à l'est de la Meuse : le Vachau (M. PAQUAY, com. pers.), l'Ywoigne et le Crupet.

## **3.2. NIDS ETUDIÉS.**

Parmi les nids visités, nous choisissons pour notre travail, ceux occupés répondant le mieux aux critères suivants :

- possibilité de placer un caisson d'observation permettant d'accéder facilement à la chambre du nid;
- proximité d'un chemin carrossable;
- absence d'éléments perturbateurs aux alentours (personnes susceptibles de repérer nos allées et venues et de déranger les oiseaux, taureaux...);
- relative proximité par rapport au laboratoire.

Six nids répondant à ces conditions sont étudiés en détail; d'autres, moins bien situés ne le sont que partiellement. Le tableau 3-I présente pour chacun des nids les renseignements généraux suivants : la localisation, la présence ou l'absence d'étangs dans le domaine de pêche des couples, l'année, la nichée, le nombre de jeunes et les paramètres étudiés. Les périodes concernées sont schématisés à la fig. 3.4. Pour plus de facilité, chaque nidification étudiée est représentée par un sigle de 3 lettres et 2 chiffres. Les lettres sont les premières du nom du lieu où se retrouve le nid. Le premier chiffre représente le dernier chiffre de l'année (5 = 1975, 6 = 1976, ... 0 = 1980), le second chiffre est l'ordre de la nichée (1 = 1ère nichée...).

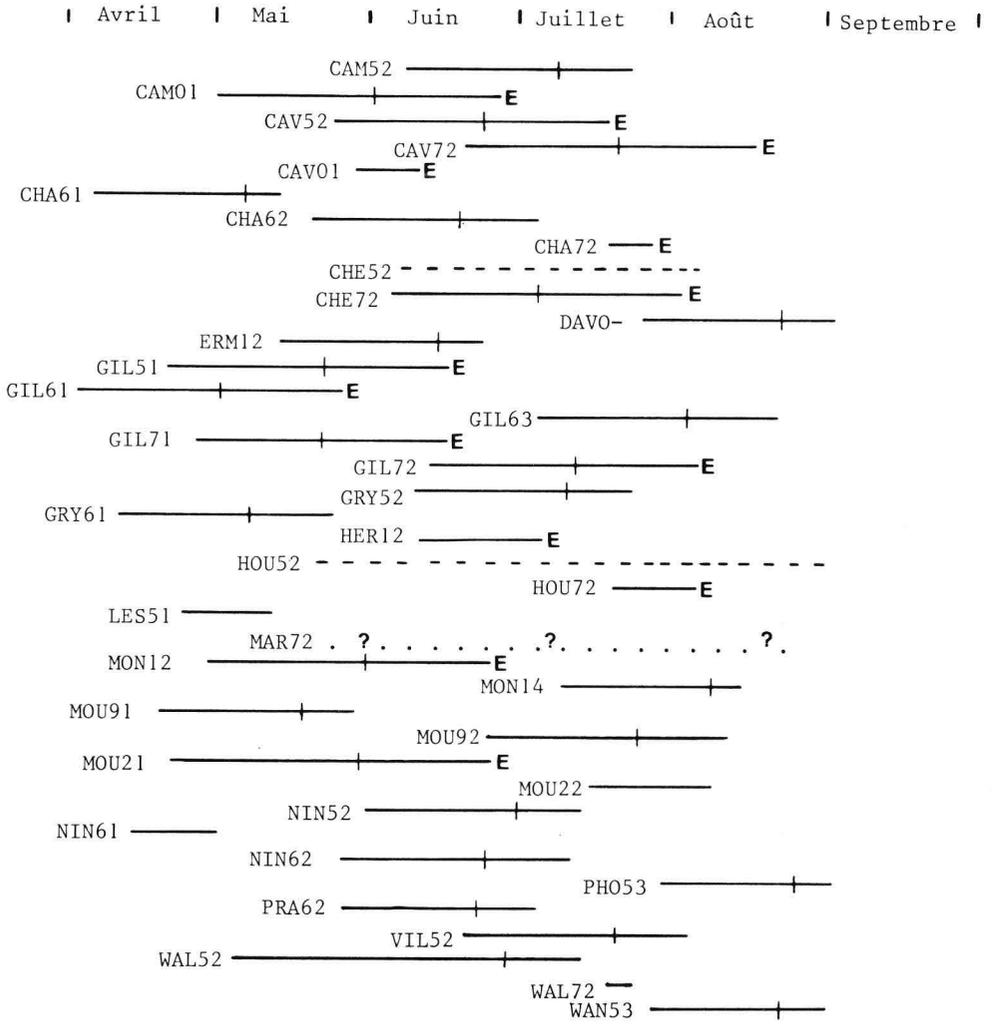


FIG. 3.4. : Périodes couvertes par nos observations.

- | : Ecllosion
- E : Envol de la nichée
- - - : Période imprécise
- . . ? . : Période inconnue

Tableau 3-I : Renseignements concernant les nids étudiés.

Type de prélèvements : - I, II, III : voir explication § 2.2.2.

- II (x):(x) : âge des jeunes au moment du premier prélèvement.

- III (x-j) : x = id., j = intervalle de temps entre les prélèvements suivants.

- \* : 1er prélèvement traité.

C. = Chabot / E. = Epinoche / G. = Gardon / L. = Loche / T. = Truite.

Sigle	Rivière	Lieu	Présence d'étangs à proximité	Année	Nichée	Nombre de jeunes
CAM 52	Lesse	Ciergnon site amont	+	1975	2ème	6
CAM 01	"	" "	+	1980	1ère	6
CAV 52	"	Ciergnon site aval	-	1975	2ème	5
CAV 72	"	" "	-	1977	2ème	6
CAV 01	"	" "	-	1980	1ère	8
CHA 61	"	Chaleux	-	1976	1ère	?
CHA 62	"	"	-	1976	2ème	6
CHA 72	"	"	-	1977	2ème	6
CHE 52	"	Chêrau	-	1975	2ème	?
CHE 72	"	"	-	1977	2ème	5
DAV 0?	Meuse	Dave	+	1980	?	7
ERM 12	Biemerée	Ermeton S. Biert	+	1981	2ème	6
GIL 51	Lesse	Gendron	-	1975	1ère	?
GIL 61	"	"	-	1976	1ère	6
GIL 63	"	"	-	1976	3ème	6
GIL 71	"	"	-	1977	1ère	7
GIL 72	"	"	-	1977	2ème	5
GRY 52	Lesse et ruisseau de la Font. St Ha.	Gendron (gare)	-	1975	2ème	6
GRY 61	"	"	-	1976	1ère	6
HER 12	Hermeton	Hermeton s/Meuse	-	1981	2ème	7
HOU 52	Lesse	Houyet	+	1975	2ème	6
HOU 72	"	"	+	1977	2ème	6
LES 51	"	Lessive	-	1975	1ère	?
MAR 72	Molignée	Maradret	+	1977	2ème	?
MON 12	Flavion	Montaigle	+	1981	2ème	7
MON 14	"	"	+	1981	4ème	6
MOU 91	Molignée	Moulins	+	1979	1ère	7
MOU 92	"	"	+	1979	2ème	6
MOU 21	"	"	+	1982	1ère	4
MOU 22	"	"	+	1982	2ème	?
NIN 52	Lesse	Ninie	-	1975	2ème	6
NIN 61	"	"	-	1976	1ère	?
NIN 62	"	"	-	1976	2ème	7
PHO 53	"	Petit Hour	-	1975	3ème	4
PRA 62	"	Praules	-	1976	2ème	6
VIL 52	"	Villers s/Lesse	-	1975	2ème	6
WAL 52	"	Walzin	-	1975	2ème	7
WAL 72	"	"	-	1977	2ème	5
WAN 53	"	Wanlin	-	1975	3ème	6

Tableau 3-I (suite)

Sigle	Etude du régime alimentaire				Etude de la croissance des jeunes		Etude du rythme d'activité des adultes	Remarques
	Type de prélèvements	Prop. sp. capt.	Etude de la taille	cons. pond.	Mensurations	Cris		
CAM 52	I	+	C.T.	-	-	-	-	-
CAM 01	III(+8-2)*	+	C.E.G.L.T.	+	+	partiel.	-	-
CAV 52	I	+	C.T.	-	-	-	-	-
CAV 72	II(+11)*	+	C.T.G.L.	-	-	-	-	-
CAV 01	III(+12-1)	+	C.E.G.L.T.	+	+	-	-	2 jeunes tués le 17ème jour.
CHA 61	I	+	C.	-	-	-	-	Nid détruit peu après l'éclosion.
CHA 62	I	+	C.T.	-	-	-	-	-
CHA 72	II(+17)	+	C.T.G.L.	-	-	-	-	-
CHE 52	I	+	C.T.	-	-	-	-	Récolte après l'envol.
CHE 72	II(+14)*	+	C.T.G.L.	-	-	-	-	-
DAV 0?	III(3-2)*	+	C.E.G.	+	+	+	partiel.	Mort échelonnée des jeunes.
ERM 12	III(0-2)*	+	C.E.G.T.	+	+	+	partiel.	-
GIL 51	I	+	C.T.	-	-	-	-	-
GIL 61	I	+	C.T.	-	-	-	-	-
GIL 63	I	+	C.	-	-	-	-	-
GIL 71	II(+10)*	+	C.T.G.L.	-	-	-	-	-
GIL 72	II(+8)*	+	C.G.L.	-	+	-	-	-
GRY 52	I	+	C.T.	-	-	-	-	-
GRY 61	I	+	T.	-	-	-	-	-
HER 12	III(3-2)	+	C.E.G.L.T.	+	+	+	partiel.	Mort d'1 jeune 3j. avant l'envol.
HOU 52	I	+	T.	-	-	-	-	-
HOU 72	II(+8)	+	C.T.G.L.	-	+	-	-	-
LES 51	I	+	C.T.	-	-	-	-	Nid détruit aux environs de l'éclosion.
MAR 72	I	+	-	-	-	-	-	Récolte après l'envol.
MON 12	III(2-2)*	+	C.E.G.T.	+	+	+	+	-
MON 14	III(1-2)*	+	C.E.G.T.	+	+	+	partiel.	Jeunes morts à 7 jours.
MOU 91	I	+	C.E.T.	-	-	-	-	-
MOU 92	I	+	C.E.T.	-	-	-	partiel.	Plus qu'un jeune à l'envol.
MOU 21	-	-	-	-	-	-	partiel.	-
MOU 22	-	-	-	-	-	-	partiel.	Jeunes morts à + 7 jours.
NIN 52	I	+	C.T.	-	-	-	-	-
NIN 61	I	+	T.	-	-	-	-	Détruit aux environs de l'éclosion.
NIN 62	I	+	T.	-	-	-	-	-
PHO 53	I	+	C.T.	-	-	-	-	-
PRA 62	I	+	C.T.	-	-	-	-	-
VIL 52	I	+	C.	-	-	-	-	-
WAL 52	I	+	C.	-	-	-	-	-
WAL 72	II(+18)	+	C.G.L.	-	-	-	-	Détruit avant l'envol.
WAN 53	I	+	C.	-	-	-	-	-

## Légende :

Prop. sp. capt. : proportion des espèces capturées.  
 Cons. pond. : consommation pondérale.



Photo : A. KEULEN.

## CHAPITRE IV

### Composition du régime alimentaire

Lorsqu'on étudie le régime alimentaire d'un prédateur, la première étape consiste évidemment à déterminer les différentes catégories de proies. La contribution relative de chacune d'entre elles est ensuite établie.

Dans le cadre de ce travail, un grand nombre d'échantillons est traité. Il serait dès lors fastidieux de décrire systématiquement chaque cas. C'est pourquoi nous préférons donner en annexe (tableaux A - I et II)\* les résultats bruts et présenter ici les tendances générales qui s'en dégagent.

#### 4.1. GENERALITES.

Les martins-pêcheurs étudiés ont un régime alimentaire presque exclusivement piscivore. Des poissons des taxons suivants sont consommés :

- Esocidés : le brochet
- Thymallidés : l'ombre
- Salmonidés : la truite
- Cyprinidés : la carpe
  - le barbeau
  - le hotu
  - le goujon
  - le gardon
  - la tanche

et parmi les espèces possédant 2 rangées de dents pharyngiennes et pour lesquelles la détermination taxonomique n'est pas poussée plus loin : les ablettes, le chevaine, la vandoise, le vairon et peut-être le rotengle,

- Cobitidés : la loche franche
- Gastérostéidés : l'épinoche
- Cottidés : le chabot
- Percidés : la perche
  - la grémille
  - le sandre.

Mises à part l'anguille et la lamproie de Planer, cette liste reprend tous les taxons régulièrement présents dans notre région. Comme on sait, par ailleurs, que l'anguille et la lamproie sont parfois prélevées (EASTMAN, 1969; IRIBARREN et NEVADO, 1982; DOUCET, com.pers.), cela signifie que tout poisson de petite taille (cf. chapitre 5) est susceptible d'être capturé par le martin-pêcheur.

---

\* Les tableaux dont l'indice commence par la lettre "A" sont reportés dans les annexes.

Les autres types de proies sont très rares dans le régime alimentaire des oiseaux étudiés. Deux exceptions cependant : à CAM01, nous trouvons 36 larves de coléoptères (principalement des dytiscidés) et 3 hémiptères aquatiques (notonectidés ou corixidés) sur 1788 proies (2,2 %) tandis qu'à MON12, nous comptons 48 batraciens, 10 larves de dytiscidés, 6 hémiptères et 5 coléoptères adultes sur 2590 proies (2,7%).

En dehors de ces deux cas, les proies autres que les poissons ne sont jamais présentes qu'en très petits nombres. Nous notons parmi les insectes : des coléoptères (adultes et larves, principalement de dytiscidés), des hémiptères aquatiques (corixidés ou notonectidés) et des odonates. En outre, des mandibules appartenant probablement à des orthoptères sont trouvées dans des échantillons récoltés en Lesse.

Une écrevisse est découverte dans les rejecta de DAVO-, il s'agit d'Orconectes limosus.

Des batraciens sont notés en nombre important à MON12 et des exemplaires uniques sont prélevés à GIL71 et à MOU92.

Quant aux mollusques, ceux trouvés dans les pelotes sont toujours très petits (longueur souvent inférieure à 2 mm). Ces animaux n'étant pas rares dans le régime alimentaire des poissons (KARANGWA, 1975; DETOLLENAERE, 1976; ROYAUX, 1976; RICHARD, 1980), nous pensons qu'ils proviennent de l'estomac des poissons consommés par les martins-pêcheurs. Nous notons d'ailleurs la présence d'Ancylus fluviatilis (MÜLLER), un petit gastéropode qui vit "fermement attaché aux pierres" (ADAM, 1960); nous voyons difficilement comment un martin-pêcheur pourrait en capturer régulièrement.

En bref, le régime alimentaire des martins-pêcheurs étudiés est, sauf deux exceptions, quasi exclusivement piscivore. Dans les lignes qui suivent, nous parlerons donc uniquement de ce régime piscivore si ce n'est pour apporter l'une ou l'autre précision. Un coup d'oeil rapide sur les tableaux repris en annexe (tableaux A - I et II) montre que la proportion relative des différents taxons varie d'un endroit à l'autre et pour le même site, d'un moment à l'autre. Nous examinons, ci-après, quelques tendances qui se dégagent de ces variations.

#### 4.2 IMPORTANCE DE LA COMPOSITION DE L'ICHTYOFAUNE LOCALE DANS LA COMPOSITION DU REGIME ALIMENTAIRE DU MARTIN-PECHEUR.

Les échantillons que nous traitons proviennent de nids situés dans divers milieux. Pour une première approche, nous regroupons nos résultats en fonction des caractéristiques principales du domaine de pêche des couples. Quatre analyses réalisées par DOUCET (1969) au sud du sillon Sambre-Meuse sont également incluses dans ce travail. Nous distinguons quatre grands types d'habitats : le milieu lentique (étang) et en milieu lotique : les rivières salmonicoles, la zone à barbeau de type inférieur et la zone à barbeau de type supérieur (voir la classification de HUET, 1946 et 1951). Les échantillons se répartissent comme suit :

- en milieu lentique : l'étang de Virelles (DOUCET, 1969)
- en rivière salmonicole : le Flavion : MON12 et 14  
la Mollignée : Warnant (DOUCET, 1969),  
MOU91 et 92  
l'Hermeton : HER12  
le Crupet : Crupet (DOUCET, 1969)

- en zone à barbeau de type supérieur :

la Lesse : CAM52 et 01; CAV52, 72  
et 01; CHA61, 62 et 72; CHE51 et 72;  
GIL51, 61, 63, 71 et 72; GRY52 et 61;  
HOU52 et 72; LES51; NIN52, 61 et 62;  
PH053; PRA62; VIL52; WAL52 et 72; WAN53.

- en zone à barbeau de type inférieur : la Meuse : DAV0-.

Lorsque plusieurs échantillons sont prélevés sur le même site, nous calculons

- le pourcentage des espèces capturées pour chaque nidification;
- la moyenne des pourcentages des nidifications d'une même année;
- la moyenne des pourcentages obtenus pour différentes années.

Le dernier chiffre est repris dans le tableau 4.1. Pour la Lesse, où les domaines de pêche sont relativement semblables, nous considérons la moyenne des pourcentages obtenus à chaque site.

A Virelles, le nid étudié par DOUCET (1969) est établi sur l'Eau Blanche à 300 m environ du lac (+ 120 ha). Le régime alimentaire des oiseaux est constitué presque exclusivement de cyprinidés (91 %). On y trouve également des perches (5 %) et un peu de grémilles et d'épinoches (2 et 2 %). La quasi absence des espèces de rivières montre que les martins-pêcheurs tirent profit de l'ichtyocénose du lac.

Dans les pelotes de réjection récoltées le long des rivières salmonicoles, nous observons une majorité de chabots, d'épinoches et de truites. Or, on sait que les espèces dominantes des zones à truite sont la truite et le chabot. Remarquons que dans la plupart des cas, les martins-pêcheurs qui nichent le long des petits cours d'eau exploitent aussi des étangs. Ce fait explique souvent la présence d'épinoches, de perches et de cyprinidés, parmi lesquels on trouve une majorité de gardons.

En Lesse, le régime alimentaire des martins-pêcheurs est encore constitué de 30 % de chabots; ce sont toutefois les cyprinidés qui sont les plus nombreux (plus de 50 %) avec comme espèces principales le vairon, le chevaîne et la vandoise, l'ablette et le goujon (tableau A-II). L'ichtyofaune de la Lesse comprend encore les espèces typiques de la zone à truite et à ombre (truite, chabot, ombre) mais les espèces dominantes sont les cyprinidés d'eau courante (vairon, chevaîne, vandoise, goujon, hotu, barbeau, ablette spirilin).

Dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs de DAV0-, nous trouvons 80 % de cyprinidés parmi lesquels domine le gardon (tableau A-II); 16 % de perche et 2 % de sandre. L'ichtyofaune de la Meuse comprend surtout des cyprinidés d'eau lente (gardon, brème, tanche, rotengle) accompagnés de quelques espèces prédatrices (brochet, perche et actuellement, sandre).

Ces résultats montrent que la composition du régime alimentaire du martin-pêcheur est fortement influencée par la composition de l'ichtyofaune locale. En d'autres termes, nous constatons que les espèces les plus abondantes sont les plus pêchées.

Ce fait peut être mis en évidence de manière plus précise en Lesse. Nous disposons en effet de résultats de pêches électriques réalisées en 1967 à Houyet et à Chaleux par la Station de Recherches des Eaux et Forêts de Groenendael (TIMMERMANS, com. pers.). Remarquons que

TABLEAU 4-1 : Composition spécifique du régime alimentaire des martins-pêcheurs en fonction du type d'habitat dans le domaine de pêche (en % de N).

Territoire de pêche : type de zone pisci- cole d'Huet (1946/51)	RIVIERE : ZONE A TRUITE					RIVIERE : ZONE A BARBEAU DE TYPE SUPERIEUR	FLEUVE : ZONE A BARBEAU TYPE INFERIEUR	ETANG
Lieu : rivière site	Flavion Montaigle	Molignée Warnant	Hermeton Moulins	Crupet Hermeton	Crupet	Lesse Divers (voir texte)	Meuse Dave	Virelles Virelles
Autre composante du territoire de pêche	étangs	1 étang	1 étang et Meuse	Meuse			étang et petits ruisseaux	rivière zone à truites
Nombre de sites étudiés	1	1	1	1	1	17	1	1
Nombre d'années étudiées	1	1	1	1	1	4	1	1
Nombre de nidifica- tions étudiées	2	1	2	1	1	29	1	1
TRUITE	19,5	13,3	10,6	2,9	3,0	3,4	0,2	-
OMBRE	-	-	0,7	-	-	1,2	0,1	-
BROCHET	0,02	-	-	0,3	-	0,2	-	-
CHABOT	51,8	33,9	27,0	71,5	76,8	29,5	0,8	0,04
LOCHE	0,02	-	0,1	1,4	-	7,0	-	0,04
CYPRINS	6,2	20,0	8,6	14,5	4,8	56,5	80,4	90,7
EPINOCHÉ	21,8	29,3	46,8	9,3	15,2	1,2	0,6	1,9
PERCHE	0,5	3,5	6,3	0,2	0,2	1,0	16,1	5,4
GREMILLE	0,1	-	-	-	-	0,1	-	2,0
SANDRE	-	-	-	-	-	-	1,9	-

l'efficacité de ces pêches, n'est que partielle en ce qui concerne les petits poissons (alevins, épinoches, vairons, loches, chabots...); l'abondance de ces derniers est donc sous-estimée. Comparons les histogrammes de fréquence établis à partir des résultats des pêches et ceux représentant la composition du régime alimentaire du martin-pêcheur aux sites les plus proches des endroits de pêche (NIN52, 61 et 62 et CHA61, 62 et 72). Nous constatons que les pics "chabot" et "cyprinidés" sont les plus importants de part et d'autre (fig. 4.1.).

La composition de l'ichtyofaune locale influence donc fortement le régime alimentaire du martin-pêcheur.

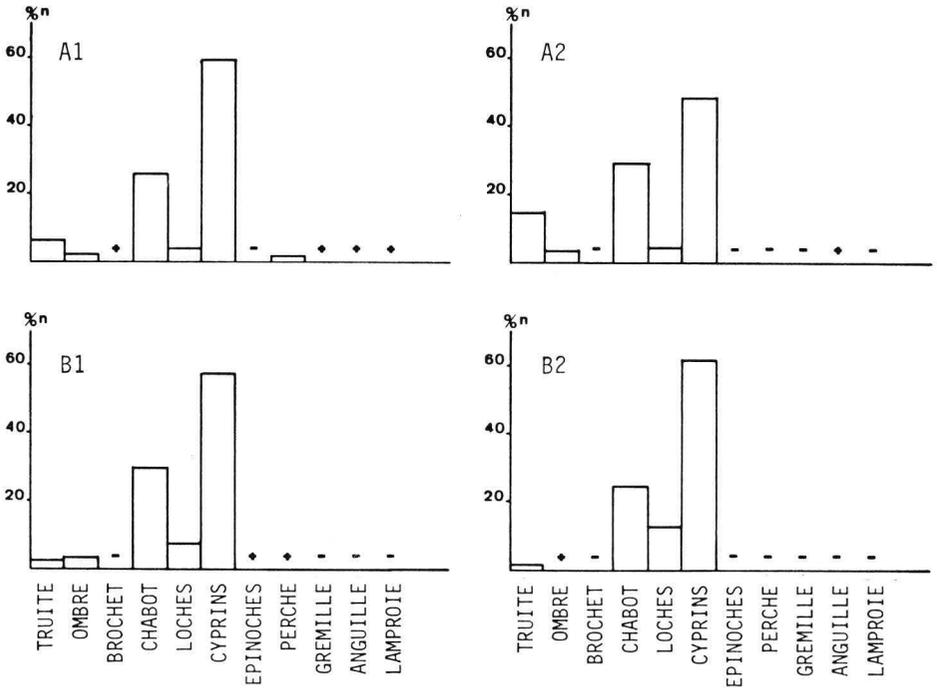


FIG. 4.1. : Comparaison des résultats obtenus lors d'échantillonnages piscicoles effectués par pêche à l'électricité (HUET & TIMMERMANS, comm. pers.) et de données relatives à l'analyse de pelotes de réjection de martins-pêcheurs en Lesse. A : pêches à l'électricité : 1 = Ninie; 2 = Chaleux. B : analyse de pelotes de réjection : 1 = NIN52, 61 et 62; 2 = CHA61, 62 et 72. + : % n < 0,5.

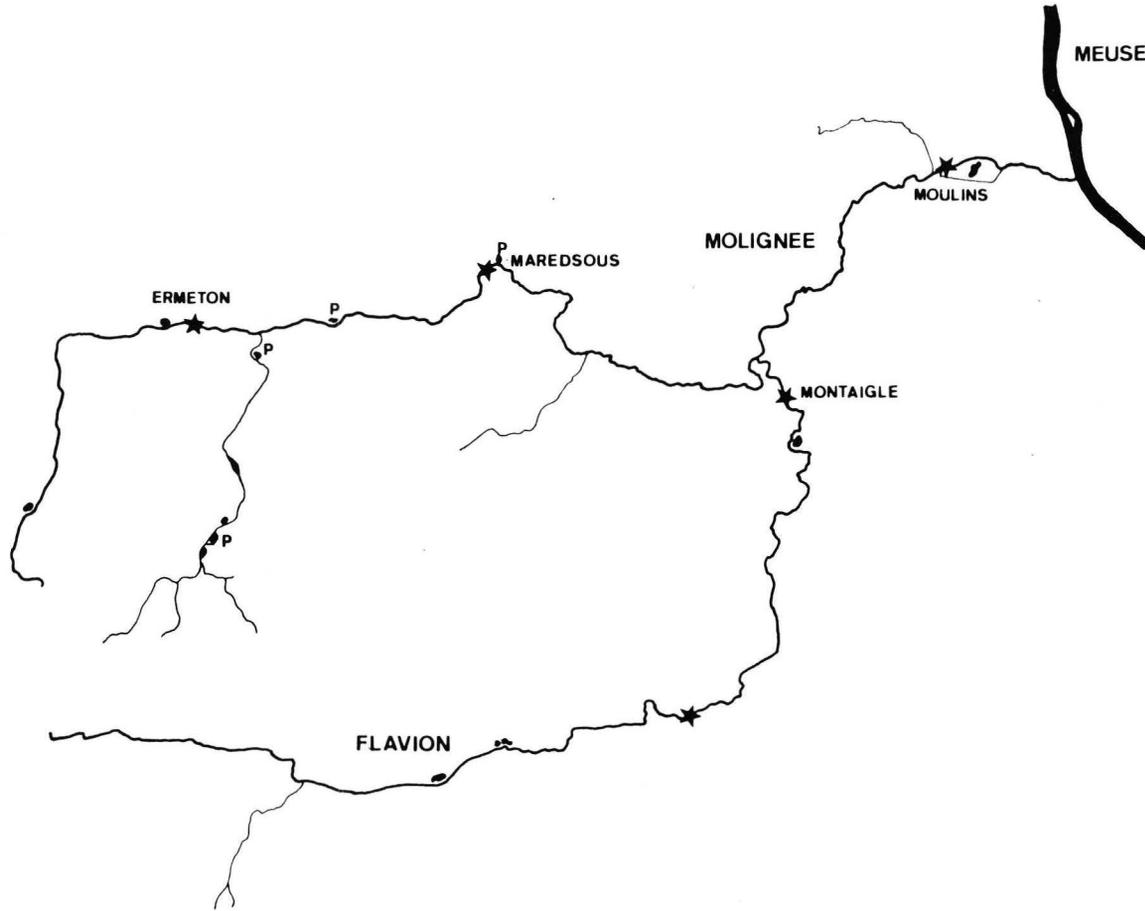


FIG. 4.2. : Sites de nidification des martins-pêcheurs étudiés dans le bassin de la Molignée et du Flavion.  
P : pisciculture; ★ : nid.

#### 4.3. IMPORTANCE DE LA DIVERSITE D'HABITATS DU DOMAINE DE PECHE.

Le domaine de pêche d'un couple de martins-pêcheurs est rarement homogène; plusieurs types de milieux peuvent y être rencontrés (rivière : faciès lentique et lotique, étang ...). Cette mosaïque d'habitats explique la composition spécifique du régime alimentaire à certains endroits.

Nous avons déjà signalé le cas des épinoches, cyprins et perches dans les domaines de pêche situés principalement en rivières salmonicoles. Nous pouvons également mentionner le cas du brochet. En Lesse, cette espèce est trouvée dans des pelotes récoltées non loin de frayères (HALLET, 1977). Comme la croissance de ce poisson est très rapide - JOHAL (1980) note une longueur de 9 à 20 cm chez des individus de la classe d'âge 0<sup>+</sup> et DOTRENS (1952) 17 et 24 cm respectivement chez les mâles et les femelles âgées d'un an - il est vraisemblable qu'à l'époque où les alevins quittent la frayère et se dispersent, leur taille est déjà trop importante pour permettre leur capture par le martin-pêcheur. La présence du brochet dans l'alimentation de ces oiseaux est donc liée à la proximité de frayères.

On peut aussi se demander si le domaine de pêche d'un martin-pêcheur est exploité de manière uniforme ou si la prédation est plus intense à certains endroits. Pour répondre à cette question, l'idéal serait d'utiliser des techniques de radio-repérage. N'ayant pu disposer du matériel adéquat, nous présentons ici des résultats qui permettent simplement de dégager certaines tendances.

En 1977, à Maredret, nous avons découvert un terrier creusé dans une berge de la Mollignée à une vingtaine de mètres des premiers bassins d'une pisciculture (MAR72). Au tableau 4.II, nous reprenons les résultats de l'analyse des pelotes de réjection récoltées dans ce terrier (MAR72), ceux de pelotes provenant de Montaigne (MON12 et 14), un nid situé dans le même bassin hydrographique à 5,5 km de Maredret, de même que les résultats des pêches électriques réalisées dans la Mollignée à Maredret en 1975 et 1976 (DETOLLENAERE, 1976) et enfin, la liste des espèces de poissons élevés, stockés ou simplement présents dans la pisciculture (fig. 4.2.). L'examen des données montre que les chabots, poissons très abondants dans la rivière et qui constituent 52 % des proies à Montaigne ne constituent qu'1 % du régime des oiseaux de Maredret. par contre, les cyprins sont 8 fois plus pêchés à Maredret (47 %) qu'à Montaigne (6 %). Ils sont surtout représentés par le gardon (50 %) et la carpe (33 %), poissons abondants dans la pisciculture. Il est évident que les martins-pêcheurs de Maredret se sont alimentés principalement dans la pisciculture. Les poissons y sont très nombreux, bien visibles (absence de caches) et à proximité immédiate du nid. Il n'est donc pas étonnant que les bassins d'élevage constituent un endroit de pêche privilégié par rapport à la rivière où le peuplement ichtyologique est moins dense et où le lit caillouteux et accidenté ainsi que la végétation rivulaire offrent de nombreux abris aux poissons. L'expérience de KNIPRATH (1969) confirme d'ailleurs notre interprétation : dans une mare située près d'un nid, il place des poissons; ceux-ci ne peuvent ni se cacher ni se disperser. Dans ces conditions, il constate que chaque tentative de capture se solde par un succès.

Un second nid (ERM12) situé à 1 km d'une autre pisciculture est étudié, les pelotes recèlent également une forte proportion d'espèces faisant l'objet d'élevage piscicole (65 % de gardons, 8 % de brochets).

TABLEAU 4-II : Comparaison de la composition spécifique du régime alimentaire des martins-pêcheurs en rivière et en milieu d'élevage piscicole.

	Régime alimentaire des martins-pêcheurs		Résultats pêches électriques à Maredret en 1975 et 1976 *	Espèces présentes pisciculture de Maredret
	MON 12 / 14	MAR 72		
	% N	% N		
Truite	19,5	36,94	AA	+
Brochet	0,02	-	-	
Chabot	51,8	0,80	AA	
Loche	0,02	0,48	PA	
Cyprins	6,2	47,42	A	+
Gardon	86,5	50,0	A	+
Tanche	0,2	1,4	RR	+
Goujon	4,8	3,1	RR	+
Carpe	-	32,7	RR	+
autres espèces	8,3	6,8	R	+
indéterminés	0,2	6,1		
Epinoche	21,8	14,2	R	+
Perche	0,5	0,2	R	
Grémille	0,1	-		

\* DETOLLENAERE (1976)

AA : Très abondant

A : Abondant

PA : Peu abondant

R : Rare

RR : Très rare

+ : Présence

- : Absence

L'analyse des prélèvements de type 3 (§ 2.2.2.) montre qu'il existe parfois des variations prononcées du régime alimentaire pendant de courtes périodes. Dans certains cas, cela semble lié à une exploitation plus intense de l'un ou l'autre habitat. A Ciergnon (CAMO1) par exemple, le nid est situé au bord de la Lesse à proximité d'un étang. Dans les 6ème et 7ème prélèvements, soit pendant 4 jours, nous trouvons 27 larves de dytiques, ce qui représente 90 % des captures de cette proie pour l'ensemble de la période de nidification (+ 58 jours). Le martin-pêcheur exploite donc à ce moment, un milieu propice aux larves de dytiques (étang ?). Il en est probablement de même pour les gardons dont 97 % sont pêchés pendant une période de 6 jours qui coïncide d'ailleurs avec la période de capture des larves de dytiques.

En bref, ces résultats montrent que le domaine de pêche du martin-pêcheur, constitué d'une mosaïque d'habitats, n'est pas exploité de manière uniforme ni dans l'espace, ni dans le temps. Parmi les facteurs pouvant influencer l'intensité de pêche dans un milieu, l'accessibilité des proies (abondance, absence de retraites ...) joue un rôle important.

#### **4.4. IMPORTANCE DE LA BIOLOGIE DES POISSONS.**

Dans les pays tempérés, les poissons ne se reproduisent qu'une fois par an, la ponte pouvant dans certains cas être fractionnée (SPILLMANN, 1961; LAMBLLOT, 1977).

Pour une région et pour une espèce donnée, l'époque de la fraie est relativement constante. A la fig. 4.3., nous schématisons les périodes de reproduction des principales espèces de notre région (d'après PHILIPPART et VRANKEN, 1983).

Le temps d'incubation des œufs est plus ou moins long en fonction de divers facteurs, dont la température. Une grosse partie des œufs n'arrive jamais à maturité : chez le chabot par exemple, MANN (1971) estime que seulement 2 à 17 % des œufs pondus éclosent. Il signale que ces chiffres sont probablement sous-estimés. En outre, il faut remarquer que le chabot assure une garde parentale et donc une certaine protection (MORRIS, 1954).

La mortalité des alevins est aussi très importante. MATHEWS (1971) constate que chez le gardon, 98,1 à 99,9 % des alevins meurent dans les 2 à 3 premiers mois et qu'au cours du reste de l'année, 53,5 à 92,3 % des survivants meurent encore. Des taux de mortalité élevés sont cités par tous les auteurs qui ont étudié ce problème et ce, quelle que soit l'espèce envisagée (MANN, 1971; EGGLESHAW et SCHACKLEY, 1977; MORTENSEN, 1977; PENAZ, PROKES et WOHLGEMUTH, 1978 ...). La mortalité varie selon le milieu, les conditions climatiques, la densité, la prédation ...

La croissance et la fécondité des poissons sont également très variables en fonction des espèces, des conditions du milieu, du climat... (PHILIPPART, 1970, 1975, 1979, 1980, 1981; CRISP, MANN et McCORMACK, 1975; GILLET, 1982; DUCHENE, 1983 ...).

Il résulte de ces phénomènes que, dans un milieu donné, la densité, la biomasse, la proportion relative, la taille des différentes espèces changent au cours du temps. Ces variations vont influencer le régime alimentaire du martin-pêcheur. Nous avons déjà mentionné au paragraphe précédent le cas du brochet. Nous verrons au chapitre 5 que cette



influence est très marquée lorsqu'on examine la taille des poissons capturés.

#### 4.5. DISCUSSION.

Le martin-pêcheur pratique une pêche à l'affût. Le plus souvent, il guette sa proie à partir d'un poste fixe; plus rarement, on l'observe volant "sur place" à la manière du faucon crécerelle, Falco tinnunculus L., (GEROUDET, 1961; GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980, obs. pers.). Lorsqu'il a repéré une proie, il plonge les yeux fermés, la saisit entre ses mandibules puis regagne un perchoir (EASTMAN, 1969).

A partir des résultats présentés et des données de la littérature, nous pouvons proposer une première ébauche de la stratégie de pêche du martin-pêcheur. L'oiseau, en quête de nourriture, se dirige vers un lieu de son domaine de pêche. Ce déplacement ne se fait pas au hasard: KUMARI (1978) remarque qu'il existe des postes d'affût préférentiels jalousement défendus contre les intrus. Cela suppose une connaissance du domaine de pêche et le "choix" de certains endroits. Nous avons noté (§ 4.3.) l'attrait que constituent les milieux poissonneux (pisciculture, par exemple). Dans le cas de la pisciculture de Marearet, le martin-pêcheur ne dispose que de très peu de perchoirs et il pêche le plus souvent à partir d'un vol "stationnaire". Le coût énergétique de ce mode de chasse est nettement plus élevé que celui de l'affût. Même si dans le cas évoqué, la dépense énergétique est en partie compensée par le fait que le nid est très proche (quelques dizaines de mètres au maximum), la facilité de pêche paraît être un facteur important de la stratégie alimentaire du martin-pêcheur. Notons toutefois que, chez un autre alcedinidé, Halcyon senegalensis, où il existe également des postes d'affûts préférentiels, GREIG-SMITH (1979) n'a pu mettre en évidence aucune relation entre l'utilisation d'un perchoir et sa "profitabilité" exprimée en taux de réussite de chasse et en nombre de proies capturées par 100 min. d'affût. Elle ne tient cependant pas compte de la taille des proies qui varie de 15 à 60 mm et l'étude est réalisée en dehors de la période de nidification, à un moment où les besoins sont moindres. Par contre, JUNOR (1972) constate que depuis l'introduction de Limnothrissa miodon (BOULENGER), poisson pélagique, dans le lac Kariba, les Ceryle rudis vont se nourrir au large, jusqu'à 3 km des côtes. Cette observation ne s'explique que par l'attrait que constitue l'abondance, en pleine eau et en surface, de ces poissons.

La facilité de pêche est liée aux caractéristiques physiques et biologiques du milieu. KNIPRATH (1969) note l'influence négative de la profondeur, de la vitesse du courant, de la turbidité, de la pluie et de la présence d'abris pour le poisson (végétation rivulaire et aquatique, substrat ...). L'abondance des proies joue également un rôle. Remarquons que la facilité de pêche peut varier à court, moyen et long terme (par exemple, turbidité, importance de la végétation, abondance des proies ...).

Bien que nous disposons de peu de faits précis pour les illustrer, il est probable que d'autres facteurs interviennent également dans le "choix" d'un perchoir. Nous pensons, par exemple, à la tranquillité des lieux (§ 6.4.4.) et à la proximité relative du nid; EASTMAN (1969) constate à ce propos que le martin-pêcheur pêche rarement aux abords immédiats du nid.

Une fois posté, le martin-pêcheur observe une zone relativement restreinte, de l'ordre de quelques dizaines de m<sup>2</sup>. En volière, KNIPRATH (1969) note qu'il est capable de voir un poisson à une distance d'au moins 10 m. Le repérage est surtout dû au mouvement; chez les cyprins notamment, l'éclat blanc qui apparaît dans certaines positions est très vite perçu. La profondeur à laquelle l'oiseau peut capturer une proie dépend de la hauteur du perchoir : si celle-ci est de 60 cm, il pourra pêcher jusqu'à 40 cm de profondeur tandis qu'en partant de 80-90 cm, il atteindra 60 cm. Les perchoirs sont parfois placés très haut (jusque 4,8 m (HOLLICK, 1973)).

La probabilité de capture d'un individu de l'espèce X va dépendre de l'abondance des petits spécimens (moins de 10 cm -cf. chapitre 5) de cette espèce à l'endroit prospecté. Cette abondance est liée à la biologie de l'espèce (taille maximale, préférence d'habitat, époque de reproduction, fraye groupée ou dispersée dans l'espace et dans le temps, grégarisme ...) aux conditions climatiques (réussite de la reproduction), à la compétition interspécifique, à la prédation ... L'aptitude de la proie à échapper au martin-pêcheur intervient également. Elle peut résulter du mimétisme, de l'immobilité, de la dissimulation dans la végétation, sous les pierres, de la répartition dans l'espace (poisson de fond, de surface) de la possibilité de reprêrer l'oiseau et de s'échapper ... Par son film, EASTMAN (1969) montre que le martin-pêcheur plonge les yeux fermés; un léger déplacement de la proie suffit donc à la soustraire à la prédation.

Bien que plus aléatoires, certains facteurs biologiques peuvent faciliter le repérage des proies. Chez les oiseaux marins, FEARE (1981) note le rôle des poissons prédateurs qui chassent les bancs de poissons vers la surface et les rendent ainsi plus vulnérables. Dans le même ordre d'idées, BOSHOFF (1978) suspecte un commensalisme entre une loutre et Ceryle rudis. Enfin, ARKELL (1979) observe une synchronisation entre l'activité maximale du martin-pêcheur géant, Megaceryle maxima et celle de sa proie principale, le crabe Potamon perlatum.

Les quelques expériences réalisées en volière par KNIPRATH (1969) indiquent que le martin-pêcheur préfère les petits poissons aux gros, les sveltes aux larges, les malades aux bien portants, les vivants aux morts. Ces différences disparaissent lorsque les oiseaux sont affamés.

On peut encore se demander si le martin-pêcheur est capable de distinguer différentes espèces de poissons. Certaines sont en effet plus faciles à pêcher que d'autres. Nous avons évoqué le cas des anguilles et des lamproies qui sont malaisées à maintenir et à ingérer (§ 2.2.1.). On sait, en outre, qu'après la capture, le martin-pêcheur gagne un perchoir et assomme généralement sa proie en lui frappant plusieurs fois la tête contre le support. KNIPRATH (1969) calcule une relation entre le nombre de coups (N) et la longueur (L) du poisson :

$$N = 2,85 \times L - 16,14 \quad (L \text{ en cm})$$

Les poissons de moins de 6 cm sont donc avalés vivants. Le nombre de coups infligés aux autres triple par centimètre supplémentaire. Les épinoches ont un traitement spécial, elles sont battues au niveau de la nageoire dorsale et le nombre de coups est plus élevé. EASTMAN (1969) observe un jeune martin-pêcheur essayant d'avalier une épinoche non tuée; les épines étant dressées, il finit par la rejeter. Ce comportement semble donc, au moins en partie, acquis. Le contact du poisson avec

l'intérieur du bec constitue peut-être un stimulus; ce contact est différent dans le cas de poissons lisses, comme la loche ou épineux, comme l'épinoche. De même un poisson mort offre moins de résistance qu'un poisson vivant, surtout s'il possède des structures épineuses. Ces quelques exemples montrent que le traitement de la proie après capture et donc, l'énergie dépensée pour cela, varie selon l'espèce. Aucun élément ne permet d'affirmer cependant que le martin-pêcheur distingue les différentes espèces de poissons dans la rivière et exerce un choix. EASTMAN (1969) note cependant l'absence de capture de vers, têtards ou tritons en présence de poissons.

En conclusion, il apparaît que le martin-pêcheur exploite plus intensément certains endroits de son domaine de pêche. Cela est lié, en partie, à la facilité de pêche déterminée notamment par l'abondance des proies et l'absence d'abri pour les poissons. D'autres facteurs tels que tranquillité, présence de perchoirs adéquats, proximité du nid, interviennent probablement aussi.

L'analyse de la composition spécifique du régime alimentaire montre que les espèces les plus capturées sont aussi celles qui sont les plus abondantes dans les milieux fréquentés.

Le martin-pêcheur semble donc être un prédateur opportuniste fréquentant les endroits les plus propices et prélevant les proies les plus accessibles.



Photo : A. KEULEN.

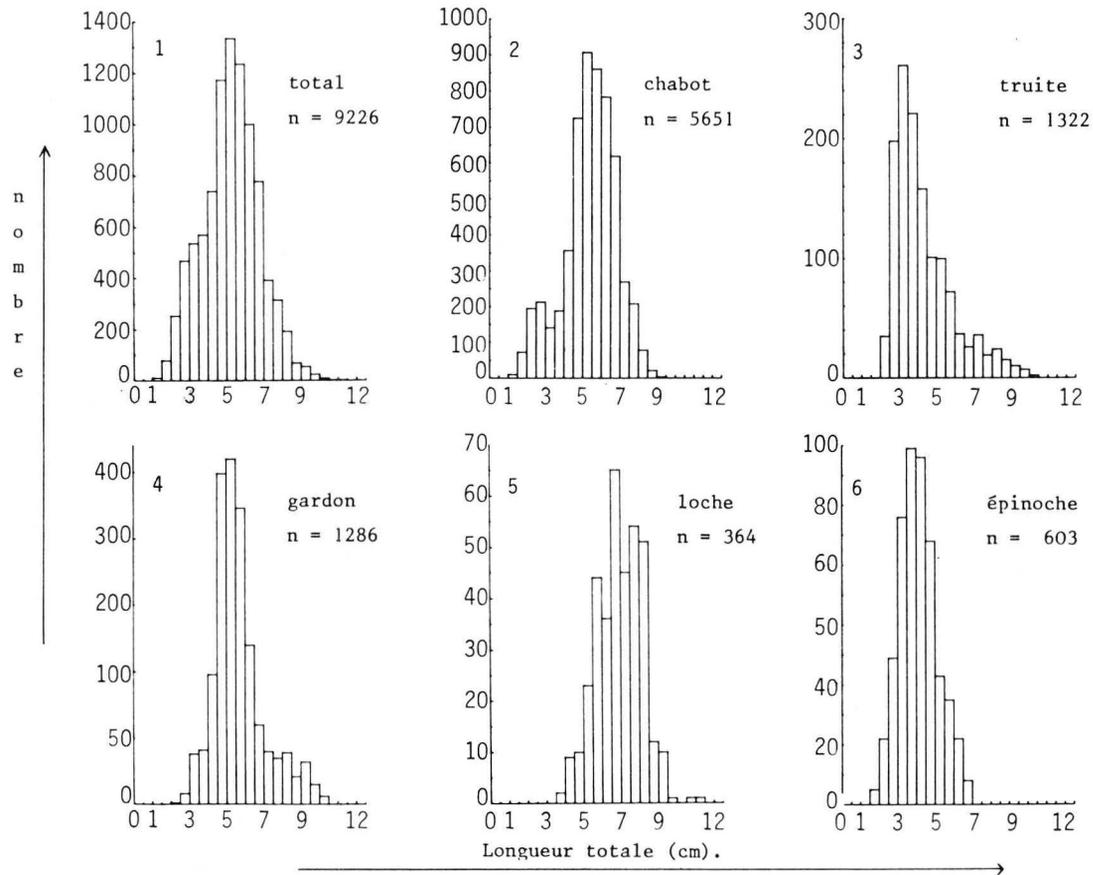


FIG. 5.1. : Histogrammes de fréquence de la taille des poissons capturés par le martin-pêcheur.

# CHAPITRE V

## Taille des poissons consommés

Une connaissance précise de la taille des proies consommées par un prédateur est intéressante à plusieurs points de vue. Elle permet d'une part de préciser les limites de la prédation et de définir les classes de taille susceptibles d'être capturées. D'autre part, la grosseur des proies est un facteur qui joue souvent un rôle important dans la stratégie de prédation; il est donc nécessaire que nous nous penchions sur ce problème.

Les cinq espèces suivantes sont étudiées : la truite fario et le chabot depuis 1975, le gardon et la loche franche depuis 1977 et l'épinoche à partir de 1979.

Dans ce chapitre, nous présentons un aperçu général des résultats pour l'ensemble de l'étude. Nous examinons ensuite les données pour chaque espèce séparément. Nous étudierons enfin les variations de la taille des poissons consommés au cours de la saison de nidification.

### 5.1. APERCU GENERAL.

#### 5.1.1. Ensemble des résultats

Le plus petit poisson pêché est un chabot de 1,3 cm et le plus grand, une loche franche de 11,2 cm.

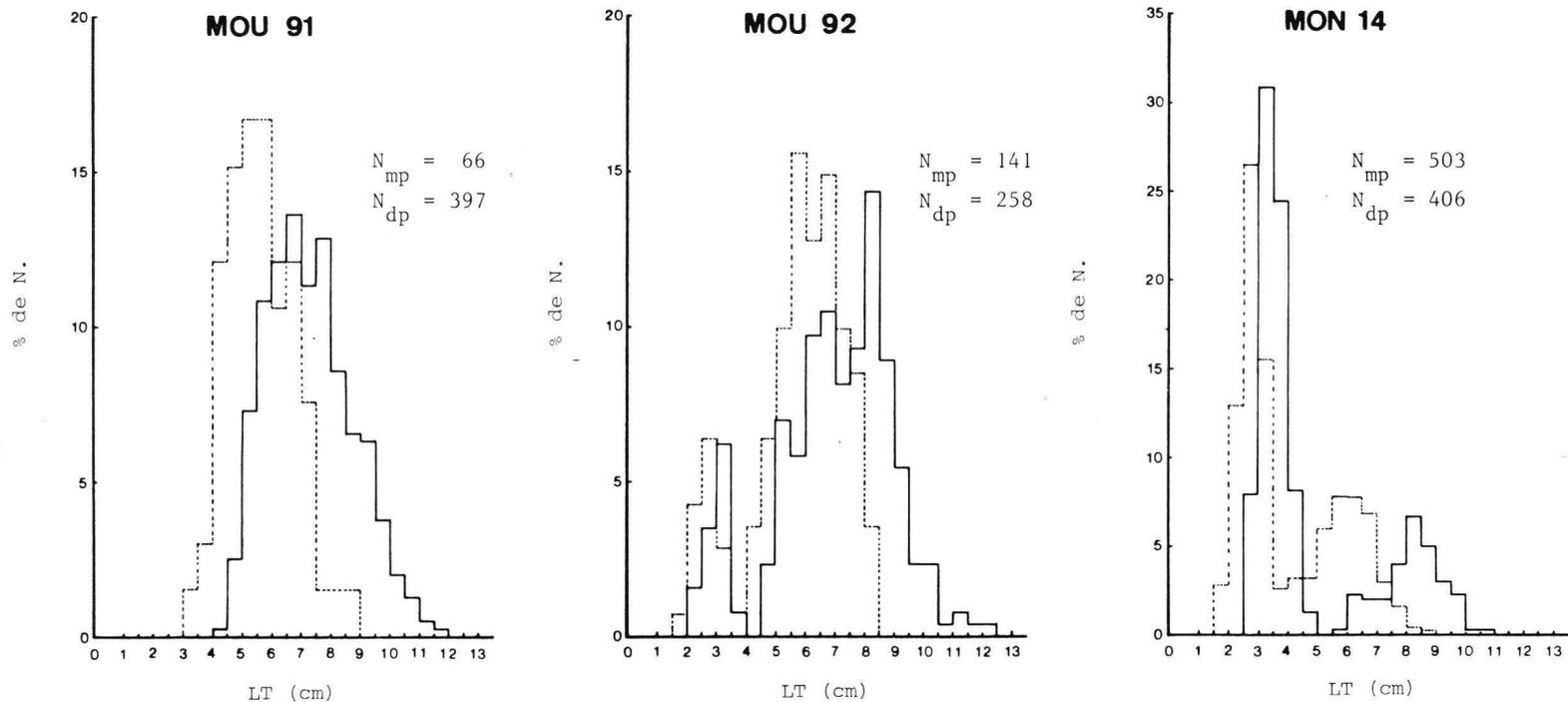
L'histogramme de fréquence présenté à la fig. 5.1.1. reprend l'ensemble des résultats obtenus, tous échantillons et toutes espèces confondues (tableau 3-I). Les 9226 mesures réalisées se répartissent comme suit : 5651 (61 %) pour le chabot, 1322 (14 %) pour la truite, 1286 (14 %) pour le gardon, 603 (7 %) pour l'épinoche et 364 (4 %) pour la loche franche.

La distribution des fréquences est unimodale, de mode 5-5,5 cm, de médiane 5,3 cm et de moyenne  $5,26 \pm 0,04$  cm ( $\bar{x} \pm t_{0,975} s/\sqrt{n}$ ).

L'allure générale de l'histogramme de fréquence rappelle celle d'une courbe de GAUSS. Les valeurs inférieures à la médiane sont toutefois regroupées en un plus petit nombre de classes (8 contre 11). Cette asymétrie est probablement un peu plus prononcée qu'il n'apparaît ici, les petits os sont en effet plus fragiles et une plus grande proportion d'entre eux sont cassés et ne peuvent être mesurés.

Le martin-pêcheur capture donc des poissons d'une longueur totale comprise entre 1,3 et 11,2 cm, la majorité d'entre eux (68 %) mesurant entre 4 et 7 cm.

On peut se demander si les distributions de fréquences de taille sont les mêmes pour toutes les espèces. L'examen rapide des figures 5.1., permet de répondre par la négative. Nous nous proposons donc d'examiner les résultats obtenus pour chaque espèce.



Périodes couvertes par  
 les pelotes : mai  
 les pêches : juin

juillet - mi-août  
 juillet - mi-août

juillet - mi-août  
 fin septembre

**FIG. 5.2** : Comparaison des distributions de fréquence de taille des chabots  
 - - - : dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs (mp) et  
 ——— : dans le domaine de pêche (dp).

### 5.1.2. Le\_chabot

Le plus petit chabot capturé mesure 1,3 cm (LT) ce qui correspond à la taille des alevins au moment de la résorption de la vésicule vitelline (0,9 à 1,2 cm d'après DORIER, 1942 et SMYLY, 1957). Le plus grand chabot mesure 9,2 cm, taille inférieure à la longueur maximale atteinte par l'espèce ( $\pm 12$  cm selon SPILLMANN, 1961). La longueur totale moyenne des chabots capturés ( $5,39 \pm 0,04$  cm) est légèrement supérieure à celle calculée pour l'ensemble des poissons ( $5,26 \pm 0,04$  cm).

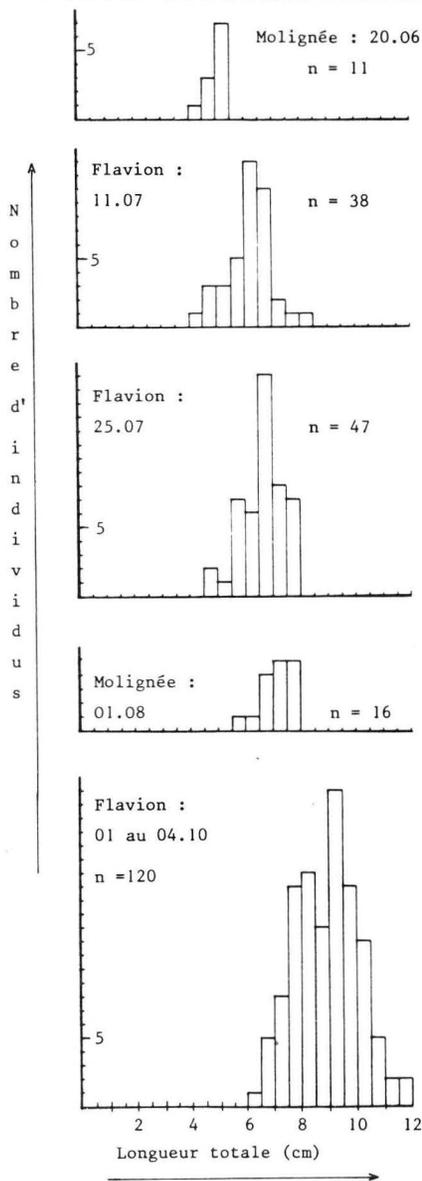
L'histogramme de fréquence est bimodal (fig. 5.1.2.) : un premier mode qui correspond à environ 16 % des individus se dessine entre 1 et 4 cm; un second beaucoup plus important s'étale entre 3 et 10 cm. Ce type de distribution suggère une influence de la structure de taille de la population de chabots. Les études de SMYLY (1957) montrent en effet qu'à la fin du premier été, les alevins atteignent en moyenne environ 3,5 cm et les poissons de seconde année 5 cm; la croissance est ensuite fortement ralentie. Le premier mode observé sur notre histogramme pourrait donc correspondre aux alevins de l'année et le second aux poissons plus âgés ( $\geq 1^+$ ). Pour vérifier cette hypothèse, il nous a paru intéressant de comparer les distributions des fréquences de taille des chabots capturés par les martins-pêcheurs et la structure de taille de la population de chabots dans le domaine de pêche concerné. Les données sur les poissons consommés proviennent des pelotes de réjection et celles relatives à la population, d'échantillonnages par pêches électriques.

