

Revue trimestrielle  
Distribution : 3ème trim. 1984

ANNEE 1984  
Volume 4, Fascicule 2

# 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 : 6

## LE REGIME ALIMENTAIRE DE LA CHOUETTE EFFRAIE

par  
R.M. LIBOIS

citation complète :

ESSAI SYNECOLOGIQUE  
SUR LES MICROMAMMIFERES D'EUROPE  
ATLANTIQUE ET OUEST MEDITERRANEENNE

Etude par analyse du régime alimentaire de la Chouette  
effraie, *Tyto alba* (SCOPOLI)

Thèse présentée et défendue publiquement le 17 février 1984  
devant le jury d'examens composé de  
MM. Jean GODEAUX (Liège), Président ; François BOURLIÈRE (Paris VI),  
Invité ; Jean-Marie CORDY (Liège), Examineur ; Charles JEUNIAUX (Liège),  
Examineur ; Jean LECLERCQ (Gembloux-Liège), Examineur et  
Jean Claude RUWET (Liège), Promoteur.

Travaux du service d'Ethologie et Psychologie animale  
Musée de Zoologie — Aquarium  
Institut de Zoologie de l'Université de Liège  
quai Van Beneden, 22  
B-4020 LIEGE  
BELGIQUE

## S O M M A I R E

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION . . . . .	3
1.1. Historique et aperçu critique de l'analyse des pelotes de réjection de chouette effraie . . . . .	6
CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES . . . . .	11
2.1. Provenance des pelotes analysées . . . . .	11
2.1.1. La Belgique . . . . .	11
2.1.2. La Corse . . . . .	12
2.1.3. Les Pyrénées Orientales . . . . .	14
2.2. Détermination et comptage des proies . . . . .	14
2.3. La qualité de l'échantillonnage . . . . .	15
2.3.1. Le problème de la représentativité. . . . .	15
2.3.1.1. La Belgique. . . . .	17
2.3.1.2. La Corse . . . . .	17
2.3.1.3. Les Pyrénées Orientales. . . . .	18
2.3.2. Le problème de l'exhaustivité . . . . .	18
2.3.3. Conclusions . . . . .	20
2.4. Le domaine de chasse de la chouette effraie. . . . .	24
2.5. L'évaluation des paramètres du milieu. . . . .	25
2.5.1. Belgique. . . . .	25
2.5.1.1. Documents de base. . . . .	25
2.5.1.2. L'évaluation des paramètres "surfaces" . . . . .	25
2.5.1.3. L'évaluation des paramètres "longueurs". . . . .	25
2.5.1.4. L'altitude et le relief. . . . .	25
2.5.1.5. Autres paramètres. . . . .	26
2.5.2. Corse . . . . .	26
2.5.2.1. Documents de base. . . . .	26
2.5.2.2. L'évaluation des paramètres "surfaces" et "longueurs". . . . .	26
2.5.2.3. Le climat. . . . .	26
2.5.2.4. Autres paramètres. . . . .	27
2.5.3. Pyrénées Orientales . . . . .	27
2.5.3.1. Documents de base. . . . .	27
2.5.3.2. Evaluation des paramètres "surfaces" et "longueurs". . . . .	27
2.5.3.3. Autres paramètres. . . . .	27
2.6. Discussion sur la méthode. . . . .	28
2.6.1. La stratégie alimentaire de la chouette effraie . . . . .	28
2.6.2. La stratégie d'occupation de l'espace chez la chouette effraie . . . . .	32
2.6.3. Une alternative possible ? . . . . .	34

2.7. Traitements statistiques . . . . .	36
2.7.1. Analyse en composantes principales et analyse des corres- pondances . . . . .	36
2.7.2. Recherche de modèles d'ajustement linéaire. . . . .	37
2.7.3. Variables et programmes utilisés pour chaque région . . . . .	38
<b>CHAPITRE 3 : STRUCTURE DU PAYSAGE ET STRUCTURE DU PEUPLEMENT DES MICROMAMMIFERES . . . . .</b>	<b>43</b>
<b>3.1. Ecologie alimentaire de la chouette effraie. . . . .</b>	<b>43</b>
3.1.1. L'indice de diversité de Shannon (H') . . . . .	43
3.1.2. L'indice d'équitabilité (J') . . . . .	45
3.1.3. La largeur de la niche alimentaire. . . . .	47
3.1.4. La structure du régime. . . . .	48
3.1.5. Conclusion. . . . .	52
<b>3.2. Le régime de l'effraie en Belgique . . . . .</b>	<b>53</b>
3.2.1. Description sommaire. . . . .	53
3.2.2. Analyse synthétique des variations du régime. . . . .	56
3.2.2.1. Le nord du pays. . . . .	56
a. Le plan des facteurs F1 et F2 . . . . .	59
b. Le plan des facteurs F1 et F3 . . . . .	62
c. Les corrélations multiples. . . . .	64
3.2.2.2. Le sud du pays . . . . .	65
a. Le plan des facteurs F1 et F2 . . . . .	65
b. Le plan des facteurs F1 et F3 . . . . .	68
c. Les facteurs F4 et F5 . . . . .	70
d. Le plan des facteurs F1 et F6 . . . . .	71
e. Les corrélations multiples. . . . .	71
3.2.2.3. Discussion . . . . .	73
a. La taupe. . . . .	73
b. La musaraigne "carrelet". . . . .	74
c. La musaraigne pygmée. . . . .	74
d. La musaraigne aquatique . . . . .	75
e. La musaraigne de Miller . . . . .	75
f. La musaraigne bicolore. . . . .	76
g. La musaraigne musette . . . . .	76
h. Le lérot. . . . .	77
i. Le muscardin. . . . .	78
j. Le campagnol roux . . . . .	78
k. Le campagnol des champs . . . . .	78
l. Le campagnol agreste. . . . .	78
m. Le campagnol terrestre. . . . .	80
n. Le campagnol souterrain . . . . .	80
o. Le mulot sylvestre. . . . .	81
p. Le mulot à collier. . . . .	81
q. Le rat des moissons . . . . .	83
r. La souris domestique. . . . .	83
s. Le rat noir . . . . .	84
t. Le surmulot . . . . .	84
3.2.3. Conclusion. . . . .	84
3.2.3.1. Les zones urbanisées . . . . .	85
3.2.3.2. Les cultures . . . . .	85
3.2.3.3. Les prairies . . . . .	86
3.2.3.4. Les prairies marécageuses et les zones humides . . . . .	86
3.2.3.5. Les zones forestières. . . . .	86

3.3. Le régime de l'effraie dans les Pyrénées Orientales . . . . .	88
3.3.1. Description sommaire . . . . .	88
3.3.2. Analyse synthétique. . . . .	94
3.3.2.1. Plan des facteurs F1 et F2. . . . .	94
3.3.2.2. Plan des facteurs F1 et F3. . . . .	98
3.3.2.3. Les corrélations multiples. . . . .	98
3.3.3. Discussion . . . . .	102
3.3.3.1. L'étage montagnard. . . . .	103
3.3.3.2. L'étage subméditerranéen. . . . .	103
3.3.3.3. L'étage méditerranéen . . . . .	104
3.3.4. Conclusion . . . . .	105
3.4. Le régime de l'effraie en Corse . . . . .	107
3.4.1. Description sommaire . . . . .	107
3.4.2. Analyse synthétique des variations du régime . . . . .	109
3.4.2.1. Le plan des facteurs F1 et F2 . . . . .	111
3.4.2.2. Le plan des facteurs F1 et F3 . . . . .	113
3.4.2.3. Le plan des facteurs F1 et F4 . . . . .	113
3.4.2.4. Le plan F1 X F5 . . . . .	116
3.4.2.5. Les corrélations multiples. . . . .	118
3.4.2.6. Discussion. . . . .	119
3.4.3. Conclusion . . . . .	121
3.5. Conclusion. . . . .	124
 CHAPITRE 4 : COMPETITION INTERSPECIFIQUE ET ELARGISSEMENT DE NICHE EN MILIEU INSULAIRE . . . . .	 126
4.1. Mise en évidence de la compétition. . . . .	127
4.1.1. La Belgique. . . . .	128
4.1.1.1. Le nord de la Belgique. . . . .	128
4.1.1.2. Le sud de la Belgique . . . . .	129
4.1.2. Les Pyrénées Orientales. . . . .	130
4.1.3. La Corse . . . . .	131
4.1.4. Comparaison Corse-Pyrénées Orientales. . . . .	131
4.1.5. Discussion . . . . .	132
4.1.6. Conclusion . . . . .	132
4.2. Elargissement de la niche écologique en milieu insulaire. . . . .	133
4.2.1. Quelques indices . . . . .	133
4.2.2. Discussion . . . . .	136
4.3. Conclusion . . . . .	137
 CHAPITRE 5 : CONCLUSIONS GENERALES . . . . .	 138
 BIBLIOGRAPHIE. . . . .	 142
 ANNEXES. . . . .	 161

## REMERCIEMENTS

=====

Au terme de ce travail, il m'est bien agréable de remercier toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à son bon déroulement. Sans le soutien d'une équipe, d'amis, de "conseillers", la réalisation d'une thèse de doctorat serait une entreprise presque impossible.

