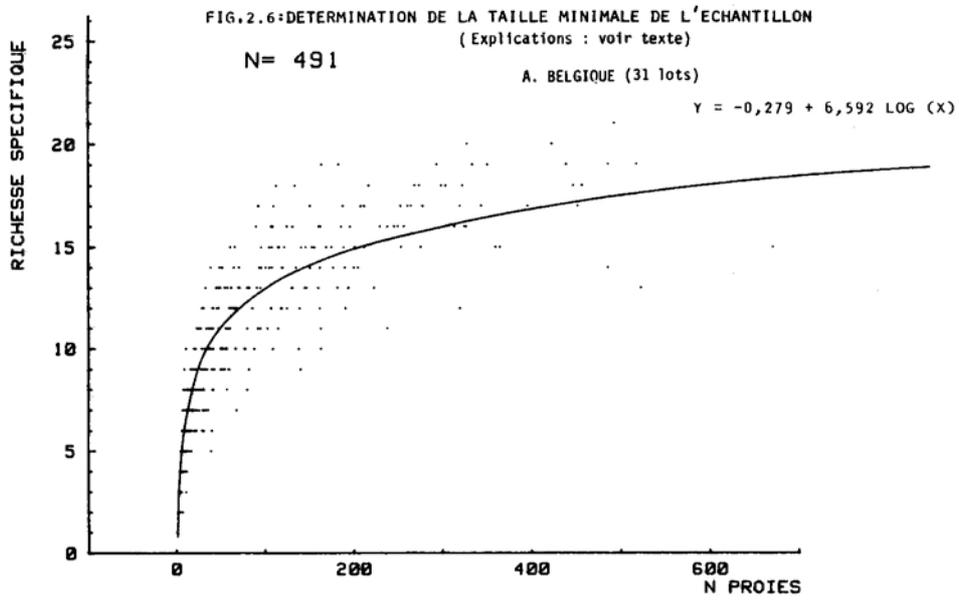
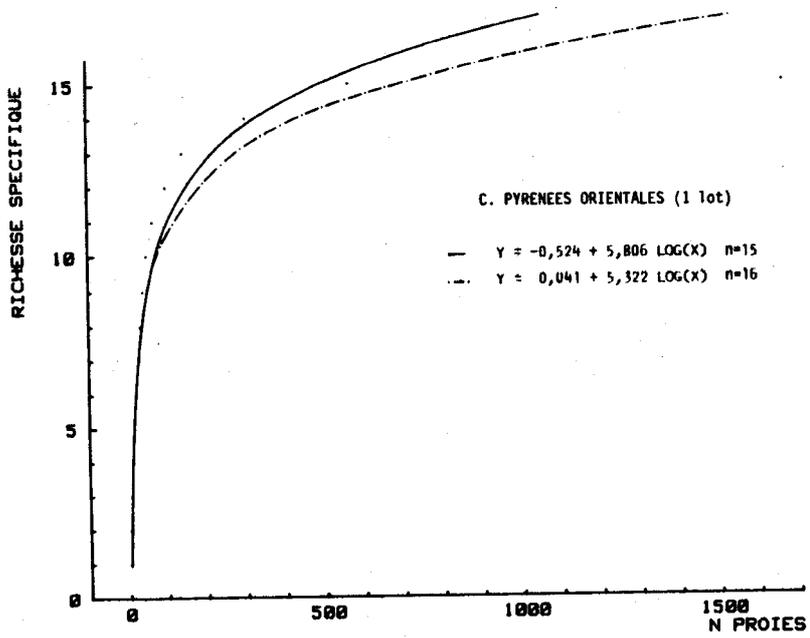
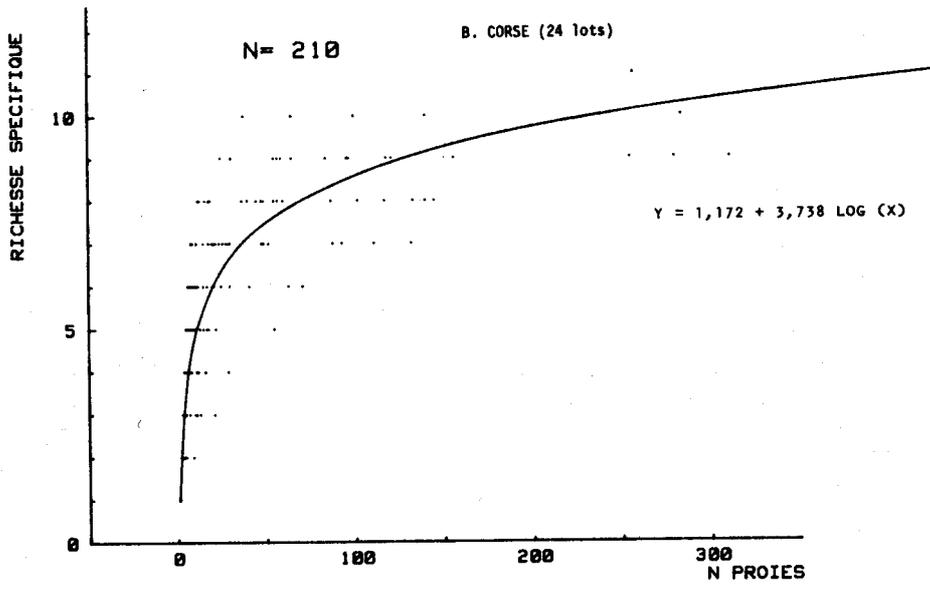