Les trois cas ainsi étudiés sont les suivants :

- MOU91 :- nid situé en Mognée, au lieu-dit Moulins;
- le 25.05.79, prélèvement d'un échantillon de pelotes. Le nid contient 7 jeunes âgés d'environ 10 jours (1ère nichée); les poissons ont donc été pêchés pendant le mois de mai.
  - 3 pêches électriques réalisées dans la rivière en juin (le 06.06.79 à  $\pm 1,5$  km du nid, le 20.06.79 à  $\pm 500$  m et le 27.06.79 à  $\pm 1$  km).
- MOU92: - même nid que MOU91
- le 11.08.79, prélèvement de l'échantillon de pelotes. Le nid contient 6 jeunes âgés d'environ 18 jours (2ème nichée). Les poissons ont donc été pêchés pendant la seconde quinzaine de juillet et au début du mois d'août.
  - 3 pêches électriques réalisées dans la rivière en juillet et août (le 04.07.79 à  $\pm 400$  m du nid, le 01.08.79 à  $\pm 500$  m et le 08.08.79 à  $\pm 1$  km).
- MON14: - nid situé sur Te Flavion près du confluent avec la Mognée;
- l'échantillon comprend l'ensemble des pelotes régurgitées au nid par les adultes puis par les 6 jeunes âgés d'un jour. Il couvre la période du 8 juillet au 9 août 1981.
  - 1 pêche électrique réalisée le 28.09.81 sur la Mognée à environ 700 m du nid.

En 1979, les pêches électriques sont effectuées à l'aide du matériel traditionnel dont l'efficacité de capture pour les petites espèces est faible. En 1981, nous utilisons le matériel plus adapté à la capture des petites espèces (§ 2.5.), les résultats obtenus pour le chabot sont donc plus précis dans le dernier cas. Les résultats sont repris à la fig. 5.2.

A. Histogrammes de fréquence des tailles



B. Courbe de croissance

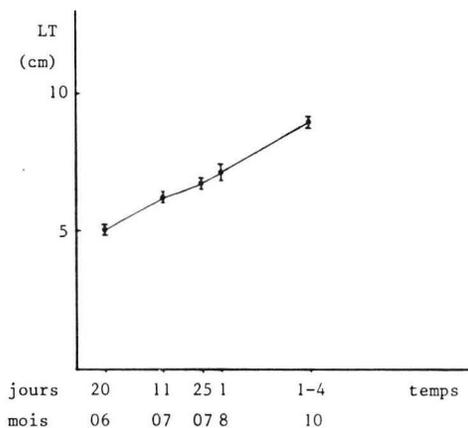


FIG. 5.3. : Croissance des truites fario d'âge 0<sup>+</sup> dans le bassin de la Malignée (LT = Longueur totale)(année 1979).

A MOU91, on observe un parallélisme des distributions de fréquence de taille des chabots de la population locale et des individus consommés par le martin-pêcheur. La longueur totale des derniers est comprise entre 3 et 9 cm tandis que celle des poissons pêchés par nous se situe entre 4 et 12 cm. Ce décalage peut provenir en partie du délai écoulé entre les périodes couvertes par les pelotes (mai) et par les pêches électriques (juin) et ce, à un moment où la croissance des poissons est importante (SMYLY, 1957). Il s'explique aussi par le fait que le martin-pêcheur n'ingère pas de chabot de plus de 9,2 cm.

Dans le second cas (MOU92), les échantillonnages piscicoles sont réalisés au cours de la période pendant laquelle les pelotes sont régurgitées. Les distributions de taille sont bimodales. Les premiers modes sont quasi superposés. Ils correspondent aux alevins de l'année, à cette époque disponibles dans la rivière. Pour les seconds modes, celui représentant la taille de chabots consommés par les martins-pêcheurs est décalé vers des valeurs plus petites (4 à 8,5 cm contre 4,5 à 12,5 cm). Ce décalage est dû à la non-capture des grands individus.

Le cas de MON14 est tout à fait similaire à celui de MOU92. Le décalage plus important entre les deux distributions s'explique par le délai de 2 mois écoulé entre le prélèvement des pelotes et l'échantillonnage piscicole.

Ces résultats montrent que la distribution de fréquence de taille des chabots capturés par le martin-pêcheur est fortement influencée par la structure de taille de la population exploitée. Toutefois, au delà de 9,2 cm, l'oiseau ne peut plus capturer ou ingérer les chabots. Passé cette longueur, les poissons échappent donc à la prédation.

### 5.1.3. La truite fario

Les 1322 données concernant la truite sont reprises à la fig. 5.1.3. La plus petite truite consommée par le martin-pêcheur mesure 2,2 cm et la plus grande 10,1 cm. Les truites sont donc capturées dès l'éclosion puisque SPILLMANN (1961) renseigne à ce stade une longueur de 1,5 à 2,5 cm. La moyenne des longueurs totales calculée pour la truite ( $4,32 \pm 0,08$  cm) est nettement inférieure à la moyenne générale ( $5,26 \pm 0,04$  cm).

La distribution des fréquences de taille est asymétrique : la majorité des truites capturées (87 %) ont une longueur comprise entre 2 et 6 cm, le mode étant de 3-3,5 cm. On peut se demander si cette répartition est liée à la distribution des tailles de la population de truites du domaine de pêche du martin-pêcheur.

La vitesse de croissance des truites est généralement importante mais elle varie en fonction des conditions du milieu (TIMMERMANS, 1974; EGGLESHAW et SHACKLEY, 1977; MORTENSEN, 1977). C'est pourquoi, en 1979, nous entreprenons des recensements piscicoles dans le bassin de la Molignée afin de réunir des données se rapportant à notre milieu d'étude. A la fig. 5.3., nous schématisons les résultats concernant les truitelles capturées. Nous écartons toutefois les données des pêches pour lesquelles nous récoltons moins de dix individus. Le déplacement des histogrammes de fréquence de taille de la classe d'âge 0<sup>+</sup> au cours du temps atteste d'une croissance rapide des poissons (fig. 5.3.A.). La longueur moyenne est de  $5,0 \pm 0,2$  cm, le 20 juin, et de  $8,9 \pm 0,2$  cm début octobre (fig. 5.3.B.). A cette époque, certains individus atteignent 12 cm et ne sont donc déjà plus capturables par le martin-pêcheur.

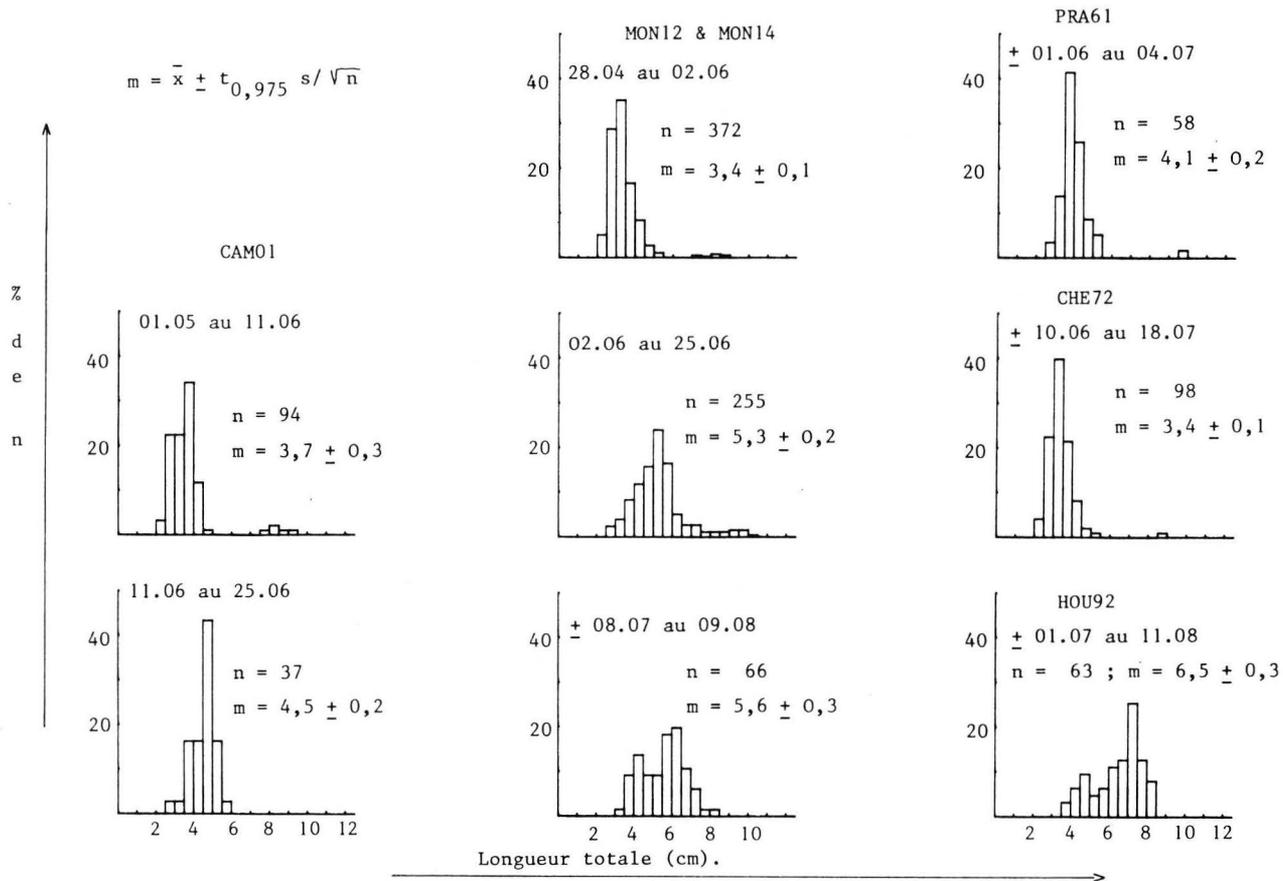


FIG. 5.4. : Comparaison des distributions de fréquence de taille des truitelles fario capturées par le martin-pêcheur à différents moments.

La période pendant laquelle nous étudions le régime alimentaire du martin-pêcheur est assez longue (du mois d'avril au mois de septembre). On peut dès lors s'attendre à ce que la croissance des truites se reflète au niveau de la longueur des individus capturés par le martin-pêcheur : qu'elle soit de plus en plus grande au cours de la saison de nidification.

A la figure 5.4., nous reprenons les résultats obtenus par l'analyse des pelotes de réjection aux quelques sites où la période échantillonnée est relativement courte et où la truite est bien représentée dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs. On constate effectivement que les distributions de fréquence de taille se déplacent au cours du temps vers des valeurs plus élevées.

De manière plus précise, nous pouvons comparer les histogrammes de fréquence de taille des truites consommées par les martins-pêcheurs de Moulins en juillet-mi-août 1979 (MOU92) et les données relatives aux pêches électriques des 11 et 25 juillet et 1er août 1979 pour la classe d'âge  $0^+$  (fig. 5.5.). Nous observons une grande concordance des distributions.

Pendant la période de nidification, le martin-pêcheur prélève donc essentiellement des truitelles de l'année et ce, dès l'éclosion. La taille de capture, qui n'excède pas 10 cm, est fortement influencée par la structure de taille de la population d'alevins présente dans le domaine de pêche.

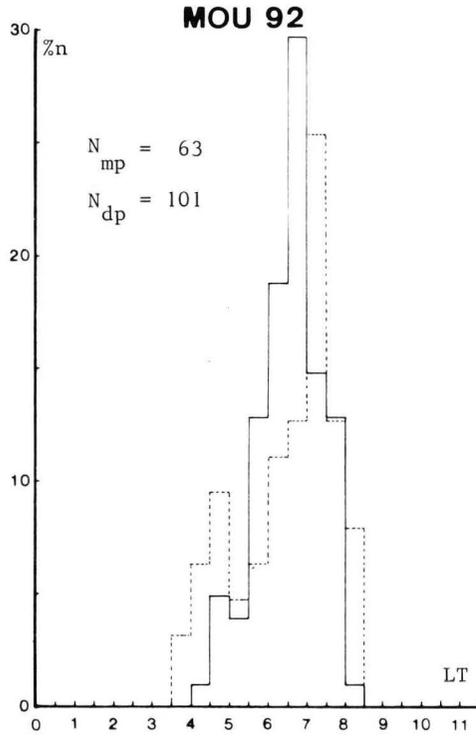
#### 5.1.4. Le gardon

Les 1286 données concernant le gardon sont reprises à la fig. 5.1.4. Le plus petit individu mesure 2,5 cm et le plus grand 10,4 cm; 75 % des poissons mesurent entre 4 et 7 cm. La longueur moyenne des gardons consommés ( $5,66 \pm 0,08$  cm) est supérieure à la moyenne générale, toutes espèces confondues ( $5,26 \pm 0,04$  cm). L'allure de la distribution de fréquence rappelle celle d'une courbe de GAUSS.

L'échantillon le plus important provient d'un nid situé en Meuse à Dave (DAVO-), il concerne 117 gardons capturés par les martins-pêcheurs entre le 25 août et le 2 septembre 1980. Si l'on compare l'histogramme des fréquences de taille de ces poissons avec celui des individus prélevés par pêches électriques le 3 septembre 1980 à Andenne (DE-TOLLENAERE & al., 1980 et com. pers.), on voit que les pics d'abondance sont voisins (fig. 5.6.) : entre 2,5 et 5 cm pour les individus trouvés dans les pelotes, entre 3 et 5 cm pour ceux pris en pêche. Remarquons que l'efficacité des pêches électriques en Meuse est très faible, que peu de milieux sont prospectés et que l'échantillonnage piscicole est réalisé à une trentaine de kilomètres de Dave; cela peut expliquer les relatives dissemblances entre les 2 distributions de taille, notamment l'absence, dans les pêches, de poissons de plus de 5 cm, poissons qui correspondent soit à de grands individus de la classe d'âge  $0^+$ , soit à des individus de la classe d'âge  $1^+$  (GILLET, 1982).

#### 5.1.5. La loche franche

La plus petite loche capturée par le martin-pêcheur mesure 3,9 cm. Il n'est pas impossible que les os pharyngiens des individus plus petits nous échappent lors du tamisage ou du tri. La plus grande loche mesure 11,2 cm; ce qui correspond à la taille maximale généralement atteinte par l'espèce (10 à 12 cm selon SPILLMANN (1961)).



Période couverte par les pelotes :  
 juillet - mi-août; par les pêches :  
 11 et 25 juillet, 1 août.

FIG. 5.5. : Comparaison des distributions de fréquence de taille des truitelles fario : - - - : dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs (mp) et dans le domaine de pêche (dp) : —.

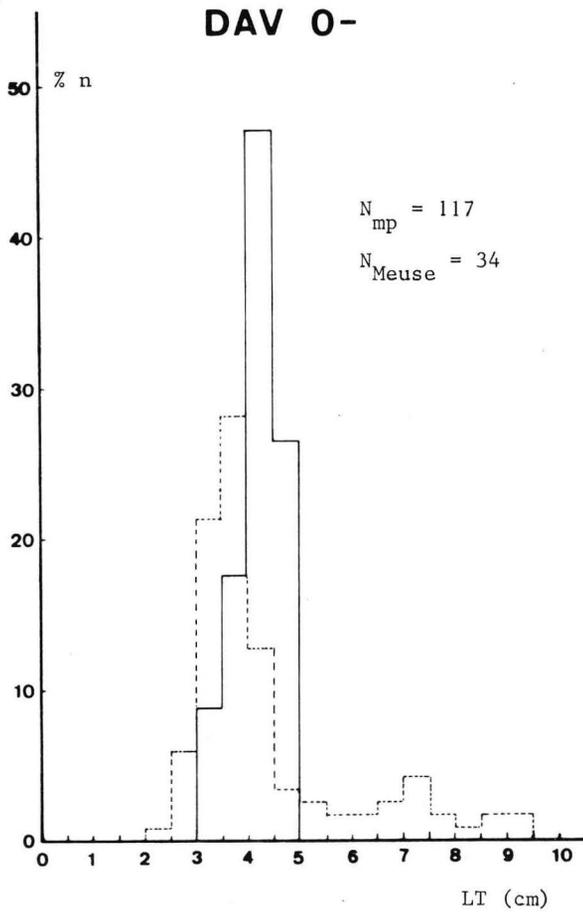


FIG. 5.6. : Comparaison des distributions de fréquence de taille des gardons dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs de Dave du 25.08 au 02.09.80 (mp : - - -) et dans la Meuse à Andenne le 03.09.80 (—) .

La longueur totale moyenne ( $6,93 \pm 0,12$  cm) est très nettement supérieure à la moyenne générale, toutes espèces confondues ( $5,26 \pm 0,04$  cm).

L'histogramme de fréquence des tailles établi pour les 364 données est présenté à la fig. 5.1.5. Il est unimodal et son allure rappelle celle de la courbe de GAUSS. La majorité des loches consommées (87 %) mesurent entre 5 et 8,5 cm.

Nous ne possédons aucune donnée permettant de comparer ces résultats avec la structure de taille des populations de loches franches se trouvant dans le domaine de pêche des martins-pêcheurs étudiés.

#### 5.1.6. L'épinoche

Les épinoches capturées par le martin-pêcheur mesurent entre 1,7 et 6,8 cm. Leur longueur totale moyenne est de  $4,12 \pm 0,08$  cm, ce qui est très nettement inférieur à la moyenne générale, toutes espèces confondues ( $5,26 \pm 0,04$  cm).

L'histogramme de fréquence de taille est unimodal (fig.5.1.6.), son allure est très proche de celle d'une courbe de GAUSS. 69 % des individus ont entre 3 et 5 cm.

Nous ne possédons pas de données concernant les populations de cette espèce dans le type de milieu où nous travaillons. Notons toutefois que la taille maximale des individus consommés par le martin-pêcheur correspond à la taille maximale de l'espèce (6 à 8 cm d'après SPILLMANN (1961)).

## 5.2. VARIATION DE LA TAILLE DE CAPTURE DES POISSONS AU COURS DE LA PERIODE DE REPRODUCTION.

### 5.2.1. Aperçu général

Nous venons de voir qu'il existe une variation de la taille des poissons capturés par le martin-pêcheur liée à la croissance des poissons dans le domaine de pêche (exemple de la truite fario). D'autre part, divers auteurs signalent une augmentation de la taille des proies apportées aux jeunes au cours de la période de nourrissage (RIVIERE, 1933; EASTMAN, 1969 et KUMARI, 1978). Aucune donnée chiffrée n'est cependant mentionnée.

Dans le but d'étudier ces variations, en 1977, nous prélevons deux fois par nidification, l'ensemble des pelotes régurgitées au nid (prélèvement de type II, voir § 2.2.2.). Les échantillonnages concernent une première nichée (GIL71 : mai et 1ère quinzaine de juin) et trois secondes nichées (CAV72 : juillet et 1ère quinzaine d'août ; CHE72 : juin et juillet, GIL72 : 2ème quinzaine de juin et juillet). Lors de la première récolte de pelotes, les jeunes sont âgés de 10 à 15 jours.

Les résultats obtenus pour le chabot sont présentés à la fig. 5.7. En première nichée, les histogrammes de fréquence ne présentent qu'un seul mode qui correspond à des chabots de 3,5 à 8,5 cm. Au début des deuxième nichées (premiers prélèvements), les histogrammes de fréquence sont bimodaux; le premier mode correspond à des chabots de

1 à 4 cm et le second à des poissons de 4 à 9,5 cm. A la fin des deuxièmes nichées (2ème prélèvements), les histogrammes de fréquence ne présentent plus qu'un seul mode; il concerne des chabots de 4 à 9 cm.

Les alevins de chabot n'apparaissent que dans les échantillons de seconde nichée (juin à mi-août). Cela peut s'expliquer par leur non-disponibilité pendant la première nidification (mai-juin) : dans les affluents de la Haute-Meuse belge, le chabot fraie en effet en mars-avril (DETOLLENAERE, 1976); on sait, par ailleurs, que l'incubation dure de trois semaines à un mois selon la température (MORRIS, 1954; SMYLY, 1957).

On remarque également que la quasi totalité des alevins ( $L_T < 4$  cm) sont consommés au début de la nidification. Par contre, les oisillons de plus de 10-15 jours sont nourris en majeure partie avec de grands individus ( $L_T > 4$  cm).

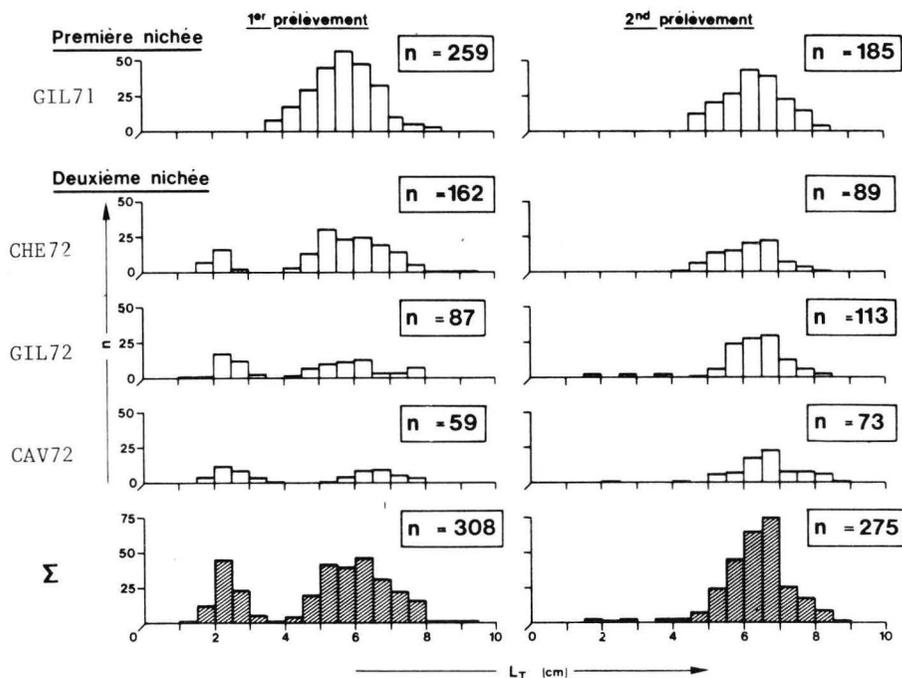


FIG. 5.7. : Histogrammes de fréquence de la longueur totale ( $L_T$ ) des chabots capturés par le martin-pêcheur au cours d'une même nidification. (D'après HALLET, 1982).  
Premier prélèvement : récolte 10 à 15 j. après l'éclosion.  
Deuxième prélèvement : récolte après l'envol.

Les données concernant la truite proviennent de CHE72, seul endroit où cette espèce est bien représentée dans le régime alimentaire des oiseaux. Elles corroborent les résultats obtenus pour le chabot (fig. 5.8.). Le premier prélèvement contient 11,9 % (n = 120) de truites (tableau A-I-3). Leur longueur est comprise entre 2 et 5,5 cm (moyenne :  $3,41 \pm 0,16$  cm). L'histogramme de fréquence des tailles est voisin d'une courbe de GAUSS. Il reflète probablement la distribution de la taille des truitelles dans la Lesse à ce moment. Les individus susceptibles d'être capturés par les martins-pêcheurs sont donc assez petits. Le second prélèvement réalisé au même nid ne compte plus que 4 truites (= 1,1 % des proies) (tableau A-I-3) qui mesurent entre 4,4 et 6,1 cm. Ce poisson de petite taille n'a, par conséquent, plus été apporté aux grands poussins.

Une observation similaire est faite à CAV72 à propos des perches : un grand nombre de ces poissons est trouvé dans le premier prélèvement (n = 231 = 26,6 % des proies). Par la suite (2ème prélèvement), cette espèce ne constitue plus que 3,0 % (n = 17) du régime alimentaire (tableau A-I-3). Bien que nous n'ayions pas établi la relation "longueur os - longueur-poisson" pour la perche, nous pouvons affirmer qu'il s'agit de petits individus car les pièces osseuses recueillies sont très petites. Une fois encore, nous voyons que le martin-pêcheur néglige en fin de nourrissage une espèce dont la taille de capture est faible.

Ces quelques exemples montrent que les poissons de petite taille sont plus fortement consommés avant le 10 à 15ème jour de la période de nourrissage des jeunes. Ceci confirme l'existence d'une sélection de la taille des proies apportées aux poussins.

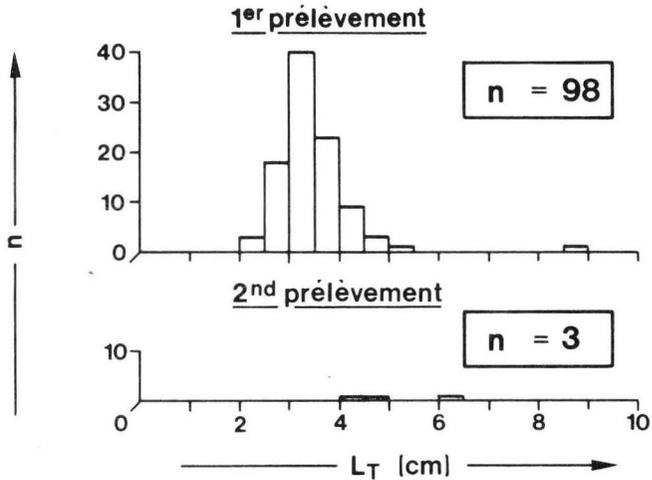


FIG. 5.8. : Histogrammes de fréquence de la longueur totale (LT) des truites capturées par le martin-pêcheur à Chéreau (Lesse, CHE72) en 1977 (D'après HALLET, 1982).  
Premier prélèvement : récolte 10 à 15 j. après l'éclosion.  
Deuxième prélèvement : récolte après l'envol.

### 5.2.2. Evolution au cours de la période de nourrissage

On peut se demander si les adultes passent progressivement d'un nourrissage avec de petits poissons à un nourrissage avec de grands poissons ou si la transition est plus brusque. Pour répondre à cette question, nous prélevons à intervalles réguliers (1 ou 2 jours) l'ensemble des pelotes régurgitées au nid pendant la période d'élevage des jeunes (prélèvement de type III, cf. § 2.2.2.). Les données ainsi réunies permettent de suivre l'évolution du nourrissage.

Les nids concernés par cette étude plus précise sont CAM01, CAV01, DAVO-, MON12, HER12 et ERM12. En général, les jeunes restent au nid de 23 à 26 jours mais l'importance du nourrissage peut abréger ou allonger cette période (RIVIERE, 1933; BROWN, 1934; CLANCEY, 1935; VERHEYEN, 1950; EASTMAN, 1969; PLUCINSKI, 1969; KUMARI, 1978; obs.pers.). La durée de présence au nid est de 25 jours à MON12 et de 27 jours à HER12. A CAM01 et CAV01 où nous ne connaissons pas la date d'éclosion avec précision, nous considérons qu'elle est de 25 jours, hypothèse qui est en accord avec les mensurations des jeunes (cf. infra); à DAVO- et ERM12, les nichées ont périclité et les derniers poussins sont morts à l'âge de respectivement 10 et 9 jours.

A partir de la longueur totale moyenne calculée au niveau de chaque échantillon pour l'ensemble des 5 pièces étudiées (truite fario, chabot, loche franche, gardon et épinoche), nous recherchons une relation "âge des poussins - longueur totale moyenne des poissons consommés". Les données sont représentées à la fig. 5.9.; chacune d'elles est centrée sur l'intervalle de temps correspondant à l'échantillonnage. Lorsqu'à cause de l'envol, le dernier prélèvement ne couvre pas un

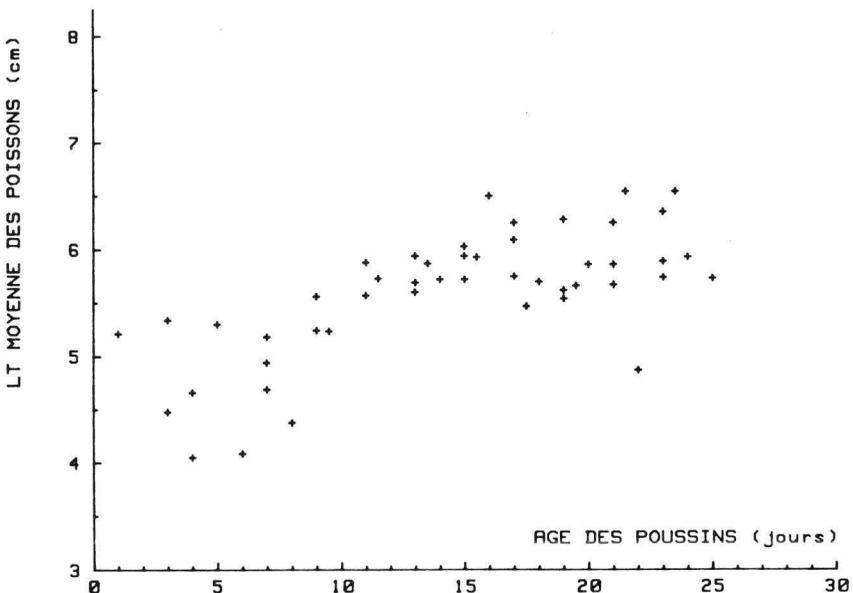


FIG. 5.9. : Diagramme de la relation entre la longueur totale moyenne des poissons consommés et l'âge des jeunes martins-pêcheurs.

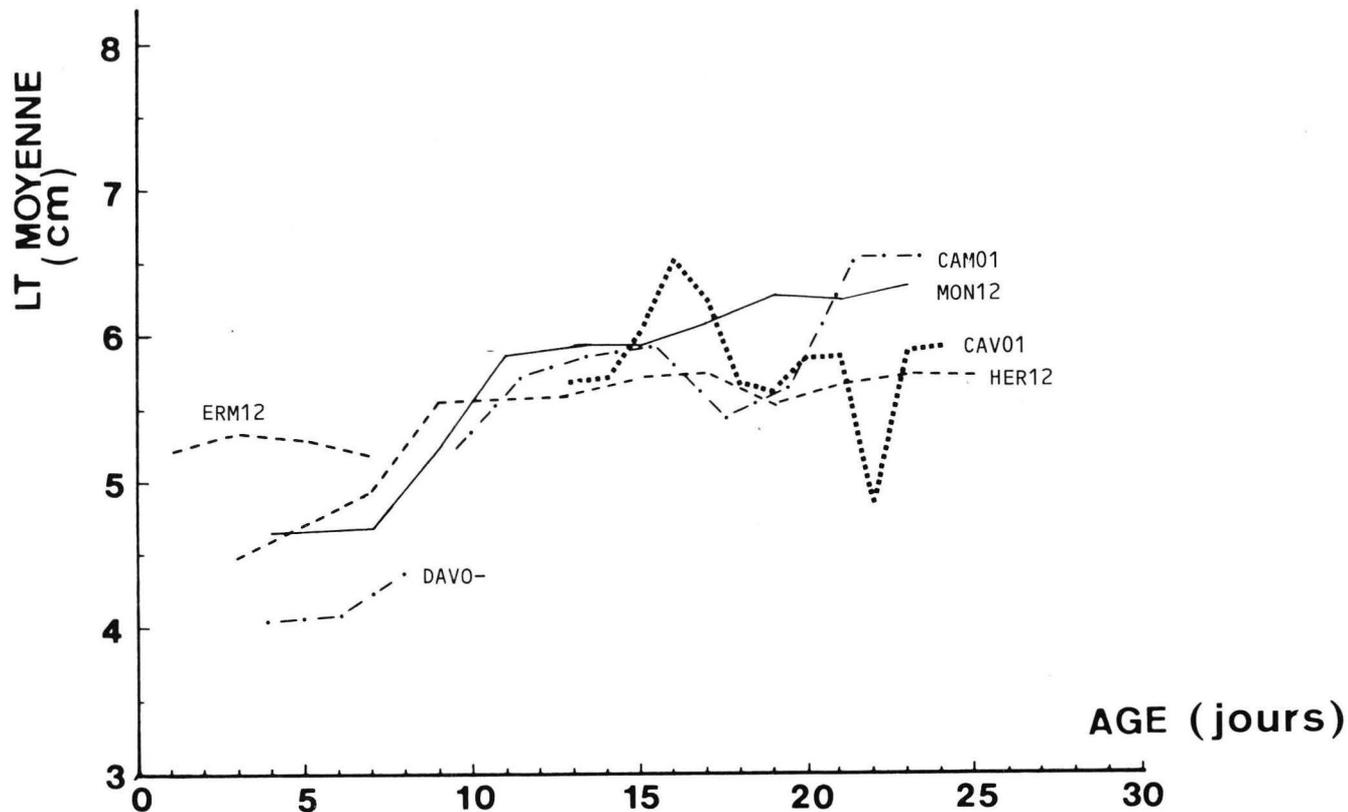


FIG. 5.10 : Evolution de la longueur totale moyenne des poissons apportés aux jeunes martins-pêcheurs en fonction de leur âge : détail des observations pour six nidifications.

intervalle de temps complet, nous ne tenons pas compte des résultats. Pour alléger le texte, nous utilisons la mention "Xème jour" pour désigner le jour où les jeunes sont âgés de X jours. Cette convention sera maintenue tout au long de notre document.

Le coefficient de corrélation calculé pour les 48 observations dont nous disposons est positif et hautement significatif ( $r = 0,690$ ;  $t = (r \sqrt{n-2} / (\sqrt{1-r^2})) = 6,469$ ). Globalement, il existe donc bien une augmentation de la taille des poissons apportés en fonction de l'âge des jeunes.

Bien que la dispersion des points soit légèrement plus importante au début et à la fin de la période de nourrissage, elle ne s'écarte pas trop d'un modèle linéaire. L'équation de la droite de corrélation que nous pouvons calculer est :

$$L\bar{T} \text{ (cm)} = 4,385 + 0,053 \times \text{âge (jours)}$$

Le coefficient angulaire est petit ( $b = 0,053$ ), cela signifie que l'augmentation de taille n'est pas très prononcée : en moyenne, un demi millimètre par jour.

A la fig. 5.10., nous regroupons les données par nidification. Nous constatons que la longueur moyenne des poissons capturés au début et à la fin de la période de nourrissage n'est pas la même pour tous les sites. Son évolution au cours du temps diffère également. Cela peut traduire des dissemblances dans les populations de proies exploitées ou dans la stratégie de prédation des couples. C'est pourquoi, nous examinons ci-après chaque nidification séparément.

Pour cette approche, nous reportons graphiquement l'évolution de la taille moyenne de chaque espèce et de l'ensemble des poissons (fig. 5.11.A.). Les moyennes concernant moins de 5 mesures sont toutefois négligées. Nous calculons ensuite les coefficients de corrélation par espèce et pour l'ensemble des poissons pour autant que nous possédions plus de 5 observations (tableau 5-I). Enfin, l'évolution de la proportion relative des espèces étudiées dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs est aussi représentée (fig. 5.11.B.), ceci afin de mieux déceler l'influence prépondérante de l'une ou l'autre espèce.

## MON12

Le premier échantillon est récolté le 2 juin 1981 alors que les poussins sont âgés de 2 jours; nous prélevons ensuite tous les 2 jours à l'exception du 4 juin, jour froid et pluvieux, nous évitons ainsi le refroidissement de la nichée. Dans ces échantillons, les espèces dont nous étudions la taille constituent 97 % des poissons; 82 % de leurs os caractéristiques ont pu être mesurés (86 % pour la truite, le chabot et le gardon et 54 % pour l'épinoche); les résultats obtenus sont donc très précis.

Le coefficient de corrélation calculé pour l'ensemble des cinq espèces étudiées est positif et très hautement significatif ( $r = 0,924$ ,  $p < 0,001$ ) (tableau 5-I, fig. 5.11.1.). Les corrélations calculées par espèce sont significatives dans le cas de la truite ( $r = 0,920$ ;  $p < 0,001$ ) et du chabot ( $r = 0,943$ ;  $p < 0,001$ ); elles ne le sont pas pour le gardon et l'épinoche.

TABLEAU 5-1 : Valeur et signification des coefficients de corrélation des relations "longueur totale moyenne des poissons-âge des jeunes martins-pêcheurs" pour différentes espèces de poissons et différentes nidifications (les moyennes calculées sur moins de cinq données ne sont pas considérées).

0 = non significatif  
 $t = (r\sqrt{n-2} / (\sqrt{1-r^2}))$   
 + = significatif à 0.05  
 ++ = significatif à 0.01  
 +++ = significatif à 0.001

Nidification	Espèce	r	n	t	Signification
MON 12	Truite	0,920	10	6,644	+++
MON 12	Chabot	0,943	10	7,976	+++
MON 12	Epinoche	0,337	6	0,716	0
MON 12	Gardon	0,715	7	2,285	0
MON 12	Total	0,924	10	6,824	+++
HER 12	Chabot	0,839	11	4,633	++
HER 12	Epinoche	- 0,113	5	- 0,196	0
HER 12	Total	0,777	11	3,697	++
CAM 01	Chabot	0,355	8	0,929	0
CAM 01	Total	0,755	8	2,824	+
CAV 01	Chabot	- 0,404	12	- 1,396	0
CAV 01	Total	- 0,270	12	- 0,886	0
TOTAL	TOTAL	0,690	48	6,469	+++

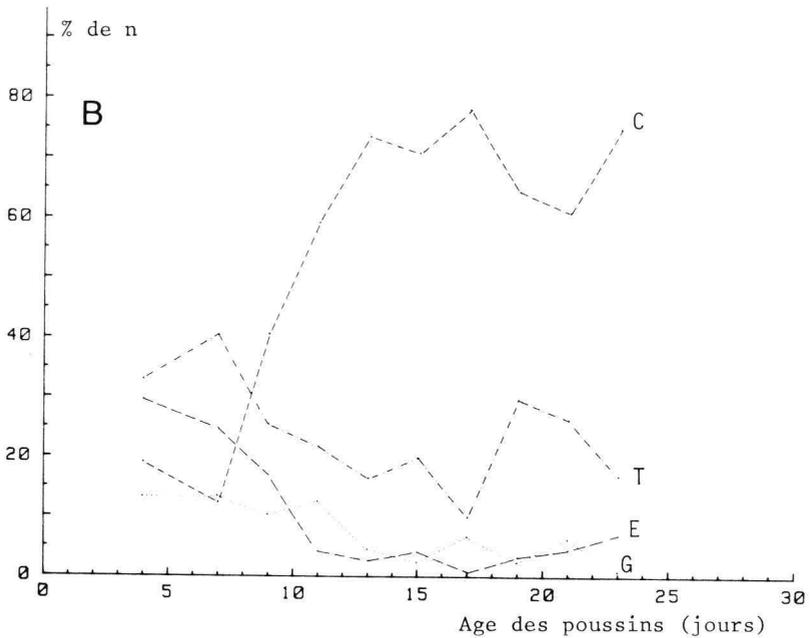
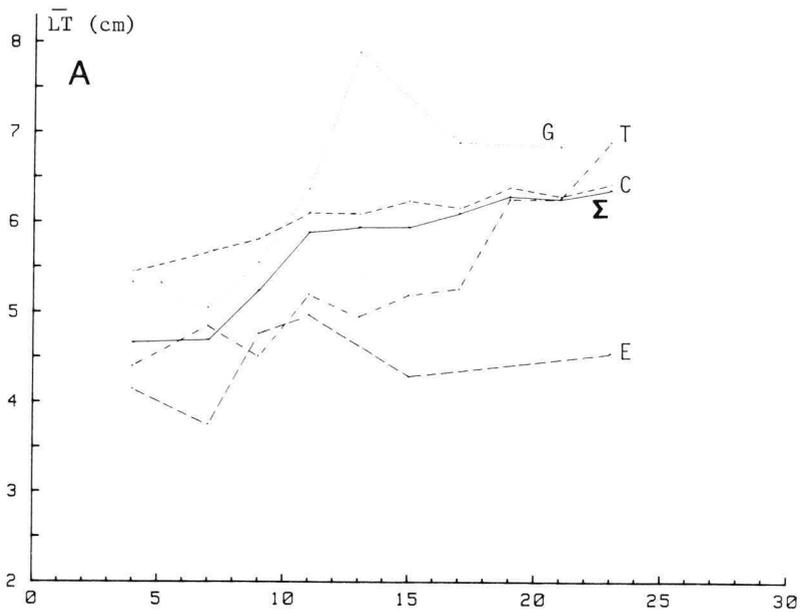


FIG. 5.11.1. : A. Evolution de la longueur moyenne ( $\bar{L}T$ ) des poissons consommés. B. Evolution de la composition spécifique du régime alimentaire des martins-pêcheurs de MON12 pendant la période de nourrissage. Total, Chabot (C), Truite (T), Gardon (G), Epinoche (E).

On peut se demander si cette augmentation de taille ne reflète pas simplement la croissance des poissons. En 23 jours, la longueur moyenne des truites capturées passe de  $4,4 + 0,3$  à  $6,9 + 0,9$  cm. Cet accroissement de 2,5 cm semble trop important pour s'expliquer uniquement par la croissance des poissons. En effet, lors de nos pêches électriques, du 20 juin et du 25 juillet 1979, nous notons une différence de 1,7 cm (de  $5,0 + 0,2$  cm à  $6,7 + 0,2$  cm). Chez le chabot, la longueur moyenne passe de  $5,5 + 0,4$  à  $6,4 + 0,3$  cm soit une augmentation de 0,9 cm. Les individus capturés appartiennent tous aux classes d'âge égales ou supérieures à 1 an. Ces poissons ont donc un faible taux de croissance (SMYLY, 1957). A titre d'exemple, aux pêches électriques réalisées en Mollignée le 20 juin et le 1er août 1979, la longueur moyenne des chabots appartenant à ces classes d'âge ( $\geq 1$  an) est respectivement de  $7,5 + 0,2$  et  $7,9 + 0,3$  cm ( $+ 0,4$  cm). Ces deux exemples montrent que l'augmentation de la taille de capture des proies ne s'explique pas seulement par la croissance des poissons; au cours du temps, le martin-pêcheur axe vraisemblablement plus sa prédation sur les gros individus.

Si nous examinons l'évolution de la longueur moyenne générale, (fig. 5.11.1.A.), nous remarquons une section à pente plus prononcée entre le 7<sup>ème</sup> et le 11<sup>ème</sup> jour; pendant cette période de 4 jours, la longueur moyenne passe de 4,7 à 5,9 cm ( $+ 1,2$  cm). Cet accroissement important s'explique partiellement par l'augmentation de la taille moyenne de capture des différentes espèces (truite:  $+ 0,4$  cm; chabot:  $+ 0,4$  cm; gardon :  $+ 1,3$  cm; épinouche :  $+ 1,2$  cm). Mais la cause principale est une modification de la composition du régime alimentaire (fig. 5.11.1.B.). Le chabot, poisson dont la taille de capture est supérieure à la moyenne, devient en effet cinq fois plus pêché : sa proportion relative dans le régime passe de 12 à 59 %. Par contre, la consommation des espèces dont la taille de capture est faible, à savoir la truite et l'épinouche, chute fortement : leur taux de capture passe, respectivement, de 40 à 22 % et de 25 à 4 %.

Entre le 17 et le 19<sup>ème</sup> jour, nous observons cependant un prélèvement plus important de truites (de 10 % à 30 % des proies). Nous constatons qu'il coïncide avec une forte augmentation de la taille moyenne de ce poisson (de  $5,3 + 1,0$  à  $6,3 + 0,6$  cm, soit  $+ 1$  cm). La proportion des truites dans le régime alimentaire est donc plus élevée au début et à la fin de la période de nourrissage. Vu l'accroissement de la longueur moyenne des individus pêchés ( $+ 2,5$  cm), cela correspond au début, à la capture de petits poissons et à la fin, à la capture de grands poissons.

En bref, nous voyons qu'à MON12, la taille de capture des proies augmente significativement au cours de la période de nourrissage. Cette augmentation est plus prononcée entre le 7<sup>ème</sup> et le 11<sup>ème</sup> jour. Elle résulte principalement du fait que les martins-pêcheurs prélèvent plus intensivement les espèces dont la taille de capture est élevée, il y a donc une modification de la composition spécifique du régime alimentaire. Nous constatons également qu'au sein de chaque espèce, les oiseaux pêchent de plus gros poissons; ce fait explique l'augmentation de la longueur moyenne observée chez le chabot et la truite.

## HER12

Le premier échantillon est récolté le 10 juin 1981 alors que 6 jeunes sont âgés de 2 jours et qu'un autre vient d'éclore. Nous prélevons ensuite tous les 2 jours. L'échantillon du 12 juin est toutefois perdu accidentellement. Les espèces dont nous étudions la taille constituent 86 % du régime alimentaire des martins-pêcheurs pendant cette période; 75 % de leurs os caractéristiques ont pu être mesurés (87 % pour la truite, 77 % pour le chabot, 82 % pour la loche, 75 % pour le gardon et 52 % pour l'épinoche). Les résultats obtenus sont donc assez précis. Regrettons cependant le peu d'informations concernant les cyprinidés, poissons qui forment 14 % du régime alimentaire mais qui sont peu représentés dans les mesures (gardon = 0,3 % du régime).

Le coefficient de corrélation entre la longueur moyenne des poissons capturés et l'âge des poussins est positif et hautement significatif ( $r = 0,777$ ;  $p < 0,001$ ) (tableau 5-I, fig. 5.11.2.). Parmi les corrélations calculées pour les différentes espèces, seule celle concernant le chabot est significative ( $r = 0,839$ ;  $p < 0,01$ ). Comme à MON12, l'augmentation de la taille de capture des chabots est trop importante pour résulter de la croissance d'individus de classes d'âge égales ou supérieures à 1 an ( $L_T$  moyenne : de  $4,9 \pm 0,3$  à  $6,6 \pm 0,6$  cm soit une différence de 1,7 cm).

L'évolution de la taille moyenne des poissons en fonction de l'âge des poussins est plus prononcée entre le 3ème et le 9ème jour : la longueur passe de 4,5 à 5,6 cm (+ 1,1 cm) (fig. 5.11.2.A.). Entre le 3ème et le 7ème jour, cette augmentation est liée à une consommation plus importante de chabots (= grands poissons :  $4,9 \pm 0,2$  cm) dont la proportion de capture passe de 47 à 73 % (fig. 5.11.2.B.). Par contre, entre le 7ème et le 9ème jour, elle s'explique par l'accroissement de la taille moyenne de capture du chabot (+ 0,6 cm).

Nous ne voyons pas d'explication à l'augmentation de la taille des chabots consommés le 22 et le 23ème jours, remarquons qu'à ce moment, leur proportion de capture diminue (42 % seulement) au profit de plus petites espèces (épinoche : 36 % -  $L_T = 4,8 \pm 0,6$  cm).

A HER12, on observe donc une augmentation plus marquée de la taille des poissons consommés entre le 3ème et le 9ème jour; la perte de l'échantillon couvrant la période du 4ème au 6ème jour ne nous permet pas de mieux préciser le moment. Cette augmentation résulte d'une plus forte consommation de chabots (grande espèce) et d'une augmentation de leur taille de capture.

## CAM01

Le premier échantillon de pelotes est récolté le 9 juin 1980, l'âge des jeunes est alors estimé à 9 jours. Les prélèvements ont ensuite lieu tous les 2 jours. Les espèces dont nous étudions la taille constituent 64 % du régime alimentaire du martin-pêcheur pendant cette période. 83 % de leurs os caractéristiques ont pu être mesurés (79 % pour la truite, 83 % pour le chabot, 63 % pour la loche, 53 % pour le gardon et 71 % pour l'épinoche). Les résultats sont donc moyennement précis mais ils comportent certaines lacunes : parmi les cyprinidés qui constituent 39 % du régime alimentaire, seul le gardon est étudié, or il ne représente que 7 % des captures totales.

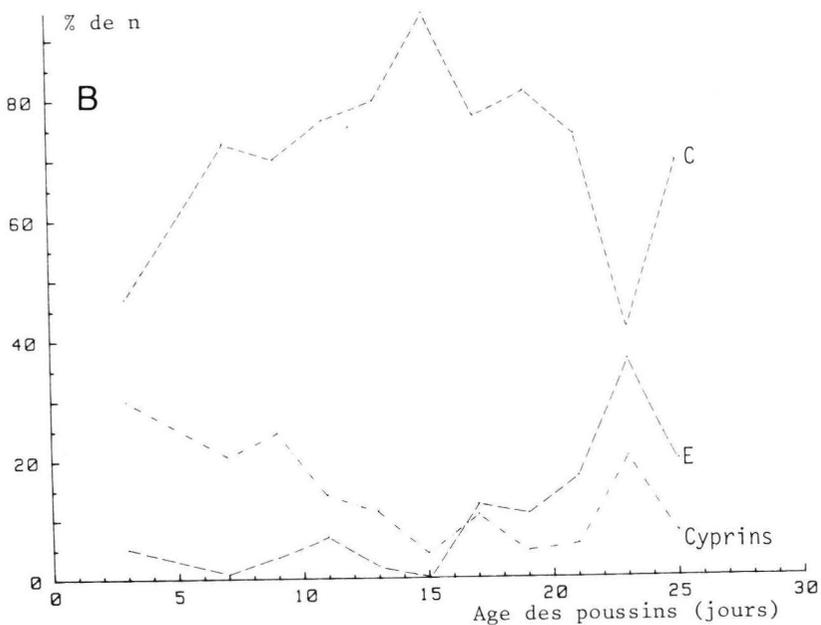
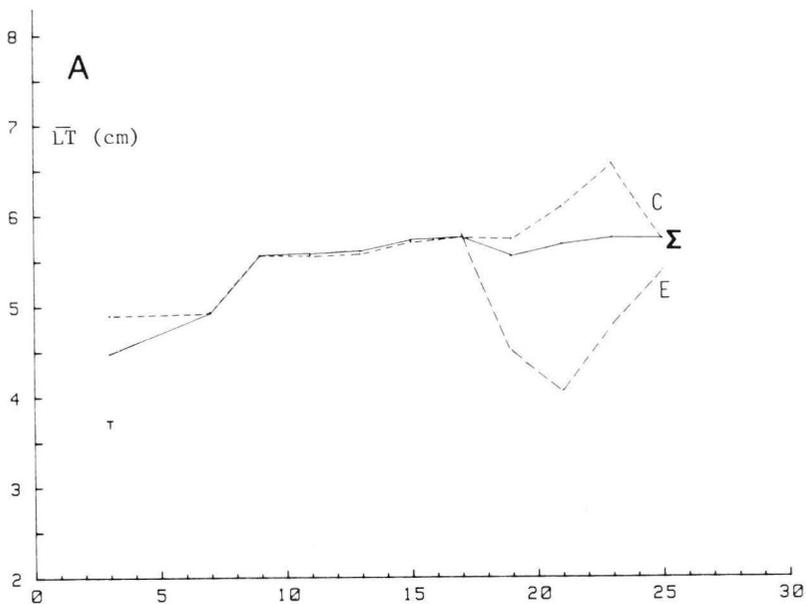


FIG. 5.11.2. : A. Evolution de la longueur moyenne ( $\bar{L}$ ) des poissons consommés. B. Evolution de la composition spécifique du régime alimentaire des martins-pêcheurs de HER12 pendant la période de nourrissage. Total, Chabot (C), Truite (T), Epinoche (E).

Le coefficient de corrélation calculé entre la longueur moyenne des poissons consommés et l'âge des poussins est positif et significatif ( $r = 0,755$ ;  $p < 0,05$ ) (tableau 5-1, fig. 5.11.3.). Par contre, le coefficient calculé pour le chabot n'est pas significatif. Dans le cas des autres espèces, le nombre trop faible d'observations ne permet pas de conclure.

L'évolution de la longueur moyenne des poissons capturés au cours du temps présente une assez grande variation (fig. 5.11.3.A.). Toutefois, à la fin de la période de nourrissage (à partir du 19ème jour), nous observons une augmentation de 0,8 cm (de 5,7 à 6,7 cm). L'examen de la fig. 5.11.3.B. montre que cet accroissement est lié à une plus forte consommation de gardons (14 à 31 %), espèce dont la taille de capture est élevée (en moyenne :  $7,3 \pm 0,2$  cm).

Remarquons encore que les poissons pêchés à CAM01 sont de grands individus. Nous obtenons, en effet, une moyenne générale, toutes espèces et tous échantillons confondus, de 5,8 cm.

#### CAV01

Le premier échantillon de pelotes est récolté le 28 mai 1980. L'âge des poussins est alors estimé à 13 jours. Les prélèvements ont ensuite lieu tous les jours. Le chabot constitue 28 % du régime alimentaire des martins-pêcheurs pendant la période étudiée et les autres espèces dont nous estimons directement la taille, 4 %. Les résultats sont donc peu précis même si 76 % des os caractéristiques de ces espèces ont pu être mesurés (75 % pour la truite, 78 % pour le chabot, 65 % pour la loche et 43 % pour l'épinoche).

Aucun des coefficients de corrélation calculés entre la longueur moyenne des poissons consommés et l'âge des poussins n'est significatif (tableau 5-1). L'examen de la fig. 5.11.4.A. montre que la longueur moyenne des chabots et celle de l'ensemble des poissons est très variable d'un jour à l'autre. Cette remarque s'applique aussi si nous considérons la proportion relative des deux principaux taxons (cyprinidés et chabot) dans le régime alimentaire des poussins (fig. 5.11.4.B.). Aucune tendance ne se dégage donc de ces résultats. Notons cependant que, la taille moyenne des poissons consommés est assez élevée puisque, toutes espèces et tous échantillons confondus, elle est de 5,9 cm.

#### DAVO-

Le premier échantillon de pelotes est récolté le 25 août 1980. Les oisillons sont alors âgés de 3 jours. Les prélèvements suivants ont lieu tous les deux jours. Pour des raisons que nous ignorons, la nichée périclité rapidement : le 25 août, le nid contient 7 poussins, le 27, un jeune est trouvé mort, le 29 également et le 2 septembre, plus aucun n'est en vie.

Les espèces de poissons dont nous étudions la taille constituent 45 % du régime alimentaire des martins-pêcheurs pendant cette période; 72 % de leurs os caractéristiques ont pu être mesurés (50 % pour le chabot et l'épinoche, 73 % pour le gardon). Notons en outre la présence de 39 % de perches qui, au vu de la dimension des os préoperculaires et des mâchoires, sont de petits individus.

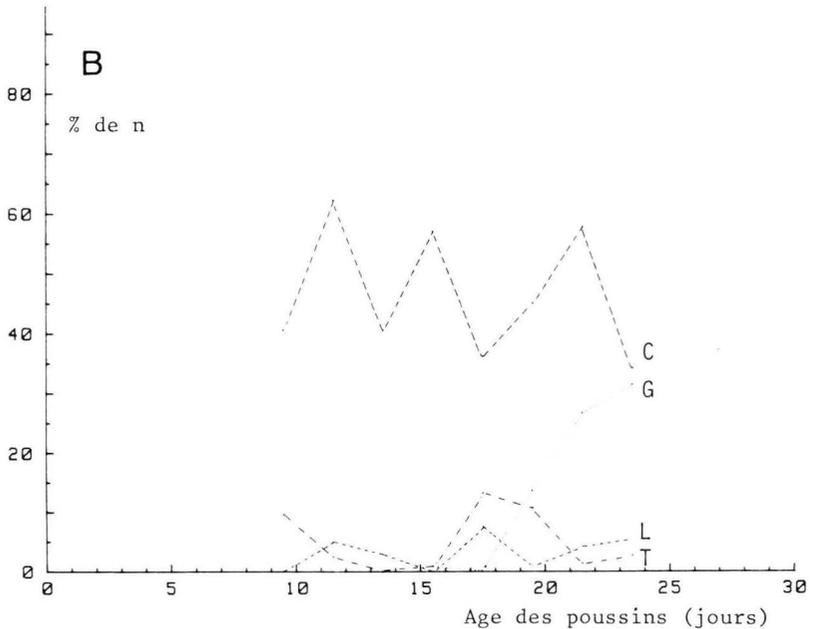
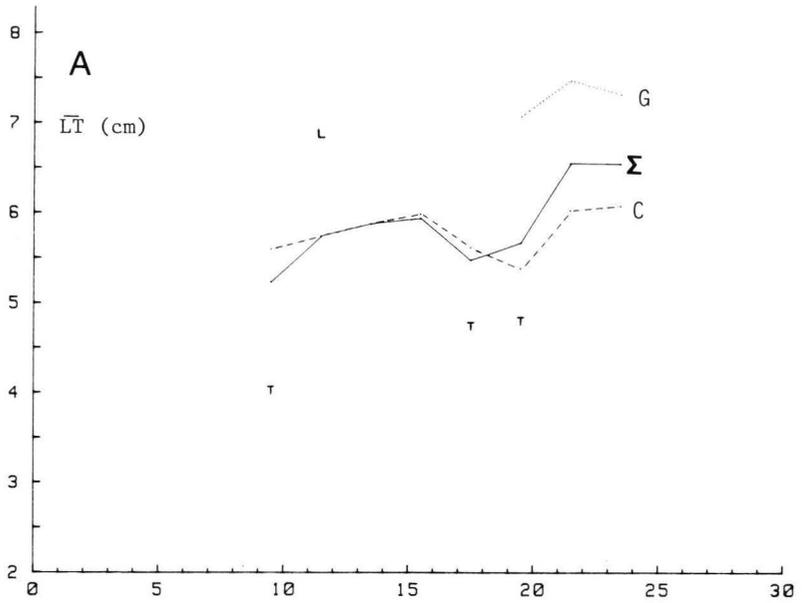


FIG. 5.11.3. : A. Evolution de la longueur moyenne ( $\bar{L}T$ ) des poissons consommés. B. Evolution de la composition spécifique du régime alimentaire des martins-pêcheurs de CAM01 pendant la période de nourrissage, Total, Chabot (C), Truite (T), Gardon (G), Loche (L).