En premier lieu, je voudrais que mon chef de service, le professeur Jean-Claude RUWET, trouve ici l'expression de ma profonde gratitude. Non seulement il m'a offert la possibilité de travailler au sein de son laboratoire depuis bientôt dix ans, mais il m'a encore accordé toutes les facilités voulues et n'a pas cessé de me témoigner sa confiance, surtout dans les moments de découragement. Ses conseils et avis me furent et me sont toujours très précieux. C'est en bonne partie grâce à lui que cette thèse a fini par prendre l'allure d'une thèse en zoologie et non d'un doctorat ès chouette effraie.

Au docteur Roger FONS, chargé de recherches au CNRS, ce travail doit beaucoup. Les nombreuses discussions que nous avons eues ensemble au cours de missions dans les Pyrénées ou à l'occasion de séjours à Banyuls, dans son laboratoire, m'ont été d'un grand secours dans l'élaboration et la rédaction de ma thèse. A mon plus grand bénéfice, il s'est fait l'avocat du diable, m'obligeant ainsi à pousser la réflexion de plus en plus loin et a tenu à relire mon manuscrit.

Au professeur François BOURLIERE, pour l'intérêt qu'il manifeste envers mes travaux et pour honorer mon jury de sa présence, je tiens à adresser mes plus sincères remerciements. Je remercie également le professeur Jean GODEAUX d'assurer la présidence de mon jury de même que les professeurs Charles JEUNIAUX et Jean LECLERCQ et le docteur Jean-Marie CORDY d'avoir accepté d'en faire partie. Je les prie d'agréer l'expression de ma reconnaissance pour leurs encouragements et pour l'intérêt qu'ils portent à mes recherches.

Au docteur Jacques BLONDEL, maître de recherches au CNRS, je dirai ma gratitude d'avoir accepté de bonne grâce et malgré ses lourdes charges de faire partie de mon comité de thèse, de relire mon manuscrit, et de me faire profiter de ses remarques et encouragements.

Le docteur Marie Charlotte SAINT GIRONS, maître de recherches au CNRS, m'a toujours prodigué conseils et stimulations, notamment lorsque je débutais dans l'étude des petits mammifères. Je la remercie vivement.

Aux différentes personnes qui, à des titres divers, m'ont facilité le travail de terrain ou ont guidé mes pas dans le domaine ardu de l'informatique, je dois d'avoir pu mener à bien et dans de bonnes conditions mes missions sur le terrain et le traitement statistique des

données. Monseigneur Henry L'HEUREUX, évêque de Perpignan, a délivré un sauf-conduit qui m'a ouvert les portes des églises et clochers des Pyrénées Orientales; Monsieur Jacques LIMOGES, sous-préfet de Calvi, fit de même pour les églises et tours ruinées de l'île de beauté. Le docteur Daniel BAY m'a accordé son aide bienveillante lors de mes séjours en Corse et la famille FONS m'a toujours accueilli comme un frère. Sans les interventions et les conseils du docteur Gisèle MERSCH, de messieurs Gilbert LAPLANCHE et surtout Marcel NIHON du Cecti, le recours à l'ordinateur nous eut été impossible. Au professeur Pierre OVERLAU, des Facultés universitaires de Namur, je dois d'avoir en toute quiétude pu consulter à loisir l'ensemble des cartes pédologiques de Belgique. A tous ceux qui m'ont secondé sur le terrain et qui se trouveront cités dans le texte, à tous les sacristains, curés et fonctionnaires communaux qui ont daigné nous ouvrir les portes des clochers que nous souhaitions visiter, à toutes les chouettes qui elles aussi ont contribué, bien involontairement sans doute, à la réussite de ce travail, j'adresse ici mes remerciements les plus cordiaux.

A Maggy KEIRSSCHIETER-RENNOTTE, pour le soin qu'elle a apporté à la dactylographie du manuscrit, je dis également un tout grand merci.

Je dois à mes collègues, techniciens et amis une reconnaissance toute spéciale pour leurs encouragements, leurs conseils et leur aide tant pratique que morale. Armand FAYARD, Véronique HERRENSCHMIDT, Noël MAGIS, Jean-Claude PHILIPPART, Roger PRODON et André VANBRABANT en font partie, de même que tous ceux qui ont allégé mon travail d'encadrement des travaux pratiques destinés aux étudiants de la section de psychologie : Vincent BELS, Jean BOCKEN, Bruno DELHAXHE, José KALPERS, Christine KEULEN, Christian MICHEL, Brigitte MESUREUR, Jean-Claude PALATA, Véronique PIETTE, Julien PUNGA, Arlette SIMONON, Ezio TIRELLI, André VANBRABANT, Jacques VOSS et surtout Paul GAILLY. Ce dernier a de surcroît participé de plus près à mes recherches, récoltant à l'occasion des échantillons, passant de nombreuses soirées à en trier d'autres, acceptant de subir mes commentaires, de discuter des résultats avec moi et finalement même de relire et critiquer mon texte.

A Jean DOUCET, d'avoir guidé mes premiers pas de naturaliste, de m'avoir fait découvrir les vertus de l'observation de terrain et d'avoir continuellement aiguisé mon sens critique, je désire ici témoigner toute ma gratitude.

Sans la compréhension, la patience, le réconfort et les conseils éclairés de Catherine, mon épouse, sans les efforts et les sacrifices de mes parents et de mon frère qui, sans compter, m'ont épargné combien de tâches quotidiennes de même que les tracasseries inhérentes à l'aménagement d'une maison, sans eux ce travail ne serait pas et je voudrais qu'ils acceptent l'hommage que je leur en fais.

HERON, le 25.12.83

Parmi les mécanismes qui conditionnent la nature des espèces composant une biocénose et au sein de celle-ci leur abondance relative, les facteurs paléogéographiques sont de prime importance notamment dans la compréhension des répartitions actuelles de nombreuses espèces. Ici, ils ne retiendront toutefois pas notre attention sinon à titre exceptionnel. Notre diagnostic se fait en effet à une échelle relativement grande : celle du secteur (sensu BONDEL, 1979) où, du moins dans notre cas, ils n'entrent que rarement en jeu.

La structure du milieu exerce également une influence qui paraît capitale. Comme nous venons de le dire, le phénomène a été merveilleusement mis en évidence chez les oiseaux mais, pour les petits mammifères, les recherches à ce sujet sont peu nombreuses à tel point qu'en 1978 encore, HANSSON écrivait : "The occurrence of the small mammal species in the various habitats is known in a very general way. But there have been surprisingly few quantitative studies in differences between habitats and similarly, little analysis of the habitat factors determining the densities of the various small mammal species". Pour l'Europe occidentale, cette affirmation garde toute sa valeur de nos jours malgré la publication récente de quelques travaux traitant du problème (notamment DE JONGE et DIENSKE, 1979; PELIKAN et NESVADBODA, 1979; JANEAU, 1980 et GAISLER, 1983). Le premier travail reste toutefois peu précis dans sa façon d'appréhender le milieu, les autres très limités dans l'espace en raison de la technique utilisée : piégeages en lignes ou en quadrats. Aux Etats-Unis par contre, l'intérêt porté aux relations entre l'habitat et les biocénoses de petits mammifères ne date pas d'hier. Il s'est surtout manifesté pour les rongeurs des zones désertiques (ROSENZWEIG et WINAKUR, 1969; BROWN, 1973; BROWN et LIEBERMAN, 1973; M'CLOSKEY, 1976, 1980; HOLBROOK, 1979...), beaucoup moins pour d'autres types de milieux (DUESER et SHUGART, 1978, 1979). En règle générale, les auteurs ont pris la peine de caractériser leurs milieux d'étude avec une précision remarquable (utilisation de nombreux indices) et, grâce à des techniques de description multidimensionnelle, à faire ressortir les paramètres les plus déterminants du choix de l'habitat par les différentes espèces. Il s'avère que dans la plupart des cas, la structure du tapis végétal a une bonne valeur prédictive de la composition de la faune étudiée. Rien d'étonnant à cela, écrivent DUESER et SHUGART (1979) car souvent, la structure de l'habitat détermine la densité et la répartition des sources de nourriture. Selon BOURLIERE (1973), la richesse en espèces et la répartition des mammifères sont, dans les forêts humides tropicales, en étroite relation avec la stratification des ressources alimentaires. BROWN et LIEBERMAN (1973) constatent que la ségrégation de l'habitat des rongeurs étudiés repose en grande partie sur leurs différents modes d'exploitation des graines dont ils se nourrissent et sur l'abondance totale de ces dernières dans le milieu. M'CLOSKEY (1980) aboutit à des conclusions fort semblables. Il existe par ailleurs des exemples fort démonstratifs des effets de la qualité de l'alimentation sur la dynamique des rongeurs (MARTINET et SPITZ, 1971; BATZLI, 1983; LAINE et HENTTONEN, 1983...). Dans ces études américaines, on trouve malheureusement très peu d'indications sur les insectivores ...