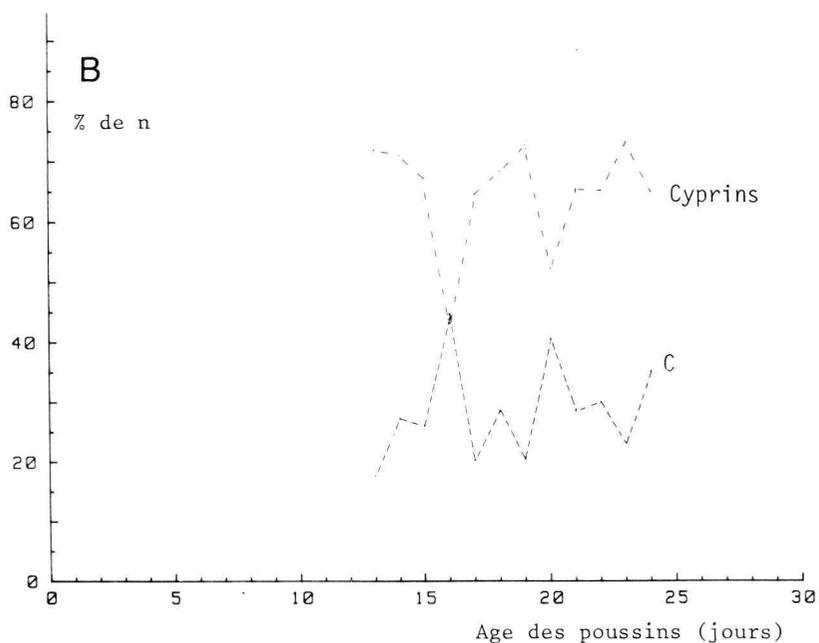
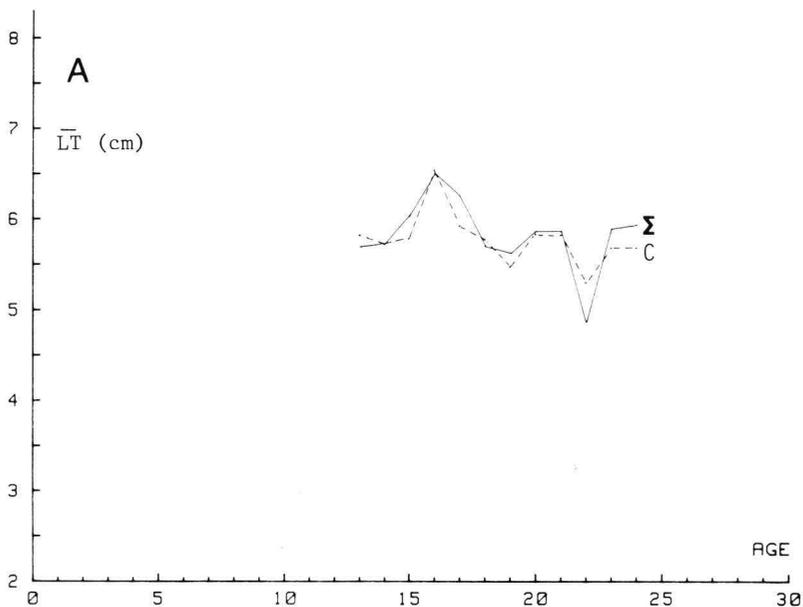


FIG. 5.11.4. : A. Evolution de la longueur moyenne ( $\bar{L}T$ ) des poissons consommés. B. Evolution de la composition spécifique du régime alimentaire des martins-pêcheurs de CAV01 pendant la période de nourrissage, Total, Chabot (C).

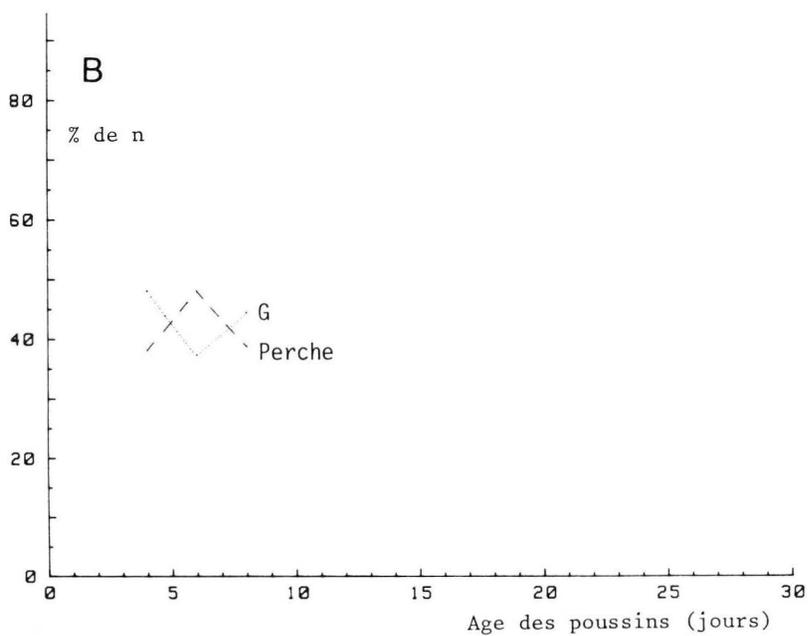
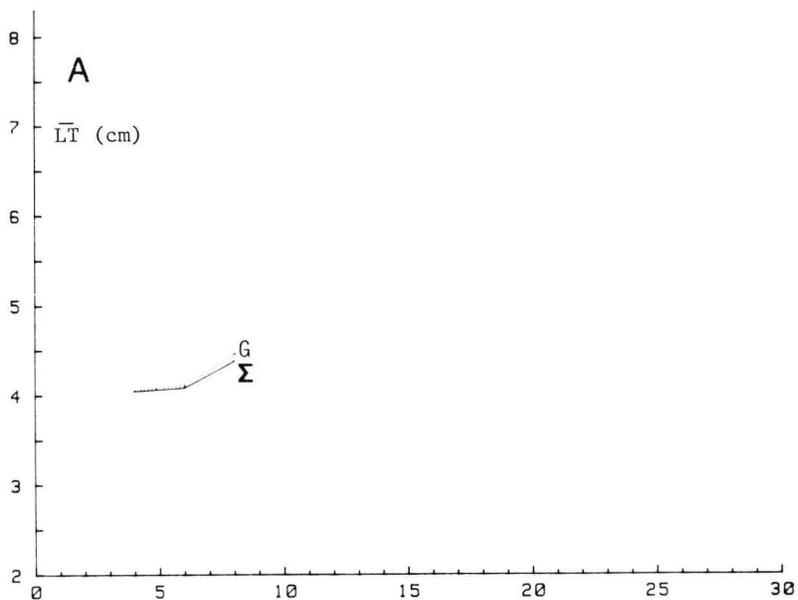


FIG. 5.11.5. : A. Evolution de la longueur moyenne ( $\bar{L}T$ ) des poissons consommés. B. Evolution de la composition spécifique du régime alimentaire des martins-pêcheurs de DAVO- pendant la période de nourrissage, Total, Gardon (G).

Le peu d'observations dont nous disposons ne nous permet pas de calculer de coefficients de corrélation. L'examen de la fig. 5.11.5.A. fait apparaître un accroissement de la longueur moyenne des poissons dans le dernier échantillon (4,4 au lieu de 4,1 cm). Serait-ce l'amorce de l'augmentation de taille observée à ce moment de la nidification à MON12 et HER12 ? Les résultats concernant la composition du régime alimentaire montrent la dominance des perches et des gardons, poissons dont la taille de capture est faible (fig. 5.11.5.B.). La longueur moyenne calculée pour tous les échantillons est de 4,2 cm.

### ERM12

Le premier échantillon de pelotes est récolté le 14 juin 1981 au moment de l'éclosion des poussins. Les prélèvements suivants ont lieu tous les 2 jours. Pour des raisons que nous ignorons, la nichée périclité rapidement : le 14 juin à 14 h, le nid contient 4 jeunes, 2 œufs non éclos et 1 œuf clair; le 16 juin : 5 jeunes; le 18 et le 20 juin : 4 jeunes; le 22 juin : 3 jeunes et le 23 juin, tous sont morts.

Vu le faible nombre d'observations, nous ne pouvons calculer aucun coefficient de corrélation. Toutefois, l'examen de la figure 5.11.6.A. montre que la longueur moyenne des poissons consommés varie très peu d'un jour à l'autre; globalement, elle est de 5,2 cm. Le graphique de l'évolution de la proportion relative des différentes espèces de poissons dans le régime alimentaire des martins-pêcheurs nous apprend que le gardon domine très nettement (plus de 70 % dans 3 cas sur 4) (fig. 5.11.6.B.). C'est d'ailleurs ce poisson qui détermine la taille moyenne générale.

En résumé, nous voyons qu'à MON12 et HER12 où nos échantillonnages couvrent toute la période de nourrissage, l'augmentation de la taille de poissons apportés aux jeunes est accentuée entre le 3ème et le 11ème jour, de manière plus précise, probablement entre le 7ème et le 11ème jour. A ERM12 et DAVO-, les jeunes sont morts endéans les 10 premiers jours; on n'y observe pas d'augmentation significative de la taille des poissons apportés. A CAV01 et CAM01, les échantillonnages ne concernent que la seconde partie de la période de nourrissage (après le 9ème jour). A CAV01, on n'observe pas d'augmentation de la taille de capture des poissons tandis qu'à CAM01, on en perçoit une, mais seulement en fin de nidification, suite à une consommation accrue de gardons.

### 5.3. Discussion

La première partie de cette étude montre que le martin-pêcheur est capable de repérer et de capturer de très petites proies : le plus petit poisson consommé mesure 1,3 cm ( $L_T$ ). Les poissons sont donc soumis à la prédation de l'oiseau pratiquement dès leur éclosion.

Le plus grand poisson ingéré mesure 11,2 cm. La taille maximale de capture n'est cependant pas la même pour toutes les espèces. L'épinoche est pêchée jusqu'à 6,8 cm, ce qui correspond à la taille maximale pour cette espèce (SPILLMANN, 1961). Viennent ensuite par ordre croissant : le chabot ( $L_T$  max = 9,2 cm), la truite fario ( $L_T$  max = 10,1 cm), le gardon ( $L_T$  max = 10,4 cm) et la loche franche ( $L_T$  max = 11,2 cm). Si nous comparons la morphologie de ces 4 espèces (SPILLMANN, 1961), nous constatons que pour une même longueur, un classement en fonction de la plus grande largeur considérée perpendiculairement à l'axe du

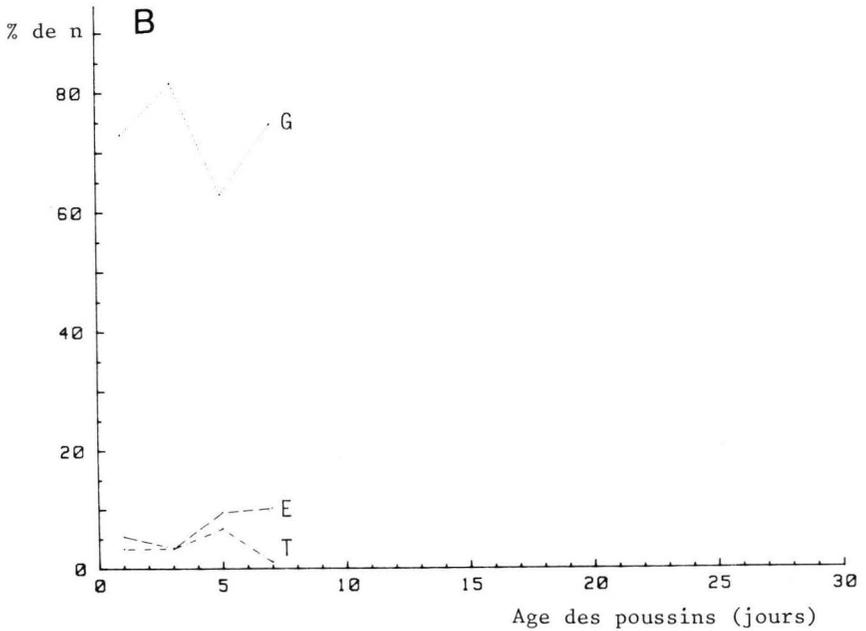
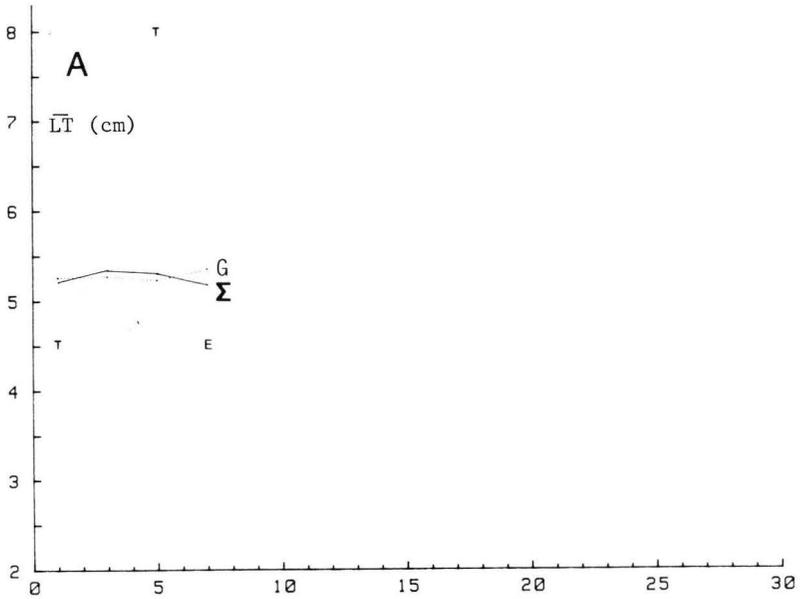


FIG. 5.11.6. : A. Evolution de la longueur moyenne ( $\bar{L}T$ ) des poissons consommés. B. Evolution de la composition spécifique du régime alimentaire des martins-pêcheurs de ERM12 pendant la période de nourrissage, Total, Truite (T), Gardon (G), Epinoche (E).

corps donnerait l'ordre suivant : le chabot, le gardon, la truite et la loche. Chez le chabot, la tête est volumineuse : pour un individu de 9 cm, sa largeur est d'environ 2 cm (DETOLLENAERE, 1976). Le gardon est un poisson aplati latéralement; comme les mesures du tableau 5-II l'indiquent, la hauteur d'un individu de 9,8 cm est de 2 à 2,5 cm. Nous ne possédons pas de chiffre précis pour la truite et la loche mais la première est fusiforme et la seconde mince et cylindrique; il n'est pas étonnant que la longueur maximale de capture de cette dernière espèce soit plus importante.

TABLEAU 5 - II : Mesures de la hauteur maximale de gardons pêchés en Meuse à Ampsin le 20 juillet 1983 (mesures réalisées à la planche à mesurer : précision 1 mm par M. MEURISSE-GENIN, Y. MINE & G. FURQUIM).

$L_T$ (cm)	Hauteur maximale (cm)
9,0	2,5
9,3	2,0
10,2	2,3
10,2	2,3
10,4	2,4
10,5	2,5
11,2	2,5
11,2	2,7
11,3	2,7
11,5	2,5
11,6	2,8
11,7	2,8
11,7	2,8
11,9	2,8
11,9	2,9

A H0U72, lorsque nous ouvrons le nid, nous trouvons un poussin âgé d'une dizaine de jours qui tient dans son bec un goujon dont la largeur est de 1 cm, la plus grande hauteur, 2 cm et la longueur -base antérieure des nageoires pectorales- extrémité de la nageoire caudale- 8,6 cm. Ce poisson est déjà partiellement digéré (tête) tandis que sa partie caudale dépasse encore du bec de l'oiseau. Lors de l'ingestion,

Le martin-pêcheur ne semble donc pas limité par la longueur de la proie mais plutôt par sa largeur. KNIPRATH (1969) note aussi la difficulté d'avaler de larges proies. Il réalise des expériences avec 2 jeunes martins-pêcheurs élevés en captivité et observe la capture et l'ingestion d'un chabot de 11 cm par un individu affamé. TSCHUSI (1879) par contre, a trouvé un martin-pêcheur étouffé par un chabot long de 9 cm et large de 1,5 cm. Ces quelques exemples suggèrent qu'il existe chez le martin-pêcheur des variations individuelles dans les possibilités d'ingestion.

On considère généralement que le martin-pêcheur capture les poissons jusqu'à une longueur de 7 cm environ et qu'il n'avale qu'avec peine les plus grands (jusqu'à 10 cm) (VERHEYEN, 1950; GEROUDET, 1961). KUMARI (1978) écrit même que les poissons de 8 à 10 cm sont parfois pêchés mais pas ingérés. Les observations de KNIPRATH (1969) le démentent toutefois. L'étude globale de nos résultats montre que la majorité des poissons consommés (60 %) mesurent entre 4 et 7 cm (moyenne générale :  $L_T = 5,3$  cm). Les individus plus grands constituent néanmoins 9 % des captures. L'anecdote des jeunes de HOU72 nous suggère cependant l'hypothèse suivante : du fait de leur position confortable (possibilité de rester immobiles et à l'abri des prédateurs), les poussins pourraient ingurgiter de plus grandes proies que les adultes, l'ingestion totale ne se faisant qu'après une digestion partielle.

L'examen des histogrammes de fréquence de taille des poissons capturés montre des différences d'une espèce à l'autre et d'un moment à l'autre. Ces différences sont en partie liées à la structure de taille des populations de poissons dans le domaine de pêche des martins-pêcheurs. Dans tous les cas où nous possédons des données précises, nous mettons en évidence un fort parallélisme entre les deux distributions de taille. Nous relevons également un effet de la croissance des poissons.

Nous observons aussi une sélection de la taille des poissons apportés aux poussins au cours de la période de nidification. Dans tous les cas où nous possédons des informations sur l'ensemble de la période de nourrissage, nous constatons que les petits poissons sont plus consommés avant le 10<sup>ème</sup> jour. D'une manière plus précise, il semble exister un "moment clef" situé aux environs du 7<sup>ème</sup> - 11<sup>ème</sup> jour pendant lequel on assiste à une augmentation plus marquée de la taille des poissons apportés : avant cet âge, la dimension des proies est en moyenne plus petite, après, plus grande. Le cas du poussin de HOU72 montre que les oisillons sont à ce moment capables d'ingérer de grosses proies.

L'augmentation observée résulte surtout d'une consommation plus importante des espèces dont la taille de capture est élevée. Nous constatons également qu'au sein de chaque espèce, le martin-pêcheur tend à prélever de plus grands individus. On peut se demander si la sélection de la taille par les parents se fait dans le sens d'une recherche de plus petits poissons lorsque les poussins sont jeunes ou de plus grands poissons lorsqu'ils sont plus âgés. En d'autres termes, quelle est la dimension des proies prises par les adultes pour leur propre consommation ?

Pour connaître la taille des poissons ingérés par les adultes, nous analysons les prélèvements complets de pelotes récoltés le plus près possible de l'éclosion. Les nidifications concernées sont ERM12, MON14 et MON12 où les pelotes sont prélevées respectivement le jour de l'éclosion, le lendemain et le surlendemain. A MON14, la récolte a lieu le 9 août et couvre une période d'environ 1 mois.

Des histogrammes de fréquence de taille sont dessinés pour chaque nidification (fig. 5.12.). Nous y reprenons les mesures provenant du premier échantillon, composé en majorité de pelotes d'adultes, et celles provenant des échantillons suivants, comprenant essentiellement les pelotes des jeunes. Dans le cas de MON12 (fig. 5.12.1.), nous observons un décalage vers des valeurs plus élevées de l'histogramme de fréquence de taille des poissons consommés par les oisillons ( $L_T$  moyenne des poissons consommés par les adultes : 4,4 cm, par les jeunes : 5,7 cm). Par la suite, les adultes continuent à capturer de petits poissons; en effet, pour MON14, nous trouvons une longueur moyenne de 4,1 cm. A ERM12, les histogrammes de fréquence de taille sont superposés ( $L_T$  moyenne des poissons consommés par les adultes : 5,1cm, par les jeunes : 5,3 cm) (fig. 5.12.3.). Cela s'explique par le fait que la nichée a périclité avant d'atteindre le "moment clef" de la sélection de la taille des poissons apportés.

Il apparaît donc que pendant la période concernée (mai-juillet), les adultes consomment une majorité de petites proies. A cette époque, toutes les espèces de poissons se sont reproduites (fig. 4.3.) et les martins-pêcheurs disposent d'une grande quantité d'alevins. Il n'est donc pas étonnant, qu'opportunistes, ils pêchent une majorité de petits poissons. De plus, la capture de petites proies demande moins d'énergie. Rappelons en effet que, KNIPRATH (1969) a mis en évidence une relation entre le nombre de coups infligés à la proie et la longueur de celle-ci; il constate que les poissons (épineche excepté) de moins de 6 cm sont avalés sans traitement tandis qu'au-delà de 6 cm, le nombre de coups augmente de 3 par centimètre supplémentaire. Lors de ses expériences, KNIPRATH (1969) constate également que les petits poissons sont pêchés préférentiellement aux gros. Par contre, WENDNAGEL (1908) observe le contraire mais il travaille avec des individus affamés, c'est-à-dire dont les besoins sont importants.

Lors du nourrissage, les proies doivent être transportées sur des distances assez longues puisque les oiseaux ne pêchent pas à proximité immédiate du nid (EASTMAN, 1969). En outre, la consommation de la nichée augmente fortement à partir de la deuxième semaine (cf. chapitre 6). Dans ce contexte, le nourrissage avec de grands poissons est probablement rentable; rappelons que le poids augmente selon une exponentielle d'ordre 3 par rapport à la longueur (§ 2.2.6.1.).

ROYAMA (1970), dans son étude sur l'alimentation des mésanges charbonnières, *Parus major* L., élabore la théorie suivante : lorsque les adultes se nourrissent eux-mêmes, une petite proie très abondante peut être plus profitable qu'une grosse proie dont la densité est moindre, mais pour le nourrissage des jeunes, les grosses proies peuvent être plus profitables même si leur densité est nettement moindre que celles des petites. Cela dépend, entre autres, du temps nécessaire à la manipulation des proies qui est beaucoup plus long dans le cas du nourrissage des jeunes. L'auteur n'a cependant pas vérifié avec certitude si les adultes prennent des proies plus petites que celles qu'ils apportent aux poussins. Dans notre cas, ce fait est indiscutable et confirme les vues de la théorie de ROYAMA sur ce point. Ce phénomène semble d'ailleurs assez répandu puisqu'il s'observe aussi chez les chouettes hulotte (HARDY, 1977) et effraie (LIBOIS, 1984).

En résumé, nous voyons que les martins-pêcheurs consomment des poissons de 1,3 à 11,2 cm; pendant la période de nidification, la majorité mesurent 4 à 7 cm. Les adultes ont tendance à capturer pour eux des petits poissons, plus faciles à consommer. Quant aux jeunes, ils sont d'abord nourris avec de petites proies puis, lorsque leurs besoins

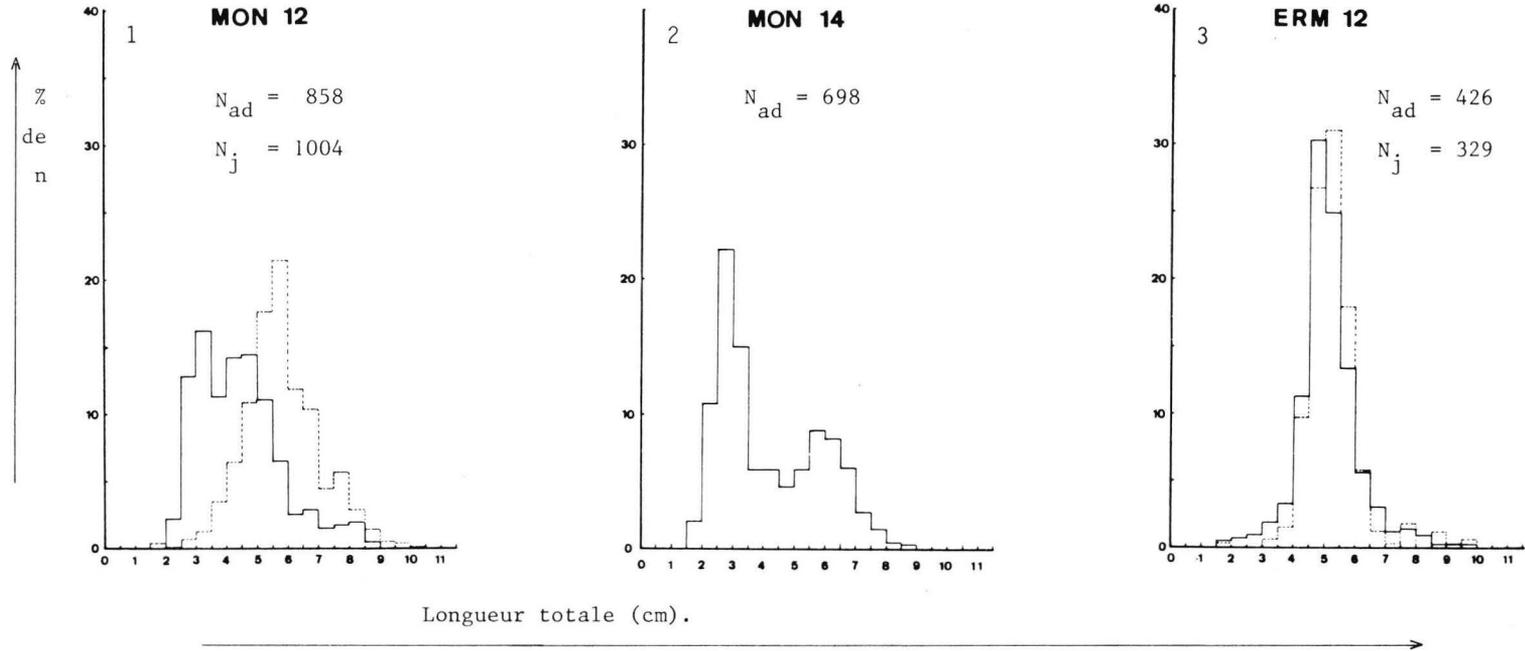


FIG. 5.12. : Histogrammes de fréquence de la taille des poissons consommés par les martins-pêcheurs adultes (——) et par les osillons (----).

augmentent fortement et qu'ils sont capables d'ingérer de grandes proies, ce sont essentiellement des grands poissons qui sont apportés. Ces observations sont en accord avec la théorie de ROYAMA (1970). Cette stratégie permet aux martins-pêcheurs d'optimiser leur effort de pêche.

Si nous nous plaçons au niveau de l'ichtyocénose, la prédation du martin-pêcheur peut être perçue de la manière suivante : la structure de taille de la population de poissons du domaine de pêche de l'oiseau résulte de la superposition des structures de taille des différentes espèces présentes. Les martins-pêcheurs adultes, lorsqu'ils pêchent pour eux, capturent des petits individus. La longueur moyenne varie selon les endroits en fonction des disponibilités. Les espèces dont les individus de petite taille sont nombreux, ont plus de chance d'être prélevés.

Lors du nourrissage des jeunes, à partir de la deuxième semaine, la taille des poissons pêchés pour la nichée devient plus importante. A ce moment, la probabilité de capture des espèces dont les individus sont grands, augmente. Toutefois, au-delà d'une certaine longueur, qui varie légèrement selon la morphologie des poissons, le martin-pêcheur ne peut plus prélever les individus et ceux-ci échappent alors à sa prédation. Selon les caractéristiques de la croissance de l'espèce, une part plus ou moins importante de sa population est donc susceptible d'être capturée. Chez le chabot, par exemple, la majorité des individus est soumise à la prédation du martin-pêcheur tandis que chez la truite, seule la classe d'âge  $0^+$  est exposée.

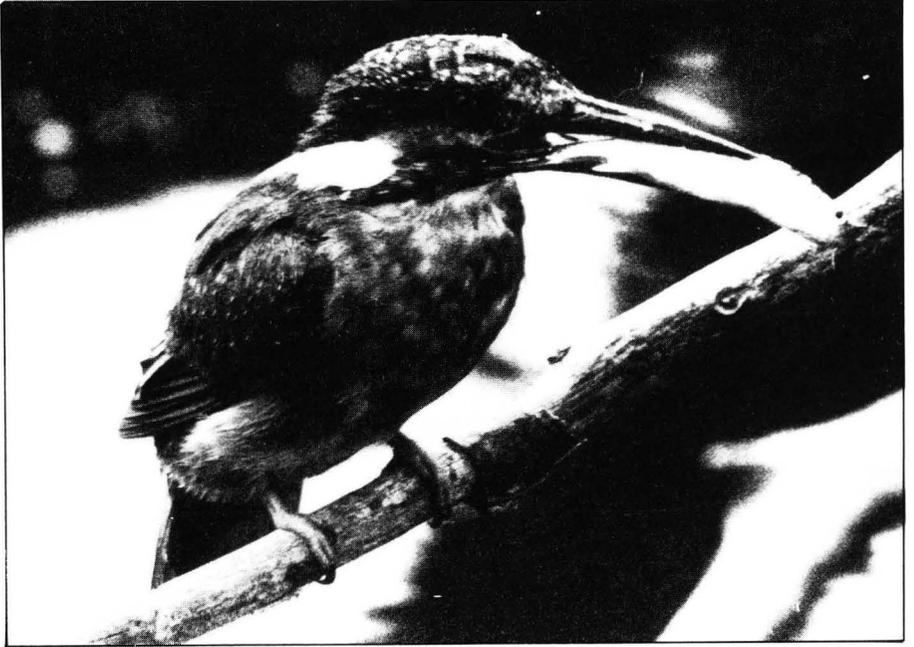


Photo : A. KEULEN.

# CHAPITRE VI

## Consommation

Il nous reste maintenant à quantifier la prédation des martins-pêcheurs. Dans les limites temporelles de notre étude, cela revient à estimer la consommation moyenne de l'adulte et du poussin pendant la période de reproduction. Divers auteurs ont montré que la consommation du jeune varie avec la croissance (DUNN, 1980; HARRIS et HISLOP, 1978; ...), nous suivrons donc ces deux phénomènes au cours du temps.

Au chapitre II (§ 2.2.2.), nous avons vu que ce travail repose sur la récolte de toutes les pelotes régurgitées au nid pendant une période déterminée. Les pelotes proviennent des adultes et des poussins. Ces derniers ne posent pas de problème : ils ne quittent pas le terrier et les parents n'éliminent pas les réjecta au cours de la période de nourrissage; la totalité des pelotes de la nichée peut donc être récupérée. Il est par contre impossible de déterminer la proportion de pelotes régurgitées par les adultes dans et hors du nid. Il est cependant certain qu'une partie d'entre elles sont émises à l'extérieur : à Montaigne, nous avons placé un perchoir sur une petite grève en face du terrier; des pelotes d'adultes y ont été trouvées. Le problème ne peut être valablement étudié qu'en posant des hypothèses. La définition de celles-ci nécessite une connaissance aussi précise que possible du comportement des adultes en période de nidification. Les données issues de la littérature sont à ce sujet fragmentaires, c'est pourquoi une étude du rythme d'activité des adultes au nid est entreprise.

Dans ce chapitre, nous présentons la synthèse des informations disponibles et des résultats de notre recherche en ce qui concerne le comportement des martins-pêcheurs en période de reproduction. Nous définirons ensuite les hypothèses qui nous permettent de quantifier la consommation des adultes. Les besoins des poussins seront alors estimés et mis en parallèle avec différents paramètres.

### 6.1. COMPORTEMENT DES ADULTES EN PERIODE DE REPRODUCTION ET DEFINITION DES HYPOTHESES DE TRAVAIL.

Les nidifications et périodes pour lesquelles nous possédons un enregistrement de l'activité des oiseaux sont les suivantes :

- DAVO- : du 3ème jour avant l'éclosion (19-08-80) jusqu'après la mort de la nichée (le 10ème jour après l'éclosion (01-09-80)).
- MON12 : du 1er jour de la ponte (06-05-81) jusqu'après l'envol de la nichée (30-06-81), avec une interruption : les 10ème et 11ème jours après l'éclosion.
- MON14 : du 3ème jour de la ponte (18-07-81) jusqu'après la mort de la nichée (le 6ème jour après l'éclosion (14-08-81)).
- HER12 : du 1er au 11ème jour de la couvaison (21 au 31-05-81) et du 22ème jour après l'éclosion au lendemain de l'envol (01 au 06-07-81).

MOU21 : du 10ème jour avant la période de ponte (23-04-82) jusqu'après l'envol des jeunes (26-06-82) à l'exception de la période qui s'étend du 6ème au 14ème jour après l'éclosion. L'interprétation des enregistrements de ce nid est rendue difficile suite à un nombre excédentaire de signes en provenance de la cellule placée vers l'extérieur du nid. Ce fait résulte probablement du passage d'arthropodes devant les cellules; en effet, lorsque l'activité des adultes dans le tunnel augmente, le nombre de données "parasites" diminue (dérangement des arthropodes ?). Les résultats obtenus pour cette nidification sont donc peut-être moins rigoureux. Il nous paraît cependant intéressant de les présenter car ils concernent une nidification un peu particulière. De plus, ils semblent suffisamment fiables pour que nous puissions considérer les tendances qu'ils indiquent.

Parmi les enregistrements recueillis, certains n'ont pu être interprétés totalement (§ 2.3.), ce qui explique les quelques discontinuités dans les résultats présentés. Il faut aussi remarquer que notre système d'enregistrement ne permet pas de distinguer l'activité du mâle de celle de la femelle; les résultats sont traités par rapport à ce qui se passe au niveau du nid (nombre de visites, durée pendant laquelle au moins un adulte est présent; durée pendant laquelle les poussins sont seuls...).

Quatre types de graphiques sont dessinés, ils visualisent au cours du temps :

- les périodes de présence et d'absence des adultes au nid (fig. 6.1). Les présences sont représentées par de gros traits dessinés alternativement au-dessus et en-dessous de la ligne de base de manière à rendre mieux visibles les mouvements lorsque les temps d'absence sont très courts. Ce changement de sens ne signifie donc pas qu'il s'agit d'oiseaux différents;
- l'évolution du nombre de va-et-vient journaliers (fig. 6.2);
- l'évolution de la somme journalière des temps de présence des adultes au nid (fig. 6.3);
- l'évolution de la durée moyenne journalière des périodes de présence (fig. 6.4).

La distribution de fréquence de périodes répond à une loi logarithmique. Pour le traitement des résultats et notamment le calcul des moyennes, les données sont donc préalablement transformées en logarithmes. Les moyennes ainsi obtenues correspondent alors aux modes de distribution et non aux moyennes arithmétiques. Dans le texte qui suit, nous donnons chaque fois la moyenne et, entre parenthèses, l'intervalle de confiance à 95 % de la distribution ( $m$  et  $m - 2s$ ;  $m + 2s$ ) et ce après retransformation en heures, minutes et secondes.

Pour plus de facilité, nous divisons la nidification en huit phases à savoir, la formation du couple, la période précédant la ponte, la ponte, la couvaison, l'éclosion, la période de réchauffement des jeunes, la fin de la période de nourrissage, l'envol et les quelques jours suivants. Après avoir examiné ces différentes phases, nous discuterons quelques aspects généraux et conclurons.

### 6.1.1. La formation du couple

En règle générale, chez *Alcedo atthis*, l'unité de reproduction est le couple (RIVIÈRE, 1933; BROWN, 1934; KUMARI, 1978, GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980). HEYN (1965) a cependant mis en évidence par le baguage deux cas de bigamie; les nids étaient distants de 2,5 Km et le mâle participait au nourrissage des nichées de ses deux femelles.

Dans nos régions où l'espèce est essentiellement sédentaire (MORGAN et GLUE, 1977; GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980; données de baguage de l'IRSNB, com. pers.) des couples formés et des activités liées à la nidification sont observés dès la fin de l'hiver (CLANCEY, 1935; EASTMAN, 1969; GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980). Selon KUMARI (1978), l'époque de formation des couples est souvent plus tardive les années où l'hiver est rigoureux. Les vieux couples se reproduisent plus tôt et élèvent en moyenne plus de nichées que les jeunes.

Les martins-pêcheurs sont territoriaux : ils sont très exclusifs pour les individus de la même espèce; leur progéniture est d'ailleurs généralement chassée hors du territoire parental quelques jours après l'envol (BROWN, 1934; CLANCEY, 1935; FORSTER, 1962; KUMARI, 1978; GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980). Cette forte territorialité qui implique un comportement hostile à l'égard des congénères explique peut-être le développement des parades chez le martin-pêcheur. GOODFELLOW et DARE (1955) observent une parade continue de 25 minutes ne débouchant sur aucun accouplement mais au cours de laquelle ils distinguent huit types comportementaux. KUMARI (1978) constate que les parades sont plus intenses avant la première nichée qu'avant les deuxième et troisième. Elles sont encore visibles au cours de la couvaison (obs. pers.).

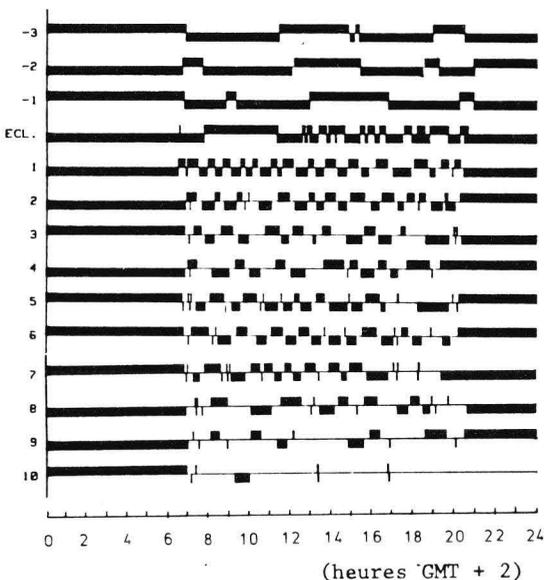
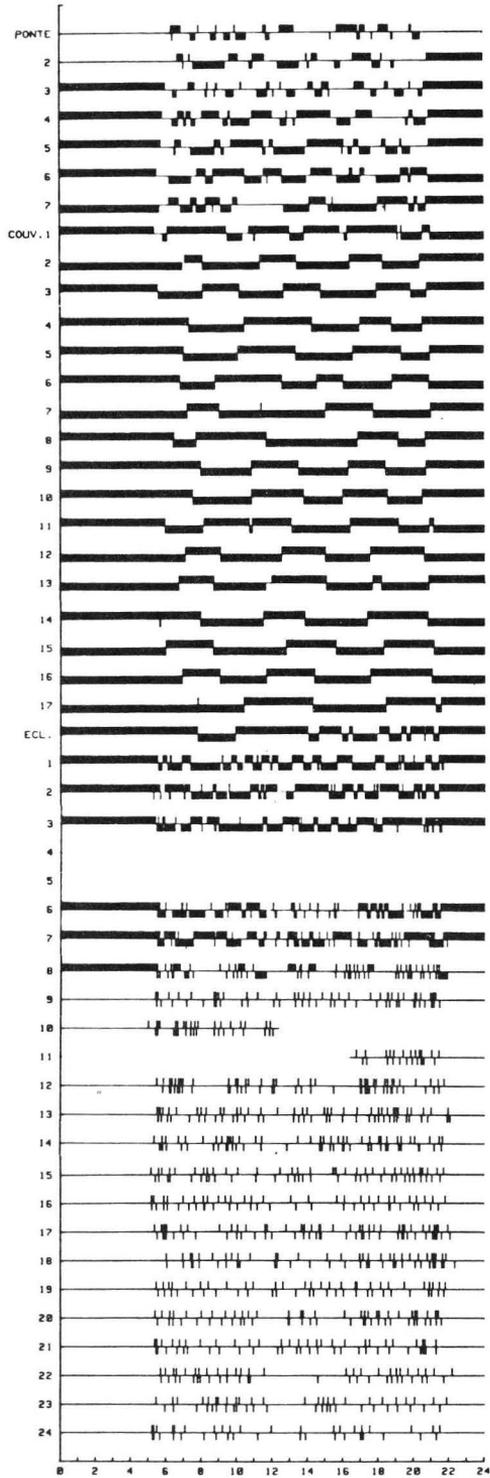


FIG. 6.1.1. : Actogramme des martins-pêcheurs adultes au nid de DAVO- (voir explications dans le texte)  
Couv. = couvaison; Ecl. = éclosion



(heures GMT + 2)

FIG. 6.1.2. : Actogramme des martins-pêcheurs adultes au nid de MON12.

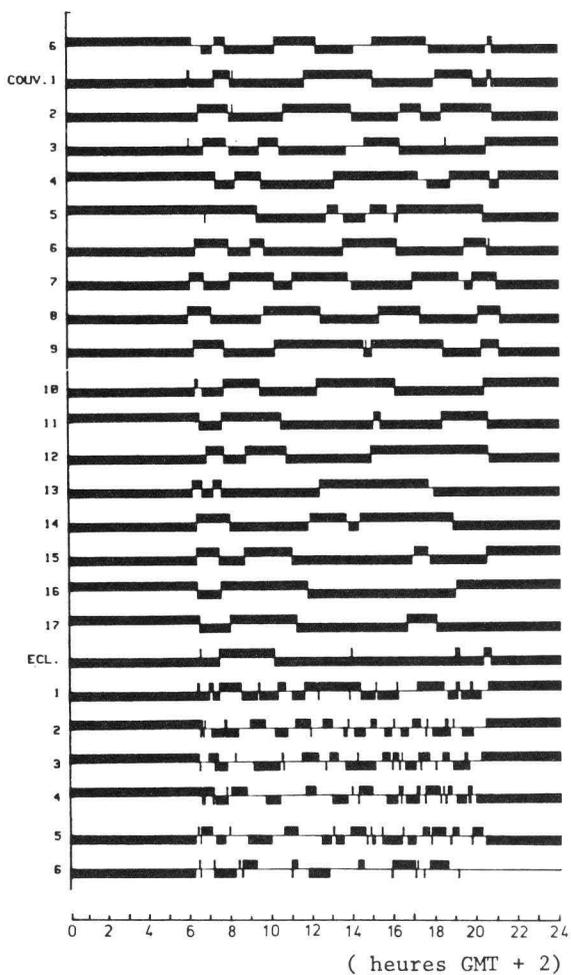


FIG. 6.1.3. : Actogramme des martins-pêcheurs adultes au nid de MON14.

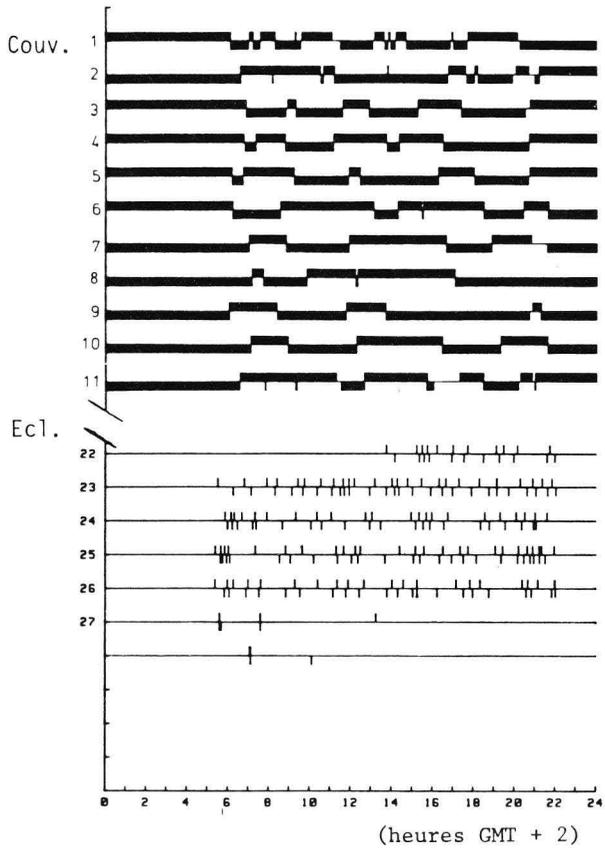
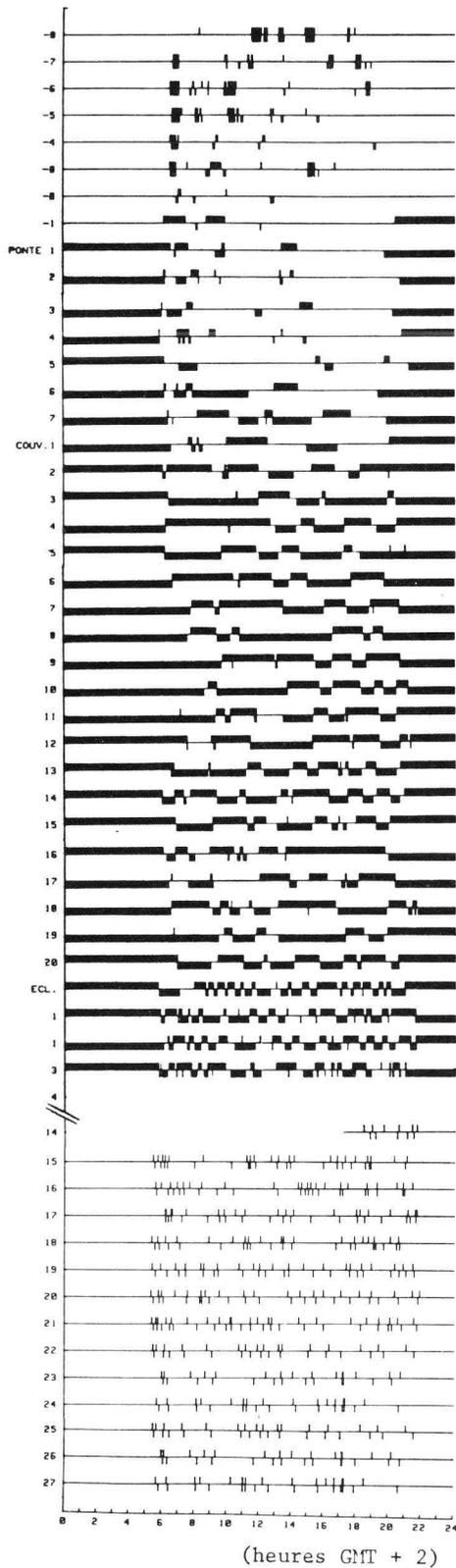


FIG. 6.1.4. : Actogramme des martins-pêcheurs adultes au nid de HER12.



(heures GMT + 2)

FIG. 6.1.5. : Actogramme des martins-pêcheurs adultes au nid de MOU21.

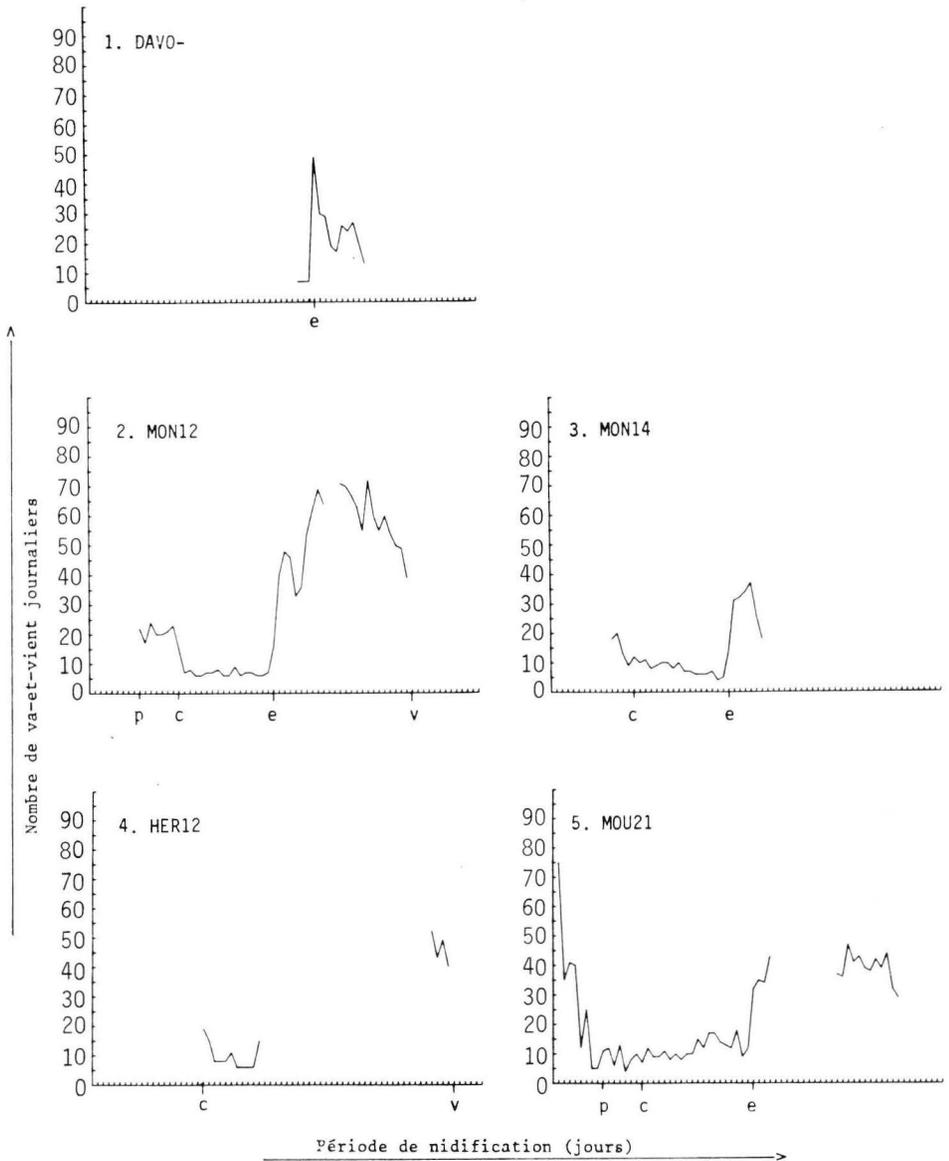


FIG. 6.2. : Evolution, au cours de la nidification du nombre de va-et-vient journaliers des martins-pêcheurs adultes au nid.

P : début de la ponte;  
 c : début de la couvaison;  
 e : éclosion des jeunes;  
 v : envol des jeunes.

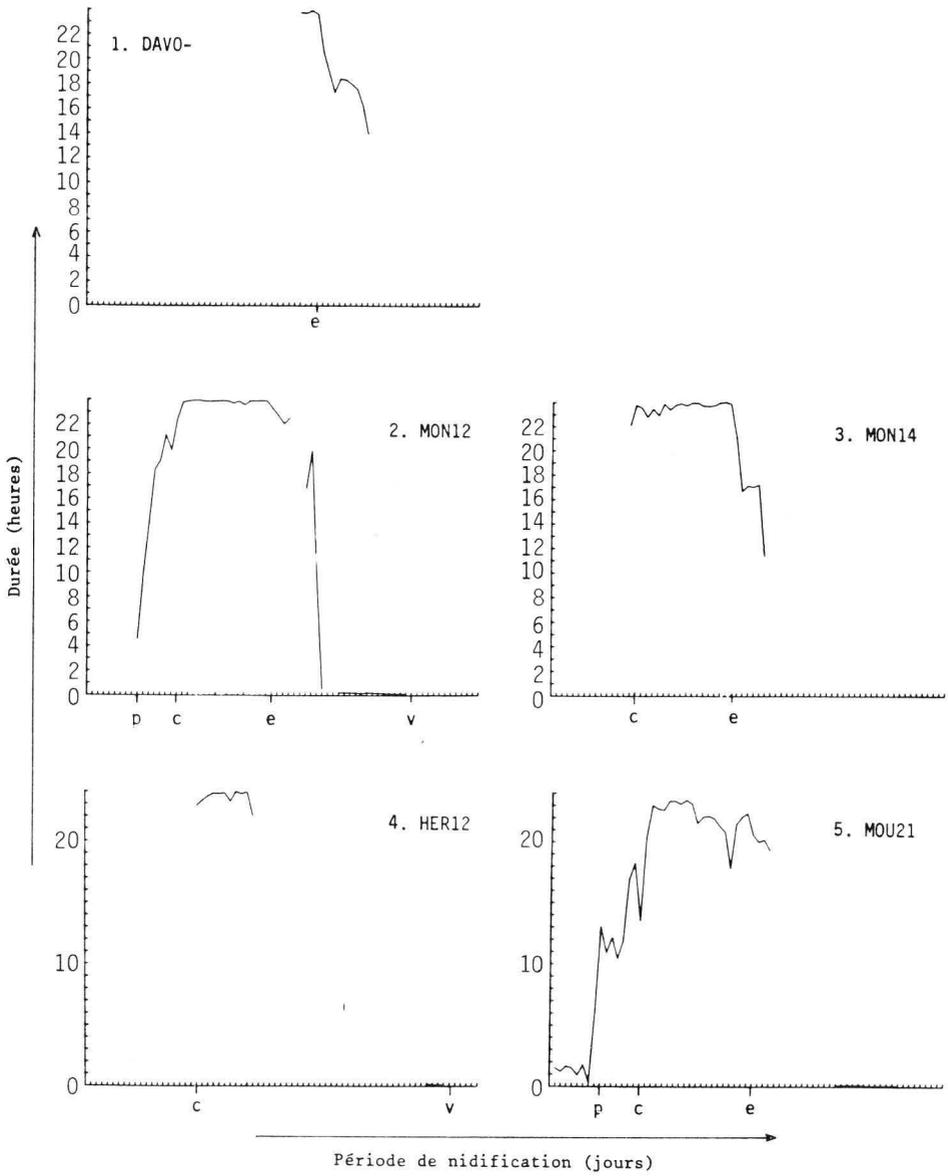


FIG. 6.3. : Evolution, au cours de la nidification du temps de présence journalière des martins-pêcheurs adultes au nid.