Pour les paléontologistes du quaternaire dont les reconstitutions paléoécologiques reposent sur l'examen de "couches à rongeurs" (voir p. ex. CHALINE, 1970; CORDY, 1975; JEANNET, 1979 et 1981 ...), les correspondances rongeurs actuels - milieux actuels sont implicitement admises. Leur méthode ne fait toutefois pas encore l'unanimité, ce qui poussait naguère CHALINE (1971) à tenter de la justifier dans une note dont le titre "Les rongeurs au pilori ?" est très révélateur de la controverse existante.

La préoccupation centrale de notre thèse sera d'éclaircir au mieux le rôle exact que jouent différents facteurs du milieu (biotope, végétation) sur la structure des biocénoses de petits mammifères en appliquant une méthode qui nous permet de considérer l'ensemble des espèces et qui ne nous limite pas trop sévèrement dans l'espace.

Un troisième ensemble de facteurs est à considérer dans la problématique de la structuration des biocénoses : ceux qui font intervenir les relations interspécifiques. En premier lieu, on pense aux relations prédateurs-proies. Effectivement, PAINE (1966) a magistralement démontré que la présence d'un prédateur (en l'occurrence l'étoile de mer Pisaster ochraceus) entretenait la diversité de ses proies. En l'éliminant expérimentalement, l'auteur, malgré une augmentation de la biomasse totale des proies, constate la perte par exclusion compétitive de sept des quinze espèces-proies qui coexistaient auparavant. On sait encore peu de choses sur l'influence des prédateurs tant carnivores que rapaces sur la structure des peuplements de petits mammifères-proies. Bien qu'elle soit d'un grand intérêt, nous n'aborderons pas cette question dans le cadre de notre thèse car nous ne disposons d'aucune donnée originale susceptible de faire progresser le débat. Le lecteur pourra cependant se référer aux articles de BLONDEL et FROCHOT (1967), d'ANDERSON et ERLINGE (1977), de GOSZCZYNSKI (1977), de KING (1980) ou encore à la toute récente thèse d'HERRENSCHMIDT (1984). Pour MENGE et SUTHERLAND (1976), la prédation est l'interaction organisatrice la plus forte dans les biocénoses trophiquement complexes; la compétition interviendrait dans des systèmes trophiques plus simples. Les chaînes rongeurs-carnivores ou rongeurs-rapaces font partie de ces dernières. Suivant la proposition de ces auteurs, nous devons nous attendre à ce que des phénomènes de compétition entrent en jeu dans le cas de notre étude. Que des interactions compétitives existent entre différentes espèces, cela est attesté par de nombreuses études expérimentales tant au laboratoire, dans des conditions simplifiées (voir exemples et développements théoriques dans HUTCHINSON, 1978; PONTIN, 1982) que sur le terrain (voir revue de SCHÖNER, 1983). Chez les rongeurs, l'existence de la compétition est montrée par de nombreuses expériences. GRANT (1972) en fait une revue critique mais depuis lors, de nombreux travaux ont été publiés sur le sujet (voir p. ex. bibliographie dans DE JONGE, 1983). Certains d'entre eux sont expérimentaux (laboratoire : CONLEY, 1976; DIENSKE, 1979; DE JONGE, 1983; extérieur : HOFFMEYER, 1973; ABRAMSKY et al., 1979; GLIWICZ, 1981; HANSSON, 1983), d'autres déduisent l'existence d'une compétition de données de base relatives à la sélection de l'habitat (CROWELL et PIMM, 1976; HENTTONEN et al., 1977; MYLLYMAKI, 1977 b; DUESER et HALLETT, 1980; HALLETT et al., 1983...). Cette approche, bien que moins rigoureuse sur le plan théorique strict, nous a séduit : elle était à vrai dire la seule que nos données nous permettaient d'envisager. En tout état de cause, dans la nature, les deux phénomènes : sélection de l'habitat et compétition sont imbriqués et vouloir scinder leur influence respective est souvent bien difficile. Ces questions, nous les aborderons avec plus de détail dans le chapitre 4 et notamment au travers de l'étude d'un cas d'insularité.

Notre travail est donc présenté en trois parties. La première, sans doute la plus fastidieuse, est consacrée à la mise au point critique d'une méthodologie. La suivante fait état de nos résultats sur l'importance de l'habitat sur la structuration des communautés de petits mammifères. La troisième, enfin, constitue une approche de l'étude de la compétition interspécifique. Toutefois, avant de passer au chapitre traitant de notre méthode, il ne nous paraissait pas superflu de donner un aperçu des travaux dont les auteurs ont, avant nous, eu recours à l'analyse du régime alimentaire de la chouette effraie.

## 1. Historique et aperçu critique de l'analyse des pelotes de réjection de chouette effraie

Selon GLUE (1971), 330 espèces d'oiseaux appartenant à 60 familles rejettent par le bec, sous forme d'une petite boulette, les restes non digestibles de leurs repas : os, poils, plumes, débris de végétaux et d'exosquelettes chitineux d'invertébrés ... La dissection de ces boulettes permet généralement d'identifier les pièces qu'elles contiennent et d'obtenir de cette façon de précieux renseignements sur le régime alimentaire de leur auteur, sans porter le moindre préjudice à ce dernier. La méthode est élégante et efficace.

Parmi les oiseaux qui consomment des petits mammifères, ce sont incontestablement les Strigiformes qui fournissent le matériel le plus adéquat : ils ne dépècent pas souvent leurs proies et ne digèrent pas bien les os. Au sein de ce groupe, c'est la chouette effraie qui combine le plus d'avantages :

- lorsqu'elles sont fraîches, ses pelotes sont faciles à reconnaître par leur aspect noir luisant (GUERIN, 1928; MÄRZ, 1962; SCHNEIDER, 1964...);
- elle niche dans des endroits souvent accessibles où ses pelotes peuvent être trouvées en grandes quantités : clochers, greniers, granges, ruines... (HONER, 1963; SCHNEIDER, 1964; GLUTZ VON BLOTZHEIM et BAUER, 1980; BUNN et al., 1982...);
- elle digère moins bien les os que les autres Strigiformes (RACZYNSKI et RUPRECHT, 1974);
- les adultes sont relativement sédentaires (SCHNEIDER, 1964; GLUTZ V.B. et BAUER, 1980; BUNN et al., 1982);
- dans l'optique mammalogique enfin, son plus grand intérêt réside dans le fait qu'elle capture toutes les espèces de mammifères sans dédaigner les musaraignes comme le font chouettes chevêche et hulotte, hiboux moyen-duc et brachyote (THIOLLAY, 1968; SAINT GIRONS et MARTIN, 1973; JACQUET, 1975; HARDY, 1977; LIBOIS, 1977 a etc.; SCHMIDT, 1977; CONTOLI et SAMMURI, 1978; DELMEE et al., 1979...) et qu'elle chasse dans une très grande variété de milieux, privilégiant toutefois les milieux ouverts et diversifiés (HONER, 1963; VON KNORRE, 1973; GLUTZ V.B. et BAUER, 1980).

Dans un premier temps, la technique a été utilisée par des ornithologues désireux de connaître le régime alimentaire des oiseaux étudiés. LATASTE (1883, cité par GUERIN, 1928), JÄCKEL (1891, cité par SCHNEIDER, 1964), GUERIN (1928), MADON (1933) et UTTENDORFER (1939 et 1952) firent oeuvre de pionniers dans ce domaine. Ils ont réussi à accumuler une énorme quantité de données qui ont été exploitées pour montrer l'irremplaçable "utilité" des rapaces dans la lutte contre les rongeurs et pour tenter d'obtenir leur protection. Souvent ces études manquaient un peu de finesse (dans les déterminations, notamment) et, dans le cas de l'effraie, ont été peu à peu délaissées pour des travaux plus circonscrits : études locales ou régionales (ex. : BALAT, 1956; NIETHAMMER, 1960; TYRNER et BARTA, 1971; GÖRNER, 1973; VAN WINKEL, 1973; WEBER, 1973; HERRERA, 1974a; BUCKLEY et GOLDSMITH, 1975; VERICAD et al., 1976; RUPRECHT, 1979 etc.) qui ont néanmoins été accompagnées de synthèses plus larges : SCHMIDT, 1973a et HERRERA, 1974b pour l'Europe; GLUE, 1974, pour les îles britanniques; VANDER STRAETEN, 1974, pour la Belgique; CHEYLAN, 1976, pour une partie du bassin méditerranéen. Sans entrer dans les détails, les résultats qui ne sont d'ailleurs pas toujours commentés comme il conviendrait, donnent une idée trop vague des variations du régime. Considérées à cette échelle, elles sont d'ailleurs souvent difficiles à inter-

prêter en fonction d'autres paramètres que les caractéristiques faunistiques propres à chaque région. Elles sont donc d'un intérêt fort limité pour la compréhension des facteurs influençant le régime. HERRERA (1974b) fait cependant remarquer un fait intéressant : l'élargissement de la niche alimentaire de l'effraie au sud de l'Europe. Le spectre alimentaire de l'oiseau y est plus large et la diversité du régime y est plus grande. Nous aurons l'occasion de nous étendre sur cet aspect au § 3.1.