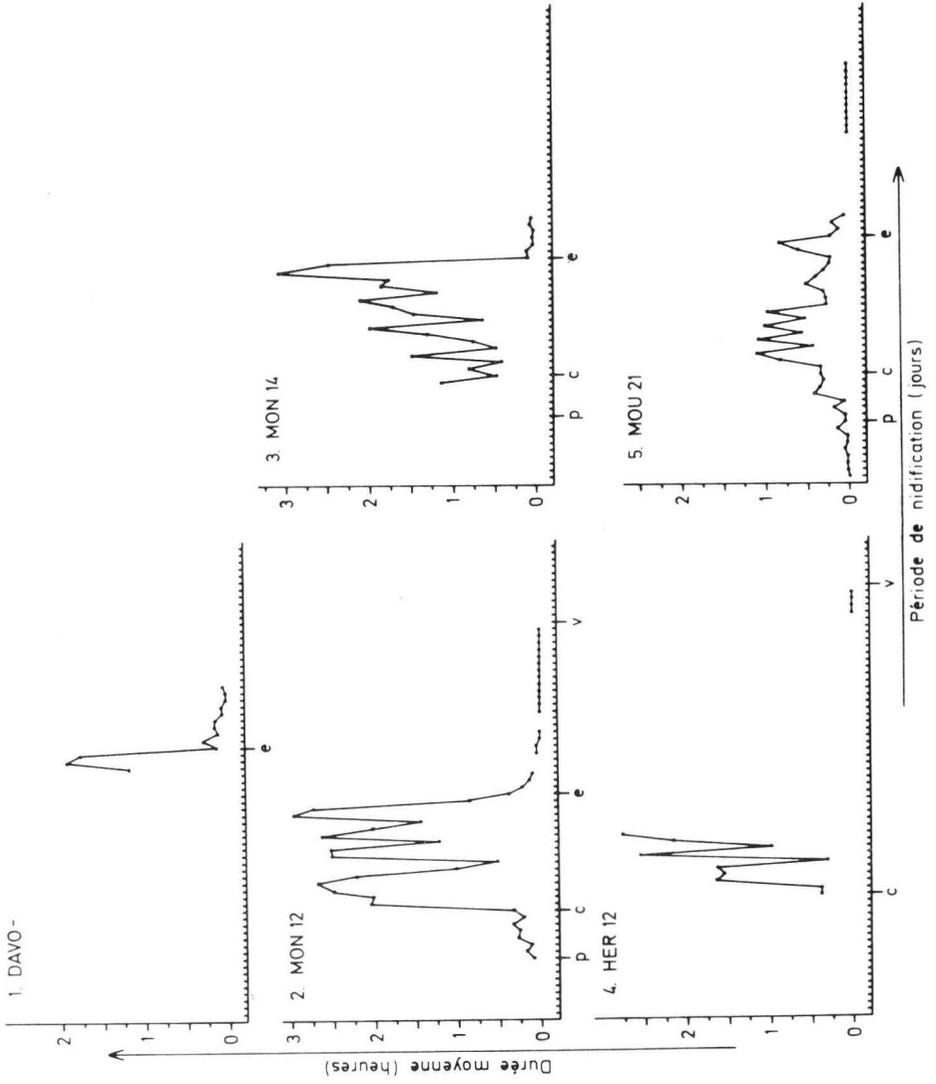


FIG. 6.4. : Evolution, au cours de la nidification, de la durée moyenne journalière des périodes de présence diurne des martins-pêcheurs adultes au nid.

L'offrande de poissons par le mâle à la femelle est souvent mentionné (RIVIERE, 1933; EASTMAN, 1969; KUMARI, 1978; GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980). Notons que ce comportement fait l'objet de nombreuses interprétations. SMITH (1977) y voit trois fonctions possibles :

- favoriser la cohésion du couple;
- augmenter le potentiel nutritif de la femelle à un moment où elle est fort sollicitée d'un point de vue énergétique par la genèse des œufs;
- permettre à la femelle d'évaluer à partir de la nourriture reçue, la quantité disponible dans l'environnement et adapter sa ponte à ces conditions.

NISBET (1973, in HALLIDAY, 1978) considère que chez la sterne pierregarin (*Sterna hirundo* L.), l'offrande de poissons peut constituer, pour la femelle, un moyen d'appréciation de la capacité du mâle à nourrir la nichée future.

### 6.1.2. Période précédant la ponte

Cette période est principalement consacrée à la préparation du terrier. Le creusement de celui-ci semble être une composante importante du comportement des martins-pêcheurs. En témoignent, les nombreuses ébauches présentes sur les sites de nidification (KUMARI, 1978). Ces nids non achevés sont parfois dus à un obstacle tel que caillou, racine... En Lesse faméniennne où les endroits propices à l'excavation sont nombreux, nous observons régulièrement des ébauches en dehors des sites occupés; serait-ce dû à l'activité d'individus célibataires ou de jeunes ?

La durée de cette période est très variable. Elle est parfois importante au début de la saison de reproduction, l'activité de creusement des oiseaux est alors sporadique (RIVIERE, 1933). Elle est par contre très courte lorsque les oiseaux sont pressés : un minimum de deux jours est signalé par GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER (1980), de quatre jours par KUMARI (1978), de une semaine par GENTZ (1940), HEYN (1963) (in PLUCINSKI, 1969) et GUREVICH et al. (1978). KUMARI (1978) remarque que le temps de construction du nid dépend de sa longueur, de la dureté du substrat et de la motivation des adultes (GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980). La longueur du nid varie généralement de 31 à 90 cm (MORGAN et GLUE, 1977) mais CLANCEY (1935) signale un terrier de 135 cm. BROWN (1934) et PAPADOPOL (1965) observent que les nids sont plus petits lorsque le substrat est difficile à creuser.

Les nids occupés sont soit des terriers nouvellement creusés soit d'anciens trous réaménagés. Cette réutilisation se fait d'une année à l'autre ou au cours des nidifications successives d'une même saison (BROWN, 1934; CLANCEY, 1935; MORGAN et GLUE, 1977; GLUTZ VON BLOTZHEIM, et BAUER, 1980, obs. pers.; ...). Elle est plus fréquente lorsque les berges sont peu nombreuses et stables (CLANCEY, 1935; EASTMAN, 1969). Personnellement, nous n'avons jamais observé la réutilisation d'un nid inondé; KUMARI (1978) fait la même constatation. Il est difficile de préciser si les oiseaux préfèrent ou non un nouveau terrier. RIVIERE (1933) observe le creusement complet d'un nid par un couple puis son abandon au profit d'un ancien. Il semble que le mâle ait joué un rôle déterminant dans ce changement. KUMARI (1978) note également le rôle prépondérant du mâle dans le choix du site de nidification.

Le mâle et la femelle participent successivement à l'excavation du terrier (divers auteurs dont CLANCEY, 1935; PLUCINSKI, 1969). Les oiseaux creusent avec leur bec et déblayent la terre à l'aide des pieds (EASTMAN, 1969). Selon CLANCEY (1935), KUMARI (1978) et GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER (1980), le mâle est le plus actif mais GUREVICH et al. (1978) notent le contraire tandis qu'EASTMAN (1969) observe une femelle creusant un nouveau nid et entamant une seconde nidification alors que le mâle nourrit seul les jeunes de la première nichée. L'activité de creusement peut se remarquer à toute heure de la journée (CLANCEY, 1935) mais PLUCINSKI (1969) signale un maximum d'activité en fin de matinée. Lorsqu'il s'agit de la réoccupation d'un ancien nid, celui-ci est débarrassé des réjecta des nidifications précédentes (EASTMAN, 1969; GUREVICH et al., 1978; ...). Le nettoyage est cependant imparfait et il reste toujours un fond de vieilles pelotes (obs. pers.).

Avant la ponte, les adultes fréquentent le terrier et y régurgitent des pelotes. Cet apport de pelotes peut commencer bien avant la ponte (par exemple, six semaines chez un couple nichant très tôt) ou être quasi nul dans le cas de couples "pressés" (CLANCEY, 1935; EASTMAN, 1969). RIVIERE (1933) observe également la fréquentation du nid par les adultes avant la ponte. Le mâle y reste pendant un quart d'heure environ tandis que la femelle y passe des temps de plus en plus longs.

De notre côté, nous possédons des informations concernant cette période pour trois nidifications : ERM12, MON12 et MOU21. Ces nidifications se déroulent dans d'anciens nids. A MOU21, le nid avait été occupé l'année précédente et il était encombré de réjections. A notre première visite, le 18 mars 1982, des traces de présence des adultes sont relevées (fientes, pelotes). L'enregistreur d'activité est placé le 21 avril. Le 22 avril, une "entrée-sortie" est notée et à partir du 23, une activité intense se manifeste (fig. 6.1.5.). Jusqu'au troisième jour avant la ponte, on observe la présence des adultes par phases pendant lesquelles il y a un grand nombre de va-et-vient très rapprochés (par exemple, le 23 avril, 37 entrées-sorties en 56 minutes). Peut-être cela correspond-t-il à l'activité de déblayage du nid ? Globalement, nos observations confirment celles de PLUCINSKI (1969), à savoir une plus grande activité au cours de l'avant-midi. On note aussi de simples visites qui deviennent de plus en plus fréquentes et dont la durée tend à augmenter. Sur cette période de 8 jours, la moyenne du temps de présence par visite passe de 57" (12", 4'34) à 9'50" (4", 23h45'2") (fig. 6.4.5). Toutefois, la présence au nid reste faible (en dehors du jour précédant la ponte, maximum de 1h46' (fig. 6.3.5).

A ERM12 et MON12, les premières nichées, assez hâtives (éclosion fin avril), ont échoué suite à une vague de froid (cf. infra). Nous avons vidé les nids des cadavres et pelotes de réjection. Les actographes ont été placés respectivement le huitième et neuvième jour avant la ponte du premier oeuf. En raison de défaillances techniques des appareils, les enregistrements ne peuvent être traités. On y relève cependant une activité de va-et-vient des adultes. La présence de fientes dans les tunnels et le dépôt de pelotes de réjection au niveau des chambres en témoignent et attestent d'un comportement de régurgitation au nid.

En bref, la période précédant la ponte a une durée variable. Les adultes creusent un nouveau terrier ou nettoient un ancien. La participation des deux sexes à ces activités dépend des circonstances de la nidification et peut-être aussi de la "personnalité du couple". Lorsque le nid est terminé, les adultes le fréquentent et y régurgitent des

pelotes. Au fur et à mesure que la ponte approche, les périodes de séjour au nid deviennent de plus en plus longues mais au total, le temps que les oiseaux passent dans leur terrier est assez limité.

### 6.1.3. La ponte

Les pontes s'étalent en général de début avril à fin juillet. MORGAN et GLUE (1977) signalent toutefois un oeuf pondu le 1er mars, tandis que CLANCEY (1935) et nous-mêmes avons observé des jeunes au nid jusque fin septembre.

Les pontes de 5, 6 et 7 oeufs sont les plus fréquentes : sur 28 nids, MORGAN et GLUE (1977) notent respectivement 4, 5 et 17 cas. Moins souvent, on observe 4 ou 8 oeufs et WHITERBY (in MORGAN et GLUE, 1977) signale un record de 10 oeufs. Nous possédons peu de données sur les pontes proprement dites; cependant le nombre de poussins que nous observons dans les nichées confirme ces observations (tableau 6-I).

Tableau 6-I : Importance des nichées de martins-pêcheurs en Lesse

Nombre de poussins/nichée	4	5	6	7	8
Nombre de cas	3	7	24	18	2

Le moins grand nombre de nichées de 7 effectifs est peut-être dû à la présence d'oeufs qui n'éclosent pas. Selon les informations réunies par GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER (1980), les deuxièmes et troisièmes pontes sont plus importantes que les premières.

Les oeufs, d'un blanc brillant, sont généralement pondus à raison de un par jour (BROWN, 1934; EASTMAN, 1969; obs. pers.). Un dernier oeuf peut cependant être pondu quelques jours après les autres (GUREVICH et al., 1978); la grande différence d'âge qui existe parfois entre un jeune et le reste de la nichée en témoigne d'ailleurs (DOUCET, com. pers.; obs. pers.) mais contrairement à ce que VERHEYEN (1950) affirme, il ne s'agit nullement d'une règle générale mais bien d'une exception.

A notre connaissance, aucune donnée concernant le comportement des adultes au nid à ce moment n'est mentionnée dans la littérature. Deux enregistrements complets sont réalisés pendant cette période à MON12 et MOU21. Les figures 6.1 et 6.3 (2 et 5) montrent que le temps de présence au nid augmente fortement au cours de la ponte. Un adulte reste en effet au terrier pendant la nuit dès la veille de la ponte du premier oeuf à MOU21 et à partir du deuxième jour à MON12. De plus, durant la journée, les moments de présence deviennent de plus en plus longs : leur durée moyenne passe de 5'29" à 12'14" à MON12 et de 3'59" à 18'27" à MOU21 (fig. 6.4 (2 et 5)). Il en résulte évidemment une augmentation de la présence diurne globale qui passe de 5h35' à 10h57' à MON12 et de 2h12' à 7h41' à MOU21. Le nombre d'entrées varie d'un jour à l'autre; en moyenne, il est de  $21 + 2,3 (\bar{x} + s)$  à MON12 et  $8,7 + 4,0$  à MOU21. Dans ce dernier cas pour Tequel nous possédons des enregistrements sur la période précédente, cela correspond à une forte diminution des allées et venues puisque la moyenne avant la ponte était de  $29,8 + 23,5$  entrées (fig. 6.2 (2 et 5)).

En bref, nous voyons que la ponte se déroule au rythme d'un oeuf par jour, le dernier étant parfois différé. Pendant cette phase, on assiste à une forte augmentation du temps de présence au nid consécutive à l'occupation nocturne et à l'allongement de la durée des visites diurnes. L'intensité des allées et venues diminue par rapport à la période précédente. L'activité des adultes évolue donc progressivement vers le comportement de couvaion.

#### 6.1.4. La couvaion

Il est difficile de préciser à quel moment la couvaion débute. Selon EASTMAN (1969) les oiseaux ne couvent pas avant que la ponte ne soit complète mais GUREVICH et al. (1978) notent des exceptions. Nous avons mis en évidence une évolution du comportement des adultes au cours de la ponte, le temps de présence augmentant progressivement et devenant très important dans les derniers jours. Il est probable que cette présence sur les oeufs joue déjà un rôle dans leur développement. Pour ce travail, nous définirons la couvaion comme étant la période qui s'étend du lendemain du jour où le dernier oeuf est pondu - pour autant que la ponte soit continue - au jour précédant l'éclosion.

Les auteurs ne s'accordent pas sur la durée de la couvaion chez le martin-pêcheur. KUMARI (1978) note 23 à 26 jours, GUREVICH et al. (1978), 20 à 21 jours, RIVIERE (1933), 19 à 20 jours, CLANCEY (1935), 19 à 21 jours en remarquant un allongement de la période lorsque la femelle est dérangée. Aucun ne mentionne cependant ce qu'il considère comme début de la couvaion. BROWN (1934) observe une ponte complète le 6 avril et l'éclosion le 27 avril, ce qui correspond selon notre définition, à une durée de 25 jours. Personnellement, nous relevons des périodes de 17 (MON12 et 14), 18 (ERM12) et 20 jours (MOU21).

Pendant la couvaion, les adultes se relayent au nid. Sur 165 observations, GUREVICH et al. (1978) notent 67 fois la présence du mâle et 98 fois celle de la femelle; ils remarquent qu'en seconde nichée, la contribution du mâle diminue fortement car il nourrit les poussins de la nichée précédente. Selon EASTMAN (1969), les périodes de couvaion de la femelle sont d'environ une demi-heure plus longues (1h3/4) que celles du mâle (1h1/4). CLANCEY (1935) observe dans certains cas une participation égale des deux partenaires. Pour EASTMAN (1969) et RIVIERE (1933), c'est la femelle qui reste au terrier pendant la nuit. BROWN (1934) rapporte que le mâle nourrit activement la femelle pendant l'incubation et lorsque les jeunes viennent d'éclore. Pour GUREVICH et al. (1978), il s'agit là d'une exception, les oiseaux se nourrissent généralement eux-mêmes. Les observations de EASTMAN (1969) vont également dans ce sens.

Pour cette période, nous disposons d'actogrammes (fig. 6.1) réalisés à

DAVO- : les trois derniers jours  
HER12 : du 1er au 11ème jour  
MON12 : du 1er au dernier jour  
MON14 : du 1er au dernier jour  
MOU21 : du 1er au dernier jour

La figure 6.3. et le tableau 6-II montrent que l'occupation du nid au moment de la couvaion atteint pratiquement 24 heures/jour, durée qui reste assez stable pendant toute la période. Le nid de MOU21 fait toutefois exception, la moyenne du temps de présence journalière étant plus faible (en moyenne, 21h34').

Tableau 6-II : Particularité du patron d'activité des martins-pêcheurs adultes en période de couvaion.

Nid	nombre de jours étudiés	durée totale de la couvaion (jours)	durée quotidienne moyenne du temps de couvaion			nombre journalier moyen de va-et-vient	durée moyenne des périodes diurnes de séjour au nid		
			$\bar{t}$ H. min. sec.	limite inf. (-2s) H. min. sec.	limite sup. (+2s) H. min. sec.		$\bar{n} \pm s$	$\bar{t}$ H. min. sec.	limite inf. (-2s) H. min. sec.
DAVO-	3	+ 18	23 46 53	23 33 41	24 00 13	7,0 + 0,0	01 35 46	00 11 40	13 06 28
HER12	11	+ 18	23 25 38	22 14 21	24 40 43	9,8 + 4,6	00 40 51	00 01 04	26 14 02
MON12	17	17	23 45 20	23 00 49	24 31 18	7,3 + 2,2	01 23 29	00 03 55	29 38 57
MON14	17	17	23 35 11	22 53 36	24 18 02	8,0 + 2,3	01 01 23	00 02 20	26 54 14
MOU21	20	20	21 33 40	17 39 57	26 18 54	11,6 + 3,0	00 26 48	00 00 46	15 32 40

Le rythme d'activité apparaît également plus irrégulier à ce nid (fig. 6.1.5.). Le fait que ce soit justement à MOU21 que l'on observe une période de couvaision plus longue corrobore l'observation de CLANCEY (1935) selon laquelle le temps de couvaision est allongé lorsque la femelle est souvent dérangée. Nous pensons que cela pourrait avoir une importance dans la dynamique des populations de martins-pêcheurs. En effet, ces oiseaux élèvent jusqu'à trois nichées par an mais cela suppose une saison de reproduction hâtive ainsi qu'un déroulement et une succession rapides des nichées avec éventuellement chevauchement. Dans ce contexte, un comportement assidu peut favoriser le potentiel reproducteur des oiseaux.

Une autre caractéristique de cette phase de la nidification est la diminution du nombre de va-et-vient journaliers allant de pair avec un allongement de la durée moyenne des temps de présence au nid (fig. 6.2. et 6.4. (2, 3 et 5), tableau 6-II). Bien que moins marqué dans le cas de MOU21, cela s'observe pour tous les nids étudiés.

Nous avons également vérifié l'alternance des adultes au nid. Lors du changement, l'un des partenaires s'approche du site en criant et se pose à proximité; l'autre sort alors du terrier, une petite parade a souvent lieu (chants, "courbettes") puis le premier individu rentre au nid tandis que le second s'éloigne. D'autres auteurs ont assisté à ce "cérémonial" (RIVIERE, 1933; EASTMAN, 1969; PLUCINSKI, 1969). Selon SEEL (1969), les parades en cours de nidification accéléreraient la succession des nichées.

En bref, la période de couvaision est caractérisée par une présence quasi permanente d'au moins un adulte au nid. Les phases de couvaision deviennent longues et le nombre de va-et-vient diminue. Les deux partenaires participent à la couvaision et se relayant. D'après la littérature, le rôle de la femelle paraît plus important et peut dépendre des circonstances, notamment du chevauchement des nidifications. La durée de l'incubation est variable et semble liée à l'assiduité des parents.

#### 6.1.5. L'éclosion

Selon GUREVICH et al. (1978), l'éclosion peut être échelonnée. Nous avons déjà parlé des nichées où l'un des poussins est nettement plus jeune que les autres (ex. HER12). Il semble cependant qu'il s'agisse d'exceptions, l'éclosion ayant lieu généralement endéans quelques heures (GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980). La plupart du temps, les nichées sont d'ailleurs homogènes.

Il est difficile de suivre l'éclosion sur le terrain sans déranger les oiseaux, c'est pourquoi nous disposons de peu d'observations directes :

- Au nid de MON14, le 8 août 81 à 12 h, un oiseau couve ses oeufs et le 9 août à 10 h, les 6 poussins sont éclos.
- Le 13 juin 1981 à 17 h, le nid de ERM12 contient 7 oeufs, le 14 juin à 14 h, 4 poussins sont éclos et le lendemain nous trouvons 5 poussins et un oeuf clair. L'expulsion de coquilles d'oeufs ou d'oeufs clairs par les adultes est mentionnée dans la littérature (BROWN, 1934; CLANCEY, 1935; EASTMAN, 1969). Nous constatons toutefois que ce comportement n'est pas général, en témoignent les coquilles et oeufs trouvés dans les réjecta prélevés au nid.

L'examen des fig. 6.1. (1, 2, 3 et 5) montre que l'activité des adultes s'intensifie le jour de l'éclosion. Les observations réalisées à ERM12 confirment également ce fait. Le temps de présence des adultes au nid au cours de la journée change relativement peu (- 1h45 à MOU21, - 37' à MON12, - 17' à DAVO-, - 10' à MON14, fig. 6.3. (1, 2, 3 et 5)) mais la durée moyenne des séquences de couvain diminue fortement (- 2h23' à MON14, - 1h38 à DAVO-, - 36' à MOU21 et - 25' à MON12, fig. 6.4. (1, 2, 3 et 5) tandis que le nombre de va-et-vient augmente considérablement (+ 33 à DAVO-, + 20 à MOU21, + 9 à MON12 et MON14, fig. 6.2. (1, 2, 3 et 5)).

#### 6.1.6. Période de réchauffement des poussins

Il est bien connu que, pendant les premiers jours qui suivent l'éclosion, les poussins sont régulièrement réchauffés. Durant la nuit, DOUCET (com. pers.) observe à plusieurs reprises les deux partenaires ensemble au terrier. GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER (1980) signalent aussi ce fait. RIVIERE (1933) mentionne même la présence simultanée des adultes pendant la journée (au moins 45'). Il ne s'agit cependant pas d'une règle générale (obs. pers.).

Aucune donnée quant à la durée ou à l'intensité de ce réchauffement n'est toutefois disponible. Lorsque la nichée est âgée de six jours, RIVIERE (1933) constate que les adultes ne restent la plupart du temps que quelques secondes au nid; il observe cependant un séjour plus long de la femelle. EASTMAN (1969) note qu'à 7 jours, les oisillons ne sont couvés qu'exceptionnellement, une fois par période de 60 à 90 minutes.

A MON12, les activités de réchauffement (fig. 6.1. et 6.3. (2)) cessent totalement à partir du neuvième jour après l'éclosion, les jeunes n'étant déjà plus couverts au cours de la nuit du huitième au neuvième jour. A MOU21, le réchauffement s'arrête entre le septième et le quatorzième jour après l'éclosion. A DAVO- et MON14, nous observons une activité de réchauffement jusqu'à la mort des derniers poussins survenue respectivement les dixième et sixième jours après l'éclosion. A ERM12, nous voyons pour la dernière fois des poussins vivants le huitième jour après l'éclosion; à chacune de nos visites, un adulte est présent au nid. Enfin, à Gendron en 1978, nous suivons l'évolution de la situation de jour en jour. L'éclosion a lieu le 1er juin. Nous observons après le coucher du soleil, un adulte sur les poussins jusqu'au huitième jour après l'éclosion, la nuit du neuvième au dixième jour, les jeunes restent seuls puis un des parents est à nouveau présent la nuit suivante. La nichée est morte le onzième jour. Si l'on compare la longueur alaire des jeunes que nous avons alors récupérés (27 et 28 mm) avec la courbe de croissance alaire de poussins d'autres nids qui sont arrivés à l'envol (fig. 6.11.8), on constate qu'en conditions normales, cela correspondrait à des oisillons de neuf jours.

Ces observations montrent que la période de réchauffement est variable. A MON12, où la nidification est arrivée à terme, elle est de 9 jours en comptant le jour de l'éclosion, ce qui concorde avec les données de la littérature. Les quelques nidifications pour lesquelles nous relevons des temps plus longs ont échoué. Les courbes de croissance des poussins concernés (cf. infra) attestent d'un retard par rapport aux poussins des nichées ayant abouti. Ceci suggère que la durée de la période de réchauffement s'adapte aux besoins de la nichée. Les poussins seraient-ils capables de moduler le comportement des adultes ? Nous reviendrons sur ce problème plus loin.

Nous ne possédons pas d'actogrammes complets couvrant cette période. Les enregistrements sont en effet difficiles à interpréter en raison du comportement même des adultes. Des observations directes réalisées à ce moment montrent que les partenaires sont souvent ensemble au nid. Les nourrissages se déroulent selon le schéma suivant : un oiseau est au nid et couve les poussins, l'autre, un poisson au bec, arrive et s'engouffre dans le terrier, quelques secondes après, un oiseau quitte le nid, l'autre restant à l'intérieur. Dans ce contexte, une inscription parasite ou une petite défaillance de l'une des cellules rend impossible le décryptage des enregistrements. La tache orange de la mandibule inférieure de la femelle - seul signe distinctif des sexes - est petite et les oiseaux se déplacent avec vélocité (10 à 20 m/sec selon KUMARI (1978)) si bien qu'il est malaisé, voire impossible d'identifier au cours des observations de terrain le mâle de la femelle. Il est par conséquent tout aussi impossible de déterminer si l'un des partenaires reste au nid pour de longues périodes tandis que l'autre nourrit la nichée et peut-être même le couvreur ou, si à chaque nourrissage, l'oiseau présent au nid est remplacé par le nouvel arrivé. EASTMAN (1969) penche pour la seconde solution tandis que RIVIERE (1933) observe successivement les deux comportements au même nid. Les éléments dont nous disposons ne nous permettent pas de trancher ce problème; nous considérons arbitrairement qu'il y a inversion des rôles à chaque visite. Les actogrammes sont dessinés et les moyennes des temps de présence sont calculées en fonction de cette hypothèse.

Les actogrammes (fig. 6.1. (1, 2, 3 et 5)) attestent d'une activité intense répartie tout au long de la journée et de la présence nocturne d'un adulte. Pendant le jour, les phases de réchauffement sont nettement plus courtes qu'en couvaision et leur nombre diminue au profit des visites rapides où les oiseaux ne font qu'entrer et sortir, ne restant que quelques secondes dans le nid (fig. 6.1. et 6.4. (1, 2, 3 et 5)). Cette activité se traduit par une diminution globale du temps de présence qui s'accroît brusquement à la fin de la période de réchauffement, suite à l'absence des adultes au nid pendant la nuit (fig. 6.1. et 6.3. (2)). La figure 6.2. (1, 2, 3 et 5) montre un nombre de va-et-vient élevé pendant toute cette période (en moyenne  $(\bar{x} + s)$  : 48,5 + 12,6 à MON12, 37,3 + 4,9 à MOU21 et sans compter le dernier jour, 22,8 + 5,8 à DAVO- et 32,0 + 4,1 à MON14).

La participation du mâle à l'élevage de la nichée fait l'objet de discussions. Pour certains, le mâle arrête de s'occuper des jeunes dans les quelques jours qui suivent l'éclosion (BROWN, 1934; KUMARI, 1978). Pour d'autres, il s'occupe seul des poussins de la première nichée tandis que la femelle entame la nidification suivante (GUREVICH et al., 1978; KUMARI, 1978) ou encore, il participe à l'élevage jusqu'au départ des poussins (BROWN, 1934; CLANCEY, 1935; EASTMAN, 1969; KUMARI, 1978). Sur nos enregistrements, la présence simultanée des deux adultes au nid, preuve de la contribution du mâle, est relevée le jour de l'éclosion à DAVO- et à MON14, jusqu'au sixième jour au moins à MOU21 et jusqu'au huitième jour après l'éclosion à MON12. Cela ne signifie évidemment pas qu'il n'a plus aidé au nourrissage par la suite. A MON14, le troisième jour après l'éclosion, le mâle est trouvé mort dans les filets d'un pisciculture proche. La femelle restée seule n'a visiblement pu mener à bien à la fois l'alimentation et le réchauffement de sa progéniture. Dès le lendemain de la mort du mâle, les poussins alors âgés de 4 jours sont froids et leur croissance ralentit nettement. Après 4 jours, cette situation provoque la perte totale de la nichée. Cette anecdote suggère que le mâle est indispensable à l'élevage des poussins, en tout cas dans les jours qui suivent l'éclosion (HALLET, 1984).

RUTHKE (cité par KUMARI, 1978) rapporte cependant le cas d'un nid où la femelle est tuée 4 jours avant l'éclosion et où le mâle élève seul la nichée. Inversement, EASTMAN (1969) et KUMARI (1978) mentionnent des nourrissages réalisés exclusivement par la femelle. Peut-être la nécessité d'une participation du mâle dépend-elle de l'expérience des oiseaux, de la disponibilité en poissons (facilité et rapidité de pêche) et des conditions météorologiques (besoin de réchauffement) ?

Nous verrons plus loin que les jeunes poussins sont très sensibles au froid. Le réchauffement a donc une grande importance pour la survie des oisillons. CLANCEY (1935) signale également que, lorsque les adultes recherchent trop activement de la nourriture, les jeunes meurent de froid.

En bref, la période de réchauffement dure environ huit jours mais peut être allongée lorsque la croissance est ralentie. Elle est caractérisée par la présence nocturne d'un adulte et une activité intense composée de périodes de couvaision et de visites très courtes. La proportion de celles-ci augmente au cours des derniers jours. Les deux partenaires du couple participent normalement à cette phase.

#### 6.1.7. La période de nourrissage strict

Cette phase de la nidification est caractérisée par l'absence nocturne des parents au nid et par une activité intense répartie tout au long de la journée (fig. 6.1. (2, 4 et 5)). Les visites sont toujours très courtes, elles ne durent bien souvent qu'une dizaine de secondes (fig. 6.4. (2, 4 et 5)). Le temps quotidien de présence au nid n'excède jamais 15 min. (fig. 6.3. (2, 4 et 5)). Le nombre de va-et-vient est élevé mais tend à diminuer au cours des derniers jours précédant l'envol (fig. 6.2. (2 et 5)). Ce fait est déjà observé par EASTMAN (1969) et KUMARI (1978). EASTMAN considère que cette diminution du nourrissage force les jeunes à sortir du nid. Elle n'est toutefois pas toujours observée. Nous reviendrons plus en détail sur les facteurs de variation de l'activité des adultes pendant cette période dans le paragraphe consacré à la consommation des jeunes.

#### 6.1.8. L'envol et la période suivant l'envol

La période d'élevage dure généralement de 23 à 27 jours (GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980). CLANCEY (1933) remarque que la durée varie en fonction de l'importance du nourrissage. L'envol des poussins est généralement synchrone mais des exceptions sont notées (EASTMAN, 1969; DOUCET, com. pers.). Les jeunes restent souvent aux environs du nid pendant quelques jours au cours desquels ils sont encore nourris (CLANCEY, 1935; EASTMAN, 1969; KUMARI, 1978). GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER (1980) notent que les jeunes restent plus longtemps avec les adultes lorsqu'il n'y a pas de nouvelles nidifications. Lorsqu'ils sont chassés du territoire parental, les jeunes se livrent alors à un erratisme qui a lieu dans toutes les directions et parfois sur de très longues distances (données de baguage de IRSNB, MORGAN et GLUE, 1977).

Personnellement, nous avons observé trois envols asynchrones de nichées. Dans deux cas, il s'agit d'un décalage d'un jour, un poussin quittant le nid un jour avant (CAV01) ou après (GIL71) le reste de la nichée. Le troisième cas mérite d'être explicité. Le 31 août 1975,

à la nuit noire, nous ouvrons le nid de Chéreau (Lesse) en vue du baguage. Le nid est courbé et nous pensons que les jeunes ont une vingtaine de jours. En fait, ils viennent d'éclore et l'adulte s'envole, nous reprenons la nichée et commençons son élevage. La chose n'étant pas aisée, le 4 septembre, nous plaçons les trois survivants, dont l'un est assez faible, dans le nid de Petit Hour qui contient déjà quatre poussins âgés d'environ 9 jours. Le 7 septembre, un des poussins de Chéreau est trouvé mort. Le 21 septembre, tous les jeunes de Petit Hour sont envolés mais il reste les deux autres dont l'un apparaît plus développé. Le 29 septembre, un individu parfaitement plumé est encore présent au terrier. Ceci montre la capacité des parents à s'adapter à des changements d'effectifs, à élever des poussins d'âges différents et à poursuivre le nourrissage de jeunes au terrier alors que d'autres sont déjà envolés. Nous reviendrons sur cette observation plus loin.

L'envol est noté en début de matinée à MON12 et HER12 et dans l'après quatre heures à GIL72. D'après les observations réalisées à HER12, les poussins sortent à intervalles irréguliers, ils émettent de nombreux "Tchec" aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur du nid. Les adultes sont présents à proximité et leurs cris sont régulièrement entendus. Les observations faites à GIL72, bien que moins complètes, confirment ce fait.

Il est difficile de déterminer dans quelle mesure les adultes fréquentent le terrier après le départ des jeunes. A HER12, des inscriptions irrégulières sont enregistrées le lendemain de l'envol; nous pensons qu'il pourrait s'agir de visites à l'entrée du terrier. Après l'envol d'une nichée, les parents restent aux abords du nid et il est probable qu'ils s'en approchent de temps en temps. Ceci expliquerait que lorsque les poussins sont d'âges différents, les plus jeunes continuent à être nourris : une stimulation de leur part (cris, par exemple) suffisant pour prolonger le comportement de nourrissage des adultes.

A MOU21, l'actographe a encore fonctionné pendant 6 jours après l'envol. Une fréquentation irrégulière est observée. Il faut remarquer que la seconde nidification a eu lieu dans le même nid.

A MON12, plus aucune trace d'activité n'est enregistrée après l'envol de la nichée mais les parents ont débuté une nouvelle nidification dans un terrier voisin.

Au vu de ces observations, nous pensons que la fréquentation du nid après l'envol des jeunes n'est pas une règle générale et qu'elle pourrait dépendre des activités reproductrices du couple. Les données dont nous disposons à propos des nichées qui ont échoué corroborent cette hypothèse. A Montaigle et Ermeton, après la mort des premières nichées, nous avons nettoyé les nids et placé les actographes. Les adultes viennent régulièrement au terrier et y entament une seconde nidification. A DAVO- et MON14 par contre, plus aucune activité n'est enregistrée après la mort du dernier poussin, mais il s'agit de nichées tardives (septembre et août) qui n'ont été suivies d'aucune autre tentative.

En bref, les poussins s'envolent généralement au même moment. Ils restent quelques jours dans le territoire parental puis sont chassés par les adultes. Des jeunes moins avancés peuvent cependant rester au nid quelques jours de plus et continuent à être nourris. Après l'envol, la fréquentation du terrier est variable et semble liée à une prochaine nidification.

### 6.1.9. Rythme nyctéméral d'activité

Avant de synthétiser nos résultats et poser nos hypothèses de travail, nous voudrions dire quelques mots au sujet du rythme et de la durée de l'activité des adultes au nid.

La durée est calculée sur base des première et dernière inscriptions journalières. En moyenne, elle est de 14H16' (11H03'-18H24') mais elle varie d'un nid à l'autre (Tableau 6-III). L'activité des oiseaux commence généralement après le lever du soleil et se termine avant son coucher (fig. 6-5 et 6; tableau 6-IV). On observe cependant des variations en fonction de la phase de la nidification. L'activité des adultes au nid se termine nettement plus tôt pendant la période précédant la ponte. Pendant la couvaison, les adultes ont tendance à quitter le terrier tard le matin tandis qu'au moment du nourrissage, ils s'activent plus tôt le matin et s'arrêtent plus tard le soir (fig. 6-6 et tableau 6-IV).

Tableau 6-III : Durée moyenne de l'activité diurne des martins-pêcheurs adultes au nid.

Nidification	Nombre de jours d'observation	Durée moyenne	limite inférieure (-2s)	limite supérieure (+2s)
DAVO-	13	13H38'	12H35'	14H46'
MON12	47	15H12'	12H58'	17H50'
MON14	27	13H56'	12H10'	15H58'
HER12	15	14H37'	11H25'	18H44'
MOU21	53	13H42'	9H43'	19H19'
Total	155	14H16'	11H03'	18H24'

En relation avec ces variations, la durée de l'activité diurne des adultes au nid est plus ou moins importante. En moyenne, elle est de 10h27 (6h03-18h03) avant la ponte, 14h26 (13h01-15h59) pendant la ponte, 13h52 (11h48-16h17) pendant la couvaison et 15h22 (13h07-18h00) pendant la période d'élevage des poussins.

Nous pouvons donc proposer le schéma général suivant : avant la ponte, la durée de l'activité diurne au nid est plus faible et plus irrégulière, les oiseaux quittent le nid bien avant le coucher du soleil; pendant la ponte, la durée d'activité augmente; au moment de la couvaison, les oiseaux quittent le nid assez tard le matin et, le soir, ils y reviennent légèrement plus tôt, la durée d'activité diminue; en période d'élevage enfin, le début et la fin de l'activité se rapprochent des heures de lever et coucher du soleil, la durée de la période d'activité est alors maximale. Il est intéressant de noter la plus grande mobilisation des adultes au moment du nourrissage. Les stimuli déclencheurs du comportement de nourrissage provoqueraient-ils une extension maximale de l'activité des adultes dans les limites où la luminosité le permet ?

TABEAU 6-IV : A. Début de l'activité des martins-pêcheurs au nid et lever du soleil.  
(m (m-2s - m+2s))

nidification		avant ponté	ponté	couvaison	élevage des jeunes	Total
DAVO-	martins	-	-	6H43'(6H34'-6H54')	6H45'(6H29'-7H02')	6H43'(6H28'-7H00')
	soleil	-	-	6H35'(6H31'-6H40')	6H48'(6H39'-6H57')	6H44'(6H30'-6H58')
MON12	martins	-	5H59'(5H13'-6H53')	6H41'(5H16'-8H30')	5H27'(4H58'-5H59')	5H58'(4H37'-7H44')
	soleil	-	6H02'(5H56'-6H09')	5H46'(5H34'-5H58')	5H30'(5H26'-5H34')	5H40'(5H17'-6H05')
MON14	martins	-	6H07'(5H40'-6H37')	6H18'(5H39'-7H01')	6H16'(6H00'-6H32')	6H16'(5H43'-6H52')
	soleil	-	5H50'(5H48'-5H53')	6H04'(5H50'-6H19')	6H23'(6H17'-6H29')	6H07'(5H44'-6H31')
HER12	martins	-	-	6H34'(5H48'-7H26')	5H22'(4H40'-6H12')	6H11'(4H57'-7H45')
	soleil	-	-	5H41'(5H33'-5H48')	5H34'(5H32'-5H37')	5H39'(5H30'-5H48')
MOU21	martins	6H46'(5H39'-8H05')	6H11'(5H45'-6H39')	6H52'(5H22'-8H47')	5H42'(5H07'-6H20')	6H20'(4H58'-8H04')
	soleil	6H27'(6H17'-6H37')	6H13'(6H05'-6H20')	5H22'(5H36'-6H08')	5H31'(5H24'-5H38')	5H52'(5H14'-6H35')

TABLEAU 6-IV : B. Fin de l'activité des martins-pêcheurs au nid et lever du soleil.  
(m (m-2s - m+2s))

nidification		avant ponté	ponté	couvaison	élevage des jeunes	Total
DAVO-	martins	-	-	20H43' (20H09'-21H18')	20H10' (19H14'-21H09')	20H22' (19H25'-21H21')
	soleil	-	-	20H56' (20H51'-21H01')	20h41' (20H29'-20H52')	20H46' (20H29'-21H03')
MON12	martins	-	20H49' (20H25'-21H15')	20H52' (20H18'-21H27')	21H45' (21H14'-22H18')	21H18' (20H17'-22H22')
	soleil	-	21H17' (21H10'-21H23')	21H34' (21H20'-21H47')	21H55' (21H40'-22H04')	21H41' (21H12'-22H12')
MON14	martins	-	20H35' (19H18'-21H58')	20H09' (18H04'-22H27')	20H16' (19H48'-20H44')	20H16' (18H32'-22H10')
	soleil	-	21H46' (21H42'-21H51')	21H32' (21H17'-21H48')	21H11' (21H05'-21H18')	21H30' (21H04'-21H56')
HER12	martins	-	-	20H42' (18H13'-32H31')	21H55' (21H33'-22H17')	21H03' (18H42'-23H43')
	soleil	-	-	21H38' (21H29'-21H47')	21H59' (21H58'-22H00')	21H44' (21H23'-22H05')
MOU21	martins	17H24' (12H58'-23H20')	20H16' (18H59'-21H40')	20H31' (19H27'-21H38')	21H12' (20H16'-22H11')	20H13' (16H58'-24H05')
	soleil	20H55' (20H48'-21H03')	21H07' (21H00'-21H15')	21H27' (21H11'-21H44')	21H54' (21H42'-22H07')	21H29' (20H45'-22H14')

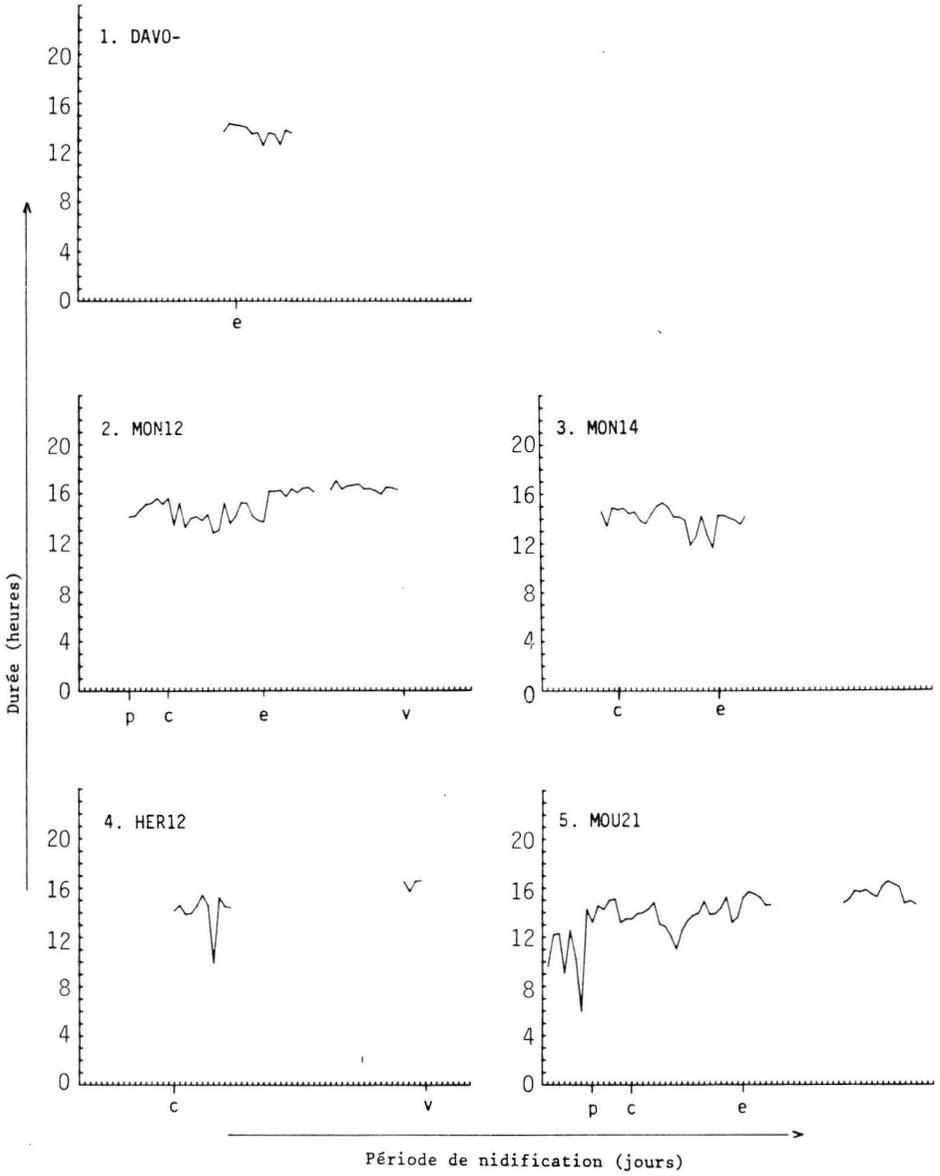


FIG. 6.5. : Evolution, au cours de la nidification, de la durée de l'activité diurne des martins-pêcheurs adultes, au nid.

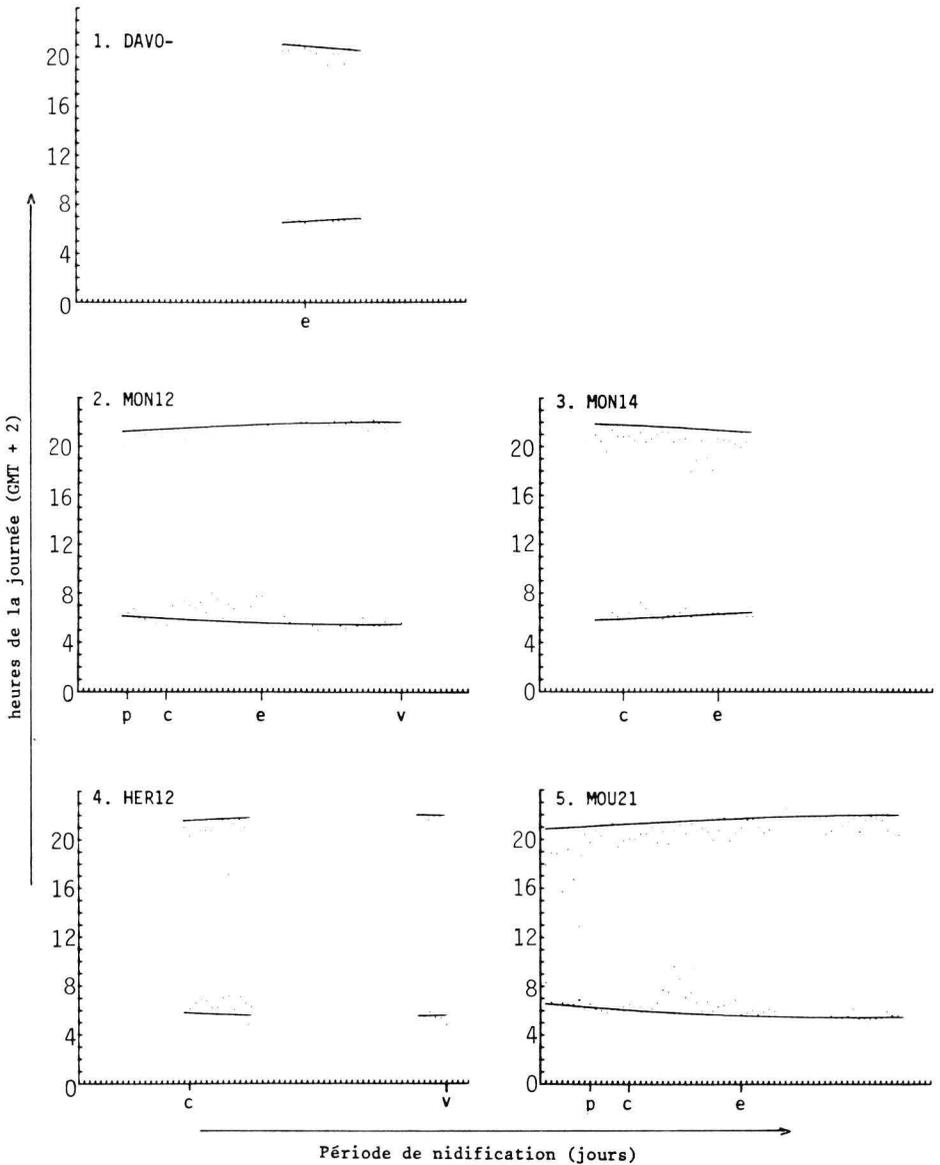


FIG. 6.6. : Evolution, au cours de la nidification, du moment des premier et dernier indices de l'activité des martins-pêcheurs adultes au nid (.). Les lignes continues renseignent les heures du lever et du coucher du soleil.

#### 6.1.10. Hypothèses de travail pour préciser la consommation des martins-pêcheurs.

Rappelons brièvement les modalités de prélèvement des pelotes de réjection (§ 2.2.6.). Une première récolte a lieu le plus vite possible après l'éclosion (en 1980 et 1981) ou lorsque les poussins sont âgés de 7 à 15 jours (en 1977 et 1980). Elle est suivie, soit d'une seconde effectuée après l'envol de la nichée (type II, en 1977), soit d'une série de prélèvements réalisés à un ou deux jours d'intervalle (type III, en 1980 et 1981).

Nous venons de voir que les adultes fréquentent le terrier quelques jours avant la ponte du premier oeuf et qu'ils y régurgitent des pelotes. Pendant la ponte, leur temps de présence au nid augmente fortement pour atteindre pratiquement 24 h au moment de la couvaison. Au cours de celle-ci, les parents se relayent. Pendant les premiers jours qui suivent l'éclosion, les jeunes sont régulièrement réchauffés par un adulte; nous n'avons pu établir s'il s'agit toujours du même ou s'il y a une alternance, il semble cependant que les deux modes existent (RIVIERE, 1933). Par la suite, les poussins sont seuls au nid : les parents ne viennent plus que pour nourrir et ne restent qu'une dizaine de secondes.

La durée des différentes phases est variable d'une nidification à l'autre; il convient donc de réunir des données précises sur les nids étudiés. Notons que pour une nidification normale, la ponte dure généralement 6 à 7 jours selon le nombre d'oeufs, la couvaison, 17 à 20 jours, la période de réchauffement, une semaine et la période de nourrissage strict, 17 jours.

A partir du moment où les parents ne réchauffent plus les poussins, on peut considérer qu'ils ne régurgitent plus aucune pelote dans le terrier. En effet, leurs visites sont brèves et l'on peut considérer que les "entrées-sorties" correspondent à des nourrissages. A MON12, du 12ème au 23ème jour après l'éclosion, 726 passages sont enregistrés et nous trouvons 726 proies (721 poissons et 5 invertébrés) dans les pelotes couvrant cette même période. La concordance parfaite de ces chiffres prouve l'efficacité de notre méthode et montre que les adultes ne régurgitent rien au nid à ce moment. EASTMAN (1969) constate d'ailleurs qu'à ce stade, la nichée occupe toute la chambre, ce qui empêche les adultes d'y entrer et les force à sortir du terrier à reculons. On comprend que dans ces conditions, il leur soit impossible de régurgiter dans le nid.

En dehors de la période de nourrissage strict, il est évident que les adultes, mâle et femelle, régurgitent au moins une partie de leurs pelotes dans le terrier. Devant l'impossibilité de connaître avec précision la proportion de pelotes émises dans et hors du nid, nous devons définir des hypothèses de travail permettant de traiter nos résultats. Ces hypothèses sont basées sur l'étude du comportement des adultes et sont au nombre de trois : minimaliste, intermédiaire, maximaliste (fig. 6.7.).

Hypothèse minimaliste : les deux adultes régurgitent toutes leurs pelotes dans le terrier, depuis le moment où ils le fréquentent jusqu'à l'avant dernier jour du réchauffement. La moitié d'entre elles sont encore émises le dernier jour; la présence des parents au nid diminuant alors fortement.

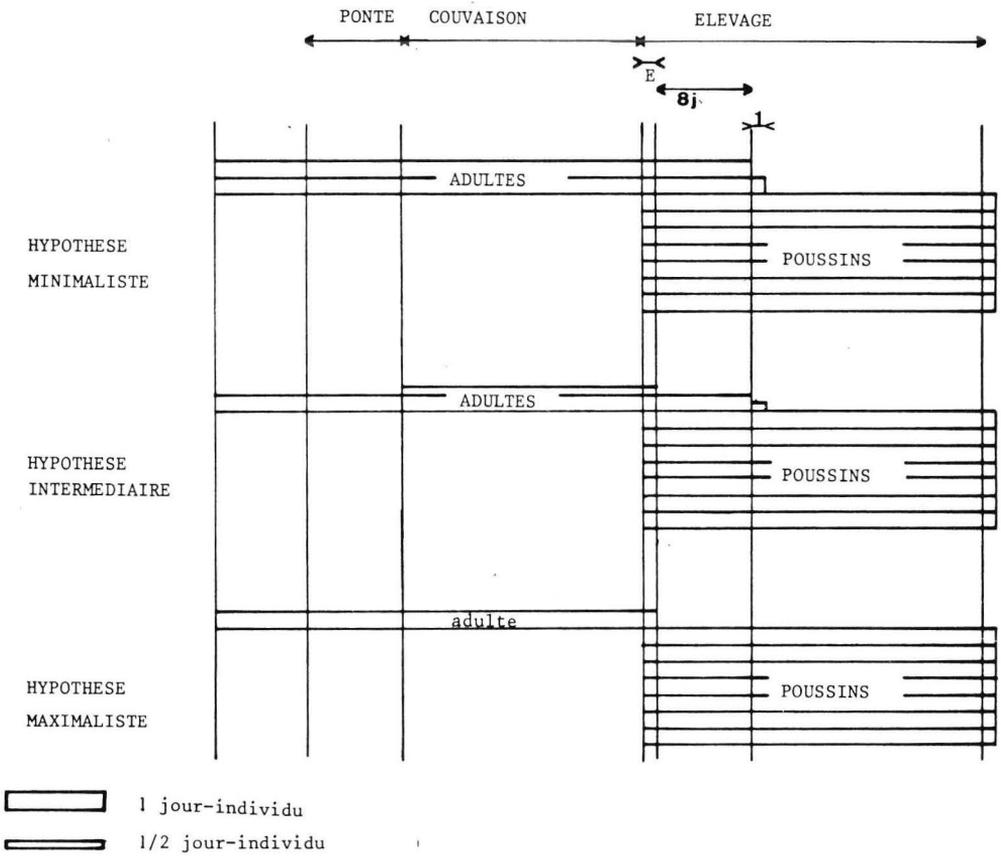


FIG. 6.7. : Schématisation des hypothèses de travail utilisées pour estimer la consommation des martins-pêcheurs adultes.

Cette hypothèse surestime le nombre de pelotes émises au nid puisque nous en avons trouvé à l'extérieur à ce moment. La consommation ainsi calculée sera estimée par défaut.

Hypothèse intermédiaire : jusqu'à l'avant dernier jour de la période de réchauffement, on considère qu'un adulte émet toutes ses pelotes au nid. Pendant la couvaison et le jour de l'éclosion, on estime que l'autre adulte y rejette également la moitié de ses pelotes. Le dernier jour de la période de réchauffement, on prend encore en compte la moitié des pelotes d'un des parents. Cette hypothèse tient mieux compte des observations de terrain et du temps de présence des adultes au nid; elle est probablement la plus proche de la réalité.

Hypothèse maximaliste : jusqu'à l'éclosion (incluse), on considère que l'équivalent des pelotes d'un adulte est régurgité au nid et qu'ensuite les parents émettent toutes leurs réjections hors du terrier. Cette hypothèse sous-estime le nombre de pelotes d'adultes. Nous observons en effet un dépôt de pelotes avant la ponte alors que le temps de présence des parents est peu important. Il existe donc un comportement d'apport de pelotes au nid. Par la suite, la présence est pratiquement continue et les deux adultes se relayent; il est très probable qu'ils y émettent tous les deux des pelotes. La consommation calculée sur base de cette hypothèse est, par conséquent, surestimée.

Dans les pages qui suivent, nous estimons la consommation des martins-pêcheurs en envisageant successivement les trois hypothèses.

## 6.2. CONSUMMATION DES ADULTES.

Trois nidifications fournissent des renseignements précis : il s'agit de ERM12, MON14 et MON12 où, rappelons-le, les premiers prélèvements ont eu lieu respectivement le jour, le lendemain et le surlendemain de l'éclosion. A DAVO-, le prélèvement a été réalisé le troisième jour après l'éclosion: les résultats obtenus sont donc moins précis d'autant plus que la biomasse des proies n'a pas été calculée.

Les quatre sites étant visités très régulièrement, nous connaissons bien l'importance des nichées et la durée des différentes phases de la nidification. Ces renseignements sont schématisés aux figures 6.8. Lorsque les poussins sont éclos, ils interviennent dans le calcul du nombre de jours - individus (nombre de poussins x nombre de jours).

Le tableau 6-V reprend le détail des résultats. On constate qu'en période de nidification, un martin-pêcheur consomme quotidiennement entre 16 et 30 g. de proies, le chiffre intermédiaire étant de 24 g. Un martin-pêcheur adulte pèse plus ou moins 40 g (VERHEYEN, 1950; GEROUDET, 1961; GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980). Il consomme donc chaque jour une quantité de nourriture au moins égale à la moitié de son propre poids.