Les notules tout à fait ponctuelles qui encombrant la littérature relative au régime de l'effraie ont un intérêt encore plus restreint. De plus, elles ne parviennent pas souvent à s'intégrer dans une recherche d'ensemble et leurs auteurs ne sont pas toujours d'une prudence exemplaire dans leurs conclusions qui pourtant ne reposent que sur un matériel des plus fragmentaires. A titre exemplatif, nous en citerons quelques-unes mais il y en a beaucoup d'autres... : NIETHAMMER (1956) : 83 proies (effraie) + 965 (moyen-duc); FAIRLEY et CLARK (1971) : 1 échantillon de 320 proies; FAIRLEY et O'GORMAN (1972) : 1 éch. de 304 proies; SAINT GIRONS (1973b) : 1 éch. de 255 proies; DIEZ VILLACANAS et MORILLO (1973) : 342 proies réparties en 6 éch.; CONTOLI (1975) : 6 échantillons; CONTOLI et al. (1975) : 1100 proies réparties en 4 échantillons dont 3 proviennent de rapaces indéterminés !; PETRETTI (1977) : 441 proies pour analyser des variations saisonnières...; SANTINI et FARINA (1978) : 4 échantillons; BERTRAND et al. (1980) : 2512 proies réparties en 10 lots allant de 6 à 1250 pièces; CONTOLI et al. (1983) : 330 proies pour plus de 4 échantillons... A ce propos, nous ne pouvons que nous associer complètement à HEIM de BALSAC (1965) lorsqu'il écrit : "Le seul reproche que l'on pourrait adresser à de telles investigations réside dans l'impatience de certains chercheurs à publier des notules vraiment insignifiantes, soit qu'elles évoquent un matériel insuffisant, soit qu'elles concernent des régions par trop connues".

Les pelotes ont également été utilisées à d'autres fins que l'étude purement descriptive du régime.

Certains auteurs se sont attachés à déterminer les exigences alimentaires quotidiennes de l'oiseau. Selon EVANS et EMLÉN (1947), PRICAM et ZELENKA (1964), VON KNORRE (1973), SANS COMA et KAHMANN (1976) et SCHMIDT (1977), elles seraient de l'ordre de 70 à 150 g/ind./j., estimations fort semblables à celles de WALLICK et BARRETT (1976), de RITTER et GÖRNER (1977), de BAUDVIN (1980) ou de HAMILTON et NEILL (1981) qui les ont mesurées par des méthodes plus directes.

D'autres ont étudié les variations du régime en fonction des saisons et des années et ont essayé de les mettre en relation avec la disponibilité des proies. NOLL (1955) et SAINT GIRONS (1968) observent un plus grand nombre de rongeurs en été et d'insectivores en hiver. WEBSTER (1973) et BROWN (1981) font la constatation inverse ! FAIRLEY et CLARK (1972), SANS COMA (1974) et CAMPOS (1977) trouvent plus d'oiseaux dans le régime hivernal. PRICAM et ZELENKA (1964) estiment qu'il n'est pas possible de dégager de leurs résultats une évolution saisonnière cohérente et suivie. SAINT GIRONS (1968) constate aussi que la proportion relative de *Microtus arvalis* dans le régime varie beaucoup, sans lien apparent avec les saisons et pense que d'éventuelles fluctuations saisonnières peuvent être masquées par des variations d'une année à l'autre, elles aussi parfois très prononcées (BOVET, 1963; MARTI, 1973a; SAINT GIRONS et THOUY, 1978). Parmi les facteurs responsables de ces variations, il faut sans doute mentionner le gel (GLUE et NUTTALL, 1971), la neige (SANS COMA, 1974), la pluie (SANS COMA et al., 1976) ou encore la sécheresse (DOUMERET et SAINT GIRONS, 1977), mais il en est bien d'autres que nous ne tarderons pas à examiner.

HUSSON (1949) fut sans doute le premier à "détourner" à des fins mammalogiques strictes l'analyse de pelotes de réjection. Il fut suivi par une foule d'autres chercheurs qui ont compris que les rapaces, l'effraie, en particulier, étaient des auxiliaires très précieux dans l'échantillonnage des petits mammifères. Les travaux mammalogiques reposant sur les pelotes d'effraie sont maintenant légion et peuvent se répartir en trois catégories principales : les études faunistiques, les recherches sur la structure et les fluctuations des populations des proies et enfin celles se rapportant aux variations écologiques ou géographiques du régime en relation avec l'habitat des micromammifères.

Moyennant certaines précautions, les pelotes de rapaces peuvent donner de très bonnes indications sur la répartition des micromammifères. Toutes les cartes de répartition récentes de ces animaux font d'ailleurs appel à cette technique (voir p. ex. SPITZ et SAINT GIRONS, 1969; ASSELBERG, 1971; CORBET, 1971; VAN WIJNGAARDEN et al., 1971; GÖRNER, 1979; ANDERA, 1980; MADUREIRA et MAGALHAES, 1980; LIBOIS, 1982; SALOTTI, 1983...). Le matériel extrait des pelotes a parfois servi à des études morphologiques ou taxonomiques (voir p. ex. VANDER STRAETEN et VANDER STRAETEN, 1977 et 1978; SPITZ, 1978; LIBOIS, 1979; LOPEZ-FUSTER et al., 1979; LIBOIS, BORDENAVE et FONS, 1983). Ces domaines sont ceux où l'utilisation des pelotes est la moins discutée et la moins discutée.

En ce qui concerne l'âge des proies, PRICAM et ZELENKA (1964) constatent que l'on retrouve dans les pelotes une majorité de jeunes individus (musaraignes "carrelet", campagnol roux, mulot sylvestre). SAINT GIRONS (1965, 1973c) constate aussi une dominance des classes jeunes chez les campagnols (4 espèces) mais des adultes chez le mulot. Elle conclut, en comparant ses résultats avec des données de piégeage, que l'effraie capture ses proies sans opérer de sélection sur une classe d'âge particulière. RUPRECHT (1979) arrive à la même conclusion en ce qui concerne les moineaux (*Passer sp.*). Chez les grosses proies, comme les rats, ce n'est certainement pas le cas (cfr. MORRIS, 1979). On pourrait penser que les pelotes auraient pu donner lieu à des tentatives d'estimation de la densité des proies. Quelques études ont pu mettre en relief des fluctuations simultanées dans le régime et dans l'abondance des proies sur le terrain (BOVET, 1963; BOHNSACK, 1966; SAINT GIRONS et THOUY, 1978; VEIGA, 1981...) mais la détermination de la densité réelle d'une espèce-proie par examen du régime d'un rapace est chose impossible car il n'y a pas de correspondance stricte de l'une à l'autre (cfr. SAINT GIRONS et SPITZ, 1966). Ce point faisant l'objet d'une discussion approfondie au § 2.6.1., nous ne nous y attarderons pas plus pour l'instant.

Une abondante bibliographie existe sur les variations locales ou régionales du régime de l'effraie. Nous allons tenter d'en donner un aperçu si pas exhaustif, du moins significatif. Pour PRICAM et ZELENKA (1964), les variations du régime proviendraient des nuances entre biotopes, de différences locales dans l'abondance des proies ou de spécialisations dues à des habitudes prises par un sujet. Partant de cela, ils ont examiné l'influence des modifications de paysage sur le régime de l'oiseau : l'extension des cultures s'est accompagnée d'une remarquable réduction de la proportion des insectivores (ZELENKA et PRICAM, 1964). RYBAR (1969) relie à la réalisation de travaux de drainage et de régularisation des crues d'une rivière la diminution importante des musaraignes aquatiques dans le régime. Pour SAINT GIRONS et SPITZ (1966), il est évident qu'il est possible, à partir de gros échantillons bien répartis, de tirer des enseignements sur l'habitat des micromammifères. TYRNER et BARTA (1971), SANS COMA (1974) et RUPRECHT (1979) trouvent une

bonne concordance entre les régimes observés et les caractéristiques physiographiques ou paysagères du domaine de chasse. Quelques auteurs ont comparé les régimes de localités situées dans des paysages bien différents. DICKSON (1974) confronte le régime d'une zone agricole et d'une autre, mi-herbagère mi-forestière, et constate la dominance de Sorex araneus dans la première, de Microtus agrestis dans la seconde. LEURQUIN (1975) compare une zone rurale où il trouve de nombreux Microtus arvalis à une banlieue où dominent les espèces anthropophiles : oiseaux et Crocidura russula. SCHMIDT (1977) constate également des variations très fortes dans les seize localités brandebourgeoises qu'il a étudiées et commente en détail le cas de trois d'entre elles qu'il décrit. Il conclut que la composition tant qualitative que quantitative du régime dépend surtout de la mosaïque de milieux du domaine de chasse de l'effraie. SAINT GIRONS et THOUY (1978) font aussi état de très fortes variations du régime et les relie à d'autres facteurs au type de milieu où chasse la chouette. Pour VON KNORRE (1973) cependant, il est contestable de tenter de reconstituer une image du paysage à partir des récoltes de pelotes : l'effraie en effet ne chasse pas dans tous les milieux. GODIN (1975) qui étudie trois stations, remarque que la différence de régime est plus importante d'une année à l'autre pour un même biotope que d'un biotope à l'autre pour une même année. Il conclut néanmoins que le nombre de proies consommées semble lié par une relation qui n'est ni simple ni directe à leur densité et à la superficie des biotopes susceptibles de leur convenir dans le territoire de chasse de la chouette.

Des travaux portant sur un plus grand nombre de stations ont eu le même objet. Malheureusement, les auteurs ont regroupé leurs échantillons soit par grands types de paysage (GLUE, 1967; HERRERA, 1974a; SAINT GIRONS, 1980; MASSA et SARA, 1982) soit par régions naturelles (SAINT GIRONS et MARTIN, 1973; VANDER STRAETEN, 1974; GÖRNER, 1979) ou encore par districts phytosociologiques (DE BRUIJN, 1979). Sans dénier toute valeur à cette approche, nous devons insister sur son aspect simplificateur : le paysage d'une même région naturelle, d'un même district, diffère souvent d'une localité à l'autre. Les éventuelles différences locales du régime qui reflètent ces nuances sont donc inévitablement masquées par ce procédé. C'est évidemment regrettable car les conclusions de ces travaux restent d'un intérêt d'autant plus limité que l'introduction d'un a priori de classification peut entraîner des distorsions considérables. Il suffit par exemple qu'un ensemble régional contienne un lot de pelotes originaires d'une ville pour que la moyenne régionale soit influencée dans un sens tout à fait indépendant des caractères propres de la région mais qui traduira simplement l'existence du fait urbain.

Nous examinerons pour terminer cette revue quelques contributions qui se distinguent par le fait que leurs auteurs ont veillé à préserver l'information contenue dans chaque échantillon analysé :

- HEIM de BALSAC et de BEAUFORT (1966), SAINT GIRONS et VESCO (1974) ainsi que FAYARD et EROME (1977) ont analysé les variations qualitatives (composition en espèces) du régime de l'effraie dans le sud de la France et ont mis en relation la répartition (limites d'aire) de certains petits mammifères avec des variables climatiques. C'est également ce que nous avons fait dans un travail récent sur les Pyrénées Orientales (FONS et al., 1980);
- LOVARI et al. (1976) montrent l'influence du taux de boisement sur les habitudes alimentaires de l'effraie : plus il est important et plus le régime sera riche en musaraignes pygmées, en muscardins, en mulots et en campagnols roux, plus il sera pauvre en oiseaux, en musaraignes carrelés et des jardins et en campagnols de Savi (Pitymys savii).

Il faut toutefois considérer ces résultats avec circonspection car les auteurs ne retiennent pour leurs calculs (coefficient de corrélation de rang) que 7 de leurs 15 stations.

- CABON-RACZYNSKA et RUPRECHT (1977) relient avec succès à la fertilité des sols de Pologne la proportion du campagnol des champs dans le menu de l'effraie.
- MARTIN et VERICAD (1977) ont calculé sur leurs données et celles de VERICAD et al. (1976) des corrélations (Pearson) entre le pourcentage des différentes espèces proies et deux paramètres : altitude et éloignement des points de récolte par rapport à la mer.
- SPITZ (1981), grâce à une technique d'analyse multidimensionnelle, dégage la structure des peuplements de petits mammifères à l'échelle de toute la France. Il met en relief l'existence de trois ensembles géographiques (méditerranéen, médioeuropéen et sud occidental) déjà plus ou moins bien reconnus précédemment (voir SAINT GIRONS, 1973 a : 43-49) et interprète ses résultats en fonction de quelques paramètres choisis (sol, climat, couvert végétal, activités agricoles). Les échantillons qu'il utilise sont nombreux (1131) mais certains, ne comptant guère plus de 20 proies, n'auraient pas dû être pris en considération (voir § 2.3. : la qualité de l'échantillonnage).
- HENRY (1982), en fonction de l'espèce dominante dans le régime, regroupe ses échantillons solognots en trois faciès et constate que chacun d'eux correspond relativement bien au type de paysage : le campagnol des champs domine dans les zones cultivées ou herbagères, le mulot dans des régions plus boisées et moins marquées par l'activité agricole, la musaraigne carrelet, enfin, dans les pays plus humides (zones d'étangs, partie amont des bassins versants de plusieurs rivières affluentes de la Loire).

Le principal reproche que l'on peut faire à l'égard de ces deux dernières études est d'avoir omis la description précise des conditions écoclimatiques de chaque localité et de ne s'être intéressé qu'à posteriori et de manière très superficielle à des paramètres très généraux de l'habitat.

La méthode que nous proposons ici et qui a été développée simultanément et indépendamment par nous-mêmes (LIBOIS et al., 1983) et par TABERLET (1982) permet au contraire de tenir compte d'un ensemble de facteurs de l'habitat et d'examiner avec assez bien de finesse leur influence respective sur les variations quantitatives du régime de l'effraie. C'est au chapitre suivant que nous nous attacherons à la décrire en détail et à en discuter les limites.

## CHAPITRE 2

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

#### CADRE GÉOGRAPHIQUE

Notre travail s'étend sur trois régions écologiquement et géographiquement très distinctes. A première vue, notre choix peut paraître saugrenu : en quoi la Belgique, la Corse et les Pyrénées Orientales sont-elles donc comparables ?

La première raison de notre choix est simple : comprendre les facteurs influant sur la répartition et sur l'abondance d'une espèce implique bien souvent que l'on cherche à observer cette espèce aux frontières de son aire de répartition. A cet égard, la Belgique et, plus encore, les Pyrénées Orientales, occupent une position privilégiée puisque certaines espèces s'y trouvent en limite d'aire.

D'autre part, il nous importait de nous situer dans des régions différentes, l'une telle que la Belgique, peu contrastée écologiquement où presque toutes les espèces se trouvent presque partout et l'autre, telle que les Pyrénées Orientales, où règnent des conditions très diverses. Cela nous permet en effet d'apprécier la façon dont les différentes espèces de micromammifères réagissent d'une part à de subtiles nuances, d'autre part à des gradients écologiques très marqués. L'extrême diversité des milieux naturels des Pyrénées Orientales, allant de ceux de la côte schisteuse à ceux de la haute montagne, fait de ce département un des plus variés de toute la France et permet l'étude de zones fort différentes sur une étendue restreinte.

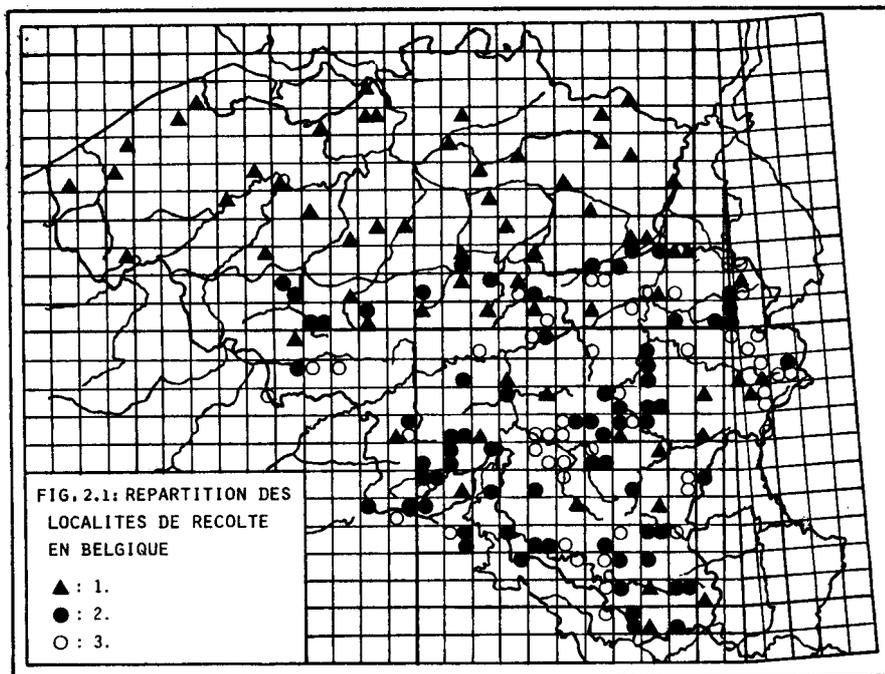
Enfin, dans la perspective de l'étude des phénomènes d'insularité, il nous paraissait intéressant de disposer de deux zones, l'une continentale, l'autre insulaire, où les conditions écologiques se ressemblent. C'est en Corse que nous avons trouvé un bon équivalent insulaire des Pyrénées Orientales. Véritable montagne dans la mer, l'île de Beauté se caractérise en effet par des zonations climatique et phytosociologique fort semblables, les mêmes contrastes écologiques, les mêmes grands types d'habitat : plaine cultivée (vignes et fruitiers), maquis, cultures en terrasses, forêt, pâturages de moyenne et de haute montagne.