Tableau 6-V : Consommation journalière des martins-pêcheurs adultes pendant la période de nidification.

Nidification	Nombre de jours				Nombre de poussins	Proies consommées				Consommation par individu et par jour :									Proportion des espèces dont le poids est directement estimé (% de n)	
	avant la ponte	couvaïson	éclosion et après éclosion	N		P(g)	autres		Minimum			Intermédiaire			Maximum					
							N	P(g)	Nbre de jours-individus	N	Poids (g)	Nbre de jours-individus	N	Poids (g)	Nbre de jours-individus	N	Poids (g)			
																		N		P(g)
ERM12	7	7	18	0	-	764	1002	3	1,4	64	12,0	15,7	41	18,7	24,5	32	24,0	31,4	75	
MON14	8	6	17	1	6	1063	1128	-	-	70	15,2	16,1	47	22,6	24,0	38	28,0	29,7	100	
MON12	8	7	17	2	7	1264	1349	3	3	82	15,5	16,5	57	22,2	23,7	47	27,0	28,8	97	
DAVO-	4	7	18	3	7	960	-	1	-	85	11,3	-	62,5	15,4	-	51	18,8	-	-	
moyenne sans DAVO-											14,2	16,1				21,2	24,1	26,3	30,0	
											±	±				±	±	±	±	
avec DAVO-											4,8	1,0				5,3	1,0	5,2	3,3	
											13,5					19,7		24,5		
											±					±		±		
											3,4					5,4		6,6		

$$\bar{x} \pm t_{0,975} s/\sqrt{n}$$

Les intervalles de confiance des estimations de la consommation pondérale sont petits (cf. tableau 6-V). Cela pourrait signifier que la quantité de nourriture nécessaire aux parents en période de nidification est assez constante d'un individu à l'autre. L'alimentation des oiseaux étudiés étant assez homogène (poissons), cette remarque s'applique aussi si l'on raisonne en termes d'énergie.

LASIENSKI et DAWSON (1967) établissent une formule pour calculer, chez les passereaux, le coût énergétique du métabolisme standard (MS) à neutralité thermique. Ils obtiennent :

$$\log MS = \log 129 + 0,724 \log w + 0,113 \text{ (erreur standard)}$$

où MS est en Kcal/jour et w, le poids, en Kg.

Cette formule nous semble applicable dans le cas du martin-pêcheur. En effet, la taille, l'apparence générale et l'activité assez importante de ces oiseaux sont comparables à ce que l'on trouve chez les passereaux. Si l'on prend un poids moyen de 40 g, on obtient une dépense énergétique de 12,55 Kcal/jour pour le métabolisme standard à neutralité thermique.

KENDEIGH (1970) détermine le coût du métabolisme d'existence (ME) chez des passereaux placés à 30°C. Elle tient compte du métabolisme standard, des actions dynamiques spécifiques et de l'activité locomotrice dans la cage. Elle constate que le métabolisme standard varie en fonction de la taille de l'oiseau selon l'équation suivante :

$$\log ME = 0,1965 + 0,6210 \log w + 0,0633 \text{ (erreur standard)}$$

où ME est en Kcal/jour et w, le poids, en g.

Pour le martin-pêcheur, on obtient une valeur de 15,54 Kcal/jour. La différence avec le résultat de l'équation précédente est de 2,99 Kcal/jour; elle représenterait donc le coût des actions dynamiques spécifiques et de l'activité locomotrice en cage et à 30°C.

On considère généralement qu'un gramme de poids frais de poissons équivaut à une kilocalorie. La consommation moyenne minimale, intermédiaire et maximale que nous avons calculée correspond donc respectivement à 16,1, 24,1 et 30,0 Kcal/jour. Si l'on tient compte des dépenses relatives au métabolisme standard estimées d'après l'équation de LASIENSKI et DAWSON, on voit que le martin-pêcheur dispose pour toutes les fonctions autres que le métabolisme standard (thermorégulation en dehors de la zone de neutralité thermique, réjection, activité...) d'un minimum de 3,5 Kcal/jour et d'un maximum de 17,4 Kcal/jour (intermédiaire : 11,5 Kcal/jour). Ces chiffres sont de 1,2 à 5,8 (intermédiaire 3,8) fois supérieurs à ceux trouvés à partir de l'équation de KENDEIGH. Cela peut s'expliquer :

- par le fait qu'une partie de la biomasse n'est pas assimilée et est éliminée sous forme de réjecta et de fèces;
- par l'activité plus intense des oiseaux dans la nature;
- par la température ambiante plus basse que celle utilisée dans les expériences de KENDEIGH;
- par le fait que la période échantillonnée comprend la ponte et donc la synthèse des oeufs.

Cette analyse montre que nos résultats concordent assez bien avec les données disponibles dans la littérature sur la bioénergétique des oiseaux.

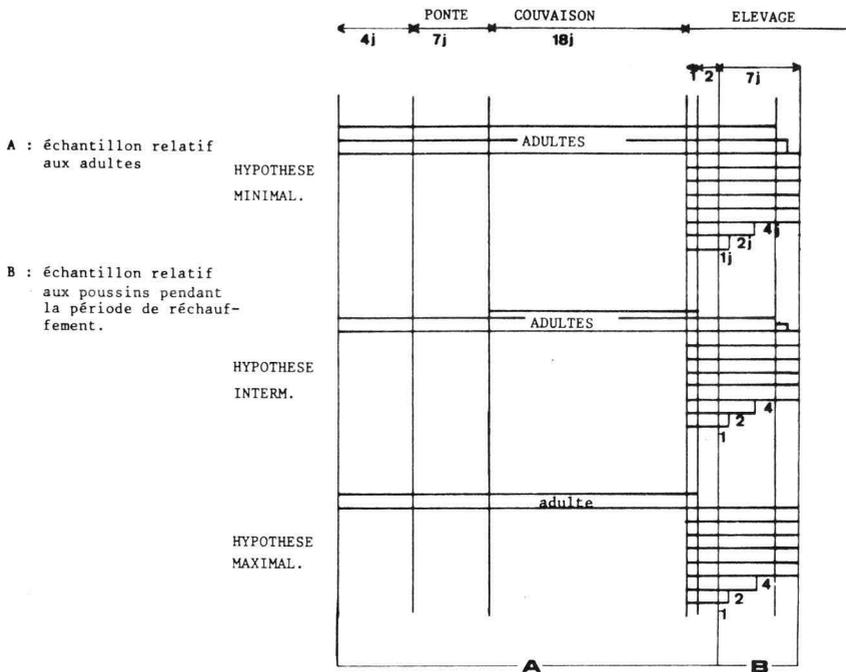


FIG. 6.8.1. : Schématisation des périodes pour lesquelles nous estimons la consommation des martins-pêcheurs à DAVO-.

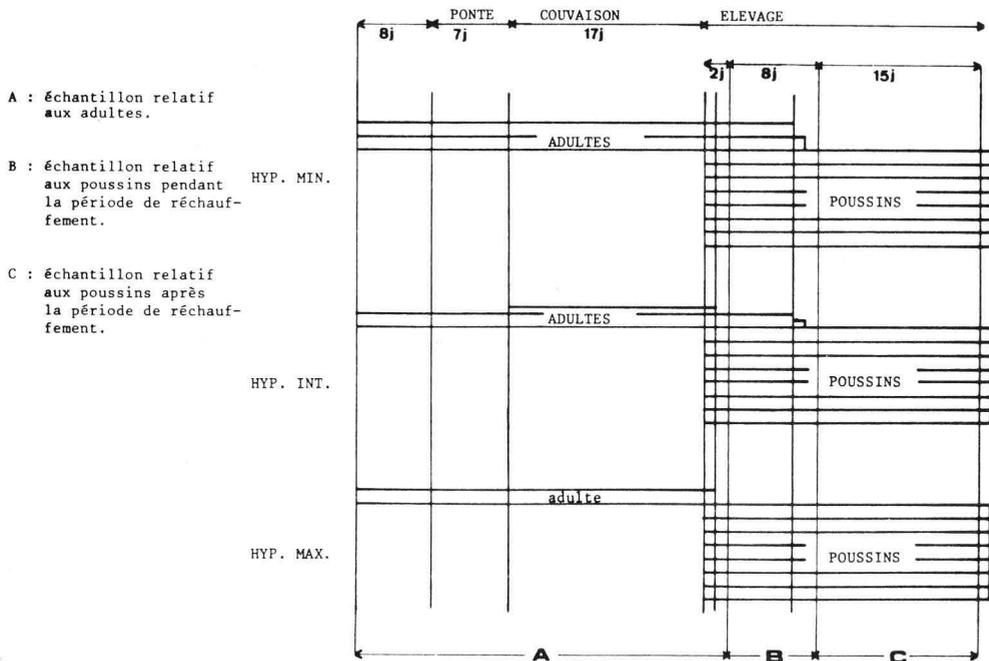


FIG. 6.8.2. : Schématisation des périodes pour lesquelles nous estimons la consommation des martins-pêcheurs de MON12.

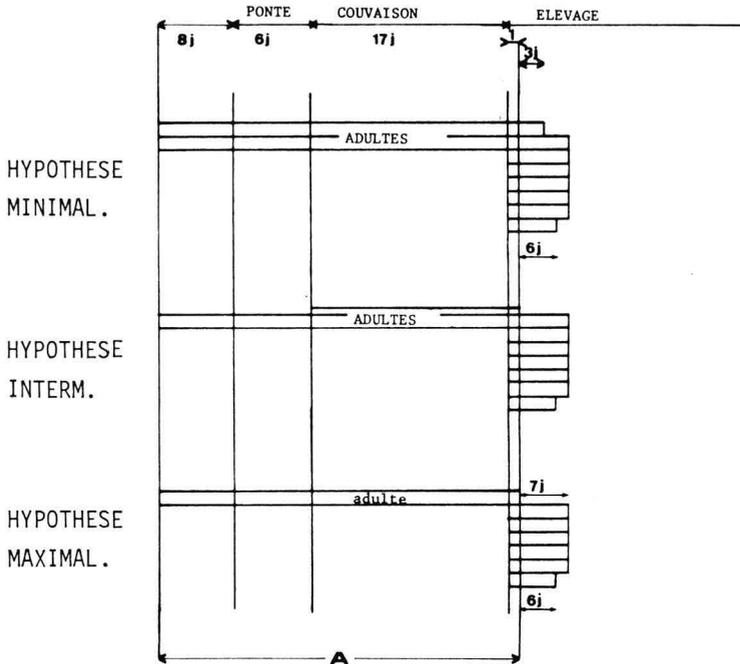


FIG. 6.8.3. : Schématisation des périodes pour lesquelles nous estimons la consommation des martins-pêcheurs de MON14. (Légende : voir fig. 6.8.2.)

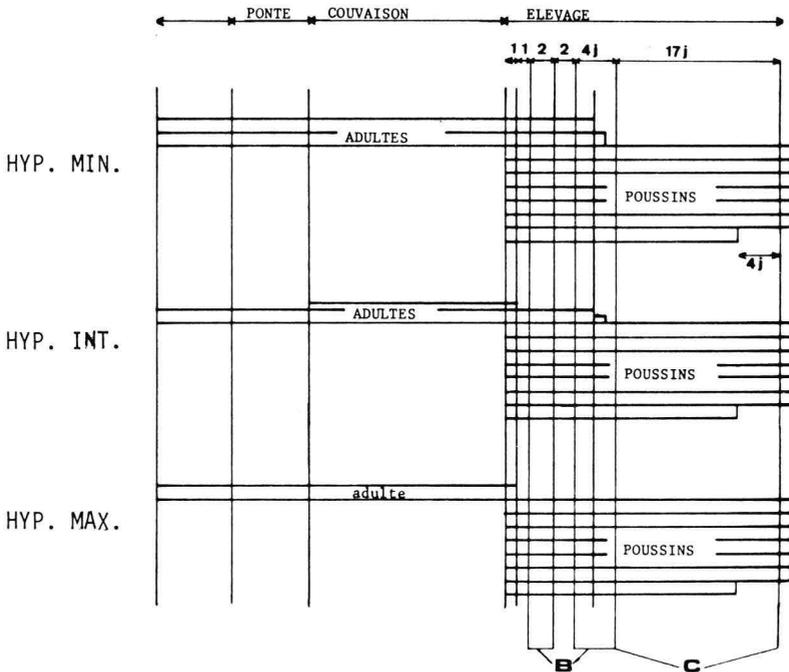


FIG. 6.8.4. : Schématisation des périodes pour lesquelles nous estimons la consommation des martins-pêcheurs de HER12. (Légende : voir fig. 6.8.2.)

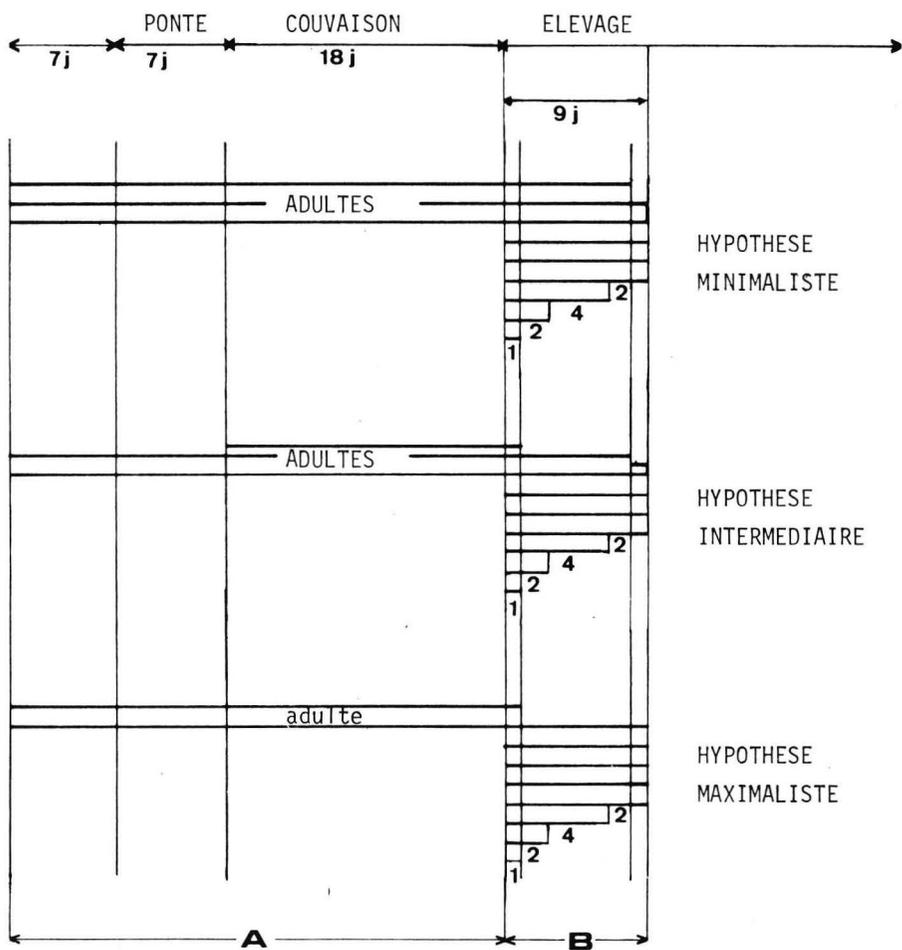


FIG. 6.8.5. : Schématisation des périodes pour lesquelles nous estimons la consommation des martins-pêcheurs à ERM12 (Légende : voir fig. 6.8.2.)

La consommation exprimée en nombre de proies est comprise entre 13,5 et 24,5 proies par individu et par jour, le chiffre intermédiaire étant 19,7. Les intervalles de confiance de ces moyennes sont beaucoup plus importants que ceux calculés pour la consommation pondérale. Les martins-pêcheurs satisfont à leurs besoins en pêchant des proies de taille et donc de biomasse variables. Ainsi, le poids moyen des proies à ERM12, MON12 et MON14 est respectivement 1,31 , 1,07 et 1,06 g pour une consommation de 18,7 , 22,2 et 22,6 proies par individu et par jour. Les martins-pêcheurs qui se nourrissent de petites proies prélèvent donc plus d'individus.

### 6.3. CONSOMMATION DES POUSSINS.

Nous avons vu qu'au cours des premiers jours, les poussins sont régulièrement réchauffés par les parents. Par la suite, ils restent seuls au nid, les adultes ne venant plus que pour nourrir. Nous considérerons successivement ces deux périodes.

#### 6.3.1. Consommation au cours de la période de réchauffement

Avant d'entrer dans le vif du sujet, nous croyons intéressant de comparer les données issues des enregistrements d'activité et celles provenant des analyses de pelotes de réjection.

A MON12, entre les sixième et neuvième jours après l'éclosion, nous comptons 249 "entrées-sorties" et 216 proies. Nous voyons plusieurs explications possibles à la différence entre ces deux nombres (+ 33 "entrées-sorties") :

- un apport de proies non détectables (têtards, par exemple);
- un nourrissage de la femelle par le mâle et la régurgitation hors du nid d'une partie au moins des pelotes de la femelle. Bien que mis en doute par certains auteurs, BROWN (1934) signale ce type de nourrissage. D'autre part, nous avons vu que l'offrande d'un poisson par le mâle à la femelle est couramment observée. Cette hypothèse n'est donc pas à exclure;
- les "entrées-sorties" ne correspondent pas toutes à des nourrissements. Certaines pourraient, par exemple, être liées aux relations entre les partenaires du couple. Nous avons vu que les parades sont développées chez les martins-pêcheurs et qu'en période de couvain, le changement d'adulte au nid est généralement l'occasion de parades. Il est possible qu'au moment du réchauffement, les liens entre adultes restent étroits et que l'oiseau demeurant au nid est visité par son partenaire. Notons que chez la mésange charbonnière (*Parus major* L.), ROYAMA (1966) observe des visites de la femelle sans qu'il y ait nécessairement apport de nourriture.

A DAVO-, entre les troisième et dixième jours après l'éclosion, nous relevons 142 "entrées-sorties" et 374 proies. La différence observée (+ 232 poissons) ne s'explique que par la présence de pelotes d'adultes. En effet, le nourrissage des jeunes par régurgitation n'a, à notre connaissance, jamais été signalé chez *Alcedo atthis*. L'activité des adultes au nid le dixième jour est très restreinte en raison de la mort des derniers poussins de la nichée. Si nous considérons les hypothèses minimaliste et intermédiaire pour les autres jours (6,5 jours vu l'heure du

Tableau 6-VI : Consommation des jeunes martins-pêcheurs pendant la période de réchauffement.

Nidification	Nombre de jours	Nombre de jeunes	Proies consommées				Nombre de jours-oisillons	Consommation des oisillons par individu et par jour :																		Proportion des espèces dont de poids est directement estimé (% n)			
			poissons		autres proies			Hypothèse minimaliste						Hypothèse intermédiaire						Hypothèse maximaliste									
			si la consommation des adultes est :		si la consommation des adultes est :			si la consommation des adultes est :		si la consommation des adultes est :		si la consommation des adultes est :		si la consommation des adultes est :		si la consommation des adultes est :		si la consommation des adultes est :		si la consommation des adultes est :									
			min.	inter.	max.	min.		inter.	max.	min.	inter.	max.	min.	inter.	max.	min.	inter.	max.	min.	inter.	max.								
N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)								
MON12	8	7	368	478	51	43	56	13	3,9	5,5	2,3	3,8	1,2	2,6	6,5	5,7	7,4	4,9	6,6	4,3	6,0	0	7,5 - 9,3						93
HER12	6	7	348	551	1	-	42	9	5,3	9,7	3,8	8,0	2,7	6,7	4,5	6,8	11,4	6,0	10,5	5,5	9,9	0	8,3 - 13,1						74
moyenne									4,6	7,6	3,1	5,9	2,0	4,7		6,3	9,4	5,5	8,6	4,9	8,0		7,9 - 11,2						
ERM12	9	6 à 0	442	633	3	2	38	17	6,3	9,7	3,3	5,8	1,0	2,7	9	8,9	13,0	7,3	10,9	6,0	9,3	1	11,4	16,3	11,2	16,1	11,1	15,9	86
DAVO-	7	7 à 0	374	376	-	-	39	11	6,4	5,1	5,2	2,8	4,3	1,2	5,5	8,0	7,4	7,4	6,2	6,9	5,4	0	9,6 - 9,6						44
moyenne générale			$\bar{x} \pm t_{0,975} s/\sqrt{n}$						5,5	7,5	3,7	5,1	2,3	3,3		7,4	9,8	6,4	8,6	5,7	7,7		9,2	12,1	9,2	12,0	9,1	12,0	
									+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
									1,8	4,1	1,9	3,7	2,4	3,8		2,2	4,5	1,9	4,0	1,7	3,6		2,7	5,3	2,6	5,1	2,5	5,0	

\* l'échantillonnage couvre les jours 2,3 et 6 à 9, l'échantillon des jours 4 et 5 a été perdu accidentellement, les nichées de DAVO- et ERM12 sont mortes avant le 10ème jour.

prélèvement des pelotes), nous obtenons une consommation de 18 et 36 poissons par adulte et par jour (232 poissons / 6,5 jours x 1 ou 2 adultes selon l'hypothèse). Le poids moyen des poissons étant de 1 g, les chiffres sont aussi valables pour la consommation pondérale. Ces résultats sont supérieurs à ceux obtenus avec les mêmes hypothèses dans le cas des premiers prélèvements (cf. & 6.2.). Ceci peut s'expliquer, soit par un défaut dans la formulation des hypothèses, soit par un accroissement de la consommation des adultes pendant la période d'élevage des jeunes. Il est en effet vraisemblable que les dépenses énergétiques des parents augmentent fortement suite à l'activité de nourrissage : si l'on tient compte d'une consommation moyenne de 6 poissons par jeune et par jour (cf. infra), que l'on considère que les deux adultes contribuent également à l'alimentation d'une nichée de 7 poussins et qu'ils pêchent à environ 250 m du nid, on peut calculer que chaque parent effectue un déplacement journalier de 10,5 Km rien que pour alimenter ses jeunes.

Quoiqu'il en soit, ces deux exemples montrent que la situation peut varier d'un nid à l'autre. Les résultats obtenus dans cette partie de notre travail doivent donc être considérés avec beaucoup de prudence.

Nous référant aux hypothèses émises au début de ce chapitre, nous pouvons évaluer la proportion de pelotes émises par les adultes, dans et hors du terrier. D'autre part, au paragraphe 6.2., nous avons estimé la consommation des adultes. Il nous est donc possible de calculer la quantité de poissons attribuable aux parents (proportion (minimale, maximale et intermédiaire) de pelotes x la consommation (minimale, maximale et intermédiaire), soit 9 estimations). Cette quantité de poissons est déduite du total des proies trouvées dans le terrier. Le reste est supposé avoir été ingéré par les poussins. Pour ces calculs, nous utilisons les chiffres de consommation des adultes obtenus pour la même nidification ou, à défaut, les valeurs moyennes.

Les nidifications concernées sont MON12, HER12, ERM12 et DAVO-. A HER12, un prélèvement qui couvrait 2 jours a été perdu accidentellement. A ERM12 et DAVO-, les nichées ont périclité et sont mortes avant le onzième jour. Les consommations moyennes sont calculées avec et sans les résultats de ces deux nidifications. Les périodes considérées sont schématisées aux fig. 6.8. et les résultats sont repris dans le tableau 6-VI.

A ce stade, chaque poussin ingère en moyenne de 2,3 à 9,2 (intermédiaire 6,4) proies par jour. La consommation pondérale est comprise entre 3,3 et 12,1 g (intermédiaire 8,6 g). Comme on peut s'y attendre, ces chiffres sont très nettement inférieurs à ceux trouvés pour les adultes.

### 6.3.2. Consommation après la période de réchauffement

Onze nidifications nous ont fourni des renseignements précis concernant cette période. Les données sont reprises dans le tableau VII. La consommation moyenne est de  $7,1 \pm 0,7$  ( $\bar{x} \pm t_{0,975} \times \frac{s}{\sqrt{n}}$ ) proies ou encore  $20,9 \pm 1,9$  g par jeune et par jour.

A ce stade, la consommation pondérale du poussin est donc du même ordre de grandeur que celle de l'adulte (hypothèse intermédiaire : 24,1 g). Par contre, le nombre de poissons est très nettement inférieur (chez les adultes : hypothèse intermédiaire : 21, 2 proies). Ceci confirme, si besoin en est, le fait que pendant la seconde partie de la période de nourrissage, les oisillons sont nourris avec de plus grands poissons.

Tableau 6-VII : Consommation des jeunes martins-pêcheurs au nid après la période de réchauffement par les adultes.

Nidification	Nombre de jeunes	Nombre de jours	Nombre de jours-individus	Proies consommées				Consommation par jour et par individu		Proportion des espèces dont le poids est directement estimé (% de n)	Remarques
				poissons		autres		N	P(g)		
				N	P(g)	N	P(g)				
CAV72	6	14	84	580	1680	-	-	6,9	20,0	42	
HOU72	6	16	96	607	2138	-	-	6,3	22,3	36	
CHE72	5	11	55	368	1091	-	-	6,7	19,8	43	
GIL71	7	15-16	106	806	2572	1	1	7,6	24,3	34	1 jeune reste un jour de plus
GIL72	5	16,5	82,5	486	1440	-	-	5,9	17,5	48	
CHA72	6	9	54	315	950	-	-	5,8	17,6	43	
WAL72	5	4	20	135	490	-	-	6,8	24,5	62	jeunes morts avant l'envol (prédation)
CAMO1	6	16,5	99	801	2273	30	21	8,4	23,2	53	
CAVO1	8-6	13	89	732	1810	-	-	8,2	20,3	33	mort accidentelle de 2 jeunes, 8 jours avant l'envol
MON12	7	15	105	889	2467	15	12	8,6	23,6	98	
HER12	7-6	17	115	807	1887	-	-	7,0	16,4	90	mort d'un jeune, 4 jours avant l'envol
moyenne				$\bar{x} \pm t_{0,975} s/\sqrt{n}$				7,1 $\pm$ 0,7 20,9 $\pm$ 1,9			

#### 6.4. PATRON DE CONSOMMATION DES POUSSINS.

Les résultats obtenus pendant et après le réchauffement attestent d'une évolution de la consommation au cours de la période de nourrissage. A la fig. 6.9., nous reprenons, en fonction de l'âge des poussins, la consommation journalière moyenne (en poids et en nombre de proies) des poussins de MON12, HER12, CAV01 et CAM01. Ces données proviennent d'échantillonnages répétés. A CAV01, les pelotes sont prélevées quotidiennement vers 20 h. Nous notons une assez grande variation dans les résultats due d'une part à la fréquence des récoltes et d'autre part à l'heure de prélèvement. En effet, à 20 h, une quantité plus ou moins importante des pelotes de la journée est déjà régurgitée. Par la suite, pour diminuer ces sources de variation, nous prélevons les pelotes tous les deux jours. En outre, à MON12 et HER12, les prélèvements ont lieu vers 12 h. A ce moment, il est vraisemblable que les jeunes ont régurgité tous les restes des proies de la veille ainsi qu'une première pelote contenant des proies consommées au début de la journée en cours. CLANCEY (1935) note une durée de digestion de 4 heures pour un vairon de 6,4 cm. Les résultats relatifs à la période de réchauffement sont calculés sur base de l'hypothèse intermédiaire. Dans les lignes qui suivent, nous examinons l'une après l'autre les quatre nidifications étudiées.

##### 6.4.1. MON12 (fig. 6.9.1.)

Le nombre de proies augmente fortement entre le septième et le onzième jour (de 4,5 à 10,8 proies/poussin/jour). Au même moment, la consommation pondérale quintuple (de 5,1 à 25,5 g/poussin/jour) ce qui s'explique bien sûr par le plus grand nombre de proies apportées mais aussi par l'augmentation de la taille moyenne des poissons (de 4,7 à 5,9 cm).

Pendant le reste de la période de nourrissage, le nombre de proies diminue régulièrement (de 10,9 à 7,1 proies/poussin/jour entre le 13ème et le 23ème jour). Par contre, en termes de biomasse, la consommation fluctue en fonction du nombre et de la taille des proies et malgré une légère tendance à la diminution, elle se maintient à un niveau globalement élevé (moyenne entre le 13ème et le 23ème jour : 24,5g).

##### 6.4.2. HER12 (fig. 6.9.2.)

Le nombre de proies consommées augmente légèrement jusqu'au 15ème jour (de 5,3 à 8,4 proies/poussin/jour du 3ème au 15ème jour); il diminue ensuite (de 8,4 à 5,7 proies du 15ème au 25ème jour). La plus forte consommation notée à la fin de la période de nourrissage est en partie liée à la mort d'un des poussins survenue le 23ème jour, la nourriture est alors répartie entre un moins grand nombre d'individus.

Les mêmes tendances sont observées pour la consommation pondérale; l'amplitude est cependant plus prononcée : de 8,9 à 20,1 g/poussin/jour entre le 7ème et le 15ème jour et de 20,1 à 14,3 g/poussin/jour entre le 15ème et le 23ème jour. L'augmentation ponctuelle observée le 9ème jour (de 8,9 à 15,9 g/ind./jour) est due à un apport un peu plus important de proies (de 5,6 à 7,1 proies/ind./jour) et surtout à une augmentation de la taille moyenne de ces proies (de 4,9 à 5,6 cm) (cf. chapitre précédent).

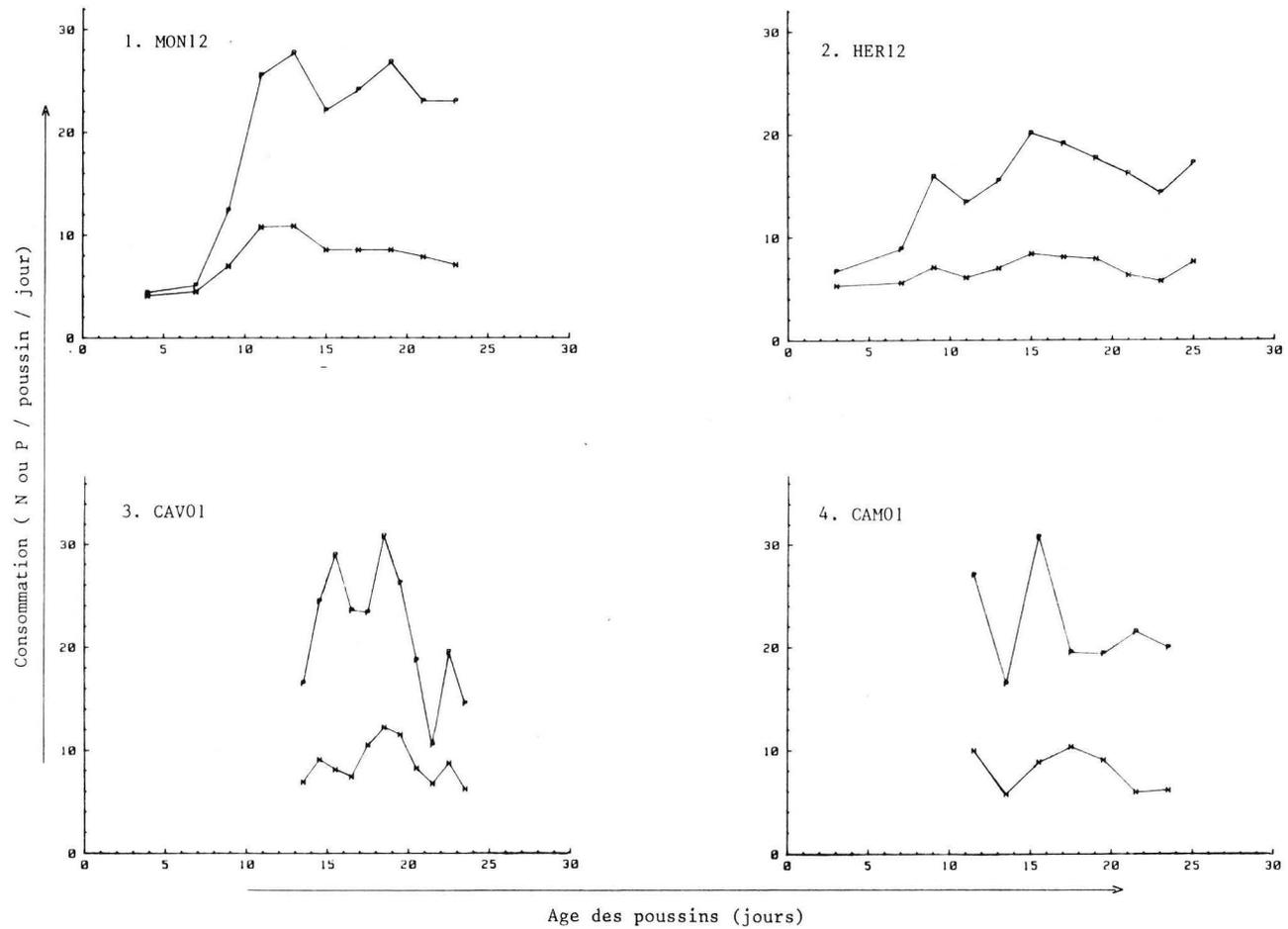


FIG. 6.9. : Consommation individuelle journalière moyenne des jeunes martins-pêcheurs pendant leur séjour au nid (nombre de proies : N; biomasse : P).

#### 6.4.3. CAV01 (fig. 6.9.3.)

Comme nous l'avons signalé, on observe une assez grande variation de la consommation, liée aux modalités de l'échantillonnage. De plus, lors du prélèvement du 5ème échantillon, deux des huit poussins sont tués accidentellement. Ce fait explique vraisemblablement l'augmentation de la consommation moyenne observée le 18 et le 19ème jour. Si l'on fait abstraction des données concernant ces deux jours, la tendance qui se marque est un accroissement de la consommation pondérale du début de la période échantillonnée (13ème jour) au 15ème jour, puis une diminution jusqu'à l'envol. Le 12ème jour est caractérisé par une consommation faible (10,5 g/poussin); or, un gros orage a rendu la Lesse très turbide pendant quelques heures. Ceci démontre, si besoin en est, l'influence de la turbidité sur la facilité de la pêche du martin-pêcheur.

Les variations du nombre de proies consommées ne sont pas exactement parallèles à celles de la biomasse. Cela peut être mis en relation avec la fluctuation assez importante de la taille des poissons capturés à cet endroit.

#### 6.4.4. CAM01 (fig. 6.9.4.)

La faible consommation observée à ce nid pour le second échantillon (13ème et 14ème jour, 5,8 proies et 16,5 g/poussin/jour) s'explique probablement par un dérangement des oiseaux. Cet échantillon couvre en effet le week-end des 14 et 15 juin 1980, or le nid est situé au bord d'une prairie régulièrement fréquentée par des pêcheurs et pique-niqueurs; nous avons notamment relevé à proximité immédiate du nid, des traces de moto-cross. Une présence humaine trop longue perturbe le nourrissage.

Si l'on fait abstraction des résultats de cet échantillon, on voit que le nombre de proies reste relativement constant du 11ème au 19ème jour (min. 8,9, max. 10,4 proies/poussin/jour). Il diminue ensuite (6 et 6,2 proies/poussin/jour).

Quant à la consommation pondérale, elle est élevée du 11ème au 15ème jour (27 et 31 g/poussin/jour), elle chute ensuite brusquement (19,5 g/poussin/jour) alors que le nombre de proies reste élevé. Cela est lié à une diminution de la taille moyenne des poissons capturés ( $L_t$  moyenne passe de 5,9 à 5,5 cm). Par la suite, la consommation pondérale reste stable (en moyenne :  $20,1 \pm 1,5$  g/poussin/jour).

#### 6.4.5. Conclusion

Ces résultats montrent que la consommation des poussins suit une même tendance générale. Elle peut être schématisée comme suit (fig. 6.10) : pendant la première semaine, la consommation, d'environ 5 à 12 g par poussin et par jour (tableau 6-VI) reste assez stable. Au cours de la deuxième semaine, elle augmente fortement atteignant jusqu'à 30 g par poussin et par jour. Elle reste ensuite élevée jusqu'au 20ème jour puis, elle diminue sensiblement au cours des 5 derniers jours.

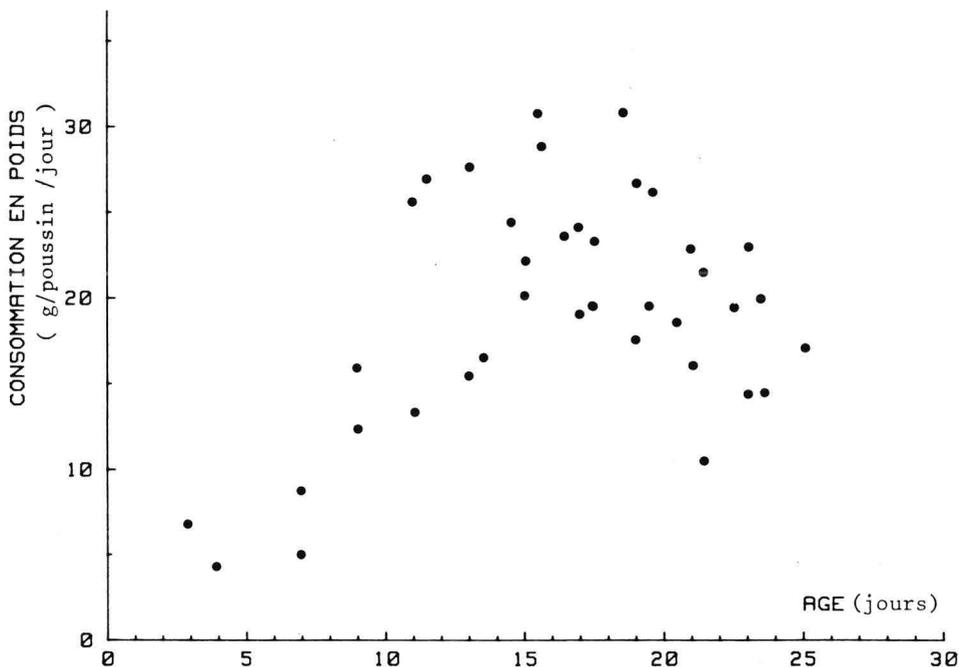


FIG. 6.10. : Synthèse des résultats concernant l'évolution de la consommation pondérale des jeunes martins-pêcheurs au nid.

#### 6.5. PATRON DE CONSOMMATION ET PATRON DE CROISSANCE DES POUSSINS.

L'évolution de la consommation des poussins au cours du temps est semblable d'un nid à l'autre. Cela suggère l'existence d'un patron de consommation déterminé. Celui-ci résulterait de pressions sélectives et répondrait de façon optimale aux besoins des oiseaux et aux conditions auxquelles ils sont soumis.

Quelques auteurs ont montré que la croissance des différents organes et la mise en place des fonctions métaboliques ne sont pas synchrones. L'ordonnance et la vitesse de ces événements diffèrent d'une espèce à l'autre et des causes fonctionnelles peuvent être mises en évidence. O'CONNOR (1977), par exemple, compare la croissance de l'hirondelle de fenêtre (*Delichon urbica* (L.)), du moineau domestique (*Passer domesticus* (L.)) et de la mésange bleue (*Parus caeruleus* L.). Il constate que, chez le moineau et la mésange, le plumage du corps se dégage avant les rémiges et que la vitesse de croissance des rectrices est inférieure à celle des rémiges. Chez l'hirondelle, les rémiges se dégagent avant le plumage du corps et leur vitesse de croissance est semblable à celle des rectrices. A l'envol, par conséquent, les ailes et la queue sont mieux développés chez l'hirondelle. Cela lui assure un vol plus précis, avantage certain pour cet insectivore aérien.

L'étude du développement des jeunes martins-pêcheurs nous paraît intéressante pour plusieurs raisons. D'une part, elle devrait nous permettre de mieux cerner les besoins de la nichée et donc d'expliquer le patron

de consommation. D'autre part, si la maturation des fonctions physiologiques, la chronologie et le mode de croissance des différents organes répondent à une pression sélective, leur croissance est susceptible de mettre en évidence des paramètres plus ou moins importants pour la survie des martins-pêcheurs.

#### 6.5.1. Description du développement des jeunes martins-pêcheurs

Les mesures effectuées sur le terrain nous permettent de suivre le développement des structures suivantes :

- le bec : mesure de la mandibule supérieure, inférieure et de la différence entre les deux;
- le squelette : mesure du pied et de la main (différence entre la longueur alaire et la longueur de la première rémige primaire);
- le plumage : mesure des premières rémiges primaire et secondaire et d'une rectrice externe; description de l'évolution des autres plumes.

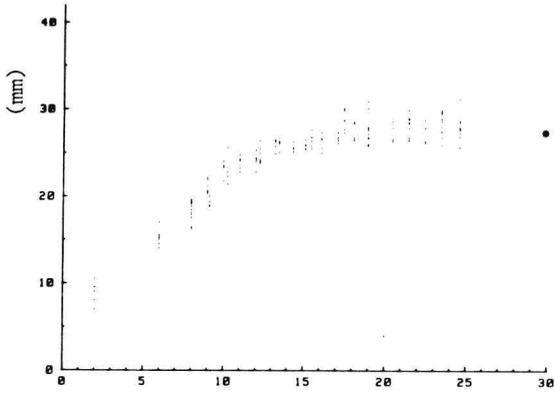
La croissance pondérale a également été étudiée : les fig. 6.11. résument les observations concernant le développement des poussins qui sont arrivés à l'envol et dont on peut considérer que la croissance a été "normale" (tableau 6-VIII).

Jusqu'à l'âge d'environ 6 jours, les martins-pêcheurs sont nus et aveugles. Extérieurement, seuls leur taille et leur poids changent (fig. 6.11.). La croissance des parties osseuses est prononcée depuis pratiquement l'éclosion jusqu'au 15<sup>ème</sup> jour. A partir de ce moment, la courbe "plafonne" (fig. 6.11. 1 et 2, main et pied). Lorsqu'ils quittent le nid, les poussins ont la taille corporelle des adultes (tableau 6-IX main : 102 %, pied : 99 %).

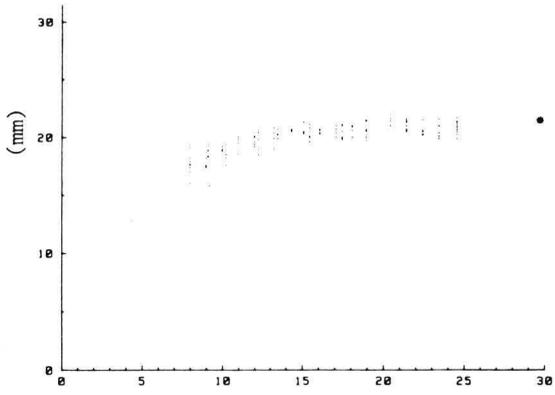
La première partie de la courbe de croissance pondérale (fig. 6.11.3.) présente une allure sigmoïde. L'augmentation du poids est particulièrement prononcée entre le 6<sup>ème</sup> et le 15<sup>ème</sup> jour. Un maximum d'environ 150 % du poids des adultes (soit + 60 g) est atteint entre le 15<sup>ème</sup> et le 17<sup>ème</sup> jour. Par la suite, les jeunes maigrissent et, au moment de l'envol, ils pèsent à peu près le même poids qu'un adulte (+ 40 g). RICKLEFS (1968) remarque que le dépassement du poids des adultes est surtout observé chez les espèces qui passent une bonne partie de leur temps de chasse au vol, qui ont des périodes d'élevage longues (ce qui est le cas pour le martin-pêcheur relativement à sa taille) et qui sont capables de se nourrir dès l'envol.

Le plumage des poussins émerge essentiellement entre le 5<sup>ème</sup> et le 11<sup>ème</sup> jour (fig. 6.11.4.). Les gaines des plumes sont perceptibles sous la peau deux à trois jours avant leur sortie. Les rémiges primaires et secondaires percent les premières, dès le 5-6<sup>ème</sup> jour (44 plumes). Les rectrices, les plumes des faces dorsales et latérales de la tête, des ptéryles spinaux, huméraux et fémoraux émergent aux environs du 8<sup>ème</sup> jour (+ 1650 plumes comptées le 9<sup>ème</sup> jour). Enfin les gaines de la gorge et du ptéryle ventral sortent vers le 9-10<sup>ème</sup> jour, suivies des plumes du ptéryle crural (terminologie : VAN TYNE et BERGER, 1976) (voir fig. 6.12.). Si l'on en juge par les mesures des rectrices et rémiges

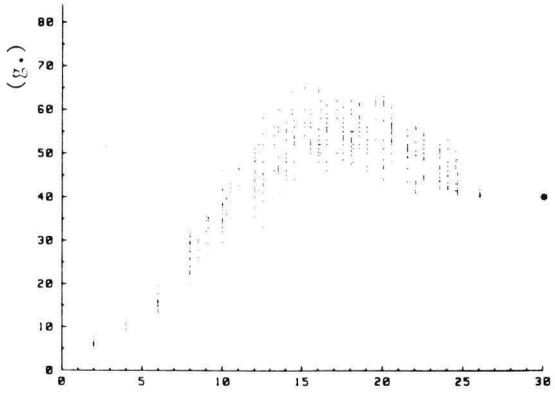
1. MAIN



2. PIED



3. POIDS



Age des poussins (jours) →

FIG. 6.11. : Evolution de la croissance des jeunes martins-pêcheurs.  
\* : valeur moyenne chez l'adulte

Tableau 6-VIII : Information concernant les jeunes martins-pêcheurs dont nous présentons la croissance : provenance et paramètres mesurés.

Nichée	Nombre de jeunes dans la nichée	Paramètres mesurés								
		Poids	Mandibule supér.	Différence entre mandibules	Mandibule infér.	Aile	lère RI	lère RII	Rectrice externe	Pied
GIL72	5	x	x	x	x	x	x	x	x	x
HOU72	6	x	x	x	x	x	x	x	x	x
CAVO1	8-6 (*)	x				x				
CAMO1	6	x				x				
MON12	7	x	x	x		x				
HER12	6 (**)	x	x	x		x				

(\*) 2 jeunes sont morts accidentellement, nous avons tenu compte des mesures effectuées jusqu'alors.

(\*\*) les données concernant le 7ème poussin de HER12 n'ont pas été considérées vu le retard de croissance de ce poussin, d'ailleurs mort avant l'envol de la nichée.

Tableau 6-IX : Comparaison des dimensions moyennes des adultes et des poussins au moment de l'envol.

	Poussins		Adultes		Rapport (%)
		n	(n=4)		
Poids (g.)°	40,67 ± 0,63	6	+40 (VERHEYEN, 1950)	+100	
Aile	74,78 ± 1,61	17	79,75 ± 0,96	94	
Main	27,84 ± 1,35	11	27,30 ± 0,84	102	
lère rémige primaire	47,09 ± 0,98	11	52,45 ± 0,17	90	
2ème rémige secondaire	47,80 ± 0,81	11	50,00 ± 2,06	96	
Rectrice ext.	26,46 ± 1,92	11	37,47 ± 0,97	71	
Pied	20,85 ± 0,52	11	21,15 ± 0,44	99	
Mandibule supérieure	20,65 ± 1,1	17	34,03 ± 1,96	61	
Mandibule inférieure	49,95 ± 0,85	11	63,45 ± 1,87	79	

° : Sauf mention contraire, les unités utilisées sont des millimètres. Les valeurs indiquées sont les moyennes et les écarts-types.

primaire et secondaire, les plumes ont une croissance qui répond au modèle logistique (fig. 6.11 (5, 6, 7)). La vitesse est plus rapide dans le cas des retrices, plumes dont l'émergence est plus tardive. Les plumes restent engainées quelques jours puis les fourreaux tombent progressivement. Ce sont les fourreaux des plumes du dos, puis des rémiges qui s'émiettent les premiers et ce dès le 16ème jour; ceux des plumes de l'abdomen et du pourtour des yeux et du bec tombent les derniers.

Le développement des plumes demande certainement beaucoup d'énergie en raison de leur composition, de leur vitesse de croissance et surtout de leur nombre : nous avons compté chez un poussin de ERM12 mort à l'âge de 9 jours, 1700 fourreaux sur les faces dorsale et latérales (l'abdomen ayant été endommagé lors du prélèvement de l'estomac). Ce chiffre est bien sûr approximatif vu la difficulté du comptage et le fait qu'il s'agit d'un individu dont le plumage n'est pas encore complet; il donne néanmoins une idée de l'importance du phénomène.

#### 4. DEVELOPPEMENT DU PLUMAGE

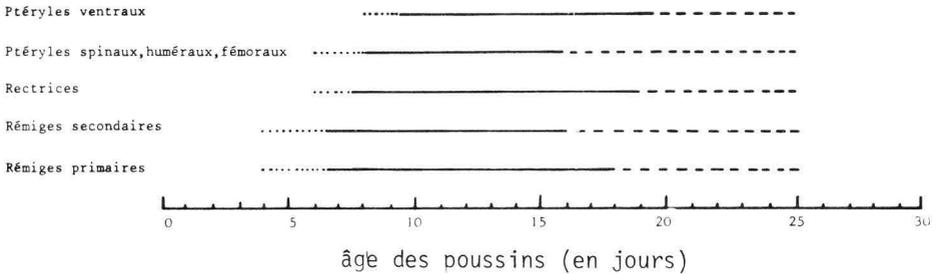


Fig. 6.11. : Evolution de la croissance des jeunes martins-pêcheurs :

#### 4. DEVELOPPEMENT DU PLUMAGE

- ..... : apparition des plumes sous la peau
- : émergence et croissance des gaines
- : chute des fourreaux

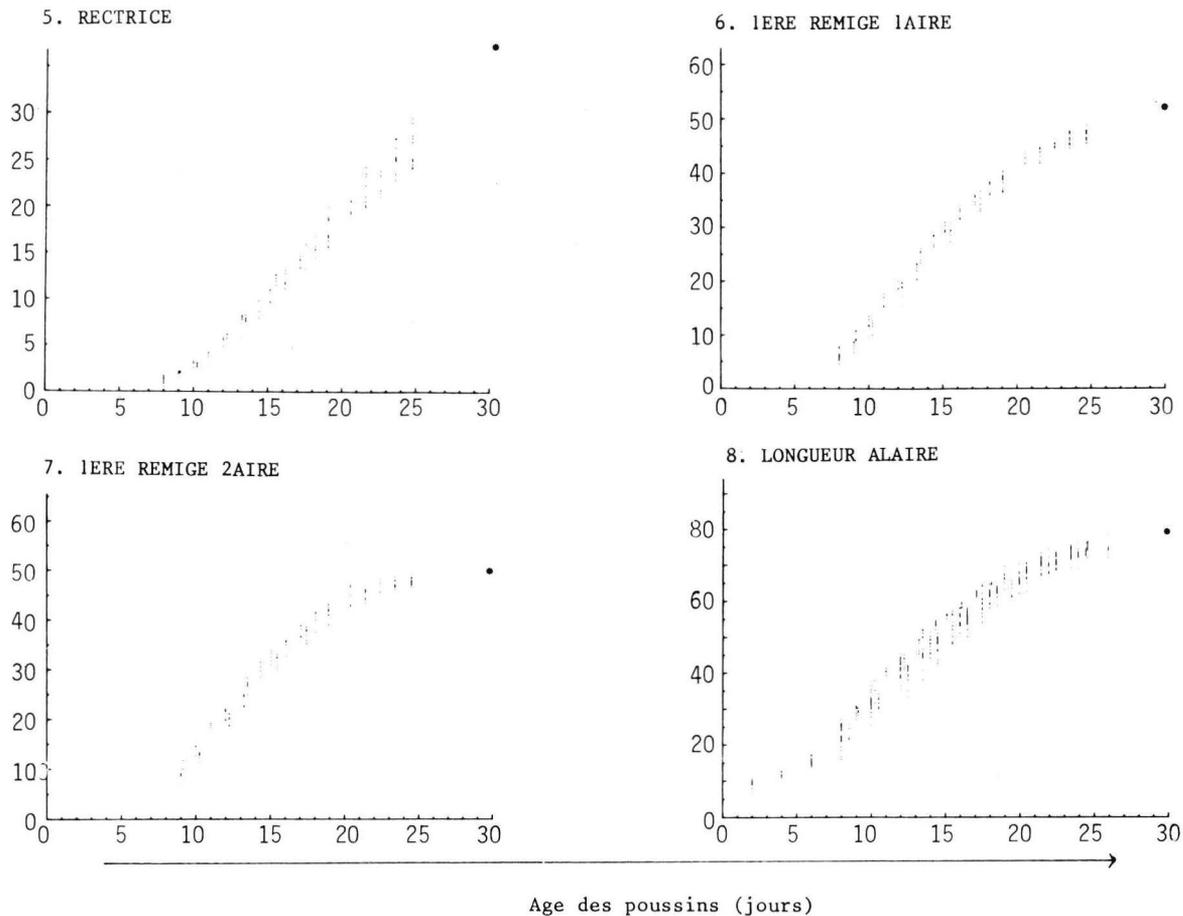
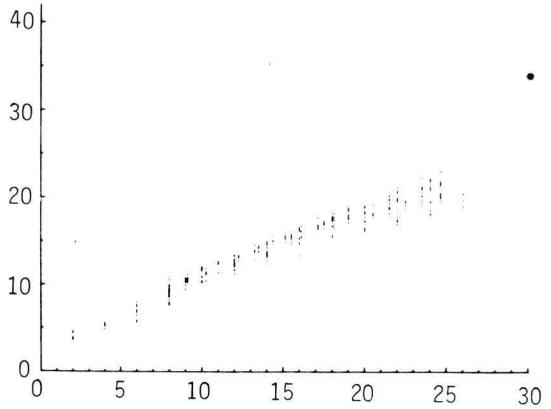
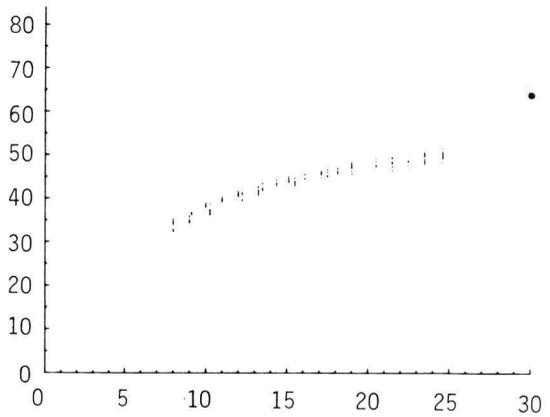


FIG. 6.11. : Evolution de la croissance chez des jeunes martins-pêcheurs. (dimension en mm)

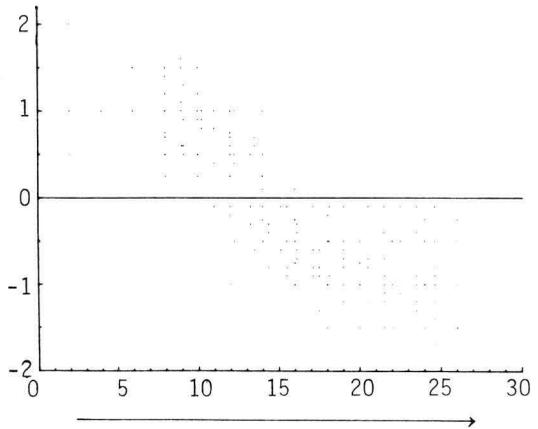
9 . MANDIBULE SUPERIEURE



10 . MANDIBULE INFERIEURE



11 . DIFFERENCE ENTRE LA  
MANDIBULE INFERIEURE  
ET SUPERIEURE



Age des poussins (jours)

FIG. 6.11. : Evolution de la croissance des jeunes martins-pêcheurs.  
(dimension en mm)

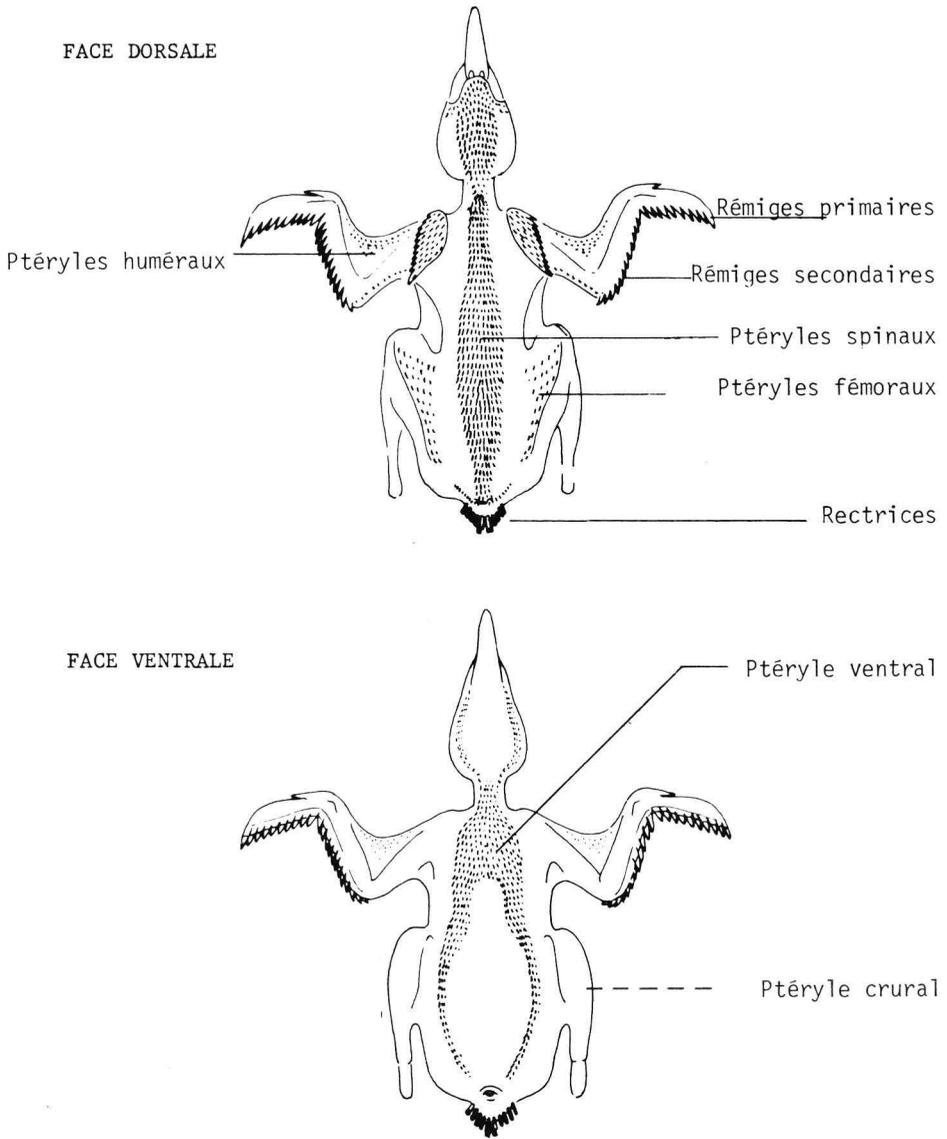
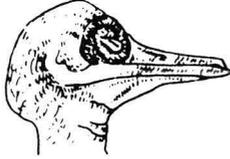
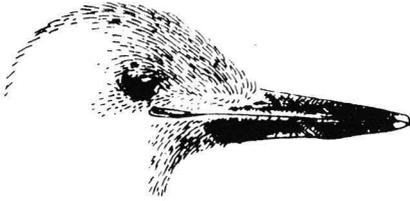


FIG. 6.12. : Croquis des ptéryles d'un jeune martin-pêcheur âgé de neuf jours (ERM12) (dessin A.M. RASQUAIN).



Poussin âgé de  
3 jours (MON11)



Poussin âgé de  
20 jours (HER12)

FIG. 6.13. : Croquis du bec du jeune martin-pêcheur (dessin A.M. RASQUAIN).

A l'envol, la longueur de l'aile, des rémiges et rectrices est proche de celle relevée chez les adultes ( $> 70\%$  pour les rectrices,  $> 90\%$  pour l'aile et les rémiges; tableau 6-IX). Si l'on reporte sur graphique au 30<sup>ème</sup> jour les longueurs moyennes à l'âge adulte, on constate qu'elles se situent dans le prolongement des courbes de croissance (fig. 6.11. 5 à 8). Or, RICKLEFS (1968) remarque que les taux de développement de nombreux processus sont étroitement liés entre eux mais largement indépendants du stade nutritionnel des jeunes. On peut dès lors supposer que le plumage atteint son développement complet dans les tout premiers jours qui suivent l'envol. Si l'on en croit O'CONNOR (1977), une croissance rapide des plumes de vol est un indice de leur importance dans la vie de l'oiseau. Les martins-pêcheurs pêchent en plongeant brusquement dans l'eau; pour en ressortir, ils s'aident de leurs ailes (voir film de EASTMAN, B.B.C.; photographies de BEZZEL et PÖLKINE, 1979). EASTMAN (1969) note aussi que chez les jeunes inexpérimentés, le mouillage constant des plumes suite aux tentatives répétées de pêche est une cause majeure de mortalité juvénile. La nécessité d'un vol rapide et précis pour la pêche et d'une protection efficace du corps contre l'eau pourraient expliquer la maturité du plumage au moment de l'envol.

La croissance du bec est régulière mais lente (fig. 6.11. (9 et 10)). Il en résulte qu'à l'envol, le bec des jeunes est beaucoup plus petit que celui des adultes (61 à 79 %, voir tableau 6-IX). Si l'on s'en réfère aux hypothèses de O'CONNOR (1977), cela signifierait qu'un long bec n'est pas un élément capital pour la survie des oiseaux, c'est-à-dire pour la pêche. On remarque en effet que les jeunes sont capables de se nourrir eux-mêmes dès l'envol et ce malgré leur petit bec. CODOUREY (1967) rapporte la découverte d'un martin-pêcheur (femelle adulte) mort accidentellement et dont le bec de 39 mm présente une mandibule inférieure fortement recourbée vers le haut au point de croiser d'environ 1/2 cm la mandibule supérieure. Les malformations du bec ne sont pas exceptionnelles chez les martins-pêcheurs (DOUCET, com. pers.; obs. pers.). Elles pourraient avoir des origines génétiques et être héréditaires; nous avons trouvé dans le même nid, au cours de deux années consécutives un poussin présentant la même anomalie, à savoir un décalage latéral important des mandibules. Ces quelques faits montrent qu'une forme et une longueur normales du bec ne sont pas indispensables à la pêche. Il est toutefois probable qu'elles la facilitent. EASTMAN (1969) remarque que, par inexpérience, les jeunes plongent environ trois fois plus que les adultes pour capturer un poisson. Sous le terme "inexpérience" n'y aurait-il pas aussi un effet de la longueur du bec ?

Un autre élément mérite notre attention. Si l'on examine l'extrémité du bec des poussins, on constate que jusqu'au 15<sup>ème</sup> jour environ, la mandibule inférieure dépasse la supérieure, ensuite c'est le contraire (fig. 6.11.11 et 6.13). Ce fait est signalé chez d'autres alcedinidés. DOWSETT (1971) chez *Ceryle maxima* l'explique, soit par une usure du bec, soit par une accélération de la croissance de la mandibule supérieure. Nous rejetons formellement l'hypothèse de l'usure. En effet, si l'usure était la cause de ces différences, on observerait de fortes variations d'un jeune à l'autre et d'un nid à l'autre en fonction de la dureté du substrat. De plus, le bout du bec ne présente aucune trace d'usure. Selon nous, ces différences résultent directement du patron de croissance du bec. On peut dès lors se demander si elles répondent à une fonction. Les jeunes martins-pêcheurs sont nourris avec des poissons entiers qui sont engagés tête première dans leur gosier. Chez les petits poussins qui réclament la nourriture en dressant le cou verticalement et dont la dimension du bec est faible, la présence d'une mandibule inférieure plus grande facilite vraisemblablement le positionnement de la proie.

Par contre, pour la préhension, une mandibule supérieure légèrement plus grande que l'inférieure est probablement plus commode; c'est en tout cas ce type de bec que l'on rencontre chez la plupart des oiseaux. Remarquons que les différences s'inversent au moment où les jeunes commencent à rester seuls au nid; ils se tiennent alors à l'entrée de la chambre, la tête tournée vers le tunnel et le nourrissage se fait dans une position horizontale. Dans ces conditions, l'avantage d'avoir une mandibule inférieure plus longue est sans doute moindre.

Le développement particulier du bec chez les martins-pêcheurs semble donc être un compromis entre la facilité de nourrissage, élément important tant que les poussins sont au nid et la facilité de pêche, élément capital dès qu'ils en sortent. En d'autres termes, on retrouverait chez les alcédinidés un phénomène bien connu chez la plupart des oiseaux et plus spécialement chez les nidicoles, à savoir que le bec des jeunes poussins diffère de celui des adultes, qu'il est plus adapté à la fonction de nourrissage (grande largeur) constituant même souvent un stimulus déclencheur (coloration du gosier et des commissures) (EIBL - EIBESFELDT, 1972; O'CONNOR, 1977).

Les paupières se forment puis s'ouvrent entre le 7ème et le 9ème jour après l'éclosion. Lorsque les parents arrêtent le réchauffement, les poussins sont donc capables de voir. Ceci facilite probablement le nourrissage, les jeunes pouvant mieux se positionner pour quêmander la becquée.

La thermorégulation est également un élément important du développement des oisillons. Nous ne possédons aucune mesure directe concernant cette fonction. Toutefois, les observations réalisées et les informations disponibles dans la littérature nous permettent de proposer un modèle de son évolution.

Les parents arrêtent généralement de réchauffer leur nichée lorsque les jeunes sont capables d'assurer eux-mêmes leur thermorégulation (SEEL, 1969; DUNN, 1976; SHERRY, 1981).

SEEL (1969) montre par des expériences effectuées chez le moineau domestique que les poussins sont capables de contrôler leur température interne dans une gamme limitée de températures externes avant de pouvoir thermoréguler dans n'importe quelles conditions. Certains types de nid sont particulièrement favorables à l'existence et au maintien d'un environnement thermique adéquat (ex : BARTHOLOMEW, WHITE et HOWELL, 1976; RICKLEFS et HAINSWORTH, 1969; DUNN, 1975). C'est notamment le cas des nids-terriers (DORST, 1961).

Le volume global de la nichée intervient également. Lorsqu'il augmente (nombre de jeunes, croissance) le rapport surface/volume diminue et les pertes thermiques sont moindres (ROYAMA, 1966; MERTENS, 1969; SEEL, 1969; WALSH, 1978).

Il existe donc des facteurs internes et externes qui rendent la thermorégulation efficace avant que cette fonction ne soit arrivée à maturité. C'est pourquoi on distingue l'endothermie effective et l'endothermie physiologique. La première est la capacité des jeunes à contrôler leur température dans les conditions du nid; la seconde, leur capacité de le faire individuellement et hors du nid.

HAMAS (1981) a réalisé à ce sujet une étude très précise chez le martin-pêcheur canadien (Megaceryle alcyon). Il constate que la thermorégulation augmente avec la croissance et le développement du plumage, les plumes ne jouant toutefois un rôle isolant qu'une fois sorties de leur fourreau. Les poussins placés isolément en laboratoire ne maintiennent leur température interne qu'à l'âge de 16 jours (endothermie physiologique). Par contre, dans les conditions particulières du terrier, ils sont homéothermes à l'âge d'une semaine, ce qui coïncide d'ailleurs avec le moment où les adultes arrêtent le réchauffement. Un des facteurs de cette précocité est le blottissement des poussins qui entraîne une réduction de la surface et donc des pertes thermiques. Ce fait est renforcé par l'importance numérique des nichées de martins-pêcheurs. Des mesures de température démontrent que le nid-terrier est très propice au maintien d'un environnement thermique favorable. L'auteur conclut en disant que ces conditions particulières et le comportement de réchauffement des adultes lorsque les jeunes ne sont pas encore capables de thermoréguler sont une adaptation complexe qui contribue à la croissance et au développement.

Les observations de HAMAS sont vraisemblablement transposables à Alcedo atthis. Les deux espèces ont en effet des moeurs fort semblables : nidification dans un terrier, ponte de 5 à 7 oeufs, jeunes nus à l'éclosion et restant près de quatre semaines au nid.

Ce que nous connaissons du comportement des parents chez Alcedo atthis (§ 6.1.) nous permet de fixer l'homéothermie effective à l'âge de 8-9 jours (arrêt total du réchauffement). Remarquons qu'une nichée de 7 jeunes pèse à l'éclosion, 25 g et à 9 jours, 200 g. Outre son influence bénéfique sur les pertes thermiques, cette augmentation du volume permet à la nichée d'occuper une plus grande partie de l'espace de la chambre du nid, ce qui doit également être favorable au maintien de bonnes conditions thermiques.

Il est évidemment difficile d'évaluer la quantité d'énergie nécessaire à l'endothermie. MERTENS (1969) considère qu'elle est faible. Il note en effet que dans les grandes nichées, où le rapport surface-volume est petit, un établissement rapide de l'homéothermie diminue le coût énergétique car chaque jeune individuellement contribue peu à la maintenance de la thermorégulation de l'ensemble de la nichée.

Selon DUNN (1975), l'avantage d'une endothermie effective précoce réside dans le raccourcissement de la période de réchauffement. Les parents sont alors disponibles pour d'autres tâches, notamment le nourrissage. Chez le martin-pêcheur, cela peut aussi se traduire par le commencement d'une nouvelle nidification. Cette libération des adultes contribue alors à augmenter le potentiel de reproduction du couple.

### 6.5.2. Discussion

Nous pouvons synthétiser les résultats concernant le développement des poussins de la manière suivante :

- au cours de la première semaine, c'est surtout le corps du poussin qui grandit, la thermorégulation n'est pas encore assurée et les parents réchauffent régulièrement la nichée.

- au cours de la seconde semaine, le corps du poussin achève son développement; c'est d'ailleurs à ce moment que le taux de croissance pondéral est maximal. Les paupières s'ouvrent. La thermorégulation devient effective mais le fait le plus marquant est l'émergence du plumage. Les ptéryles se développent les uns après les autres. Une fois sorties, les plumes grandissent rapidement.
- après le 15<sup>ème</sup> jour, on observe une diminution du poids des jeunes. Seul le développement du plumage est encore marqué. Les fourreaux continuent à grandir. Les gaines tombent progressivement laissant apparaître les plumes en tant que telles.

Remarquons que le bec a une croissance régulière mais lente pendant toute la période d'élevage.

En résumé, au moment de l'envol, le corps du poussin paraît complètement formé. Par contre, le bec n'est qu'aux deux tiers de sa croissance. Quant au plumage, si l'on en juge par les rémiges et les rectrices, il termine son développement dans les premiers jours qui suivent l'envol. Ce patron de croissance serait l'indice d'une grande importance du plumage dans la vie des martins-pêcheurs.

Il est intéressant de comparer ces résultats avec ceux obtenus pour la consommation (fig. 6.10.).

Pendant la première semaine, les poussins reçoivent environ 5 à 12 g de poissons par jour (tableau 6-VI). Un gramme de poids frais de poissons représente généralement une kilocalorie (WATERS, 1977), les chiffres que nous citons sont donc directement convertibles en termes d'énergie. A partir de cette nourriture, les jeunes assurent leur métabolisme d'existence. Notons que le coût de la maintenance est diminué par le réchauffement des adultes. Le reste de l'énergie métabolisable est alloué à la croissance du corps et du bec.

Au cours de la deuxième semaine, la consommation augmente fortement (jusqu'à 30 g/poussin/jour). Les besoins pour la croissance deviennent alors très importants. En effet, le développement du corps et du bec se poursuit tandis que les éléments du plumage se mettent en place. La thermorégulation devient effective; il est probable que son coût soit faible étant donné l'environnement favorable du nid et le volume important atteint par la nichée (+ 8 x le volume initial).

La consommation reste élevée jusqu'au 20<sup>ème</sup> jour. Ceci est à mettre en relation avec la croissance des plumes qui nécessite beaucoup d'énergie.

A partir du 20<sup>ème</sup> jour, on enregistre une diminution du nourrissage. A ce moment, le corps du poussin a atteint la taille adulte. Deux processus réclament encore de l'énergie : la croissance du bec qui reste stable et celle des plumes qui sont dans leur dernière phase de développement. La réduction de poids que l'on observe chez les jeunes en fin de nidification est au moins en partie liée à une modification de la teneur en eau des tissus, spécialement des téguments : les plumes se forment à partir de fourreaux gorgés de liquide, lorsqu'elles arrivent à maturité et que les gaines tombent, la teneur en eau diminue. Notons que chez l'hirondelle de fenêtre, O'CONNOR (1977) attribue également la récession de poids à une moindre teneur en eau des tissus. Chez la mésange charbonnière, ROYAMA (1966) invoque les effets conjugués d'une diminution du nourrissage et d'une augmentation des coûts de maintenance.

Remarquons encore que les martins-pêcheurs sont confinés à la chambre du nid et que leur activité se réduit à venir se poster devant le tunnel et à réclamer leur nourriture. Il n'y a pas, comme cela s'observe, par exemple chez les hérons ou les rapaces, d'exercices de vol.

En résumé, nous voyons que les patrons de consommation et de croissance sont étroitement liés : la quantité de nourriture reçue évolue parallèlement à l'intensité des phénomènes de croissance. Ces observations tendent à confirmer l'hypothèse de DUNN (1980) selon laquelle l'énergie nécessaire à la croissance provient plus de l'ingestion d'une plus grande quantité de nourriture quand le coût de la croissance est élevé plutôt que d'une réduction de l'énergie utilisée pour la thermo-régulation.

## 6.6. AUTRES SOURCES DE VARIATION DE LA CONSOMMATION DES POUSSINS.

La consommation des poussins évolue au cours du temps selon un même patron. Toutefois, si l'on compare son intensité à un moment donné, on constate qu'il existe des variations d'une nichée à l'autre. Le 15<sup>ème</sup> jour, par exemple, la consommation individuelle journalière des poussins est de 21 g à HER12, 22g à MON12, 24 g à CAV01 et 31 g à CAM01.

Un grand nombre de facteurs peut affecter l'intensité du nourrissage. Nous pensons à la disponibilité des ressources alimentaires, à la participation d'un ou deux parents au nourrissage, à l'importance de la nichée, aux conditions météorologiques, aux dérangements occasionnés à proximité... Certains de ces facteurs sont quantifiables.

Dans ce travail, nous reprenons pour les nidifications qui ont totalement réussi, les données concernant la période pendant laquelle les jeunes sont seuls au nid (tableau 6-X). Huit paramètres sont considérés : le nombre de poussins, le nombre de jours étudiés, la consommation par jeune et pour l'ensemble de la nichée, en poids et en nombre de proies, la température moyenne pendant la période concernée (moyenne des températures minimales et maximales relevées par l'IRM à Rochefort ou à Denée selon la proximité des nids) et enfin la pluviosité (somme des précipitations) (IRM, 1977, 1978, 1980 et 1981) (tableau 6-X).

Sur base d'une première analyse graphique, nous écartons GIL72; les données concernant cette nichée sont en effet toujours éloignées du nuage des autres points. Or GIL72 est situé dans la partie "canotée" de la Lesse et au moment de la nidification, la pression touristique très intense entrave le nourrissage.

Nos résultats sont soumis à une analyse en composantes principales (BMD4M - Factor Analysis). L'axe 1 représente 72 % de la variabilité. Le diagramme de dispersion des facteurs (fig. 6.14.) montre des corrélations négatives entre :

- la température et la consommation, et ce, quelle que soit la manière dont cette dernière est exprimée (poids ou nombre de proies, par poussin ou pour l'ensemble de la nichée);
- la température et le nombre de jeunes;
- la température et le nombre de jours étudiés.

Tableau 6-X : Informations relatives aux huit nidifications où la consommation des jeunes martins-pêcheurs a été estimée pendant la seconde partie de la période de nourrissage et où le nombre d'oisillons est resté constant.

Nidification	Période	Nombre de jeunes	Nombre de jours	Consommation par jour		Consommation par jeune et par jour		Température moyenne (°C)	Pluviosité (mm)
				Nombre de proies	Poids (g)	Nombre de proies	Poids (g)		
CAV72	1 août - 14 août 1977	6	14	41,4	120,0	6,9	20,0	14,9	24,8
HOU72	19 juillet- 4 août 1977	6	16	37,9	133,6	6,3	22,3	14,2	63,5
CHE72	8 août - 18 août 1977	5	11	33,5	99,2	6,7	19,8	15,9	41,7
GIL71	31 mai - 15 juin 1977	7	15	53,8	171,5	7,6	24,3	12,8	60,4
GIL72	19 juillet- 4 août 1977	5	16,5	29,5	87,3	5,9	17,5	14,2	63,5
CHA72	18 juillet-26 juillet 1977	6	9	35,0	105,6	5,8	17,6	17,3	60,1
CAM01	9 juin - 25 juin 1980	6	16,5	50,4	139,0	8,4	23,2	13,6	43,5
MON12	10 juin - 24 juin 1981	7	15	60,3	164,5	8,6	23,6	13,7	9,8

Il existe des corrélations positives entre :

- la consommation de la nichée et le nombre de jeunes;
- la consommation du poussin et l'importance de la nichée;
- la consommation et le nombre de jours étudiés;
- le nombre et le poids de proies.

Quant à la pluviosité, elle n'influence pas l'axe 1.

La corrélation entre le nombre et le poids de proies est tout à fait triviale.

La corrélation négative qui existe entre la température et la consommation reflète vraisemblablement l'augmentation, à basse température, des besoins énergétiques nécessaires à la thermorégulation. Ce fait est connu chez d'autres espèces (ROYAMA, 1966; SEEL, 1969; DAWSON, BENNET et HUDSON, 1976; DUNN, 1980). Cela impliquerait que l'intensité du nourrissage soit plus élevée en première qu'en seconde nichée.

La corrélation positive entre la consommation de la nichée et le nombre de poussins n'étonnera personne : les besoins alimentaires augmentent évidemment avec l'effectif. ROYAMA (1966) et SEEL (1969) constatent que la relation entre la consommation et l'importance de la nichée n'est pas linéaire : lorsque le nombre de poussins augmente, la consommation individuelle diminue. Ce fait est notamment à mettre en relation avec les pertes thermiques qui sont moindres dans les grandes nichées. Nous ne vérifions pas ce fait (corrélations positives entre la consommation individuelle et le nombre de poussins). Remarquons toutefois que parmi les nichées étudiées, les plus importantes sont celles qui se sont déroulées au printemps c'est-à-dire lorsque la température est plus basse. Le nombre trop faible de données ne nous permet pas de discuter plus amplement ce sujet.

Il est logique de trouver une corrélation positive entre la consommation et le nombre de jours étudiés. Nous avons en effet vu au paragraphe 6.4. que l'intensité du nourrissage diminue à la fin de la période d'élevage. Plus le nombre de jours observés est grand plus il y a de jours où la consommation est importante et donc plus la moyenne est élevée.

Les autres corrélations résultent d'artéfacts :

- celle entre la température et le nombre de jeunes parce que dans notre échantillonnage, les nichées de printemps sont les plus importantes.
- celle entre la température et le nombre de jours étudiés parce que les périodes d'observation les plus longues concernent également les nidifications du printemps.

Il ressort enfin de l'analyse que la pluviosité n'influence pas le niveau de consommation. On se souvient pourtant qu'à CAV01, nous avons relevé une diminution du nourrissage liée à l'augmentation de la turbidité de la Lesse suite à un orage (§ 6.4.3.). KNIPRATH (1969) remarque également une action négative de la pluie sur la pêche. Par temps de fortes pluies, les deux couples qu'il étudie arrêtent le nourrissage; ils le reprennent dès que la pluie est terminée.

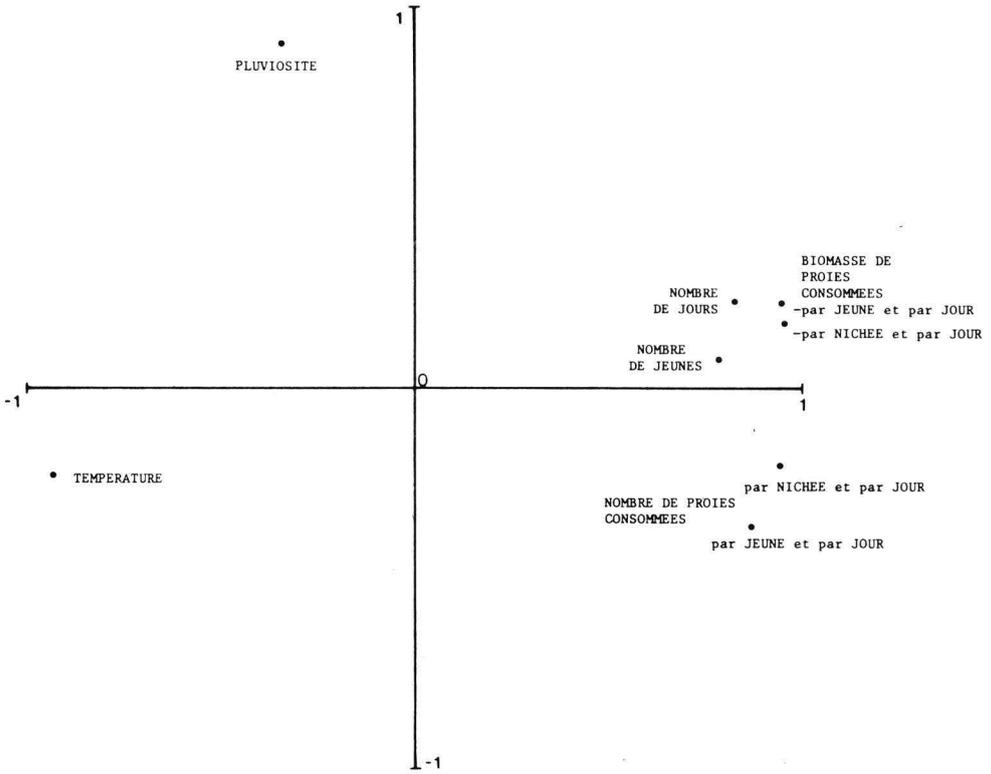


Fig. 6.14. Diagramme de dispersion des points de l'analyse en composantes principales concernant l'influence de différents facteurs sur la consommation des jeunes martins-pêcheurs au nid.

Par temps de pluie "fine", les parents apportent aux poussins de plus petits poissons que par temps sec. KNIPRATH pense que dans ces conditions, les oiseaux pêchent près des rives, là où la végétation rivulaire empêche la pluie d'atteindre la surface de l'eau; ces endroits étant souvent moins profonds, ils abritent de plus petits poissons. Si nous ne mettons pas en évidence l'effet de la pluviosité sur la consommation, c'est parce que les périodes que nous considérons sont longues (9 à 16,5 jours) et que la pluie, très variable en Belgique n'est jamais qu'intermittente; elle n'agit donc bien souvent que sur de courtes périodes.

Nous insistons sur le fait que cette analyse ne porte que sur sept nidifications et qu'il serait par conséquent audacieux d'en tirer des conclusions définitives. Nous pensons toutefois que les tendances qui se dégagent peuvent être posées en hypothèses. Il semble en effet que :

- la consommation est d'autant plus forte que la température est peu élevée;
- l'intensité du nourrissage augmente avec le nombre de poussins.

Cela suggère que les parents sont capables d'adapter avec beaucoup de finesse leur comportement aux besoins de leur progéniture.

## 6.7. DISCUSSION.

### 6.7.1. Consommation des adultes

La consommation des adultes est estimée en conditions tout à fait naturelles pendant la première partie de la nidification (depuis le début de l'occupation du terrier jusqu'au moment de l'éclosion des jeunes) (§ 6.2.). Elle est comprise entre 13,5 et 24,5 proies (chiffre intermédiaire : 19,7 proies) par individu et par jour, ce qui correspond à une biomasse de 16 à 30 g de poisson (intermédiaire : 24 g). Ces données concordent assez bien avec les estimations du coût énergétique des métabolismes standard et d'existence obtenues à partir des équations de LASIENSKI et DAWSON (1967) et KENDEIGH (1970).

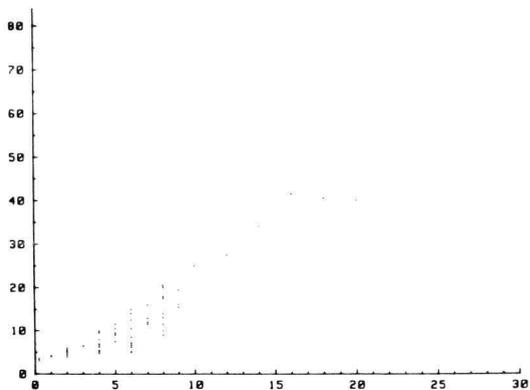
D'après les résultats obtenus à DAVO- par l'analyse des pelotes de réjection et par l'enregistrement de l'activité des parents au nid (§ 6.3.1.), il semble que la consommation des adultes soit plus importante pendant la période de nourrissage. Ce fait serait lié à leur activité plus intense.

### 6.7.2. Consommation des poussins

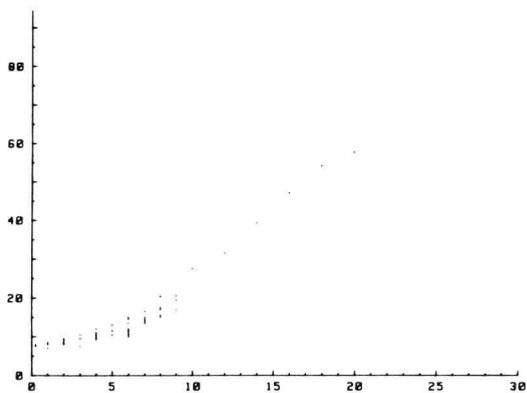
La consommation des poussins varie au cours du temps selon un patron semblable d'un nid à l'autre (§ 6.4.). Elle est étroitement liée au développement des oisillons : la quantité de nourriture reçue évolue en effet parallèlement à l'intensité des phénomènes de croissance (§ 6.5.). On peut dès lors se demander si c'est la consommation qui régit la croissance ou l'inverse.

RICKLEFS (1968) remarque que les taux de développement de nombreux processus sont étroitement liés entre eux mais largement indépendants du stade nutritionnel des jeunes. Cela ne peut être vrai que pendant un certain temps : de fait, si la croissance poursuit son rythme malgré une carence alimentaire, cela signifie qu'elle puise dans les éventuelles réserves du poussin ou qu'elle se fait au détriment d'autres tissus. L'oisillon est donc rapidement mis dans une situation critique. A la fig. 6.15, nous voyons que les courbes de croissance des poussins morts avant l'envol (ERM12, DAVO-, MON14 et le 7ème poussin de HER12) s'écartent de la normale. Il est difficile de déterminer si ces oisillons ont été moins nourris que d'autres. C'est toutefois très probable dans le cas du dernier poussin de HER12. L'intensité de la nutrition à ce nid est en effet nettement inférieure à celle relevée au même moment à MON12 (moyenne après le réchauffement : respectivement 16,4 et 23,6 g/poussin/jour). Il est bien connu que dans les nichées où les éclosions sont échelonnées, en cas de mal nutrition, les aînés détournent la nourriture à leur profit et les plus jeunes meurent de faim (MARION, 1979; RYDEN et BENGSSON, 1980). A MON14, le mâle est mort 3 jours après l'éclosion des jeunes. La femelle restée seule n'a visiblement pu mener à bien et le nourrissage et le réchauffement de la nichée. Cela s'est vraisemblablement traduit par une diminution de l'énergie disponible pour la croissance.

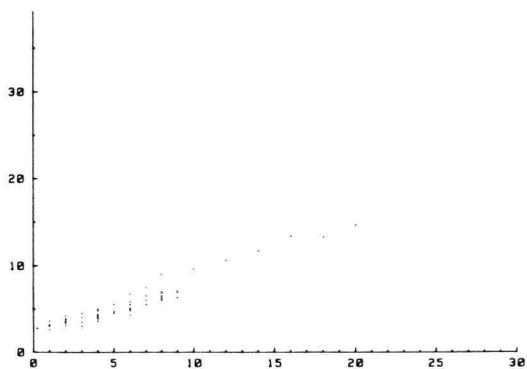
1. POIDS (g.)



2. LONGUEUR ALAIRE (mm)



3. MANDIBULE SUPERIEURE (mm)



→  
Age des poussins (jours)

FIG. 6.15. : Evolution de la croissance de jeunes martins-pêcheurs morts avant l'envol.

Il semble donc que les phénomènes de croissance présentent une certaine indépendance vis-à-vis de la nutrition. Cette indépendance est toutefois très limitée dans le temps et une sous-alimentation aboutit rapidement à la mort du poussin. Cela revient à dire que la phénologie et la vitesse des processus de croissance sont très peu modifiables sans dommage pour l'oisillon. Il en résulte que la nutrition doit s'adapter à la croissance et non l'inverse.

Nous avons vu que l'intensité du nourrissage à un moment donné, varie d'une nichée à l'autre en fonction d'un grand nombre de facteurs. Certains de ces facteurs échappent totalement au contrôle des oiseaux : ceux-ci les subissent sans plus. Notons par exemple le dérangement occasionné par une présence humaine trop prolongée aux abords immédiats du nid. A CAMO1 où les jeunes étaient âgés de 13-14 jours, cela s'est traduit par une diminution ponctuelle de la consommation à laquelle les poussins ont survécu sans problème (§ 6.4.4.). Par contre, à un autre nid où la nichée venait d'éclore (Lesse, Ninie, 1974), nous avons enregistré une perte totale due à la non-alimentation et au non-réchauffement consécutifs au stationnement d'un pêcheur à deux mètres du nid.

Une turbidité élevée entrave la pêche (§ 6.4.3.). Son importance varie toutefois d'un milieu à l'autre : après un orage, un cours d'eau sera plus turbide qu'un étang. KNIPRATH (1969) constate également une action négative de la pluie sur le repérage des proies. Selon l'intensité des précipitations, la pêche est rendue impossible ou limitée à certains endroits plus ou moins abrités; il peut alors y avoir un changement de régime alimentaire lié à la répartition des proies dans le milieu.

En bref, ces facteurs agissent négativement sur le nourrissage de la nichée. Leur action est plus ou moins forte selon l'intensité de la perturbation. Dans certaines circonstances cependant, leur effet est minimisé : poussins plus âgés, diversité des milieux composant le domaine de pêche...

Les résultats obtenus montrent également que la biomasse des proies distribuée à la nichée augmente en fonction du nombre de jeunes. Il semble par contre, que plus la température est élevée, moins la consommation est importante, ce fait est sans doute à mettre en relation avec le coût de la thermorégulation. L'intensité du nourrissage varie donc en fonction des besoins de la nichée; besoins qui dépendent de facteurs externes assez variables (la température, par exemple) et de facteurs spécifiques relativement constants (patron de croissance et dans une certaine mesure, le nombre de jeunes).

### 6.7.3. Stratégies adoptées par les parents pour satisfaire aux besoins alimentaires.

A ce stade, différentes questions surgissent. On peut se demander quelles(s) stratégie(s) les martins-pêcheurs adoptent en vue de récolter suffisamment de nourriture pour satisfaire leurs besoins et ceux de la nichée. Nous avons vu que la consommation des adultes semble plus forte après l'éclosion et que celle des poussins augmente fortement au cours de la seconde semaine. On peut estimer que certains jours, les parents doivent pêcher au moins 250 g de poissons (30 g x 7 poussins + 25 g x 2 adultes).

Un premier élément est l'arrêt de l'activité de réchauffement qui permet aux adultes de se consacrer totalement au nourrissage. C'est d'ailleurs à ce moment que le nombre de poissons apportés aux jeunes augmente. Dans certains cas, on remarque toutefois que la femelle entame une nouvelle nidification. Cette plus grande disponibilité est alors mise à profit pour accroître le nombre de descendants et donc la transmission du patrimoine génétique. Il est cependant vraisemblable que cela n'est possible que dans des conditions particulièrement favorables (possession d'un domaine poissonneux où la pêche est facile, mâle attentif aux poussins et capable d'assurer seul leur alimentation, bonnes conditions climatiques...).

Un deuxième élément est l'accroissement de la durée d'activité. Pendant l'élevage de la nichée, la fréquentation du terrier commence plus tôt et se termine plus tard; il y a un allongement de la période diurne d'activité dans les limites où la luminosité le permet (§ 6.1.9.). Les martins-pêcheurs utilisent donc un maximum le temps disponible.

Nous avons également vu qu'au début de la période de nourrissage, les poussins sont nourris de petits poissons, fait qui est au moins en partie lié à leur capacité d'ingestion. Par la suite, la taille des proies augmente (§ 5.2.). Comme il existe une relation d'ordre 3 entre la taille et le poids des poissons, ce changement a un effet appréciable sur la biomasse. L'examen des résultats obtenus aux différents nids montre cependant que cette augmentation de taille est plus ou moins prononcée et plus ou moins stable selon les cas. Examinons plus en détail les nidifications de MON12 et de la Lesse (CAVO1 et CAMO1).

A MON12, le domaine de pêche du couple comprend essentiellement un secteur de rivière de type salmonicole (Molignée et son affluent, le Flavion) où il n'y a pratiquement que des chabots et des truites. En outre, à environ 1/2 kilomètre du nid, on note la présence de deux étangs qui hébergent une population d'épinoches et dans lesquels 5000 alevins de truite sont déversés au début du printemps. Lorsqu'un martin-pêcheur est à l'affût d'une proie, il se trouve en fait devant un choix comprenant deux possibilités : le chabot et la truite en rivière, l'épinoche et la truite en étang. Les populations de ces espèces sont caractérisées par une structure de taille particulière. Dans le cas de la truite, cette structure est vraisemblablement différente dans les deux milieux prospectés; la croissance des poissons en pisciculture et en étangs n'est en effet pas la même que celle observée en rivière (GILLET, 1982; PHILIPPART, 1982). La morphologie, le comportement et la densité de chaque espèce de poissons diffèrent également.

Si la stratégie de pêche des oiseaux ne variait pas, à court terme (le temps d'une nidification, par exemple), la proportion des espèces dans le régime changerait peu quel que soit le critère de "choix" (densité, comportement, morphologie, taille...). Or ce n'est pas le cas. Nous observons une augmentation de la taille des poissons capturés au cours de la période d'élevage des jeunes, cette augmentation est plus prononcée entre le 7ème et le 11ème jour. En fait, au moment où le nourrissage est plus intense, le martin-pêcheur tend à capturer au sein de chaque espèce, des individus plus grands (accroissement de la taille moyenne) et il intensifie la prédation des espèces dont la taille moyenne des individus capturables est élevée (augmentation du taux de capture des chabots)(§ 5.2.2.).

Dans le contexte de Montaigne, les martins-pêcheurs ont intérêt à optimiser le rendement des transports de proies. En effet, les étangs du domaine de pêche sont situés assez loin du nid et, en rivière, la truite et le chabot sont des espèces non grégaires : les individus sont répartis dans le milieu à une certaine distance l'un de l'autre; la densité n'est donc jamais très élevée et il n'existe pas d'endroit à forte concentration de proies comme cela s'observe dans le cas d'espèces grégaires. La Molinee et le Flavion étant en outre de petits cours d'eau d'une largeur moyenne d'environ 5 m, la quantité de poissons par kilomètre de rivière est relativement faible. Il en résulte que, pour le nourrissage, les oiseaux effectuent des déplacements importants. Ils ont par conséquent davantage à prendre de grandes proies. Remarquons à ce propos, la coïncidence qui existe entre l'augmentation des besoins de la nichée et la capacité des oisillons à avaler de gros poissons (rappelons le jeune de HOU72, âgé d'environ 10 jours et trouvé avec un goujon d'une dizaine de centimètres dans le bec § 5.3.).

Il nous paraît plausible de proposer le schéma suivant : les martins-pêcheurs, placés dans un milieu où ils doivent effectuer des déplacements importants sont confrontés à une augmentation rapide des besoins de la nichée. Pour satisfaire à ces besoins, une des seules solutions est d'optimiser le rendement des transports par la capture de grosses proies. L'oiseau qui est à l'affût et qui aperçoit plusieurs poissons aura tendance à pêcher le plus gros.

En Lesse, la situation n'est pas la même; il s'agit d'une zone à barbeau. La rivière est large et elle héberge une vingtaine d'espèces de poissons dont la densité globale au kilomètre est nettement plus importante qu'en milieu salmonicole. Il faut aussi remarquer que la grande diversité de morphologie, de comportement, de préférence d'habitats, de structure de taille des vingt espèces de poissons augmente le nombre de paramètres susceptibles d'influencer la décision de l'oiseau. En outre, certaines espèces sont grégaires et les individus vivent en bancs dans des habitats favorables (ex. : vairons, alevins de chevaines...).

Dans un tel contexte, on peut penser que le problème de la prédation se présente de la manière suivante : le martin-pêcheur qui doit capturer une proie se dirige vers un poste d'affût ou vers une place poissonneuse qu'il examinera à partir d'un vol stationnaire. Ces endroits lui sont connus, il les fréquente plus régulièrement que d'autres (KUMARI, 1978; § 4.5.). Cela suggère un premier choix qu'on peut supposer être basé au moins en partie sur l'abondance des proies, notamment la présence de bancs d'alevins (§ 4.5.). On se trouve alors dans la situation décrite par ROYAMA (1970) où l'oiseau recherche des "taches" (patches) à forte densité de proies. Vu la richesse du milieu, le martin-pêcheur est susceptible de trouver des places propices à proximité de son terrier. Les déplacements étant dès lors limités, l'oiseau est moins motivé à maximiser le rendement de ses transports par la capture de grosses proies, d'autant plus que ces dernières demandent plus d'efforts pour la mise à mort (KNIPRATH, 1969). Il augmente plutôt le nombre de captures. Ajoutons que la diversité de l'ichtyocénose multiplie le nombre de paramètres pouvant influencer la décision du martin-pêcheur. Il n'est donc pas étonnant que l'évolution de la taille des proies et de la proportion relative des différentes espèces dans le régime ne suive pas une tendance très nette (§ 5.2.).

En résumé, l'élevage d'une nichée entraîne une forte augmentation des besoins, tout particulièrement au cours de la deuxième semaine. Pour satisfaire la demande des poussins, les martins-pêcheurs peuvent changer leur stratégie de pêche. Celle qui est adoptée diffère cependant d'un endroit à l'autre en fonction des caractéristiques du domaine de pêche. Il semble que la distance que les oiseaux doivent parcourir pour alimenter leurs jeunes soit un facteur clef. Si cette distance est importante, les martins-pêcheurs capturent de plus grandes proies et maximisent le rendement du transport. Par contre, si la distance est faible, la composante "transport" intervient moins dans le bilan de la "profitabilité" (énergie contenue dans la proie/énergie dépensée pour la capturer, la manipuler et la transporter). A partir d'un certain seuil, les oiseaux ne recherchent plus autant les grosses proies, ils augmentent aussi le nombre de captures. Il est intéressant de remarquer que la stratégie de prédation adoptée par les adultes pour nourrir leur nichée n'est pas nécessairement la même que celle qu'ils utilisent pour satisfaire leurs propres besoins. NEWTON (1967) constate en effet que chez les pinsons des arbres (*Fringilla coelebs* L.), les adultes s'alimentent les jeunes qu'avec des invertébrés tandis qu'eux continuent à se nourrir de graines. Il s'agirait donc de deux processus différents.

Deux autres paramètres favorisent encore un nourrissage intensif. Les martins-pêcheurs étalent au maximum leurs activités dans les limites où la luminosité le permet (modification de leur rythme d'activité). Enfin, l'établissement de la thermorégulation effective des jeunes libère les adultes de la tâche du réchauffement. Ces derniers peuvent alors se consacrer exclusivement au nourrissage. Nous pensons que la coïncidence entre d'une part, l'accroissement important des besoins des poussins et d'autre part, leur capacité à ingérer de plus grosses proies et la maturation de la thermorégulation qui permet une plus grande disponibilité des parents, n'est pas le fruit du hasard mais qu'elle s'inscrit dans le cadre d'une évolution résultant de pressions sélectives.

#### 6.7.4. Régulation du comportement parental

Un autre problème mérite notre attention. Nous avons vu que les exigences alimentaires de la nichée varient en fonction de facteurs tels que la température, le nombre de jeunes, l'intensité de la croissance (§ 6.5. et 6.6.). Nous avons également constaté que la durée des différentes phases de la nidification n'est pas fixe et que les parents réchauffent la nichée pendant les quelques jours où l'endothermie effective des poussins n'est pas encore établie (§ 6.1.). Ces observations montrent que les martins-pêcheurs peuvent ajuster le comportement parental aux besoins des poussins, besoins dont la nature n'est pas unique (nourriture, réchauffement).

La capacité d'adaptation des adultes comprend des composantes fondamentales, propres à l'espèce, résultant de phénomènes évolutifs (nature et longueur moyenne des phases de la nidification, nombre moyen de jeunes par nichée, patron de croissance...). Toutefois, l'exemple de l'adoption réussie des poussins de Chéreau par les parents d'une nichée d'une huitaine de jours plus âgés (§ 6.1.8.) prouve qu'il existe aussi des composantes externes variables auxquelles les adultes répondent de manière adéquate. On peut dès lors se demander comment se fait la régulation du comportement parental.

GRAMET (1980) examine ce problème chez les oiseaux nidicoles et plus spécialement chez les corvidés. Il considère que la préparation du nid est une étape qui permet la maturation physiologique et psychologique du couple. Au moment de la ponte, le comportement des deux adultes est modifié. L'arrêt de la ponte serait en partie lié à un commencement d'incubation. La couvaison est sous dépendance hormonale : le taux de prolactine est élevé pendant toute la phase d'incubation puis il baisse brusquement au moment de l'éclosion. Une injection de prolactine fait d'ailleurs apparaître le comportement de couvaison. LEHRMANN (1955 in GRAMET, 1980) émet l'hypothèse selon laquelle l'acte d'incubation entretient cet état hormonal grâce aux informations reçues par voies tactile, thermique et visuelle. Dès l'éclosion, le comportement des adultes change. Il change également si l'on introduit des jeunes dans la ponte. Le stimulus déclencheur du nourrissage est la présence d'un jeune mobile au nid, quel que soit l'âge. Ces expériences montrent qu'il existe une domination des stimuli provenant des jeunes sur les stimuli provenant des oeufs. On voit aussi que les adultes sont aptes à assumer leur rôle nourricier bien avant la date normale d'éclosion. Il existe toutefois une limite en deçà de laquelle, les jeunes introduits dans la ponte ne seront pas élevés (MILLER, 1972; GRAMET, 1980). La durée de couvaison est donc une caractéristique spécifique qui traduit le délai minimal exigé par l'embryon pour son développement et non un délai de maturation physiologique des parents.

GRAMET (1980) constate également que les jeunes sont une source de stimulation en perpétuelle évolution. Pour les parents, cela se traduit par une sollicitation de plus en plus contraignante. Placés précocement en présence d'un stimulus qui apparaît normalement plus tard, les adultes sont susceptibles de s'adapter. Il est par contre beaucoup plus aléatoire de provoquer un retour en arrière.

En résumé, pour les parents, la nidification comprend plusieurs phases qui se suivent dans un ordre logique et auxquelles correspond un comportement défini. Entre ces phases, il existe des périodes de transition et des chevauchements; des bonds en avant et parfois même des retours en arrière sont possibles. Ces phases sont sous le contrôle des phénomènes physiologiques internes (système hormonal) fortement influencés par des stimulations provenant du milieu extérieur. Les jeunes en sont une source importante et très impérative.

La période qui nous intéresse est évidemment celle de l'élevage de la nichée et la question qui se pose dès lors est la suivante : quels sont les stimuli émanant des poussins qui régulent le comportement parental ? Examinons l'un après l'autre les éléments susceptibles d'intervenir, à savoir :

- la coloration du gosier et des commissures;
- le stade de développement;
- la mobilité;
- les cris.

La coloration du gosier et des commissures est un stimulus très important chez certaines espèces nidicoles (EIBL - EIBESFELDT, 1972). L'intérieur du bec des jeunes martins-pêcheurs est rose clair uniforme tandis que la partie externe des mandibules, d'abord pâle, se colore en noir à partir du 4ème jour. Cette couleur claire doit faciliter le repérage lors du nourrissage. Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que

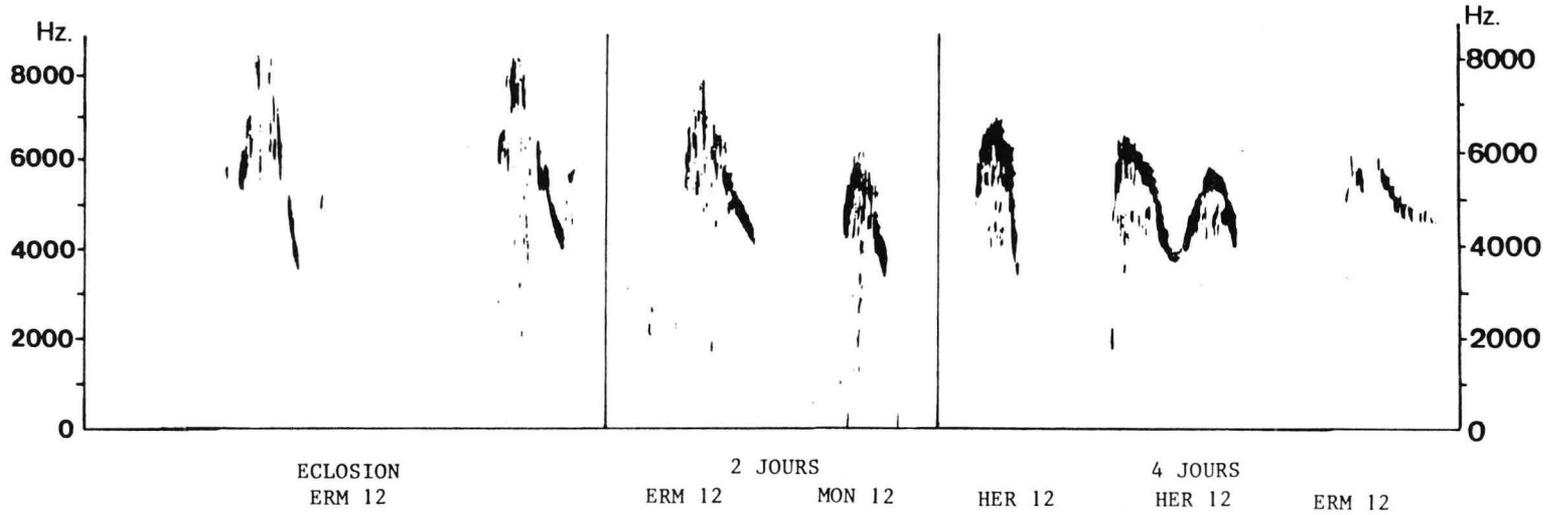


FIG. 6.16. : Sonogrammes des vocalisations de jeunes martins-pêcheurs au nid. Evolution au cours de l'élevage.  
N.B. : l'abscisse de ces graphiques est toujours le temps.

la couleur des mandibules s'assombrit à un moment où les jeunes sont déjà plus vigoureux et réclament plus activement leur nourriture. Les modifications du patron de coloration du bec ne sont toutefois pas très marquées. Cela ne nous étonne guère dans la mesure où il s'agit d'un stimulus exclusivement visuel. Le martin-pêcheur niche dans un terrier sombre, il est probablement plus sensible à des stimuli tactiles et acoustiques.

Le stade de développement du poussin peut être un bon indice pour les parents. Deux éléments nous semblent importants :

- l'augmentation du volume global de la nichée qui accentue l'exiguïté de la chambre du nid et en rend l'accès plus difficile;
- l'évolution des téguments qui passe par trois stades bien distincts : la peau nue, les plumes non dégagées de leurs fourreaux (stade "hérisson") et les plumes "dégainées".

Il existe entre chacun de ces stades, des états de transition. Remarquons que lorsque les poussins ne sont pas encore capables d'assurer leur endothermie, ils sont nus et un simple contact avec la plaque incubatrice renseigne sur leur température. Il s'agit bien d'éléments passifs, mais leur évolution est suffisamment prononcée pour avoir une fonction indicatrice du stade de développement des jeunes. Ceci nous paraît important car à chaque stade correspondent des besoins particuliers (réchauffement, nourrissage plus ou moins important).

La mobilité des jeunes est un élément intéressant d'autant plus qu'il est actif. Il est malheureusement difficile à quantifier. Il est toutefois évident que les poussins se manifestent de plus en plus vigoureusement. Les premiers jours, ils restent blottis sous l'adulte, se contentant de dresser de temps en temps le cou en pépant. Par la suite, ils se postent à tour de rôle à l'entrée du tunnel et s'agitent de plus en plus, notamment à l'arrivée d'un parent.

Les cris enfin, nous paraissent jouer un rôle essentiel. Il s'agit en effet de stimuli acoustiques, émis activement par les oisillons et très perceptibles dans les conditions de nidification du martin-pêcheur. Divers auteurs remarquent l'importance des cris dans la régulation du comportement parental. HUTCHKER et SCHWARTZKOPF ((1958) in O'BRIEN et DOW, 1979) constatent que des jeunes bouvreuils, Pyrrhula pyrrhula (L.) meurent de faim si les parents sont rendus sourds et dès lors, incapables de percevoir leurs cris. VON HARTMAN (1953 in O'BRIEN et DOW, 1979) place un diffuseur émettant un stimulus acoustique équivalant à 6 jeunes qui pépient dans un nid de gobe-mouches noir, Ficedula hypoleuca (PALLAS), ne contenant qu'un seul poussin. Il observe que le taux de nourrissage de ce poussin est environ trois fois plus élevé que ce qu'il aurait normalement été. Les vocalisations influencent donc bien l'intensité du nourrissage mais ce n'est toutefois pas le seul élément qui intervient dans la régulation de cette activité. On peut se demander si l'état "poussin repu" ne "démotive" pas les adultes.

A propos des caractéristiques du stimulus, COLLIAS (1952 in O'BRIEN et DOW, 1979) remarque que chez Turdus migratorius, c'est l'amplitude du son émis qui augmente avec la faim. Chez le pic Melanerpes formicivorus, l'intensité des vocalisations des poussins augmente lorsqu'un adulte approche et décroît après que ce dernier soit parti (MACROBERTS et MACROBERTS in O'BRIEN et DOW, 1979).

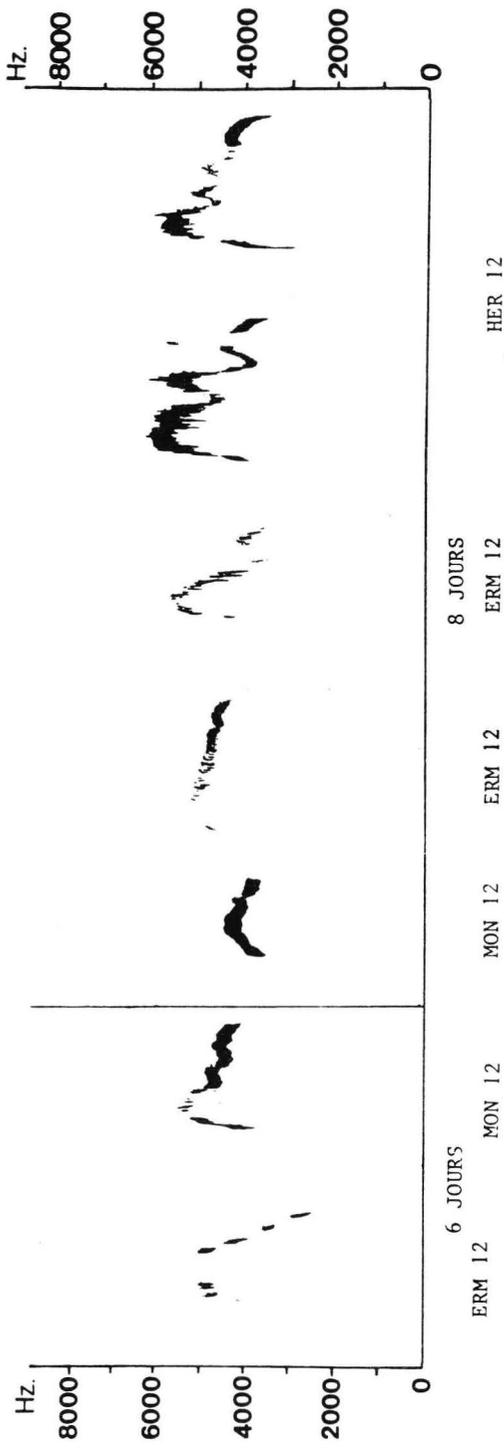


FIG 6.16. : suite.