#### 2.1. Provenance des pelotes analysées

##### 2.1.1. La Belgique

Concernant le régime alimentaire de l'Effraie en Belgique, les données utilisées ont deux origines :

- la bibliographie publiée sur le sujet et notamment le travail d'ASSELBERG (1971) qui en plus des coordonnées géographiques des points de récolte, donne le détail de chaque analyse (132). A cette étude, s'ajoutent quelques références isolées totalisant une vingtaine d'échantillons (cfr. tableau 2.1.A. en annexe);
- des analyses effectuées par nos soins ou sous notre contrôle à partir de pelotes récoltées par nous-même ou par différents collaborateurs naturalistes\*. Ces échantillons, comme l'indique la fig. 2.1., proviennent exclusivement de Wallonie.



- 1.: Données bibliographiques (cfr. tableau 2.1.a)  
 2.: Données personnelles (gros échantillons).  
 3.: Données personnelles (petits échantillons ,cfr. tabl. 2.1.b)

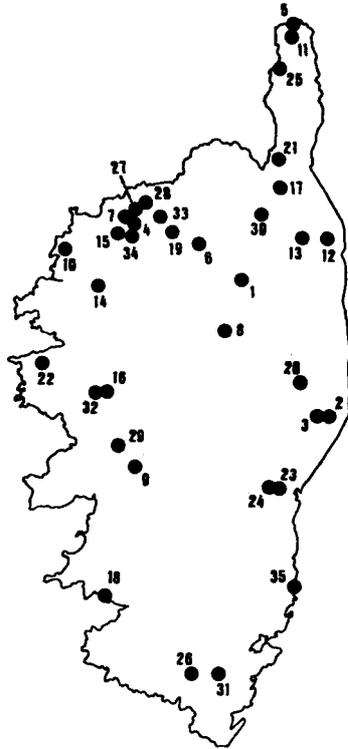
### 2.1.2. La Corse

Au cours de différentes missions pour lesquelles nous avons bénéficié de subsides accordés par le laboratoire d'éthologie et par le patrimoine de l'Université, nous avons effectué une prospection systématique des clochers, vieilles tours et ruines du pays. A cette occasion, le Dr. D. BAY a mis à notre disposition une voiture de la Station de recherches océanographiques de Calvi. En outre, M. VRANKEN (juillet 1980), D. BORDENAVE (novembre 1980 et mai 1981), A. LIBOIS (novembre 1981 et juin 1982), A. VANBRABANT (mars 1981) et R. FONS (mai 1981) nous ont efficacement secondé sur le terrain. Nous avons ainsi récolté 30 lots de pelotes répartis dans toute l'île (fig. 2.2.), auxquels viennent s'ajouter les résultats de cinq autres échantillons qui nous ont aimablement été communiqués par nos collègues (P. GAILLY : La Canonica; J.F. NOBLET et Ph. ORSINI : Galeria et Manso et Mme M. SALOTTI : Corte et Olmeto).

---

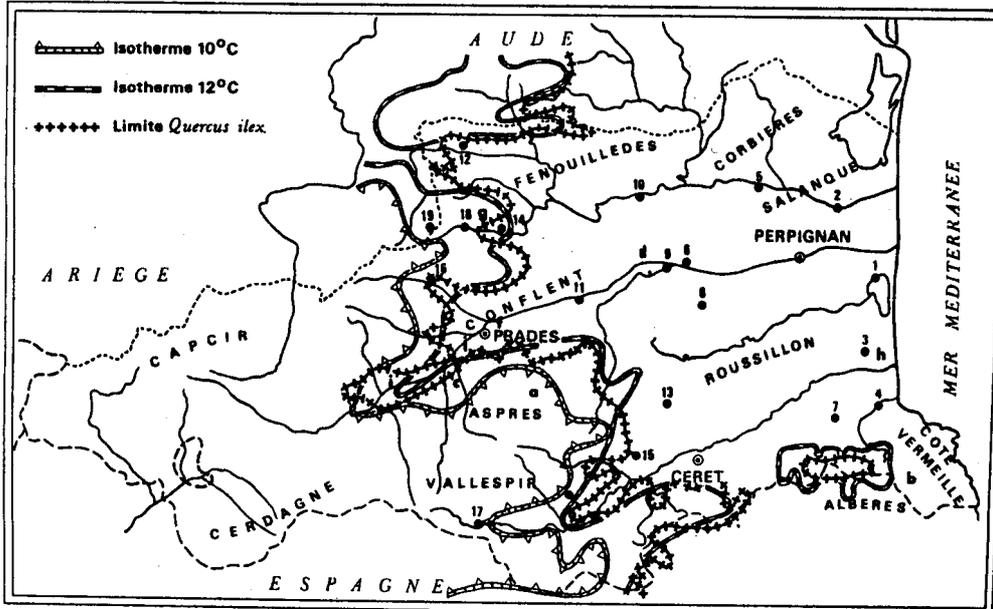
\* Nous tenons à remercier MM. P. ANRYS, A. BLONDLET, P. CHARLIER, F. DABIN, F. DENIL, J. DETHIER, H. de WAVRIN, J. DOUCET, L. HANON, J. KALPERS, M. LAGUESSE, X. LAMBIN, A. MAGERAT, M. PAQUAY, W. PFEIFFER, O. PICARD, R. ROSOUX, J.L. ROUSSEAU et F. SCHEUREN qui, à notre demande, nous ont fait parvenir de nombreux échantillons. Notre gratitude va également aux personnes qui nous ont régulièrement accompagné dans nos visites (souvent périlleuses) des clochers du pays : MM. P. DAVID, Ch. DELMOTTE, P. GAILLY, Mme C. HALLET, Meille V. HERRENSCHMIDT, MM. E. HEYMANS, P. LIBOIS, B. PHILIPPART et A. VANBRABANT. Nous remercions aussi tout particulièrement M. Paul GAILLY pour son aide considérable dans la tâche ingrate du tri des échantillons.

FIG.2.2 : REPARTITION DES LOCALITES DE RECOLTE EN CORSE.



Les numéros correspondent à ceux des tableaux 2.2 et 3.18

FIG. 2.3 : REPARTITION DES LOCALITES DE RECOLTE DANS LES PYRENEES ORIENTALES



Les numéros des stations correspondent à ceux des tableaux 2.3 et 3.15

Le tableau 2.2. indique pour chaque station, outre le numéro d'ordre que nous lui avons attribué, la date de récolte ainsi que les coordonnées géographiques précises de l'endroit (au milligrade près).

### 2.1.3. Les Pyrénées Orientales

Toutes les églises du département (env. 200), les ruines, vieilles tours et bâtiments abandonnés rencontrés au cours de nos déplacements ont été systématiquement visités, y compris dans les zones où nous ne pensions pas rencontrer de Chouette effraie : d'après SCHNEIDER (1964), elle ne nicherait guère au-dessus de 700 m. Nous avons toutefois découvert un gîte temporaire à 1.000 m. Au cours de ces missions, toutes réalisées en collaboration avec R. FONS, Dr. Sc., et dont deux furent subsidiées par le FNRS (réf. V3/5-MB 287 OE et V3/5-LC 20842), 19 lots de pelotes de *Tyto alba* comprenant au minimum 50 vertébrés et 10 autres petits lots furent récoltés (voir fig. 2.3. et tableau 2.3.).

### 2.2. Détermination et comptage des proies

Sans vouloir nous étendre inutilement sur cet aspect de notre recherche, nous tenons à rappeler les quelques références sur lesquelles se fondent principalement nos déterminations. Des clés dichotomiques générales existent pour les Mammifères (Benelux : HUSSON, 1962; LIBOIS, 1975a; France : SAINT GIRONS, 1972; CHALINE et al., 1974 ...). Dans la mesure où elles s'avèrent trop peu précises pour la distinction d'espèces voisines, nous avons consulté des travaux plus spécialisés : VANDER STRAETEN et VANDER STRAETEN (1977) pour les mulots de Belgique; SAINT GIRONS et al. (1979) pour les musaraignes du genre *Crocidura* et ORSINI (1979) pour les souris du sud de la France.

En ce qui concerne les musaraignes du genre *Sorex*, nous avons chaque fois opéré la distinction entre *S. minutus* et le groupe *S. araneus-S. coronatus* que, pour plus de facilité, nous désignerons dorénavant par le vocable *Sorex "araneus"*. Bien que la distinction entre ces deux espèces jumelles soit possible à partir de restes crâniens (HAUSSER et JAMMOT, 1974) et que les deux taxons soient représentés dans les Pyrénées (HAUSSER, 1978) et en Belgique (VANDER STRAETEN et VANDER STRAETEN, 1978) nous ne l'avons jamais opérée. L'appareillage qui nous eut permis ce travail nous faisait en effet défaut et le temps qu'il eut fallu consacrer à cela (25 mensurations à relever sous microscope sur plus de 20.000 mandibules) a été jugé trop important. Une partie des crânes (tout le matériel de provenance pyrénéenne ainsi que quelques échantillons de Wallonie) a été remise pour étude à M.J. LOPEZ (Université de Barcelone). Nous ne disposons pas encore de ses conclusions à l'heure actuelle.

Tous les restes crâniens retirés des pelotes de réjection sont conservés au laboratoire Arago de Banyuls sur Mer (matériel des Pyrénées Orientales) et au laboratoire d'éthologie de l'Université de Liège (matériel corse et wallon).