Le même phénomène est noté chez la mésange charbonnière par ROYAMA (1969). Chez l'hirundinidé Progne subis, l'intensité du nourrissage au cours de la journée est liée à l'intensité du quémantage (WALSH, 1978). HENDERSON (1975) fait varier le nombre de jeunes Larus glaucescens; il constate que les adultes ajustent leur comportement de nourrissage à la taille de la nichée. Il pense que l'intensité avec laquelle les poussins stimulent la tache rouge du bec des adultes ("pecking") et l'importance du pépiement cumulatif de la nichée -- qui change avec l'état de satiété et la taille de la nichée -- jouent un rôle déterminant.

IMPEKOVEN (1971) place des jeunes mouettes rieuses, Larus ridibundus, dans des conditions expérimentales où elle modifie la chaleur (chaud-froid) et l'alimentation (affamés-nourris). Elle enregistre différents cris selon les situations et remarque qu'ils sont émis en proportions variables et à intervalles de temps plus ou moins longs. Chez un meliphagidé, Manorina melanocephala, O'BRIEN et DOW (1979) observent également une variation des vocalisations en fonction des circonstances. Leur vitesse d'émission est relativement constante avant le nourrissage mais après, elle reste plus élevée à partir du 7ème-9ème jour. Ils notent aussi des légers changements dans la structure des cris émis pendant les différentes phases du nourrissage (juste avant, au moment de la becquée, après...). Chez les moineaux (Passer sp.), enfin, SEEL (1970) constate une malnutrition des nichées de 2 jeunes; il pense que la stimulation émanant de ces nichées ne motive pas suffisamment les adultes.

Remarquons que les cris émis par les poussins peuvent susciter d'autres activités que le nourrissage, notamment le réchauffement. Lorsque les poussins de poule (Gallus gallus) se refroidissent, ils produisent un cri de détresse (SHERRY, 1981). L'auteur montre que le comportement de réchauffement est initié par les jeunes eux-mêmes. Chez les nidifuges, les vocalisations jouent également un grand rôle dans le maintien de la cohésion du groupe "poussins-mère" (SCOVILLE et GOTTLIB, 1980; ADRET, 1982...).

Deux faits saillants ressortent de nos observations sur les cris des jeunes martins-pêcheurs. Le premier concerne l'intensité du quémantage. A MON12, les poussins reçoivent nettement plus de nourriture qu'à HER12 puisque, pour la période post réchauffement, nous relevons une consommation moyenne respective de 23,6 et 16,4 g. par poussin et par jour. Or, au nid de MON12, à partir du 10ème jour, soit au moment de l'arrêt total du réchauffement, nous n'enregistrons plus aucune vocalisation lors de nos passages. Par contre, à HER12, les poussins se manifestent à chacune de nos visites; ils crient même quand nous les manipulons, ce qui est très rarement observé lorsqu'ils sont âgés. Nous pensons que ces différences dans l'intensité des émissions vocales s'expliquent par la faim relative de la nichée de HER12.

Un second fait nous paraît essentiel. Nous remarquons qu'il existe au cours de la période d'élevage, des changements très importants dans la structure des cris des poussins. Ces changements sont surtout prononcés entre le 8ème et le 12ème jour. L'analyse réalisée grâce au sonographe du service d'éthologie du Pr. RUWET à Liège, nous permet de mieux décrire le phénomène (fig. 6.16.).

Au cours de la première semaine, c'est-à-dire pendant la période de réchauffement, les jeunes font entendre un pépiement. A l'éclosion, la gamme de fréquences de ces cris s'étend de 4000 à plus de 8000 Hz. Par la suite, la fréquence est modulée et le cri comporte ainsi une phase montante suivie d'une phase descendante. Au cours du temps, la

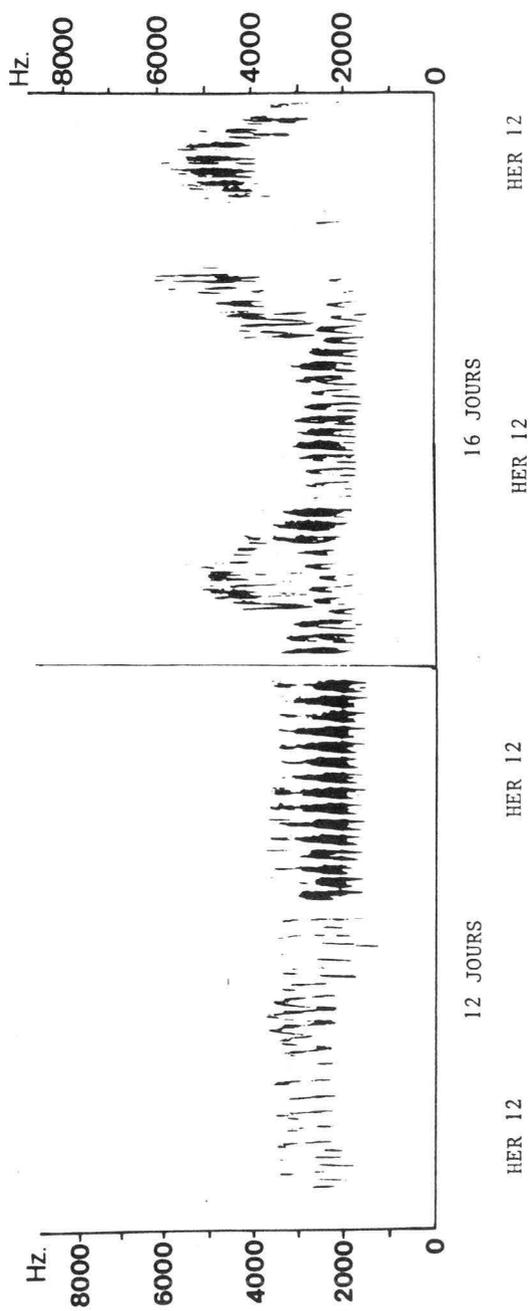


FIG. 6.16. : suite.

seconde phase tend à s'allonger et, à la fin de la première semaine, elle sera elle-même modulée tout en conservant une physionomie générale descendante (voir fig. 6.16. HER12, 8 jours). Pour nous, ces vocalisations ne sont audibles qu'en approchant l'oreille de l'ouverture du tunnel.

A partir du 12<sup>ème</sup> jour, peut-être même un ou deux jours plus tôt, les poussins "chuintent". Le chuintement est constitué d'un trille de fréquence nettement plus basse que celle de la vocalisation précédente (entre 1500 et 4000 Hz). Un peu plus tard, vers le seizième jour, la structure du trille est modifiée et sa fréquence augmente (de 2000 à 6000 Hz). La fréquence des items vocaux qui le composent s'étend sur 1500 à 2000 Hz. Au cours de cette période, un troisième type de vocalisation peut également être émis : il s'agit d'un "tchec" sonore et bref constitué d'un bruit de bande s'étendant de 1500 à 7000 Hz (fig. 6.17.). Au moment de l'envol, seul ce "tchec" est encore émis par le jeune. Toutes les vocalisations émises après le réchauffement sont audibles à plusieurs mètres du nid.

Notons que les changements de structure des cris s'expliquent vraisemblablement par des modifications anatomiques de l'appareil vocal. C'est en tout cas ce qu'observe ABS (1971) chez les canards domestiques. Les cris des poussins sont aussi nettement différents de ceux des adultes qui sont caractérisés par leur fréquence comprise entre 5500 et 7000 Hz et par leur structure particulière (fig. 6.18.).

La grande diversité des vocalisations des poussins nous amène à penser qu'elles constituent un élément de première importance dans la régulation du comportement parental.

Il est intéressant de remarquer que la nature et l'intensité des différents éléments susceptibles d'influencer le comportement parental évoluent au cours de la nidification. Ce que nous observons quant aux vocalisations et à la mobilité semble indiquer que la sollicitation est de plus en plus forte. Des changements plus marqués sont notés au cours de la deuxième semaine (variation importante de la structure des cris, émergence du plumage, jeunes plus actifs). Rappelons que c'est à ce moment que se termine le réchauffement et que les besoins alimentaires des poussins augmentent fortement.

Ces résultats nous incitent à proposer le schéma suivant : les informations transmises par les poussins peuvent être classées en 2 catégories selon qu'elles relèvent de phénomènes passifs ou actifs; Les phénomènes passifs résultent de l'ontogénèse du poussin; ils sont donc propres à l'espèce et dépendent directement du patrimoine génétique. Il s'agit en fait du patron de développement des différents organes et des processus physiologiques qui s'exprime par le volume de la nichée, la texture des téguments, le type d'activité motrice, et l'évolution de la structure des cris. Ces éléments renseignent sur le stade de développement du poussin. Ils agissent donc à moyen terme, suscitant les comportements adaptés aux besoins liés à un stade particulier de développement (par exemple, réchauffement, apport de petites proies, nourrissage plus ou moins intensif). Ils expliquent sans doute en partie le patron de consommation que nous observons. Les phénomènes actifs dépendent directement des poussins. Il s'agit essentiellement de la mobilité et des émissions vocales. L'intensité de ces activités varie selon le dynamisme et les besoins immédiats du poussin, elle donne des indications sur le niveau des besoins de la nichée. Ces phénomènes actifs permettent donc un

ajustement relativement précis du comportement parental. Ils expliqueraient les observations réalisées sur l'importance de la consommation en fonction de paramètres variables tels que la température et le nombre de poussins.

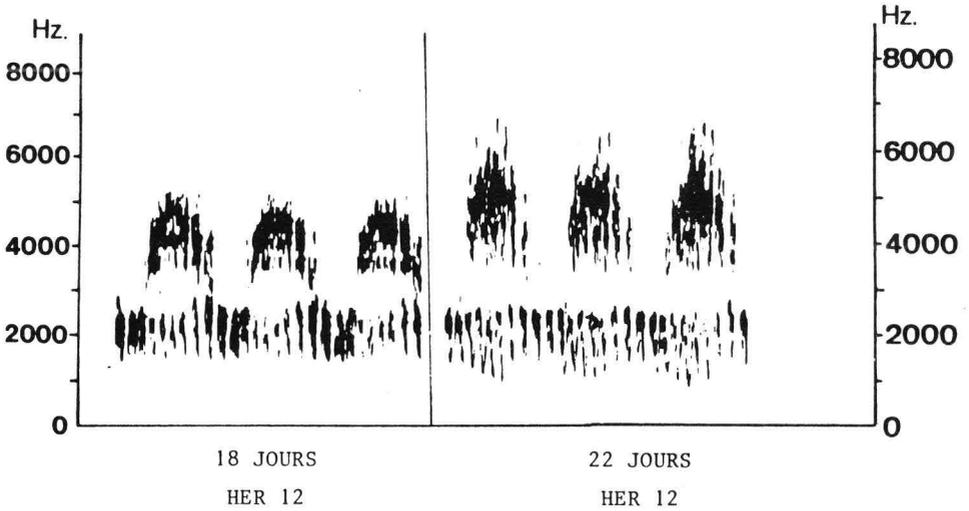


FIG 6.16 : suite et fin.

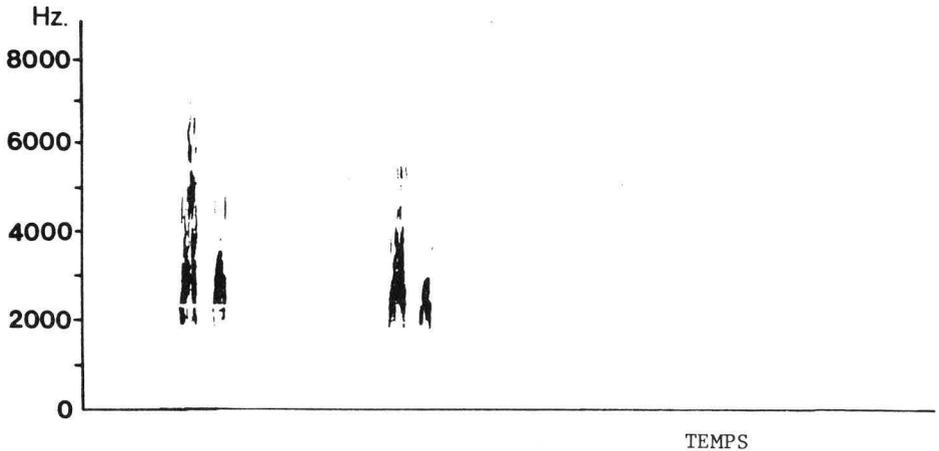


FIG. 6.17 : Sonogramme du "TCHEC" émis par de jeunes martins-pêcheurs de HER12 âgés de 12 jours.

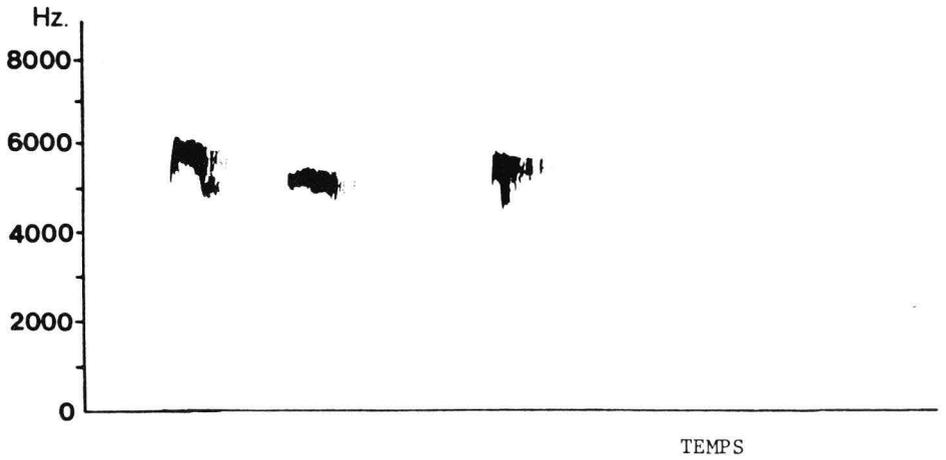


FIG. 6.18. : Sonogramme des vocalisations d'un martin-pêcheur mâle adulte (Montaigle, 2 mai 1981).



Photo : A. KEULEN.

## CHAPITRE VII

### Importance de la prédation du martin-pêcheur sur ses populations de proies

Venant de quantifier avec précision la consommation des martins-pêcheurs en période de nidification, il est très tentant d'essayer d'évaluer l'impact de ces oiseaux sur leurs populations de proies. Bien que cet aspect de nos investigations s'écarte quelque peu du thème principal du présent travail, nous voudrions l'aborder avec un maximum de rigueur.

Les études de ce genre sont très précieuses pour l'écologiste qui s'attache à comprendre et à quantifier les transferts d'énergie et de matière dans les réseaux trophiques ou pour les naturalistes-protecteurs qui veulent plaider la protection de certaines espèces dont le régime peut faire craindre des interférences avec les activités économiques... Elles sont toutefois très peu nombreuses, partielles, et pèchent souvent par un manque flagrant de précision. Citons à titre d'exemple l'étude de HARRIS (1980) où l'auteur estime la prédation annuelle d'une population de Larus marinus sur une colonie de macareux Fratercula arctica, à 1,5 % de la population nicheuse. Sur une île des Shetland, FURNESS (1981) étudie la prédation du grand labbe Catharacta skua sur les autres populations nicheuses d'oiseaux de mer. Il constate que l'impact augmente les années où les ressources alimentaires sont pauvres. En Vendée, THIOLLAY (1968) évalue la pression de prédation estivale d'une population de busards cendrés, Circus pygargus à 5,6 campagnols des champs (Microtus arvalis)/Ha/15 jours. Cela correspond à 20 % de la mortalité totale des campagnols début juin et à 10 % en juillet. En Dombes, LEBRETON (1964) estime la consommation des hérons nicheurs (Ardea cinerea et purpurea, Nycticorax nycticorax, Egretta garzetta) à 32 tonnes de poissons, ce qui représente 2,5 % des poissons commercialisables ou encore 1,5 à 2 % de la production réelle. Quant à ELSON (1962), il quantifie l'impact de la prédation des harles (Merganser americanus) et des martins-pêcheurs (Megaceryle alcyon) sur la survie des jeunes saumons. Il conclut à une très forte influence mais son approche méthodologique est franchement mauvaise. Il travaille en effet à partir de déversements d'alevins dont l'importance varie d'une année à l'autre; il évalue annuellement la réussite de ces implantations en dénombrant les individus au cours de leur migration catadrome. Sa technique s'améliore toutefois au cours du temps, surtout à partir de 1947 (pêche à la senne puis à l'électricité; barrage de contrôle artisanal puis plus sophistiqué et plus efficace). A partir de la 5ème année (1947), il détruit les oiseaux piscivores et leurs nids. Il considère que la différence entre le nombre de saumons survivants, trouvés avant et après 1947, est due à la suppression de la prédation des oiseaux piscivores.

Dans notre cas, nous disposons des résultats du chapitre précédent relatif à la consommation des oiseaux. Il nous est donc possible d'évaluer la consommation annuelle d'un couple de martins-pêcheurs qui se reproduit.

En outre, sur la Lesse, nous recensons chaque année depuis 1975 les couples nicheurs et nous accumulons des observations sur la nidification. Nous pouvons dès lors estimer l'impact de la population nicheuse

de martins-pêcheurs sur l'ichtyocénose du secteur considéré (Lessive - Anseremme). Cette dernière est en effet connue par les études de PHILIPPART et VRANKEN (1983).

Nous aborderons enfin le problème de façon plus précise mais aussi plus ponctuelle dans le cas de la saison de nidification 1981 à Montaigne. Parallèlement à notre étude du régime alimentaire des martins-pêcheurs, nous y réalisons en effet des recensements assez précis de la population de poissons.

## 7.1. ESTIMATION DE LA CONSOMMATION ANNUELLE D'UN COUPLE DE MARTINS-PECHEURS.

Nous pouvons calculer ce qu'un martin-pêcheur adulte ingère annuellement en multipliant la consommation moyenne journalière (§ 6.2.) par 365 jours. Nous obtenons ainsi une valeur :

- minimale de 5877 g de proies soit environ 5183 poissons;
- intermédiaire de 8797 g de proies soit environ 7738 poissons;
- maximale de 10950 g de proies soit environ 9600 poissons.

La quantité de nourriture nécessaire à l'élevage d'un poussin est évaluée de la manière suivante : nous considérons que le jeune quitte le nid après 25 jours, qu'il reste 4 jours dans le domaine parental puis qu'il émigre. Pendant les 8 premiers jours, nous tenons compte de la consommation moyenne pour la période de réchauffement à MON12 (§ 6.3.1.) - c'est en effet pour ce nid que nous avons les données les plus précises -; pour la suite, nous utilisons celle obtenue pendant la période de nourrissage strict pour l'ensemble des nids (§ 6.3.2.). La consommation ainsi calculée a, pour chaque poussin envolé, une valeur :

- minimale de 460 g de proies soit environ 159 poissons;
- intermédiaire de 492 g de proies soit environ 188 poissons;
- maximale de 513 g de proies soit environ 209 poissons.

En conditions normales, un couple de martins-pêcheurs élève le plus souvent 2 nichées, l'une de 6, l'autre de 7 poussins (obs. pers.). Le prélèvement annuel opéré par ce couple est donc 2 fois la consommation d'un adulte et 13 fois celle nécessaire à l'élevage d'un jeune. Par couple nicheur et par an, nous obtenons une estimation :

- minimale de 17,7 Kg de proies soit environ 12433 poissons;
- intermédiaire de 24,0 Kg de proies soit environ 17920 poissons;
- maximale de 28,6 Kg de proies soit environ 21913 poissons.

Il est difficile de juger de la précision de ces estimations. Il est en effet vraisemblable que la consommation des adultes n'est pas constante au cours de l'année. Pendant la période de reproduction, les adultes sont fort sollicités d'un point de vue énergétique et ils se nourrissent probablement plus à cette époque. La consommation réelle est donc sûrement largement inférieure à l'estimation maximale. Quant au nombre de poissons, il diminue lorsque la taille de capture augmente. Il est en outre possible qu'à certains moments de l'année, les oiseaux prennent d'autre proies. Les chiffres cités sont donc indicatifs.

## 7.2. ESTIMATION DE LA CONSOMMATION D'UNE POPULATION

### NICHEUSE DE MARTINS-PÊCHEURS : exemple de la Lesse inférieure de 1975 à 1983.

#### 7.2.1. Evolution de la population nicheuse.

Depuis 1975, nous recensons annuellement les couples de martins-pêcheurs se reproduisant dans la portion de Lesse comprise entre Lessive et Anseremme (environ 40 Km de rivière). Les résultats sont présentés à la figure 7.1. Les données concernant l'année 1981 ne sont toutefois pas reprises car elles sont peu précises; le repérage des nids dans la partie comprise entre Lessive et Houyet est en effet réalisé dans de mauvaises conditions. Notons simplement qu'un minimum de 3 couples se reproduisent.

Nous constatons que la densité de la population nicheuse est très variable d'une année à l'autre (minimum : 0 couple, maximum : 15). De telles fluctuations sont bien connues chez le martin-pêcheur; la plupart du temps, elles sont dues à des conditions climatiques défavorables, principalement, des hivers rigoureux (MORGAN et GLUE, 1977 ; GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980; HALLET et DOUCET, 1982). Après une chute de densité, la phase de rétablissement des effectifs est plus ou moins longue selon l'importance des pertes et les conditions météorologiques des années ultérieures. GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER (1980) citent par exemple, une durée 5 à 7 ans après le rude hiver 1962-1963.

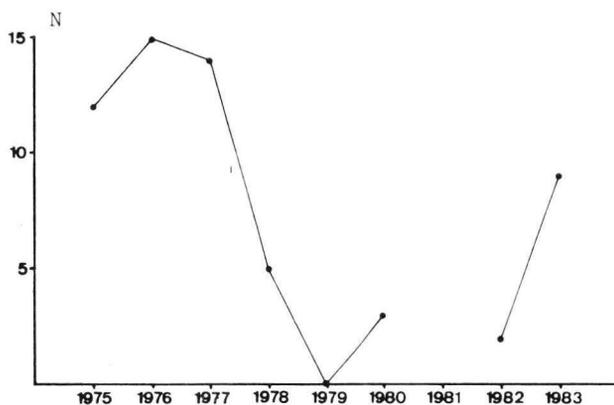


FIG. 7.1. : Evolution du nombre de couples de martins-pêcheurs nicheurs en Lesse entre Lessive et Anseremme.

Comme le montre l'examen des relevés météorologiques de l'IRM (1975 à 1983), à Rochefort, la dynamique de la population de martins-pêcheurs de la Lesse est aussi fortement influencée par les conditions climatiques. Les densités importantes observées de 1975 à 1977 sont probablement l'aboutissement du rétablissement de la population après le rigoureux hiver 1962-1963. Les saisons de reproduction 1975 et 1976 sont particulièrement favorables : les températures sont plus élevées que la normale (par exemple : en août 1975, la température moyenne est de 18,9°C pour une normale de 15,5°C) et surtout, les précipitations sont très faibles (de mai à octobre, en 1975 : 311 mm et en 1976 : 359 mm pour une normale de 484 mm). Ces conditions sont également propices à une bonne reproduction des poissons. Le débit de la Lesse étant peu important, nous voyons des bancs de milliers d'alevins massés le long des rives et parfois dans des flaques d'eau en voie d'assèchement. L'alimentation des martins-pêcheurs est dès lors facilitée : le nourrissage des oisillons au nid est mené avec succès et il est probable qu'à l'envol, les jeunes subviennent aisément à leurs besoins.

Deux faits expliquent la chute de densité observée en 1978 (- 64 %). D'une part, il est probable que peu de jeunes martins-pêcheurs nés en 1977 aient survécu. La saison de nidification 1977 est en effet caractérisée par une pluviosité abondante de février à juin (423 mm pour une normale de 313 mm). L'alimentation des oiseaux est donc rendue difficile (eaux fortes et turbides et mauvaise reproduction des poissons) ce qui affecte négativement la réussite des nichées et surtout le taux de survie des jeunes après l'envol. D'autre part, si l'hiver 1977-1978 est doux, les précipitations sont très importantes en novembre, mars et mai (respectivement, 122,8 , 94,9 et 116 mm pour des normales de 68, 55 et 70 mm). Elles sont par contre faibles en février et en avril (38,6 et 40,5 mm pour des normales de 53 et 58 mm). En conséquence, le niveau de la Lesse reste élevé jusqu'au début du mois d'avril (lors de certaines crues, notamment fin mars, toutes les berges de la Lesse sont inondées (le 24 mars, 2 m d'eau au limnimètre de Gendron)). Le niveau d'eau redescend ensuite (60-70 cm le 26 avril à Gendron) et les martins-pêcheurs commencent à nicher (creusement des terriers, pontes...). Le 8 mai, une forte crue inonde à nouveau les berges détruisant ainsi les nids (plus de 1,8 m à Gendron). En 1978, la nidification est donc très tardive et 5 couples seulement se reproduisent. Ces couples n'ont qu'une seule nichée et le taux de réussite de celle-ci est très faible (2 nichées envolées sur 5). La population de martins-pêcheurs est dès lors fortement réduite pour affronter le rigoureux hiver 1978-1979.

Durant cet hiver 1978-1979, sur un territoire qui dépasse largement les limites du pays, les étangs et certaines rivières sont au moins en partie gelés (23 jours d'hiver dont 8 et 5 consécutifs avec 6 jours entre ces deux périodes où la température ne dépasse pas 2°C. La température minimale atteint -23,4°C). Le froid et les problèmes d'alimentation qui en découlent agissent de manière drastique sur la population de martins-pêcheurs.

En 1979, il semble que le martin-pêcheur ne se soit pas reproduit en Lesse. Au mois de mai, un individu est observé à Lessive et le 14 août, deux nouveaux nids sont découverts lors d'un recensement mais ces nids n'ont contenu aucun jeune (absence totale de réjecta).

Depuis 1980, nous assistons à un rétablissement de la population. Il est cependant ralenti par quelques phénomènes climatiques défavorables. Suite à une pluviosité très importante en juillet 1980 (197,2 mm

pour une normale de 83 mm), de fortes crues provoquent la perte totale des secondes nichées. En 1981, le début du mois d'avril est clément et les couples entament la nidification (du 8 au 16, température moyenne de 12,4°C). Une vague de froid survient ensuite à la fin du mois et provoque la perte des nichées écloses à ce moment (du 17 au 28 avril, température moyenne de 4,0°C, minimum : -5,8°C). Le mois de mai 1982 est très pluvieux (108,5 mm pour une normale de 70 mm) ainsi que les mois d'avril, mai et juin 1983 (347,8 mm pour une normale de 205 mm), ce qui entrave probablement la nidification des martins-pêcheurs.

Il faut également remarquer que la mise en service d'une troisième entreprise de location de kayaks entraîne une forte augmentation de la pression touristique en aval de Houyet. Elle se marque surtout par un allongement de la durée journalière des activités de canotage. Après la chute de la population en 1979, nous n'observons plus qu'un seul couple nicheur en aval de Houyet et seulement à partir de 1981, alors qu'il y en avait 8 en 1976 et 1977.

### 7.2.2. Estimation de la consommation

Les recensements que nous effectuons chaque année et nos nombreuses visites sur le terrain, nous permettent de déterminer précisément le nombre de couples nicheurs et de couvées. Le nombre de poussins élevés est obtenu en ajoutant au nombre de ceux que nous observons directement (bagueage), 7 fois le nombre de premières nichées et 6 fois le nombre de secondes nichées dont nous ne connaissons pas l'importance. Il s'agit d'une estimation par excès car il existe des nichées de 4 ou 5 poussins et nous ne tenons pas compte de la mortalité en cours d'élevage.

La consommation de la population est évaluée en multipliant le nombre d'adultes et de poussins par leur consommation respective calculée au paragraphe précédent. Les résultats sont détaillés dans le tableau 7-I et sont représentés à la fig. 7.2.

Compte tenu des remarques émises précédemment au sujet de l'estimation de l'importance des nichées et de la consommation calculée pour l'adulte et pour le poussin, il est évident que la consommation réelle est largement inférieure à celle obtenue sur base des valeurs maximales. Il convient toutefois d'insister sur le fait que notre étude ne concerne que la population nicheuse et ses couvées et qu'elle ne prend pas en compte les individus célibataires et les jeunes en errance;

Les résultats obtenus montrent que l'importance de la prédation d'une population de martins-pêcheurs varie fortement d'une année à l'autre en fonction de l'intensité de la reproduction et surtout de la densité des couples. Si nous excluons l'année 1979 pendant laquelle nous n'observons aucune reproduction, la consommation maximale de la population nicheuse oscille entre 54 et 412 Kg de proies par an. Le nombre de poissons pêchés est évidemment très variable (§ 7.1.) et les chiffres que nous citons ne sont qu'indicatifs. Notons que les maxima varient de 42600 à 322000 poissons selon les années.

On peut se demander ce que ce prélèvement représente par rapport à la population de proies. Nous disposons de très peu d'informations au sujet de l'importance des populations de poissons en Lesse. En 1980, PHILIPPART et VRANKEN (1983 et com. pers.) réalisent des pêches électriques à Houyet et Chaleux et estiment la biomasse minimale des principales espèces. La moyenne des résultats obtenus aux deux stations est :

Tableau 7-1 : Estimation du nombre et de la biomasse des proies consommées par la population de martins-pêcheurs du secteur de Lessive - Anseremme (40 Km) entre 1975 et 1983 (excepté 1981).

Année	Nombre total estimé			Consommation estimée en milliers de proies			Consommation estimée en biomasse de proies (Kg)		
	couples	nichées	poussins	min.	inter.	max.	min.	inter.	max.
1975	12	24	149	148,1	213,7	261,5	210	284	339
1976	15	26	163	181,4	262,8	322,1	251	344	412
1977	14	25	159	170,4	246,6	302,0	238	325	388
1978	5	5	35	57,4	84,0	103,3	75	105	127
1979	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1980	3	6	21	34,4	50,4	62,0	45	63	76
1981	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1982	2	3	20	24,0	34,7	42,6	33	45	54
1983	9	16	104	109,8	158,8	194,5	154	210	250

13,7 Kg/Ha pour l'ombre,  
 5,7 Kg/Ha pour la truite fario,  
 2,3 Kg/Ha pour l'ablette spiralin,  
 62,5 Kg/Ha pour le hotu,  
 16,3 Kg/Ha pour la chevaine,  
 14,2 Kg/Ha pour la vandoise,  
 50,5 Kg/Ha pour le barbeau,  
 4,1 Kg/Ha pour le goujon,  
 2,5 Kg/Ha pour le vairon,  
 1,1 Kg/Ha pour le gardon,  
 1,0 Kg/Ha pour la perche.

soit au total, 174 Kg/Ha sans compter le chabot et la loche franche, petites espèces très abondantes en Lesse.

La largeur de la Lesse est généralement comprise entre 20 et 25 m et le secteur que nous prospectons mesure environ 40 Km. Si nous prenons une largeur moyenne de 22 m, nous pouvons calculer que la surface exploitée par la population de martins-pêcheurs est de 88 Ha. Les oiseaux disposent donc d'un minimum de 15,3 tonnes de poissons. Si nous considérons la consommation maximale déterminée pour l'année 1976, nous pouvons affirmer que le prélèvement opéré par la population nicheuse est en tout cas inférieur à 2,7 % de la biomasse de poissons disponible.

Cette approche reste malgré tout très générale. Il serait intéressant de mener en parallèle une étude précise de la consommation d'un couple nicheur et de l'ichtyocénose de son domaine de pêche. Une telle étude est tentée en 1981, à Montaigne.

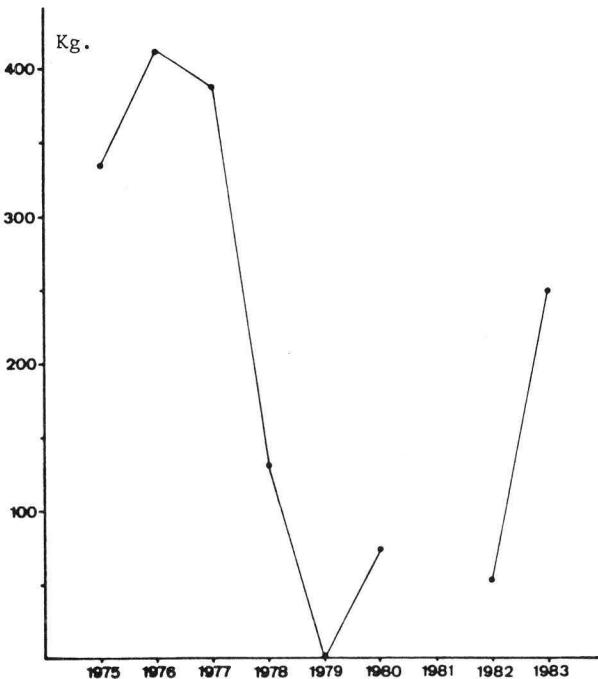


FIG. 7.2. : Evolution de l'estimation de la biomasse de poissons annuellement consommée par la population nicheuse de martins-pêcheurs de la Lesse entre Lessive et Anseremme.

### 7.3. ESTIMATION DE L'IMPORTANCE DE LA PREDATION D'UN COUPLE DE MARTINS-PECHEURS SUR UNE POPULATION DE POISSONS PENDANT UNE SAISON DE NIDIFICATION.

Pour cette étude, nous choisissons le cas de Montaigle parce que ce site est établi le long d'une petite rivière salmonicole, milieu où il est possible d'estimer la densité des populations de poissons d'une manière assez précise.

Pour les raisons suivantes, notre approche se limite au chabot :

- il s'agit de l'espèce la plus capturée par les martins-pêcheurs de Montaigle et également la plus abondante dans la rivière;
- seul ce poisson se trouve uniquement dans la rivière. Il ne nécessite donc pas de recensements piscicoles en étang, milieu où l'efficacité des pêches électriques est faible;
- le chabot n'est pas l'objet de pêches sportives ou de rempoissonnements. Nous pouvons dès lors travailler sans craindre des perturbations incontrôlables de l'abondance;
- il s'agit d'une espèce non grégaire, régulièrement répartie dans le milieu; sa densité ne varie donc pas énormément d'un endroit à l'autre.

Dans un premier paragraphe, nous exposerons la chronologie des faits se rapportant à la saison de nidification 1981. Nous déterminerons ensuite la consommation du couple et de ses nichées ainsi que l'étendue du domaine de pêche potentiel. Nous présenterons enfin les résultats concernant les estimations de densité des chabots. Ces renseignements nous permettent de préciser l'importance de la prédation du martin-pêcheur sur la population de ces poissons.

#### 7.3.1. Exposé des faits se rapportant à la nidification

Quatre tentatives de nidification sont constatées au cours de la saison de reproduction 1981. L'une d'entre elles échoue avant l'éclosion, deux autres avant l'envol. Deux nids différents sont utilisés, nous les nommons A et B. Voici le résumé des observations réalisées :

##### 1ère ponte - nid A

20 avril : 1 adulte couve dans un nid nouvellement creusé.

28 avril : découverte de 7 jeunes d'environ 3 jours, morts depuis peu.

##### 2ème ponte - nid A

28 avril : le nid est nettoyé par nos soins. L'actographe placé dans le terrier indique dès ce jour une fréquentation régulière des adultes.

8 mai : 2 oeufs.

31 mai : 7 jeunes éclos.

25 juin : envol des 7 jeunes.

26 juin : nettoyage du nid par nos soins.

##### 3ème ponte - nid B

8 juillet : découverte d'un nouveau nid (B) à + 3 m du nid A. Ce nid est détruit par le passage d'un petit mammifère dont le terrier aboutit dans la chambre. Il contient un minimum de 4 oeufs dont 1 cassé.

#### 4ème ponte - nid A

- 16 juillet : quelques pelotes et 1 oeuf.
- 8 août : 6 jeunes éclos.
- 11 août : le mâle est trouvé mort dans les filets de protection d'une pisciculture voisine.
- 12 août : les jeunes sont froids et leur croissance est ralentie.
- 14 août : seulement 5 jeunes en vie.
- 16 août : jeunes tous morts.

Au vu de ces données, nous pouvons situer la ponte du premier oeuf aux environs du 30 mars. Nous considérons que les adultes sont présents dans le domaine de pêche un mois plus tôt. La période que nous envisageons commence donc le 1er mars. La dernière nichée meurt le 15 août, nous clôturons les estimations de consommation à cette date. Soulignons que le mâle périt le 11 août.

En ce qui concerne les poussins, ceux de la première nichée ne vivent que 3 jours. La deuxième nichée arrive sans problème à l'envol et nous supposons que les jeunes restent encore 4 jours dans le domaine de pêche de Montaigne. La troisième ponte est détruite. Quant à la quatrième couvée, un oisillon meurt à l'âge de 6 jours et les autres, de 8 jours.

#### 7.3.2. Estimation de la consommation des martins-pêcheurs

La consommation totale est évaluée à partir des estimations minimales, intermédiaire et maximales calculées aux paragraphes 6.2 et 6.3. pour MON12 et MON14. La période de reproduction est découpée en quatre parties correspondant aux quatre nidifications.

La consommation des adultes en première et deuxième nidification est estimée à partir des données provenant de MON12 et en troisième et quatrième nidification à partir des résultats de MON14.

La consommation des poussins est estimée sur base des données recueillies à MON12. Pendant les 8 premiers jours, nous utilisons la moyenne obtenue pour la période de réchauffement (§ 6.3.1.); ensuite, celle concernant la période où les poussins sont seuls au nid (§ 6.3.2.).

Le nombre et la biomasse de chabots prélevés par les martins-pêcheurs sont déterminés par extrapolation de la proportion de chabots trouvés dans les pelotes de réjection. En première nichée, nous considérons les proportions obtenues pour le premier prélèvement de MON12; pour les troisième et quatrième couvées, celles calculées pour MON14.

Les résultats sont repris dans le tableau 7-II. Nous voyons que pour la période du 1er mars au 15 août 1981, le nombre de poissons capturés est compris entre 6591 et 11301. Cela représente une biomasse de 9,4 à 14,4 Kg. Pour le chabot, nous obtenons un minimum de 2798 et un maximum de 4859 individus; la biomasse étant comprise entre 6,0 et 9,1 Kg.

Tableau 7-II : Estimation de la consommation des martins-pêcheurs à Montaigne au cours de la saison de reproduction 1982.

Nichée	Oiseaux concernés	Date	Nbre d'oiseaux	Nbre de jours	Nbre de jours-individus	Consommation totale						Prop.chabot		Consommation de chabots						Base d'estimation
						Minimum		Intermédiaire		Maximum		% de		Minimum		Intermédiaire		Maximum		
						N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	N	P	N	P(g)	N	P(g)	N	P(g)	
1ère	adultes	01-03 - 27-04	2	58	116	1798	1914	2575	2749	3132	3341									MON12
	jeunes	25-04 - 27-04	7	3	21	25	55	103	139	158	195									MON12
	ensemble					1823	1969	2678	2888	3290	3536	28	53	510	1044	750	1531	921	1874	MON12 - 1er prélèvement
2ème	adultes	28-04 - 29-06	2	63	126	1953	2079	2797	2986	3402	3629									MON12
	jeunes	31-05 - 29-06	7	30	210	1392	3780	1599	4004	1744	4155									MON12
	ensemble					3345	5859	4396	6990	5146	7784	42	65	1405	3808	1846	4544	2161	5060	MON12
3ème	adultes	30-06 - 07-07	2	8	16	243	258	362	384	448	475	62	71	151	183	224	273	278	337	MON14
4ème	adultes	08-07 - 11-08	1	35		1125	1191	1672	1776	2072	2198									MON14
		08-07 - 15-08	1	39	74															
	jeunes	08-07 - 15-08	6 à 5	8	46	55	120	225	304	345	428									MON12
	ensemble				1180	1311	1897	2080	2417	2626	62	71	732	931	1176	1477	1499	1864	MON14	
Total						6591	9397	9333	12342	11301	14421			2798	5966	3996	7825	4859	9135	
0 <sup>+</sup>												60	12,5	530	139	840	219	1066	275	
≥1 <sup>+</sup>												40	87,5	2268	5827	3156	7606	3793	8860	

### 7.3.3. Estimation de l'étendue du domaine de pêche

Nous ne possédons aucune donnée précise en ce qui concerne le domaine de pêche des martins-pêcheurs de Montaigle. Notons que nous apercevons les oiseaux en amont et en aval à environ 1 Km du nid. Il est toutefois vraisemblable que la zone fréquentée soit plus étendue.

Pour estimer le domaine de pêche potentiel, nous prospectons systématiquement les berges du cours d'eau et repérons les sites occupés. Nous considérons que les limites du domaine se situent à mi-distance des nids les plus proches. Comme le site de Montaigle se trouve près de la confluence Flavion-Molignée, 3 nids sont à rechercher (fig. 7.3.). Une fois localisés, ils sont reportés sur carte IGN au 25000ème et les distances sont relevées à l'aide d'un curvimètre.

D'après les résultats ainsi obtenus, les martins-pêcheurs de Montaigle disposent d'un domaine de pêche potentiel de 11 Km de rivière. Plusieurs étangs sont également présents dans le périmètre considéré.

### 7.3.4. Estimation de la densité et de la biomasse de la population de chabots

Plusieurs recensements de poissons sont réalisés durant la période 1979 à 1981. Le tableau 7-III reprend le résultat des pêches qui se sont déroulées dans de bonnes conditions, c'est-à-dire lorsque les eaux n'étaient pas turbides. Avant 1981, toutes les pêches électriques sont réalisées avec le matériel habituel (§ 2.5.3.). Les données sont donc peu précises surtout en ce qui concerne la classe d'âge 0<sup>+</sup>. En 1981, pour pallier ce manque de précision, nous utilisons le matériel spécialement mis au point pour la capture des petits poissons (§ 2.5.3.) et nous effectuons 6 efforts de capture successifs. Les résultats ainsi obtenus sont très fiables; ils ne se rapportent cependant qu'à un petit secteur (14,5 m).

A partir de ces données, nous pouvons proposer une estimation maximale et minimale de la population de chabots. La première ne tient compte que des résultats du dernier recensement. Pour la seconde, nous utilisons la moyenne des densités calculées pour les recensements où le nombre de poissons pris lors du premier effort de capture est supérieur à celui du deuxième passage. Vu la différence de capturabilité qui existe entre les alevins et les individus plus grands, nous considérons séparément la classe d'âge 0<sup>+</sup> et les suivantes.

A partir de la relation "poids - longueur" établie pour le chabot (§ 2.2.6.1.) et des mesures des poissons pêchés lors du dernier recensement, nous calculons le poids moyen d'un chabot de première année et celui d'un individu plus âgé. Ces moyennes nous permettent d'estimer la biomasse de chabots disponible pour les martins-pêcheurs.

Nos estimations figurent au tableau 7-IV. On voit que la population de chabots du domaine de pêche potentiel des martins-pêcheurs de Montaigle comprend entre 233750 et 396000 individus, ce qui représente une biomasse de 524 à 765 Kg.

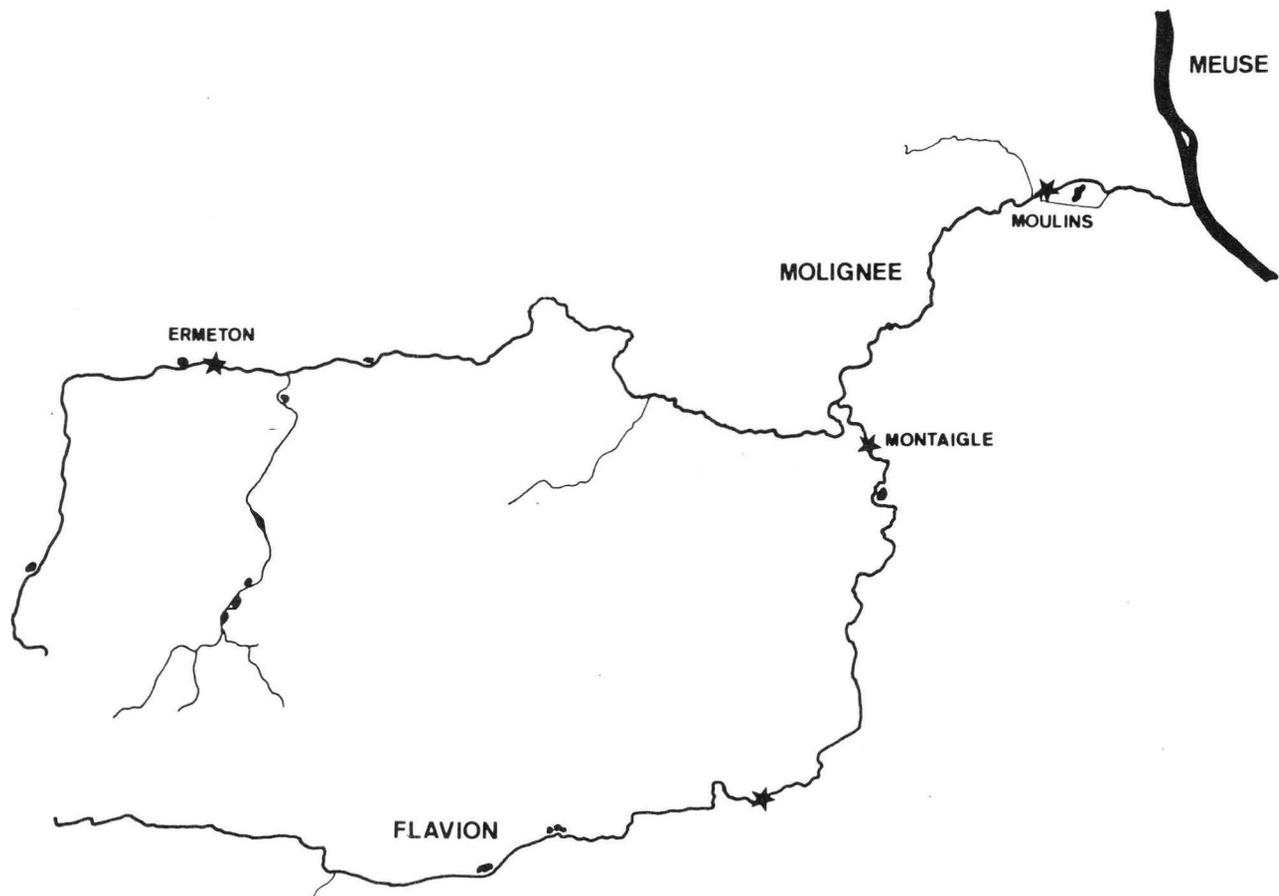


FIG. 7.3. : Localisation des sites de nidification du martin-pêcheur dans le bassin de la Molignée en 1981 (\*).

Tableau 7-III : Estimation de la densité des chabots en Molinee (M) et Flavion (F).

C : capture, N : nombre de chabots estimé,  
D : densité estimée.

Eloignement endroit de pêche - nid de Montaigle	Longueur du secteur de pêche (m)	Date	Résultats des pêches électriques																
			Classe d'âge 0 <sup>+</sup>								Classe d'âge >1 <sup>+</sup>								
			C1	C2	C3	C4	C5	C6	N	D	C1	C2	C3	C4	C5	C6	N	D	
M : 7 Km	80	20-06-79										78	65					468	6
		19-09-79	55	42						233	3	35	38						
		07-05-80										66	103						
M : 6,5 Km	123	04-07-79									52	92							
M : 1 Km	14,5	28-09-81	82	57	48	49	34	24	405	28	51	28	8	10	5	10	111	8	
F : 0,8 Km	107	07-79									223	133					553	5	
F : 0,7 Km	119	25-07-79									131	95					477	4	

Tableau 7-IV : Estimation de l'importance de la population de chabots du  
du domaine de pêche potentiel du couple de martins-pêcheurs  
pêcheurs de Montaigle.

N = nombre de chabots, dans le domaine de pêche  
D = nombre de chabots/m de cours d'eau  
B = biomasse (Kg)

	Classe d'âge 0 <sup>+</sup>			Classe d'âge 1 <sup>+</sup>			ensemble	
	D	N	B	D	N	B	N	B
minimum	15,5	170500	86,8	57,5	63250	437,1	233750	523,9
maximum	28	308000	156,8	8	88000	608,1	396000	764,9
Poids moyen des in- dividus	0,509 g			6,910 g				

### 7.3.5. Importance des prélèvements opérés par les martins-pêcheurs

La proportion minimale de la population de chabots prélevée par le martin-pêcheur est déterminée en considérant l'estimation maximale de la population de chabot et la consommation minimale des martins-pêcheurs. A l'inverse, la proportion maximale est évaluée en utilisant l'estimation minimale pour la population de chabots et la consommation maximale des oiseaux.

D'après ces calculs, les martins-pêcheurs capturent de 0,7 à 2,1 % du nombre de chabots potentiellement disponibles dans le domaine de pêche présumé. Pour la biomasse, les valeurs correspondantes s'élèvent de 0,8 à 1,7 %. Si nous considérons séparément la classe d'âge 0<sup>+</sup> et les poissons plus âgés, nous constatons que la prédation n'est pas répartie uniformément sur la population. Les martins-pêcheurs consomment de 0,2 à 0,6 % des individus de la classe d'âge 0<sup>+</sup> et de 2,6 à 6,0 % des poissons plus âgés. Du point de vue de la biomasse, ils prélèvent de 0,1 à 0,3 % de la classe 0<sup>+</sup> et de 1,0 à 2,0 % des poissons plus âgés. Ces différences s'expliquent au moins en partie par l'apparition tardive des alevins dans le milieu (juin). La prédation sur la classe d'âge 0<sup>+</sup> devient probablement plus intense par la suite.

Au vu de ces résultats, il apparaît clairement que la prédation des martins-pêcheurs n'est pas un facteur important de mortalité pour le chabot. Rappelons qu'entre juillet et le mois de mai de l'année suivante, MANN (1971) signale un taux global de mortalité qui varie selon les rivières de 80 à 98 % pour les alevins et de 73 à 94 % pour les poissons d'un an.

### 7.4. CONCLUSION.

Les résultats présentés dans ce chapitre montrent clairement qu'en conditions naturelles, l'impact de la prédation des martins-pêcheurs sur les populations de poissons est faible. En Lesse inférieure, le prélèvement annuel maximal opéré par la population nicheuse est inférieur à 2,7 % de la biomasse de l'ichtyocénose. Il semble donc que le martin-pêcheur ne soit pas un prédateur susceptible de contrôler la densité de ses proies.

On ne peut que s'insurger contre les affirmations gratuites de conseillers hydrobiologistes qui considèrent que "le martin-pêcheur est le plus important des prédateurs de la faune piscicole, tant des zones lotiques que lenticues" (ARRIGNON, 1976). Certains incitent même au massacre (BOURREAU, 1978).

Bien sûr, nous avons vu (§ 4.3.) que les martins-pêcheurs sont fortement attirés par les piscicultures qui se révèlent être des endroits très favorables pour la pêche. Mais la solution consiste à protéger les bassins contenant des poissons de moins de 11 cm et non à tuer les martins-pêcheurs. Les piscicultures où l'on détruit ces oiseaux sont en effet de vastes pièges pour la population car les individus tués sont rapidement remplacés par de nouveaux. La dynamique des populations des martins-pêcheurs est très fluctuante et passe par des minima très bas. Nous craignons dès lors qu'une action destructrice mène les effectifs à un niveau tellement bas que le maintien d'une population soit rendue impossible.

## CHAPITRE VIII

### Conclusions générales

Les études théoriques, naturalistes ou expérimentales concernant la stratégie alimentaire des prédateurs débouchent sur le concept de "chasse optimale". Le prédateur se comporterait de manière à satisfaire au mieux ses besoins alimentaires, qu'ils soient d'ordre quantitatif ou qualitatif. Quelques travaux menés en laboratoire ou sur le terrain semblent indiquer l'existence d'un pareil processus. Ces travaux sont toutefois réalisés dans des contextes simples où le prédateur n'est soumis qu'à un nombre très restreint de choix (souvent 2 !)(chapitre I). Il est évident qu'en conditions naturelles, le prédateur connaît généralement des situations bien plus complexes et fluctuantes par nature. On peut se demander si, dans de telles situations, le prédateur peut évaluer le rendement de sa chasse, adopter une stratégie répondant à la loi de l'optimisation et la moduler en fonction de certaines contraintes extérieures qui s'expriment avec une intensité variable.

Dans le présent travail, nous avons examiné la stratégie alimentaire d'une espèce prédatrice dans des conditions naturelles complexes et changeantes. Le martin-pêcheur a été choisi comme sujet d'étude en raison de sa biologie particulière; il est en effet possible de quantifier un grand nombre de paramètres susceptibles d'influencer sa stratégie alimentaire (chapitre II). Nos observations sont réalisées pendant la saison de reproduction, c'est-à-dire à un moment où les besoins augmentent fortement et où le problème de la recherche de nourriture se pose de manière plus aiguë.

Des martins-pêcheurs sont suivis dans des environnements variés. On sait que la composition spécifique, la densité, la répartition spatiale et l'évolution temporelle des populations de poissons diffèrent suivant le milieu. D'une manière générale, il ressort de notre étude que les espèces les plus abondantes dans le milieu sont les plus consommées. Il semble donc que le martin-pêcheur soit un prédateur opportuniste puisqu'il tend à capturer les proies qu'il rencontre (§ 4.2.). Une analyse plus fine permet cependant de nuancer cette conclusion. En effet, le domaine de pêche du martin-pêcheur n'est pas exploité de manière uniforme : il existe des postes d'affût préférentiels. L'étude du régime alimentaire de couples nichant à proximité de piscicultures montre que les endroits où la pêche est facilitée par l'abondance des proies et par le manque, pour ces dernières, de caches et de possibilités de fuite, sont fréquentés assidument. Ces observations laissent supposer l'existence d'un processus de choix des sites d'approvisionnement dans lequel intervient sans doute l'expérience antérieure (retour au même perchoir) et dont un des critères pourrait être la facilité de pêche, celle-ci étant, au moins en partie, liée à l'abondance des proies (§ 4.3. & 4.5.). On retrouve donc, chez le martin-pêcheur, la tendance décrite par ROYAMA chez les mésanges charbonnières, à savoir : la recherche et la fréquentation plus régulière d'endroits où la chasse est plus profitable.

Lorsque les martins-pêcheurs chassent pour eux-mêmes, ils capturent de préférence des petits poissons. Leur traitement demande moins d'énergie que celui des grosses proies (§ 5.3.). Au début du nourrissage d'une nichée, les poissons apportés sont également de petite taille.

Toutefois, de plus gros poissons sont consommés à partir de la deuxième semaine, lorsque les besoins alimentaires des poussins augmentent fortement (§ 5.2. & 5.3.). Ce changement s'explique vraisemblablement par le coût en énergie et en temps de la capture et du transport des proies. Lorsque les besoins ne sont pas trop importants, l'oiseau peut les satisfaire en rapportant un certain nombre de petits poissons plus faciles à manipuler; par contre, dès que les besoins augmentent, il est forcé à rentabiliser au mieux son temps de chasse et il capture alors de plus grosses proies. Le martin-pêcheur, comme d'autres oiseaux chez qui le même phénomène a été observé, serait donc capable de réévaluer le rendement de sa chasse lorsqu'entrent en jeu de nouveaux paramètres et de modifier sa stratégie alimentaire en conséquence.

Confrontés au même problème de la forte augmentation des besoins liée au nourrissage d'une nichée, tous les martins-pêcheurs ne réagissent pas de la même manière. La stratégie est modulée en fonction des conditions du milieu. Dans un site où la densité des proies est élevée, les trajets à effectuer vers le nid sont moins longs; on constate alors que la sélection de la taille des proies est moins prononcée que dans les milieux où le peuplement est clairsemé (§ 6.7. ). Il semble donc que la réponse ne soit pas stéréotypée.

TINBERGEN (1960) suggère l'existence d'une "image de recherche", processus d'apprentissage facilitant le repérage des proies. Son fils, J.M. TINBERGEN (1981) utilise le même concept pour désigner la capacité de l'étourneau à décider, au départ d'une prospection alimentaire, le type de proie qu'il va chercher. La tendance à capturer de grosses proies lorsque la rentabilisation du transport est en jeu suppose que le martin-pêcheur soit capable de rechercher ou de capturer, parmi les proies qu'il rencontre, celles qui sont de plus grande taille. Comme dans le cas des oiseaux étudiés par les TINBERGEN, la décision de capture dépendrait donc en partie d'un processus mental assez élaboré.