Nous ne reviendrons pas sur notre méthode de comptage, dite du nombre minimum. Elle a été explicitée ailleurs (LIBOIS, 1977 a).

### 2.3. La qualité de l'échantillonnage

Exhaustivité et représentativité sont les deux qualités essentielles d'un bon échantillon. Dans le cas présent, satisfaire à ces deux conditions revient à définir le volume minimal de pelotes à analyser ou le nombre minimal de proies à reconnaître qui permette d'une part d'obtenir une idée correcte des proportions respectives de chaque espèce dans le régime et d'autre part de rencontrer au moins un individu de chaque espèce potentiellement capturable par l'Effraie.

#### 2.3.1. Le problème de la représentativité

Lorsque l'on pénètre dans un clocher, une tour ou un grenier habité par des chouettes effraies, on est généralement perplexe tant la quantité de pelotes présentes peut être énorme. Sous un reposoir habituellement utilisé, on trouve parfois un amas de pelotes dont la hauteur peut atteindre 40 à 50 centimètres. Alors comment procéder pour obtenir un échantillonnage valable ? Récolter seulement les pelotes fraîches ? Les prendre uniquement au pied des perchoirs ou au contraire au voisinage de l'emplacement utilisé pour nicher ? Dans l'introduction, nous avons parlé des variations saisonnières et annuelles du régime de l'effraie. Nous avons pu les mettre en évidence à quelques reprises, en comparant au moyen d'un test statistique (test d'homogénéité de proportions  $\chi^2$ ) la fréquence des différentes catégories de proies dans des lots récoltés au même endroit à des époques différentes (variations saisonnières : lots 97, 109 et A23; variations annuelles : lots 62, 92, 114, A27 et A50; voir détails en annexe, tableau 2.4.). Dès lors, ne prendre que des pelotes fraîches introduit nécessairement un biais d'échantillonnage. Nous pouvons le constater aussi en comparant par le même test des échantillons de fraîcheurs différentes récoltés au même endroit (lots 58, 107, 124 et A15; voir tableau 2.5.).

Il peut également être dangereux de limiter sa récolte à un seul point de prélèvement par gîte. A Warnant (lot 135), nous avons ramassé séparément des pelotes au pied d'un perchoir et au voisinage immédiat des jeunes effraies. Le premier échantillon ne pouvait donc contenir que des pelotes émises par les adultes alors que le second comprenait vraisemblablement un mélange de réjections d'adultes et de pelotes de jeunes, ces dernières étant sans doute en plus grande quantité (1). La différence entre ces deux lots est hautement significative (tableau 2.6.) : les musaraignes dominent très nettement dans le régime des adultes (67 % du total des proies) alors que les rongeurs et notamment les campagnols sont les constituants principaux des pelotes rejetées par les jeunes (63 %).

Le tableau 2.8. ci-après rappelle les résultats des différents tests effectués. A une exception près, le test du  $\chi^2$  aboutit à rejeter sans réserve l'hypothèse d'une quelconque similitude entre les échantillons comparés.

---

(1) Pendant la couvaison et les premiers jours suivant l'éclosion, un adulte au moins garde le "nid" pendant la journée et y émet vraisemblablement une partie de ses pelotes. Lorsque les jeunes sont couverts de duvet, les adultes ne viennent plus au "nid" que le temps de distribuer la nourriture. Les pelotes rejetées à ce moment au nid sont donc toutes (on peut le supposer) des pelotes de jeunes (RITTER et GÖRNER, 1977; obs. pers.).

Tableau 2.8. Récapitulation des tableaux 2.4 à 2.7

Lot n°	Comparaison	$\chi^2$	sign.
97	Saison	138,98	***
109	(tableau 2.4.a)	71,88	***
A23		65,71	***
62		Année	60,78
92	(tableau 2.4.b)	93,03	***
114		67,87	***
A27		25,59	***
A50		11,24	**
58	Fraîcheur	30,14	***
107	(tableau 2.5)	145,07	***
124		34,36	***
A15		4,69	-
135	Type (t. 2.6)	105,75	***
72	Contrôle (t. 2.7)	6,97	-
19 (C)	(t. 2.9.c)	1,58	+
15 (P.O.)		8,82	-

***	différence significative au niveau 0,95
**	" " " " 0,975
+	similitude " " " 0,05

La meilleure façon de procéder consiste donc à récolter des pelotes d'inégale fraîcheur et en plusieurs points du site occupé par les chouettes. Nous avons effectué un contrôle de cette méthode en réalisant, dans les mêmes conditions et dans trois sites identiques, deux prélèvements à plusieurs mois d'intervalle. A Olmi Capella (19-C), on peut constater que les deux échantillons successifs sont parfaitement similaires (tableau 2.7 en annexe). Pour Louveigné (72) et Montbolo (15-P.O.), le  $\chi^2$  calculé est nettement inférieur à la valeur limite qui voudrait que l'on rejette l'hypothèse d'une similitude entre les deux échantillons successifs.

Cela étant dit, nous n'avons encore aucune idée de la quantité de pelotes à ramasser pour constituer un échantillon représentatif. Nous aborderons ce problème séparément pour les trois régions étudiées, notamment parce que la composition et la richesse de leur faune respective ne sont pas identiques.

La solution la plus simple fut de subdiviser quelques lots importants en sous échantillons de taille variable et de comparer leur composition à celle de l'échantillon dans sa totalité. Une fois encore, nous avons eu recours au test du  $\chi^2$  (voir tableau 2.9.A, en annexe).

### 2.3.1.1. La Belgique

A première vue, les résultats sont peu concluants : 2 sous-échantillons du lot 12 ont une composition qui diffère très fort de celle de l'échantillon global; en revanche, 3 sous-échantillons des lots 80 et 81 ont une composition qui lui est tout à fait similaire. Des autres résultats, on ne peut conclure que les sous-échantillons diffèrent du lot global dont ils sont issus. Il nous faut toutefois remarquer que les valeurs du  $\chi^2$  les plus élevées (celles qui indiquent un moindre degré de similitude) caractérisent les comparaisons où entrent en jeu les sous-échantillons les plus petits (coefficient de corrélation de rang = - 0,432\*). C'est ce qu'indique aussi le tableau ci-dessous où nous avons regroupé les différents sous-échantillons en fonction de la valeur de leur  $\chi^2$ .

Tableau 2.10.

$\chi^2$	<3	<5	<7	<9	<10	>10	
nombre de proies de chaque sous-échantillon	504 243 278	178 283 380 175	182 228 398	313 328 139	197 202 207	102 132 428 (655)*	102 147 190 365 213
moyenne	342	261	231	(329) 221	201	150	

\* Nous préférons considérer la moyenne qui fait abstraction de cette valeur dans la mesure où les deux autres sous-échantillons du même lot ont très fortement influencé la valeur du  $\chi^2$ .

Bien que la façon dont ce tableau est constitué ne soit pas très orthodoxe (les  $\chi^2$  n'ont en effet pas tous le même nombre de degrés de liberté), nous pouvons admettre sans gros risque d'erreur qu'un échantillon pourra, en Belgique, être qualifié de représentatif s'il compte au moins 250 à 350 proies, pour autant bien entendu qu'il ait été réalisé dans les conditions décrites plus haut.

### 2.3.1.2. La Corse

Nous avons procédé exactement de la même façon que pour la Belgique en subdivisant quelques lots de pelotes en sous-échantillons. Les résultats des tests effectués figurent en annexe au tableau 2.9.B. Un seul échantillon diffère significativement de l'échantillon global tandis que neuf autres ont une composition tout à fait comparable à celle de l'échantillon global dont ils sont issus. La taille moyenne de ces 9 sous-échantillons est de 189 proies avec un écart-type de 51. Contrairement à ce que nous avons en Belgique, la valeur du  $\chi^2$  ne semble pas

diminuer parallèlement à l'augmentation de la taille du sous-échantillon (coefficient de corrélation de rang = - 0,233 N.S.). Nous considérerons ainsi que pour la Corse, un échantillon peut à coup sûr être qualifié de représentatif s'il totalise au moins  $189 + 51 = 240$  proies. Pour la suite de notre travail, n'ont été pris en considération que les lots de pelotes comprenant plus de 240 proies, exception faite de quelques uns dont le total des proies était compris dans les limites de l'écart-type de la moyenne (stations 12, 14, 28 et 29).

### 2.3.1.3. Les Pyrénées Orientales

Les résultats des comparaisons effectuées sont repris au tableau 2.9.C. en annexe. Deux sous-échantillons, l'un de 55 proies, l'autre de 217, ont une composition qui diffère significativement de celle de l'échantillon global. Deux autres, de plus de 500 proies, ont par contre une composition très semblable.

Comme en Belgique, il existe une relation inverse entre la taille du sous-échantillon et la valeur du  $\chi^2$  calculé (coefficient de corrélation de rang = - 0,604\*\*\*). Dans cette région, il nous paraît prudent de ne considérer comme représentatif qu'un lot de pelotes comprenant 300 à 400 proies au moins.