L'étude détaillée du comportement parental (§ 6.1.) et du régime alimentaire des jeunes au nid (§ 6.3. à 6.6.) montrent que les martins-pêcheurs sont capables de répondre aux besoins de leur nichée de manière très fine (§ 6.7.3.). La nature et l'intensité de ces besoins évoluent au cours du temps selon un patron semblable d'une nichée à l'autre. L'examen de la croissance de différents organes, du développement de la thermorégulation et de la consommation alimentaire qui en découle suggère la mise en place, au cours de l'évolution, d'un mode de développement répondant à la nécessité de produire des jeunes aptes à survivre (§ 6.5.) et probablement à la capacité des parents à élever une nichée sans mettre leur propre existence en danger. Il est intéressant de constater qu'à l'intérieur du patron spécifique de consommation, l'intensité des besoins varie en fonction de facteurs relativement imprévisibles tels que le nombre exact de jeunes et surtout les conditions climatiques (§ 6.6.). Les parents adaptent leur comportement à ces situations variables. Ils ont d'ailleurs la possibilité de jouer sur différents registres : comportement alimentaire, de réchauffement, rythme nyctéméral d'activité (§ 6.7.3.).

Menée en parallèle, l'analyse des stimuli émanant de la nichée suggère l'existence de deux niveaux de stimulation. L'un ressortirait à l'ontogénèse du poussin; il indiquerait le stade de développement et susciterait les comportements y afférant (nature des besoins, patron de consommation). L'autre dépendrait directement de l'activité des poussins et indiquerait l'intensité précise des besoins (§ 6.7.4.).

En résumé, nous avons mis en évidence, chez le martin-pêcheur, l'existence d'une stratégie alimentaire précise dont différents aspects ont été décrits chez diverses espèces prédatrices : influence de l'abondance des proies, recherche le lieux de pêche profitables, sélection de la taille des proies, existence probable de processus mentaux complexes, importance de la longueur des trajets dans la stratégie de nourrissage... L'oiseau possède donc un arsenal de moyens. Nous voyons qu'il les utilise différemment suivant les besoins auxquels il est confronté et l'environnement dans lequel il se trouve. Il semble donc capable d'intégrer un certain nombre d'informations et de composer une stratégie alimentaire qui réponde de façon optimale aux problèmes qui se posent à lui. Remarquons que des composantes comportementales qui n'ont pas directement trait à l'alimentation interviennent également : allongement de la période d'activité, attribution éventuelle au nourrissage, du temps récupéré par l'arrêt du réchauffement des poussins...

Que l'on examine la stratégie alimentaire des parents, le patron de consommation des poussins ou les stimulations émanant de la nichée, on est frappé par l'existence de deux niveaux de régulation : du point de vue de la stratégie alimentaire, l'individu dispose d'un arsenal de moyens qu'il peut utiliser différemment selon le contexte dans lequel il se trouve; la consommation des poussins suit un même patron mais son intensité varie en fonction des circonstances; la nature des stimulations émanant de la nichée est fixe mais l'intensité des stimuli varie et semble renseigner les adultes sur l'importance exacte des besoins de leur progéniture. Nous aurions donc des composantes comportementales assez rigides qui pourraient relever directement du patrimoine génétique de l'espèce et qui, dans ce cas, résulteraient d'une adaptation à des conditions générales assez constantes et d'autre part, des possibilités d'utilisation ou d'expression assez souples qui dépendraient de l'individu et qui permettraient une adaptation fine aux conditions vécues.

Nous avons vu que des mécanismes intervenant dans la stratégie alimentaire du martin-pêcheur ont été observées chez d'autres espèces animales, principalement chez des oiseaux. On peut dès lors se demander si ces mécanismes de modulation du comportement alimentaire ne seraient pas apparus tôt au cours de l'évolution et ne seraient pas communs à de nombreux animaux. On peut penser que la sélection naturelle tend à favoriser les individus qui utilisent les moyens dont ils disposent génétiquement de manière adéquate. Il est alors possible qu'une stratégie intéressante dans un contexte relativement stable finisse par s'intégrer dans le patrimoine génétique de l'espèce, ce qui serait une forme de spécialisation. Cette hypothèse rejoint quelque peu celle de CORNELL (1976) qui suggère que l'image de recherche s'est génétiquement fixée chez les spécialistes obligés.

L'étude d'un maximum de comportements chez divers individus appartenant à une même espèce prédatrice, placés dans des conditions différentes et confrontés à des situations variables nous semble intéressante à plusieurs points de vue. Elle permet notamment de dégager les moyens comportementaux dont dispose l'espèce et de voir de quelle manière et dans quelle mesure les individus les utilisent pour résoudre les problèmes auxquels ils sont confrontés.

La répétition de telles études chez d'autres espèces plus ou moins proches quant à leur biologie ou à leur position taxinomique devrait permettre de détecter les mécanismes communs aux (à) différentes espèces, de suivre et de comprendre leur phylogenèse.

Nous avons également vu, au cours de ce travail, qu'il existait de grandes possibilités d'adaptation du comportement des adultes aux besoins des jeunes. Sur base des observations relatives aux informations émanant de la nichée, nous avons formulé des hypothèses sur les modalités de la régulation du comportement parental. Il serait intéressant de poursuivre ces recherches en décomposant les stimuli et en expérimentant. Il est probable que nous pourrions, de la sorte, préciser les mécanismes comportementaux qui régissent l'élevage des nichées.

Nous voudrions terminer en soulignant toute l'importance de l'étude du comportement dans la compréhension de l'écologie des espèces. Une étude écologique stricte n'est jamais que très grossière ou ponctuelle (chapitre VII). Il nous paraît évident que la connaissance des mécanismes qui régissent les relations d'un animal avec son milieu (biotopes + biocénose) passe nécessairement par l'étude de l'éthologie de cet animal.

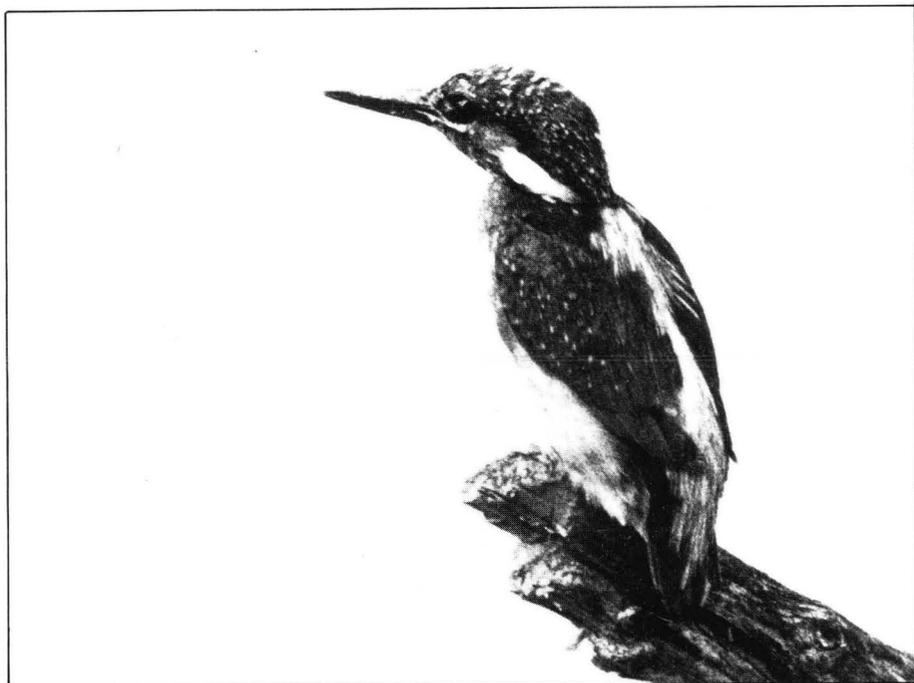


Photo : A. KEULEN.

# BIBLIOGRAPHIE

- ABS, M., 1971 - The breaking of the voice in domestic ducks. *Ostrich*,  
supp. 8, 77-83.
- ADAM, W., 1960 - Faune de Belgique. Mollusques : Tome 1 : Mollusques terrestres  
et dulcicoles. Ed. Inst. roy. Sc. nat. Belg., Bruxelles, 402 p.
- ADRET, P., 1982 - The sound signals of the adult avocet, *Recurvirostra avosetta*,  
during the perinatal phase. *Ibis*, 124 : 275-287.
- ANDERSON, M., 1981 - Central place foraging in the whinchat, *Saxicola rubetra*.  
*Ecology*, 62 : 538-544.
- ARKELL, G. B. F., 1979 - Aspects of the feeding and breeding biology of the  
Giant kingfisher. *Ostrich*, 50 : 176-181.
- ARRIGNON, J., 1976 - Aménagement écologique et piscicole des eaux douces.  
Ed. Gauthier-Villars (coll. écologie fondamentale et appliquée),  
Paris, 320 p.
- BARTHOLOMEW, G. A., F. N. WHITE & T. R. HOWELL, 1976 - The thermal significance of  
the nest of the sociable weaver, *Philetairus socius*, summer  
observations. *Ibis*, 118 : 402-410.
- BAUDOIN, G., 1973 - Analyse de pelotes de réjection des cigognes, *Ciconia ciconia*,  
nicheuses à Hachy en 1972. *Aves*, 10 : 113-121.
- BETTS, M. M., 1956 - Further experiments with an artificial nestling gape.  
*British Birds*, 49 : 213-215.
- BEZZEL, E. & F. POLKING, 1979 - Eisvogel. *Welt der Tiere*, 6 : 1-30.
- BLONDEL, J., 1969 - Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. In  
M. LAMOTTE & F. BOURLIERE : Problèmes d'écologie : L'échantil-  
lonnage des peuplements animaux des milieux terrestres.  
Ed. Masson, Paris, p. 97-151.
- BLONDEL, J., C. FERRY & B. FROCHOT, 1970 - La méthode des indices ponctuels  
d'abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par "stations  
d'écoute". *Alauda*, 38 : 55-71.
- BOSHOFF, A. F., 1978 - Possible Pied kingfisher - Clawless otter commensalism.  
*Ostrich*, 49 : 89.
- BOURREAU, P., 1978 - La pisciculture : manuel pratique. Ed. De Vecchi, Paris, 183 p.
- BROSSET, A., 1975 - Régime alimentaire d'une population suburbaine de renards  
au cours d'un cycle annuel. *Terre Vie*, 29 : 20-30.
- BROWN, R. L., 1934 - Breeding habits and numbers of kingfishers in Renfrewshire.  
*British Birds*, 27 : 256-258.
- CARLSON, A. & J. MORENO, 1981 - Central place foraging in the wheatear, *Oenanthe*  
*oenanthe* : an experimental test. *J. anim. Ecol.*, 50 : 917-924.
- CLANCEY, P. A., 1935 - On the habits of kingfishers. *British Birds*, 28 : 295-301.
- CODOUREY, J., 1967 - Becs anormaux chez le martin-pêcheur et la pie. *Nos*  
*Oiseaux*, 29 : 99-100.
- COLLIAS, N. E., 1952 - The development of social behaviour in birds. *Auk*, 69 :  
127-159.
- CORNELL, H., 1976 - Search strategies and the adaptative significance of  
switching in some general predators. *Amer. Natural.*, 110 : 317-320.
- CRISP, D. T., R. H. K. MANN & J. C. McCORMACK, 1975 - The population of fish in  
the river Tees system on the Moor House national nature reserve,  
Westmorland. *J. Fish Biol.*, 7 : 573-593.

- CURIO, E., 1976 - *The ethology of predation*. Springer Verlag, Berlin - Heidelberg, 250 p.
- DAHLGREN, J., 1982 - A new method of analysing the diet of birds by crop-draining. *Ibis*, 124 : 535-537.
- DAVIES, N.B., 1977 - Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*) : a field study on optimal foraging. *Anim. Behav.*, 25 : 1016-1033.
- DAWSON, W.R., A.F. BENNETT & J.W. HUDSON, 1976 - Metabolism and thermoregulation in hatching ring-billed gulls (*Larus delawarensis*). *Condor*, 78 : 49-60.
- DESCY, J.P., A. EMPAIN & J. LAMBINON, 1981 - *La qualité des eaux courantes en Wallonie - Bassin de la Meuse*. Ed. Secr. Etat Environ. Aménagmt. Territoire Eau Wallonie, Bruxelles, 18 p.
- DETOLLENAERE, A., 1976 - *Approche écologique du chabot, Cottus gobio L.* Mém. Lic.Sc. zool., Fac. N.D. Paix, Namur, 52 p. (non publié).
- DETOLLENAERE, A., M. MEURISSE-GENIN, O. DONATTI, M.-J. RICHARD & J.C. MICHA, 1980 - *Effets de la pollution thermique d'une centrale nucléaire sur les organismes aquatiques (macroinvertébrés et poissons) de la Meuse*. Rapport Labo. Ecol., Fac. N.D. Paix, Namur, 69 p. (non publié).
- DORIER, A., 1942 - La ponte du chabot de rivière (*Cottus gobio L.*) et l'évolution morphologique de l'alevin. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 30 : 1-79.
- DORST, J., 1962 - A propos de la nidification hypogée de quelques oiseaux des Hautes Andes péruviennes. *Oiseau Rev. fr. Ornith.*, 32 : 5-14.
- DOTTRENS, E., 1952 - *Poissons d'eau douce. II : Des Siluridés aux Cyprinidés*. Ed. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 277 p.
- DOUCET, J., 1969 - Coup d'oeil sur le régime alimentaire du martin-pêcheur. *Aves*, 6 : 90-99.
- DOUTHWAITE, R.J., 1976 - Fishing techniques and foods of the Pied kingfisher on lake Victoria in Uganda. *Ostrich*, 47 : 153-160.
- DOWSETT, R.J., 1971 - Growth of nestling Giant kingfishers, *Ceryle maxima*. *Ostrich*, 42 : 297-298.
- DUCHENE, P., 1983 - *Etude de l'influence d'interventions humaines sur les qualités chimiques et biologiques d'un étang*. Mém. Lic. Sc. zool., Fac. N.D. Paix, Namur, 135 p. (non publié).
- DUNN, E.H., 1975 - The timing of endothermy in the development of altricial birds. *Condor*, 77 : 288-293.
- DUNN, E.H., 1976 - Development of endothermy and existence energy expenditure of nestling double crested cormorants. *Condor*, 78 : 350-356.
- DUNN, E.H., 1980 - On the variability in energy allocation of nestling birds. *Auk*, 97 : 19-27.
- EASTMAN, R.M., 1969 - *The kingfisher*. Ed. Collins, Londres, 159 p.
- EGGLISHAW, H.J. & P.E. SHACKLEY, 1977 - Growth, survival and production of juvenile salmon and trout in a Scottish stream, 1966-1975. *J. Fish Biol.*, 11 : 647-672.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1972 - *Ethologie, biologie du comportement*. Naturalia et biologia, Ed. scientif., Paris, 576 p.
- ELSON, P.F., 1962 - Predator-prey relationships between fish-eating birds and Atlantic salmon. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 133 : 1-87.
- EMLÉN, J.M., 1966 - The role of time and energy in food preference. *Amer. Natural.*, 100 : 611-617.
- ERICHSEN, J.T., J.R. KREBS & A.I. HOUSTON, 1980 - Optimal foraging and cryptic prey. *J. anim. Ecol.*, 49 : 271-276.

- ESTABROOK, G.F. & A.E. DUNHAM, 1976 - Optimal diet as a function of absolute abundance, relative abundance and relative value of available prey. *Amer. Natural.*, 100 : 401-413.
- FEARE, C.J., 1981 - Breeding schedules and feeding strategies of Seychelles seabirds. *Ostrich*, 52 : 179-185.
- FERRY, C. & B. FROCHOT, 1970 - L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques. *Terre Vie*, 24 : 153-250.
- FONS, R., 1975 - Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque, *Suncus etruscus* (SAVI, 1822), Mammifère Soricidae. Thèse Doc. Univ. P. & M. Curie, Paris VI, 192 p. (non publié).
- FORSTER, G.H., 1962 - Kingfisher ducking kingfisher. *British Birds*, 55 : 43.
- FURNESS, R.W., 1981 - The impact of predation by Great skuas, *Catharacta skua*, on other seabird populations at a Shetland colony. *Ibis*, 123 : 534-539.
- GENDRON, R.P. & J.E.R. STADDON, 1983 - Searching for cryptic prey : the effect of search rate. *Amer. Natural.*, 121 : 172-186.
- GENTZ, K., 1940 - Ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Eisvogels, *Alcedo atthis ispida* L. *Mitt. Ver. sächs. Ornithologen*, 6 : 89-108.
- GEROUDET, P., 1955 - Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe. Ed. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 421 p.
- GEROUDET, P., 1961 - Les passereaux I : du coucou aux corvidés. Ed. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 238 p.
- GILLET, A., 1982 - Etude de la croissance du gardon, *Rutilus rutilus* (L.) en amont et en aval de la centrale nucléaire de Tihange : influence des rejets thermiques. Mém. Ing. agron., U.C.L., Louvain-la-Neuve, 123 p. (non publié).
- GLUTZ von BLOTZHEIM, U.N. & K.M. BAUER, 1980 - Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 9 : Columbiformes - Piciformes. Akad. Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 1148 p.
- GOODFELLOW, P.F. & P.J. DARE, 1955 - Notes on two kingfisher displaying. *British Birds*, 48 : 35-36.
- GOSS-KUSTARD, J.D., 1970 - The responses of redshank (*Tringa totanus* (L.)) to spatial variations in the density of their preys. *J. anim. Ecol.*, 39 : 91-113.
- GOSS-KUSTARD, J.D., 1977 - Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Anim. Behav.*, 25 : 10-29.
- GRAMET, Ph., 1980 - Analyse éthologique de quelques comportements parentaux chez les oiseaux nidicoles. *J. Psychol. norm. pathol.*, 77 : 365-391.
- GREENBERG, R., 1983 - The role of neophobia in determining the degree of foraging specialization in some migrant warblers. *Amer. Natural.*, 122 : 444-453.
- GREIG-SMITH, P.W., 1979 - Selection of feeding areas by Senegal kingfishers, *Halcyon senegalensis*. *Z.f. Tierpsychol.*, 49 : 197-209.
- GRIFFITHS, D., 1975 - Prey availability and the food of predators. *Ecology*, 56 : 1209-1214.
- GUREVICH, Y.D., A.D. NUMEROV, L.S. ALLENOVA, O.V. KRYVKOVA & Y.P. LYSENKO, 1978 - Quelques données sur l'écologie et la productivité des martins-pêcheurs (en russe). *Proc. Oka State Reserve (Central ornith. Station)*, 17 : 207-216.
- HAINARD, R., 1961 - Mammifères sauvages d'Europe I. Insectivores, Cheiroptères, Carnivores. Ed. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 352 p.
- HALLET, C., 1977 - Contribution à l'étude du régime alimentaire du martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) dans la vallée de la Lesse. *Aves*, 14 : 128-144.

- HALLET,C., 1978 - *Aspects qualitatif et quantitatif du régime alimentaire du martin-pêcheur*. Mém. Lic. Sc. zool., Fac. N.D.Paix, Namur, 73 p. (non publié).
- HALLET,C., 1982 - Etude du comportement de prédation du martin-pêcheur, *Alcedo atthis* (L.) : taille préférentielle de capture du chabot, *Cottus gobio* L. et de la truite, *Salmo trutta* L. *Terre Vie*, 36 : 211-222.
- HALLET,C. & J.DOUCET, 1982 - Le martin-pêcheur en Wallonie : statut des populations et mesures de protection. *Aves*, 19 : 1-12.
- HALLET,C., 1984 - Observations écoéthologiques à propos de quatre nidifications successives chez le martin-pêcheur, *Alcedo atthis* (L.). *Alauda*, sous presse.
- HALLIDAY,T.R., 1978 - Sexual selection and mate choice. In J.R.KREBS & N.B. DAVIES : *Behavioural ecology : an evolutionary approach*. Blackwell scientific publications, Oxford, p. 180-213.
- HAMAS,M.J., 1981 - Thermoregulatory development in the belted kingfisher. *Comp. Biochem. A.*, 69 : 149-152.
- HAMILTON,K.L. & R.L.NEILL, 1981 - Food habits and bioenergetics of a pair of barn owl- and owlets. *Amer. Midl. Natural.*, 106 : 1-9.
- HARDY,A.R., 1977 - *Hunting ranges and feeding ecology of owls in farmland*. Ph.D. Thesis, Univ. Aberdeen, 317 p. (non publié).
- HARRIS,M.P., 1980 - Breeding performance of puffin, *Fratercula arctica*, in relation to nest density, laying date and year. *Ibis*, 122 : 193-209.
- HARRIS,M.P. & J.R.G.HISLOP, 1978 - The food of young puffins, *Fratercula arctica*. *J.Zool., Lond.*, 185 : 213-236.
- HENDERSON,B.A., 1975 - Role of the chick's begging behavior in the regulation of parental feeding behavior of *Larus glaucescens*. *Condor*, 77 : 488-492.
- HENRY,C., 1978 - Caractéristiques du régime alimentaire des jeunes phragmites des joncs, *Acrocephalus schoenobaenus*. *Alauda*, 46 : 75-85.
- KALPERS,J., 1983 - *Contribution à l'étude de l'écoéthologie de la fouine, Martes foina (ERXLEBEN, 1777). Stratégies d'utilisation du domaine vital et des ressources alimentaires*. Mém. Lic. Sc. zool., Univ. Lg., 54 p. (non publié).
- KARANGWA,Ch., 1975 - *Etude du régime alimentaire et de la nutrition du barbeau (Barbus barbus (L)), dans l'Ourthe*. Mém. Lic. Sc. zool., Univ. Lg., 74 p. (non publié).
- KENDEIGH,S.G., 1970 - Energy requirements for existence in relation to size of birds. *Condor*, 72 : 60-65.
- KLUIJVER,H.N., 1950 - Daily routines of the Great tit, *Parus m. major* L. *Ardea*, 38 : 99-135.
- KNIPRATH,E., 1969 - Nahrung und Nahrungserwerb des Eisvogels, *Alcedo atthis*. *Vogelwelt*, 90 : 81-97.
- KREBS,J.R., J.T.ERICHSEN, M.I.WEBBER & E.L.CHARNOV, 1977 - Optimal prey selection in the Great tit (*Parus major*). *Anim. Behav.*, 25 : 30-38.
- KUMARI,E., 1978 - Environmental behaviour of the kingfisher, *Alcedo atthis*. *Ornithol. Kogumik, SUN*, 8 : 99-121.
- LACHER,T.E., M.R.WILLIG & M.A.MARES, 1982 - Food preference as a function of resource abundance with multiple prey types : an experimental analysis of optimal foraging theory. *Amer. Natural.*, 120 : 297-316.
- LAMBLLOT,G., 1977 - *Contribution à l'étude de la croissance et de la reproduction d'un poisson, Gobio gobio (L.)*. Mém. Lic. Sc. zool., Fac. N.D.Paix, Namur, 105 p. (non publié).

- LASIENSKI, R.C. & W.R. DAWSON, 1967 - A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69 : 13-23.
- LAWRENCE, E.S. & J.A. ALLEN, 1983 - On the term 'search image'. *Oikos*, 40 : 313-314.
- LEBRETON, Ph., 1964 - Introduction écologique à l'étude de l'avifaune de la Dombes. *Terre Vie*, 18 : 20-53.
- LEHRMANN, D.S., 1955 - The physiological bases of parental feeding behaviour in the ring dove (*Streptopelia risoria*). *Behav.*, 7 : 241-286.
- LEHTONEN, L., 1981 - Prey and feeding biology of Common terns, *Sterna hirundo*, during development of young in the Finnish lake district. *Ornis fennica*, 58 : 29-40.
- LEMAIRE, F.C. & E. LEMAIRE, 1975 - *Dictionnaire de l'environnement*. Ed. Marabout, Verviers, 317 p.
- LE POLAIN, R., F. ROUSSEAU & J.C. MICHA, 1981 - *Cartographie de la pollution des rivières des arrondissements de Philippeville et Dinant : approche biologique*. Rapport UNCED, Namur, 67 p. (non publié).
- LIBOIS, R.M., 1977 - Contribution à l'étude du régime alimentaire de la chouette chevêche (*Athene noctua*) en Belgique. *Aves*, 14 : 165-177.
- LIBOIS, R.M., 1984 - *Essai synécologique sur les micromammifères d'Europe atlantique et ouest-méditerranéenne. Etude par analyse du régime alimentaire de la chouette effraie, Tyto alba (SCOPOLI)*. Thèse Doc. Univ. Lg., 200 p. (sous presse dans *Cahiers Ethol. appl.*).
- MACROBERTS, M.H. & B.R. MACROBERTS, 1976 - *Social organization and behaviour of the acorn woodpecker in central coastal California*. A.O.U. Monogr., 21.
- MANN, R.H., 1971 - The populations, growth and production of fish in four small streams in Southern England. *J. anim. Ecol.*, 40 : 155-190.
- MARION, L., 1979 - La croissance corporelle du héron cendré (*Ardea cinerea* L.) en Bretagne. Approche de sa signification écologique. *Oiseau Rev. fr. Ornith.*, 49 : 1-30.
- MARTI, C.D. & J.E. HAGUE, 1979 - Selection of prey size in screech owls. *Auk*, 96 : 319-327.
- MATHEWS, C.P., 1971 - Contribution of young fish to total production of fish in the river Thames near Reading. *J. Fish Biol.*, 3 : 157-180.
- MERTENS, J.A.L., 1969 - The influence of brood size on the energy metabolism and water loss of nestling Great tits, *Parus m. major*. *Ibis*, 111 : 11-16.
- MICHA, J.C., 1977 - *Ecologie dulcicole*. Syllabus de cours inédit, Fac. N.D. Paix, Namur, 247 p.
- MILLER, D.E., 1972 - Parental acceptance of young as a function of incubation time in the ring-billed gull. *Condor*, 74 : 482-484.
- MORGAN, R. & D. GLUE, 1977 - Breeding, mortality and movements of kingfishers. *Bird Study*, 24 : 15-24.
- MORRIS, D., 1954 - The reproductive behaviour of the river bullhead (*Cottus gobio* L.) with special reference to the fanning activity. *Behav.*, 7 : 1-32.
- MORTENSEN, E., 1977 - Density-dependent mortality of trout fry (*Salmo trutta* L.) and its relationship to the management of small streams. *J. Fish Biol.*, 11 : 613-617.
- MUELLER, H.C., 1974 - Factors influencing prey selection in the American kestrel. *Auk*, 91 : 705-721.
- MURTON, R.K., 1971 - The significance of a specific search image in the feeding behaviour of the wood pigeon. *Behav.*, 40 : 10-42.

- NEWTON, I., 1967 - The adaptative radiation and feeding ecology of some British finches. *Ibis*, 109 : 33-98.
- NILSSON, I.N., 1981 - *Ecological aspects in birds of prey, especially long-eared owl and tawny owl*. Thèse Doc. Univ. Lund, 106 p.
- NISBET, I.C.T., 1973 - Courtship feeding, egg size and breeding success in Common terns. *Nature*, 241 : 141-142.
- O'BRIEN, P.H. & D.D. DOW, 1979 - Vocalization of nestling noisy miners, *Manurina melanocephala*. *Emu*, 79 : 63-70.
- O'CONNOR, R.J., 1977 - Differential growth and body composition in altricial passerines. *Ibis*, 119 : 147-166.
- PAPADOPOULOS, A., 1965 - Contribution à la connaissance systématique, la répartition et la biologie d'*Alcedo atthis* (L.) en Roumanie. *Travaux Mus. Hist. nat. Grigore Antipa (Roumanie)*, 5 : 335-346.
- PENAZ, M., M. PROKES & E. WOHLGEMUTH, 1978 - Fish fry community of the Jihlava river near Mohelno. *Acta Sc. nat. Brno*, 12 : 1-36.
- PHILIPPART, J.C., 1970 - Age et croissance de *Leuciscus leuciscus* (L.), *Leuciscus cephalus* (L.) et *Chondrostoma nasus* (L.), poissons Cyprinidae, dans l'Ourthe et la Berwinne. *Troisième rapport annuel commission provinciale de Liège du fonds piscicole*. Univ. Liège, non publié.
- PHILIPPART, J.C., 1975 - Dynamique des populations de poissons d'eau douce non exploitées. In M. LAMOTTE et F. BOURLIERE : *Problèmes d'écologie : La démographie des populations de vertébrés*. Ed. Masson, Paris, p. 291-394.
- PHILIPPART, J.C., 1979 - Etude des populations de poissons dans trois ruisseaux oligotrophes du bassin de la Roer supérieure (Belgique). *Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, 48 : 212-227.
- PHILIPPART, J.C., 1980 - Démographie du hotu, *Chondrostoma nasus* (L.) (Teleostei : Cyprinidae) dans l'Ourthe (Bassin de la Meuse, Belgique). *Ann. Soc. roy. zool. Belg.*, 110 : 199-219.
- PHILIPPART, J.C., 1981 - Ecologie d'une population de vandoises, *Leuciscus leuciscus* (L.) dans la rivière Ourthe (Bassin de la Meuse, Belgique). *Ann. Limnol.*, 17 : 41-62.
- PHILIPPART, J.C., 1982 - Mise au point de l'alevinage contrôlé du barbeau, *Barbus barbus* (L.) en Belgique. Perspectives pour le reempoisonnement des rivières. *Cahiers Ethol. appl.*, 2 : 173-202.
- PHILIPPART, J.C. & M. VRANKEN, 1983 - Atlas des poissons de Wallonie. Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cahiers Ethol. appl.*, 3, suppl. 1-2, 395 p.
- PLUCINSKI, A., 1969 - Brutbiologische Beobachtungen am Eisvogel (*Alcedo atthis*). *Ornith. Mitt.*, 21 : 9-12.
- PONTIN, A.J., 1982 - *Competition and coexistence of species*. Pitman advanced publishing program, Boston, 102 p.
- PRODON, R., 1982 - Sur la nidification, le régime alimentaire et les vocalisations de l'hirondelle rousseline en France (*Hirundo daurica rufula* Temm.). *Alauda*, 50 : 176-192.
- PULLIAM, H.R., 1974 - On the theory of optimal diets. *Amer. Natural.*, 108 : 59-74.
- RICHARD, M.J., 1980 - *Une première approche du régime alimentaire de Rutilus rutilus en Meuse*. Mém. Lic. Sc. zool., Fac. N.D. Paix, Namur, 122 p. (non publié).
- RICKLEFS, R.E. & F.R. HAINSWORTH, 1969 - Temperature regulation in nesting cactus wrens : the nest environment. *Condor*, 71 : 32-37.
- RIVIERE, B.B., 1933 - Some nesting habits of the kingfisher. *British Birds*, 26 : 262-270.

- RORIG, G., 1900 - *Magenuntersuchungen land- und forstwirtschaftlich wichtiger Vögel*. Arb. biol. Reichsanstalt Berlin-Dahlem, Band 1, p. 1-85.
- ROYAMA, T., 1966 - Factors governing feeding rate, food requirements and brood size of nestling Great tits, *Parus major*. *Ibis*, 108 : 313-347.
- ROYAMA, T., 1970 - Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the Great tit, *Parus major* L. *J. anim. Ecol.*, 39 : 619-668.
- ROYAUX, A., 1976 - *Contribution à l'étude de la biologie et de la reproduction de Gobio gobio* L. Mém. Lic. Sc. zool., Fac. N.D.Paix, Namur 127 p. (non publié).
- RUDOLPH, S.G., 1982 - Foraging strategies of American kestrels during breeding. *Ecology*, 63 : 1268-1276.
- RYDEN, O. & ? BENGTSSON, 1980 - Differential begging and locomotory behaviour by early and late hatched nestlings affecting the distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Z. f. Tierpsychol.*, 53 : 209-224.
- SCHIERER, A., 1962 - Sur le régime alimentaire de la cigogne blanche, *Ciconia ciconia*, en Alsace. *Oiseau Rev. fr. Ornith.*, 32 : 265-268.
- SCHILTZ, B., 1981 - *Approche écologique de la distribution des éphémères dans le bassin du Flavion*. Mém. Lic. Sc. zool., Fac. N.D.Paix, Namur, 105 p. (non publié).
- SCOVILLE, R. & G. GOTTLIEB, 1980 - Development of vocal behaviour in Peking ducklings. *Anim. Behav.*, 28 : 1095-1109.
- SEBER, G.A. & E.D. LE CREN, 1967 - Estimating population parameters from catches large relative to the population. *J. anim. Ecol.*, 36 : 631-643.
- SEEL, D.C., 1969 - Food, feeding rates and body temperature in the nestling house sparrow, *Passer domesticus*, at Oxford. *Ibis*, 111 : 36-47.
- SEEL, D.C., 1970 - Nestling survival and nestling weights in the house sparrow and tree sparrow, *Passer spp.*, at Oxford. *Ibis*, 112 : 1-14.
- SHARROCK, J.T.R., 1962 - Feeding behaviour of kingfishers. *British Birds*, 55 : 134.
- SHERRY, D.F., 1981 - Parental care and the development of thermoregulation in red jungle fowl. *Behaviour*, 76 : 250-279.
- SMITH, W.J., 1977 - *The behavior of communication, an ethological approach*. Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.) & London, 545 p.
- SMYLY, W.J., 1957 - The life history of the bullhead at Miller's thumb (*Cottus gobio* L.). *Proc. zool. Soc. Lond.*, 128 : 431-453.
- SPELLMAN, N.C., 1961 - *Faune de France : Poissons d'eau douce*. Ed. Lechevalier, Paris, 303 p.
- SPREUWENBERG, P., 1968 - Afwijkende nestplaats van de ijsvogel (*Alcedo atthis*). *Limosa*, 41 : 64-65.
- SYMOENS, J.J., 1957 - Les eaux douces de l'Ardenne et des régions voisines : les milieux et leur végétation algale. *Bull. Soc. roy. Botan. Belg.*, 89 : 111-314.
- THIOLLAY, J.M., 1968 - La pression de prédation estivale du busard cendré, *Circus pygargus* L. sur les populations de *Microtus arvalis* en Vendée. *Terre Vie*, 22 : 321-326.
- THONNERIEUX, Y., 1982 - Capture d'un lombric par un martin-pêcheur, *Alcedo atthis*. *Bièvre*, 4 : 155.
- TIMMERMANS, J.A., 1974 - Etude d'une population de truites (*Salmo trutta fario* L.) dans deux cours d'eau de l'Ardenne belge. *Trav. Stat. Rech. Eaux & Forêts (Groenendaël)*, Sér. D, n° 43 : 52 p.
- TINBERGEN, J.M., 1981 - Foraging decisions in starling (*Sturnus vulgaris* L.). *Ardea*, 69 : 1-67.

- TINBERGEN, L., 1960 - The natural control of insects in pine woods. I : factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Arch. néerl. Zool.*, 13 : 265-336.
- TSCHUSI zu SCHMIDTHOFFEN, V.V., 1879 - Ornithologische Mitteilungen aus Österreich und Ungarn. *J. f. Ornith.*, 27 : 129-131.
- TUBBS, C.R., 1952 - Kingfisher nesting in a post. *British Birds*, 45 : 417.
- VAN TYNE, J. & A.J. BERGER, 1976 - *Fundamentals of ornithology*. Ed. J. Wiley & sons, New York - London, 808 p.
- VERHEYEN, R., 1950 - *Les colombidés et les gallinacés ainsi que les martinets, l'engoulevent, le martin-pêcheur, le guêpier, le rollier, la huppe de Belgique*. Ed. Inst. roy. Sc. nat. Belg., Bruxelles, 152 p.
- VON HAARTMAN, L., 1953 - Was reizt den Traverfliegenschnapper (*Muscicapa hypoleuca*) zu füttern ? In WELTY, J.C. (1962) : *The life of birds*. Ed. Saunders, Philadelphia.
- WADDINGTON, K.D., 1982 - Optimal diet theory : sequential and simultaneous encounter models. *Oikos*, 39 : 278-280.
- WAECHTER, A., 1975 - Ecologie de la fouine en Alsace. *Terre Vie*, 29 : 299-457.
- WALDSCHMIDT, M., 1975 - Der Müdenen Eisvogel-Nistbloch. Die Anwendung der Bodenstabilisierung mit Kolz zum Bau einer künstlichen Eisvogel-Nisthilfe. *Ornith. Mitt.*, 27 : 49-53.
- WALSH, H., 1978 - Food of nestling purple martins. *Wilson Bull.*, 90 : 248-260.
- WATERS, T.F., 1977 - Secondary production in inland waters. *Adv. ecol. Res.*, 10 : 91-164.
- WENDNAGEL, A., 1908 - Vom Eisvogel. *Ornith. Beob.*, 6 : 154-157.
- WHEELER, A., 1978 - *Key to the fishes of Northern Europe*. Ed. F. Warne Ltd., London, 380 p.
- WHITE, H.C., 1936 - The food of kingfishers and mergansers on the Margaree river, Nova Scotia. *J. biol. Board Can.*, 70 : 299-309.
- WHITE, H.C., 1939 - Change in the gastric digestion of kingfishers with development. *Amer. Natural.*, 73 : 188.
- WHITE, H.C., 1953 - The Eastern belted kingfisher in the maritime provinces. *J. Fish Res. Board Can.*, 97 : 1-43.
- WHITFIELD, A.K. & S.J. BLABER, 1978 - Feeding ecology of piscivorous birds at lake St. Lucia. Part 1 : diving birds. *Ostrich*, 49 : 185-198.

Tableau A - I - | : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de la Lesse : année 1975

n = nombre d'os caractéristiques

	LESS1		VIL52		CAN52		CAV52		WAN53		PH053		HOUS2		NIN52		CHE52		GRY52		GIL51		WAL52		Moyenne de Zn
	n	Zn																							
Truite	14	2,5	-	-	4	0,6	104	7,0	-	-	25	1,84	24	1,4	18	2,3	8	1,0	68	5,2	53	1,9	-	-	2,0
Ombre	5	0,9	36	2,3	3	0,4	48	3,2	55	4,6	5	0,4	3	0,2	2	0,3	2	0,3	-	-	1	0,04	3	1,2	1,1
Brochet	-	-	1	0,1	1	0,1	9	0,6	-	-	-	-	21	1,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2
Chabot	137	241	292	18,6	210	30,1	327	22,1	285	23,6	161	11,9	267	15,7	300	38,4	507	64,8	577	44,2	1435	51,9	115	45,1	32,5
Loche	15	2,6	104	6,6	26	3,7	88	6,0	104	8,6	212	15,6	22	1,3	34	4,4	32	4,1	68	5,2	73	2,6	22	8,6	5,8
Cyprinidés	324	56,9	1108	70,5	453	65,0	887	60,0	751	62,1	950	70,0	1192	70,2	428	54,7	233	29,8	592	45,3	1196	43,2	113	44,3	56,0
Epinoche	74	13,0	14	0,9	-	-	17	1,2	-	-	4	0,3	17	1,0	-	-	-	-	1	0,1	4	0,1	-	-	1,4
Perche	-	-	17	1,1	-	-	-	-	9	0,7	-	-	150	8,8	-	-	1	0,1	-	-	4	0,1	2	0,8	1,0
Grémille	-	-	-	-	-	-	-	-	5	0,4	-	-	3	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1
Sandre																									
Somme des n	569		1572		697		1480		1209		1357		1699		782		783		1306		2766		255		

Tableau A - I - 2 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de la Lesse : année 1976

n = nombre d'os caractéristiques

	NIN61		NIN62		PRA62		GRY61		GIL61		GIL63		CHA61		CHA62		Moyenne des %n
	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	
Truite	4	0,7	7	2,80	132	20,9	59	5,1	10	0,9	-	-	1	0,2	40	3,2	4,2
Ombre	-	-	17	6,8	-	-	2	0,2	-	-	-	-	-	-	4	0,3	
Brochet	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chabot	351	64,1	20	8,0	327	51,8	408	35,5	408	35,7	105	17,7	219	38,2	168	13,6	33,0
Loche	4	0,7	30	12,0	6	10	82	7,1	19	1,7	34	5,7	37	6,5	170	13,8	6,1
Cyprinidés	187	34,1	176	70,4	154	24,4	598	52,1	706	61,7	453	76,5	317	55,2	852	69,0	55,4
Epinoche	1	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,02
Perche	1	0,2	-	-	12	1,9	-	-	1	0,1	-	-	-	-	-	-	0,3
Grémille	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sandre																	
<b>Somme des n</b>	<b>548</b>		<b>250</b>		<b>631</b>		<b>1149</b>		<b>1144</b>		<b>592</b>		<b>574</b>		<b>1234</b>		

# **ANNEXES**



Tableau A - I - 3 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de la Lesse : année 1977.

n = nombre d'os caractéristiques

Nid Prélèvement	CAV72 1er		CAV72 2ème		HOU72 2ème		CHE72 1er		CHE72 2ème		GIL71 1er		GIL71 2ème		GIL72 1er		GIL72 2ème		CHA72 2ème		WAL72 2ème		moyenne des %n
	np	% np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	
Truite	7	0,4	7	0,6	17	1,5	239	11,9	6	0,8	6	0,3	-	-	-	-	-	-	5	0,8	1	0,4	1,5
Ombre	13	0,8	15	1,3	2	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2
Brochet	-	-	2	0,2	37	3,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0,2	-	-	-	-	0,3
Chabot	185	10,9	189	16,7	266	22,9	401	20,0	221	30,9	777	32,7	442	27,8	267	21,0	288	30,4	137	22,7	76	31,8	24,3
Loche	45	2,7	54	4,8	53	4,6	220	11,0	56	7,8	56	2,4	72	4,5	68	5,3	161	17,0	94	15,6	52	21,8	8,9
Cyprinidés	993	58,5	828	73,3	748	64,4	1143	57,1	433	60,5	1519	63,9	1079	67,7	936	73,4	497	52,4	368	60,9	107	44,8	61,5
Epinoche	4	0,2	-	-	13	1,1	-	-	-	-	16	0,7	-	-	4	0,3	-	-	-	-	-	-	0,2
Perche	451	26,6	34	3,0	25	2,2	-	-	-	-	2	0,1	-	-	1	0,1	-	-	-	-	-	-	2,9
Grémille	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1
Sandre																							
Somme des np	1698		1129		1161		2003		716		2376		1593		1276		948		604		239		
Estimation du poids (g)	1746		1680		2137		1737		1100		2910		2571		1194		1440		950		490		

Tableau A - I - 4 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de CAV01

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 1 jours.)																												
			2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		13		14		Somme 2-14		
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	
Truite	2	2,35			1	1,37			4	6,78			1	1,37																8	1,09
Ombre																		1	2,04										1	0,14	
Brochet																															
Chabot	15	17,65	15	27,27	19	26,03	29	44,62	12	20,34	18	28,57	15	20,55	28	40,58	14	28,57	12	30,00	12	23,08	13	35,14	6	50,00	208	28,42			
Loche	7	8,24			2	2,74	2	3,08	2	3,39	2	3,17			4	5,80	2	4,08			2	3,85							23	3,14	
Cyprinidés	61	71,76	39	70,91	49	67,12	28	43,08	38	64,41	43	68,25	53	72,60	36	52,17	32	65,31	26	65,00	38	73,08	24	64,86	6	50,00	473	64,62			
Epioche							1	1,54	1	1,69			3	4,11					2	5,00								7	0,96		
Perche			1	1,82	2	2,74	4	6,15	2	3,39			1	1,37	1	1,45												11	1,50		
Grémille							1	1,54																				1	0,14		
Sandre																															
Somme des np			85		55		73		65		59		63		73		69		49		40		52		37		12	732			
Estimation du poids			178		132		195		231		188		140		185		157		112		63		117		87		25				

Tableau A - I - 5 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de CAMO1

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 2 jours.)																	
			2		3		4		5		6		7		8		9		Somme 2-9	
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np
Truite	148	16,21	15	9,58	3	2,52			1	0,93	14	13,33	11	10,78	1	1,41	2	2,74	47	5,87
Ombre			3	1,94			1	1,45	1	0,93	9	8,57	8	7,84	1	1,41	7	9,59	30	3,75
Brochet																	1	1,37	1	0,12
Chabot	118	12,92	63	40,65	74	62,18	28	40,58	61	57,01	38	36,19	46	45,10	41	57,75	25	34,25	376	46,94
Loche	19	2,08			6	5,04	2	2,90			8	7,62	1	0,98	3	4,23	4	5,48	24	3,00
Cyprinidés	603	66,05	71	45,81	36	30,25	38	55,07	43	40,19	34	32,38	35	34,31	25	35,21	34	46,58	316	39,45
Epinoche	25	2,74	3	1,94					1	0,93	2	1,90	1	0,98					7	0,87
Perche																				
Grémille																				
Sandre																				
Somme des np	913		155		119		69		107		105		102		71		73		801	
Estimation du poids			439		323		198		369		220		228		257		239			

Tableau A - I - 6 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de DAVO-

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		Prélèvements successifs (intervalle de temps : 2 jours)									
			2		3		4		5		Somme 2-5	
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np
Truite	2	0,21										
Ombre	1	0,10										
Brochet												
Chabot	9	0,94			1	0,8			1	4,5	2	0,5
Loche												
Cyprinidés	853	88,85	78	59,5	66	53,7	52	57,8	17	77,3	213	58,2
Epinoche	6	0,63					2	2,2			2	0,5
Perche	69	7,19	50	38,2	63	44,7	35	38,9	4	18,2	144	39,3
Grémille												
Sandre	20	2,08	3	2,3	1	0,8	1	1,1			5	1,4
Somme des np	960		131		131		90		22		374	
Estimation du poids												

Tableau A - I - 7 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de MON12

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 2 jours.)																							
			2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		Somme 2-12	
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np
Truite	496	39,2	57	32,9	36	40,4	27	26,5	31	21,8	25	16,6	24	20,0	12	10,1	36	29,8	29	26,4	17	17,0	3	11,5	300	23,7
Ombre																			1	0,9					1	0,9
Brochet																										
Chabot	354	28,0	33	19,1	11	12,4	43	40,6	84	59,2	111	73,5	85	70,8	93	78,2	78	64,5	67	60,9	75	75,0	20	76,9	702	55,5
Loche					1	1,2																			1	0,1
Cyprinidés	124	9,8	31	17,9	15	16,9	14	13,1	19	13,4	11	7,3	5	4,2	10	8,4	3	2,5	8	7,3	1	1,0			118	9,3
Epinoche	274	21,7	51	29,5	22	24,7	18	17,0	6	4,2	4	2,6	5	4,2	1	0,8	4	3,3	5	4,5	7	7,0	3	11,5	128	10,1
Perche	16	1,3	1	0,6			3	2,8	1	0,7			1	0,8	2	1,7									8	0,6
Grémille					4	4,5	1	0,9	1	0,7					1	0,8									7	0,6
Sandre																										
Somme des np	1264		173		89		106		142		151		120		119		121		110		100		26		1265	
Estimation du poids	1348,5		193,3		101,6		182,7		348,3		387,2		308,2		337,2		374,8		320,6		321,6		68,9			

Tableau A - I - 8 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de MON14.

np = nombre de poissons.

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 2 jours.)																Somme 2-9		
			2		3		4		5		6		7		8		9				
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np			
Truite	81	7,6																			
Ombre																					
Brochet																					
Chabot	657	61,8																			
Loche																					
Cyprinidés	30	2,8																			
Epinoche	295	27,8																			
Perche																					
Grémille																					
Sandre																					
Somme des np	1063																				
Estimation du poids																					

Tableau A - I - 9 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de ERM12

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		Prélèvements successifs (intervalle de temps 2 jours).											
			2		3		4		5		6		Somme 2-6	
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np
Truite	28	3,7	5	3,4	3	3,4	5	6,8	1	1,1	2	4,3	16	3,6
Ombre														
Brochet	81	10,6	12	8,1	2	2,3	4	5,5					18	4,1
Chabot	33	4,3	3	2,0	2	2,3			1	1,1			6	1,4
Loche							1	1,4					1	0,2
Cyprinidés	551	72	119	80,4	76	87,4	54	74,0	75	862	44	93,6	368	83,3
Epinoche	59	7,7	8	5,4	3	3,4	7	9,6	9	10,3	1	2,1	28	6,3
Perche	12	1,6	1	0,7	1	1,1	2	2,7	1	1,1			5	1,1
Grémille														
Sandre														
Somme des np	764		148		87		73		87		47		442	
Estimation du poids														

Tableau A - I - 10 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de HER12

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 2 jours.)																											
			2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		13		14		Somme 24-14	
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np
Truite			20	171			3	2,5			2	2,4	3	3,1					1	0,9	2	2,3							31	2,7
Ombre																														
Brochet			1	0,9					1	0,9																	1	3,4	3	0,3
Chabot			55	47,0			88	72,7	77	70,0	65	76,5	78	79,6	111	94,1	87	77,0	90	81,1	65	73,9	31	41,9	63	69,2	22	75,9	832	72,0
Loche							4	3,3	1	0,9			4	4,1	2	1,7			3	2,7					3	3,3		17	1,5	
Cyprinidés			35	29,9			25	20,7	27	24,5	12	14,1	11	11,2	5	4,2	12	10,6	5	4,5	5	5,7	15	20,3	7	7,7	3	10,3	162	14,0
Epinoche			6	5,1			1	0,8	4	3,6	6	7,1	2	2,0			14	12,4	12	10,9	15	17,0	27	36,5	18	19,8	3	10,3	108	9,4
Perche																				1	1,1	1	1,4							
Grémille																														
Sandre																													2	0,2
Somme des np			117				121		110		85		98		118		113		111		88		74		91		29		1155	
Estimation du poids			142,5				172,9		235,1		188,2		216,7		280,9		268,0		248,0		226,3		186,5		206,2		65,9			

Tableau A - II - 1 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de la Lesse : les Cyprinidés en 1977

n = nombre d'os caractéristiques

Nid Prélèvement	CAV72 1er		CAV72 2ème		HOU72 2ème		CHE72 1er		CHE72 2ème		GIL71 1er		GIL71 2ème		GIL72 1er		GIL72 2ème		CHA72 2ème		WAL72 2ème		Moyenne des %
	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	n	%n	
Gardon	315	31,7	218	26,3	88	11,8	10	0,9	20	4,6	54	3,6	18	1,7	9	1,0	8	1,6	26	7,5	25	23,4	10,4
Hotu	-	-	-	-	-	-	17	1,5	2	0,5	34	2,2	55	5,1	38	4,1	8	1,6	23	6,6	3	2,8	2,2
Tanche	1	0,1	6	0,7	3	0,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1
Goujon	56	5,6	74	8,9	187	25,0	174	15,2	131	30,3	49	3,2	90	8,3	66	7,1	162	32,6	134	38,5	51	47,7	20,2
Barbeau	1	0,1	-	-	1	0,1	2	0,2	2	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1,2	-	-	0,2
Carpe	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cyprinidés 2 rangées dents pharyng.	562	56,6	527	63,7	464	62,0	936	81,9	278	64,2	1381	90,9	916	85,0	747	79,8	314	63,2	160	46,6	28	26,2	65,4
Indéterminé	58	5,8	3	0,4	5	0,7	4	0,4	-	-	1	0,1	-	-	76	8,1	5	1,0	1	0,3	-	-	1,5
Somme des n	993		828		748		1143		433		1519		1079		936		497		348		107		

Tableau A - II - 2 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de CAV01 : les cyprinidés.  
 np = nombre de poissons

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 2 jours.)																												
			2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		13		14		Somme 2-14		
	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	np	Σnp	
Gardon															1	1,9														2	0,4
Hotu																															
Tanche																															
Goujon			1	1,7			1	2,0	1	3,6			2	4,7			1	2,8	1	3,1	4	15,4	5	13,2	2	8,3	1	16,7	19	4,0	
Barbeau									1	3,6									1	3,1									2	0,4	
Carpe																															
Cyprinidés 2 rangées dents pharyng.			60	98,3	39	100	48	98,0	26	92,9	38	100	41	95,3	52	98,1	35	97,2	30	93,8	22	84,6	33	86,8	21	87,5	5	83,3	450	95,1	
Indéterminé																															
Somme des np			61		39		49		28		38		43		53		36		32		26		38		24		6		473		

Tableau A - II - 3 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de CAM01 : les cyprinidés.

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 2 jours.)																	
			2		3		4		5		6		7		8		9		Somme 2-9	
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np		
Gardon	1	0,2							1	2,3			14	40,0	19	76,0	23	67,6	57	18,0
Hotu																				
Tanche																				
Goujon	16	2,7	3	4,2			1	2,6	4	9,3	4	11,8					1	2,9	13	4,1
Barbeau	3	0,5									1	2,9							1	0,3
Carpe																				
Cyprinidés 2 rangées dents pharyng.	583	96,7	68	95,8	36	100	37	97,4	38	88,4	29	85,3	21	60,0	6	24,0	10	29,4	245	77,5
Indéterminé																				
Somme des np	603		71		36		38		43		34		35		25		34		316	

Tableau A - II- 4 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de  
 DAVO- : les cyprinidés. (np = nombre de poissons)

	1er prélèvement		Prélèvements successifs (intervalle de temps: 2 jours)									
			2		3		4		5		Somme 2-5	
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np
Gardon	399	46,8	63	80,8	49	74,2	40	76,9	9	52,9	161	75,6
Hotu	78	9,1	6	7,7	3	4,5	3	5,8	3	17,6	15	7,0
Tanche												
Goujon	5	0,6			1	1,5					1	0,5
Barbeau												
Carpe												
Cyprinidés 2 rangées dents pharyng.	56	6,6	2	2,6	8	12,1	3	5,8	3	17,6	16	7,5
Indéterminé	315	36,9	7	9,0	5	7,6	6	11,5	2	11,8	20	9,4
Somme des np	853		78		66		52		17		213	

Tableau A - II - 5 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de MON12 : les cyprinidés.

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 2 jours.)																									
			2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		Somme 2-12			
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np
Gardon	100	80,6	23	74,2	12	80,0	11	78,6	18	94,7	7	63,6	3	60,0	8	80,0	3	100	7	87,5	1	100					93	78,8
Hotu	1	0,8																										
Tanche	1	0,8																										
Goujon	5	4,0	3	9,7	3	20,0	1	7,1	1	5,3	1	9,1															10	8,5
Barbeau																												
Carpe																												
Cyprinidés 2 rangées dents pharyng.	17	13,7	5	16,1			1	7,1			3	27,3	2	40,0	2	20,0			1	12,5							14	11,9
Indéterminé							1	7,1																			1	0,8
Somme des np	124		31		15		14		19		11		5		10		3		8		1		-			118		

Tableau A - II - 6 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de MON14 : les cyprinidés.

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 2 jours.)																	
			2		3		4		5		6		7		8		9		Somme 2-9	
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np		
Gardon	28	93,4																		
Hotu																				
Tanche																				
Goujon	1	3,3																		
Barbeau																				
Carpe																				
Cyprinidés 2 rangées dents pharyng.	1	3,3																		
Indéterminé																				
Somme des np	30																			

Tableau A - II - 7 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de  
ERM12 : les cyprinidés.

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		Prélèvements successifs (intervalle de temps : 2 jours)											
			2		3		4		5		6		Somme 2-6	
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np
Gardon	451	81,9	108	90,8	71	93,4	46	85,2	65	86,7	39	88,6	329	89,4
Hotu														
Tanche														
Goujon	45	8,2	9	7,6	2	2,6	6	11,1	4	5,3	2	4,5	23	6,3
Barbeau	*													
Carpe														
Cyprinidés 2 rangées dents pharyng.	46	8,3												
Indéterminé	9	1,6	2	1,7	3	3,9	2	3,7	6	8,0	3	6,8	16	4,3
Somme des np	551		119		76		54		75		44		368	

Tableau A - II - 8 : Composition du régime piscivore des martins-pêcheurs de HER12 : les cyprinidés.

np = nombre de poissons

	1er prélèvement		prélèvements successifs. (intervalle de temps: 2 jours.)																								Somme 2-14				
			2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		13				14		
	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	np	%np	
Gardon			4	11,4	-																									4	2,5
Hotu			3	8,6			1	2,0							2	40,0										1	6,7	1	14,3	8	4,9
Tanche																										2	13,3			2	1,2
Goujon								6	22,2	2	16,7	1	9,1							1	20,0						1	14,3	11	6,8	
Barbeau																															
Carpe																															
Cyprinidés 2 rangées dents pharyng.			27	77,1			22	88,0	21	77,8	10	83,3	10	90,9	3	60,0	12	100	4	80,0	5	100	12	80,0	5	71,4	3	100	134	82,7	
Indéterminé			1	2,9			2	8,0																					3	1,9	
Somme des np			35				25		27		12		11		5		12		5		5		15		7		3		162		