### 2.3.2. Le problème de l'exhaustivité

Dès les années vingt, les botanistes remarquaient qu'il existait un rapport entre la surface d'échantillonnage d'un milieu homogène et la richesse spécifique observée (ARRHENIUS, 1921). En 1922, GLEASON (1922, 1925) met en évidence la nature semi-logarithmique de la relation entre la richesse spécifique cumulée et la surface des relevés. Il constate également que plus l'association végétale est uniforme, plus la courbe atteint rapidement un plateau. Il découle de ces observations qu'il est possible de prévoir la surface minimale à échantillonner pour avoir une idée précise de la richesse spécifique totale d'une association. Cette méthode est encore largement appliquée de nos jours dans les études de la végétation (cfr. VANDEN BERGHEN, 1973).

BLONDEL (1975) utilise une technique similaire pour l'avifaune mais son unité d'échantillonnage n'est pas une surface : c'est le point d'écoute. Néanmoins, la courbe de la richesse cumulée qu'il obtient pour différents milieux a des caractéristiques fort semblables à celles de la courbe aire-espèces des botanistes : accroissement initial rapide suivi d'une inflexion marquée puis d'un plateau.

Cette méthode a donné lieu à des développements récents et à des applications intéressantes (voir p. ex. FERRY, 1976; DAGET, 1978; BOURNAUD et CORBILLE, 1979). Nous aurions aimé en faire usage aussi mais notre cas ne répond pas aux conditions d'application de ces modèles. D'une part, le lot de pelotes récolté est un échantillon d'une faune issue d'un milieu non homogène : le domaine de chasse de l'effraie est en effet souvent très varié. D'autre part, le choix de l'unité d'échantillonnage nous pose problème.

Pour les botanistes ou les ornithologues, une surface ou un point d'écoute sont des unités bien commodes dont la signification écologique est facilement perceptible. Dans le cas présent, on pourrait

penser à première vue que l'unité à considérer est la pelote. Ce faisant, nous introduirions nécessairement d'importantes distorsions : la taille des pelotes n'est pas constante. Une pelote peut contenir une seule proie, une autre dix. De plus, la composition d'une pelote n'est pas aléatoire, comme nous pouvons le voir au tableau 2.11 (annexe). Trois faits essentiels se dégagent de ce tableau :

- l'association d'une espèce avec elle-même est toujours plus fréquente que ne le prévoit l'hypothèse nulle (composition aléatoire de la pelote) dans le cas des espèces dominantes dans le régime alimentaire : Sorex "araneus" dans les 3 stations, Crocidura russula à Sart, Microtus arvalis à Fontenelle et Moiricy, M. agrestis à Fontenelle et Sart;
- l'association de C. russula avec elle-même est dans les trois stations plus fréquente que prévu, même si peu d'individus sont en jeu;
- l'occurrence simultanée de M. arvalis et de M. agrestis est toujours moins fréquente que prévu.

Si l'on tient compte du fait que la Chouette effraie rejette quotidiennement 2 à 3 pelotes et que le contenu de chacune d'elles correspond grosso modo à une période de chasse (GUERIN, 1928; FESTETICS, 1968; SMITH & RICHMOND, 1972; MARTI, 1973a) ces faits s'expliquent si l'on admet que la chouette exploite un même milieu au cours de la même ronde de chasse, adoptant une stratégie que ROYAMA (1970) intitule "the profitability of hunting", qu'elle utilise une "image de recherche" (TINBERGEN, 1960; CROZE, 1970) ou un autre processus d'apprentissage (cfr. LAWRENCE et ALLEN, 1983).

En effet, cette image de recherche favoriserait la capture successive d'individus de la même espèce\*. Cela expliquerait la première constatation. Les deux autres font penser que la chouette exploite son milieu de manière non aléatoire : on sait que la musaraigne musette a des exigences assez particulières (FONS, 1975a; GENOUD et HAUSSER, 1979; LIBOIS et al., 1983) notamment du point de vue thermique, ce qui limite sa présence à certains milieux. D'autre part, on sait aussi que les deux campagnols sont nettement ségrégués sur le terrain : lorsqu'ils sont microsypatriques, ils se répartissent dans des micro-habitats différents (BERNARD, 1953; SPITZ, 1965; MYLLYMAKI, 1977b et DIENSKE, 1979) et ont "mis au point" des mécanismes comportementaux d'évitement (COLVIN, 1973; DIENSKE, 1979; CARMINATI, 1982 et DE JONGE, 1983).

L'implication de ces faits relatifs au comportement de chasse de l'effraie sera discuté au § 2.6.1. Quoi qu'il en soit, nous retiendrons pour le moment que ces résultats nous interdisent d'utiliser la pelote comme unité d'échantillonnage, à l'instar du mètre carré des botanistes ou du point d'écoute des ornithologues.

La méthode que nous avons mise en oeuvre pour résoudre notre problème a d'abord consisté à établir une relation entre le nombre de proies trouvées dans les différents lots analysés et la richesse "spécifique"\*\*\* de chacun d'entre eux. Il existe entre ces deux paramètres

\* Dans certains cas, il est manifeste que la chouette capture une nichée entière. Nous avons p. ex. pu voir à Montignies les Lens une pelote qui recelait en plus des restes de 4 Micromys minutus des débris de graminées habituellement utilisées par ce rongeur pour construire son nid.

\*\* Nous indiquons spécifique entre guillemets dans la mesure où nos catégories taxonomiques ne sont pas toujours des espèces mais peuvent être un genre (Rattus), un ordre (Chiroptères), une classe (oiseaux, batraciens) ou un sous-règne (invertébrés).

une corrélation semi-logarithmique très significative pour les trois régions étudiées :

Belgique :  $r = 0,874$  ( $n = 294$ )  
Corse :  $r = 0,926$  ( $n = 35$ )  
Pyrénées Orientales :  $r = 0,918$  ( $n = 29$ )

Selon les courbes théoriques calculées, le plateau serait atteint à un peu plus de 1.000 proies en Belgique et dans les Pyrénées Orientales et entre 200 et 400 proies en Corse (fig. 2.4). Cette façon de faire est toutefois très pessimiste dans la mesure où la dernière catégorie taxonomique du lot peut être trouvée - et c'est presque toujours le cas - bien avant la fin de l'analyse de ce lot.

Nous avons donc eu recours à un autre procédé : au cours de l'analyse d'un lot donné, nous notions lors de la découverte d'une nouvelle catégorie taxonomique combien de proies avaient été comptées précédemment. Nous avons ainsi établi pour 31 lots en Belgique, 24 en Corse et 1 dans les Pyrénées Orientales\*, des courbes de la richesse "spécifique" cumulée de l'échantillon en fonction du nombre de proies déterminées. La figure 2.5 donne trois exemples de ces courbes individuelles. Nous avons ensuite calculé pour chaque région la relation richesse "spécifique" - logarithme du nombre de proies en confondant toutes les courbes individuelles. Dans chaque cas, nous avons obtenu un coefficient de corrélation très hautement significatif (Belgique :  $r = 0,944$ ; Corse :  $r = 0,904$ ; Pyrénées :  $r = 0,976$ ). Un meilleur ajustement est obtenu si on introduit pour chaque échantillon le couple de données "nombre total de proies dans l'échantillon - richesse totale observée de l'échantillon". Les coefficients de corrélation sont à peine meilleurs (Belgique : 0,946; Corse : 0,905; Pyrénées : 0,968) mais, comme l'indique la figure 2.6.c, les précisions sont moins optimistes (plus de pelotes à analyser). La figure 2.6 montre que pour la Belgique, on atteint pratiquement la richesse totale vers 250-350 proies. A partir de 400 proies, il faut doubler la taille de l'échantillon pour obtenir 2 espèces supplémentaires seulement. En Corse, le plateau est atteint à 100-150 proies déjà et, à partir de 200 proies, on ne peut espérer ajouter une espèce qu'en doublant la taille du lot. Pour les Pyrénées Orientales, le plateau est atteint, pour le seul lot observé, vers 400-500 proies.

### 2.3.3. Conclusions

En pratique, nous avons exclu des traitements ultérieurs tous les lots qui ne comptaient pas au moins 300 proies en ce qui concerne la Belgique, 130 en ce qui concerne la Corse. Quant aux échantillons des Pyrénées Orientales, si nous avons appliqué d'aussi sévères critères de sélection, nous n'aurions pu envisager, le nombre de lots retenus étant insuffisant, de les soumettre à l'analyse statistique que nous envisageons. Nous avons donc pris en considération pour cette région les 18 lots comptant plus de 100 proies.

---

\* Belgique : stations n° 11, 16, 21, 34, 37, 39, 51, 56, 61, 68, 72, 79, 80, 81, 86, 89, 102, 115, 119, 123, 138, 139, A1, A9, A13, A22, A30, A39a, A49 et A55.  
Corse : toutes les stations sauf 1, 8, 9, 10, 14, 16, 18, 22, 23, 27, 30  
Pyrénées Orientales : station n° 1.

FIG. 2.4 : DETERMINATION DE LA TAILLE MINIMALE DE L'ECHANTILLON  
 (Explications : voir texte)