FIG. 2.5 : RICHESSE SPECIFIQUE CUMULEE DE TROIS ECHANTILLONS DE BELGIQUE





2.4. Le domaine de chasse de la chouette effraie

Dans le paragraphe précédent, nous avons défini dans quelles conditions notre échantillonnage devait être réalisé. Avant de passer à l'examen des paramètres écologiques, il est primordial de savoir dans quelle zone ceux-ci doivent être évalués. Cela revient à déterminer quel est le domaine de chasse de la chouette. Pour le connaître avec précision dans chaque cas, il eut fallu munir chaque chouette étudiée d'un émetteur et la suivre dans ses déplacements. Dans le cadre de la présente étude, on conçoit aisément qu'une pareille entreprise était irréalisable. De plus, il ne faut pas perdre de vue que notre mode de prélèvement des échantillons implique la récolte de pelotes anciennes, éventuellement émises par les occupants précédents dont le domaine de chasse ne correspondait pas nécessairement à celui des occupants du jour.

Certaines espèces de strigiformes ont fait l'objet de recherches à ce point de vue : SOUTHERN et LOWE (1968) ont bagué de nombreux micro-mammifères en vue de retrouver les bagues dans les pelotes de chouettes hulottes et de déterminer de la sorte le domaine de chasse de chaque couple. NICHOLLS et WARNER (1972) ont étudié grâce à la radiotéléométrie l'utilisation du milieu par *Strix varia*. HARDY (1977) a consacré sa thèse au domaine de chasse de la chouette hulotte et des hiboux brachyote et moyen duc (*Asio flammeus* et *A. otus*). Concernant l'effraie, nous n'avons pas eu la chance de trouver semblable travail. Il existe néanmoins quelques vagues indications sur le sujet : GUERIN (1928) situe le reposoir diurne des effraies qu'il observe à 600-700 m du pigeonier où elles nichent. Selon HOSKING et NEWBERRY (1945), les effraies ne chassent généralement pas à plus de 1500-2000 m de leur aire. SCHMIDT et al. (1971) avancent la même estimation. En revanche, EVANS et EMLEN (1947) indiquent que la chouette qu'ils étudient semble chasser sur un domaine d'environ 165 acres (rayon = 460 m). Les estimations de GEROUDET (1965) et de PERCO et PERCO (1976) se rapprochent de cette valeur : 100 à 200 ha (rayon de 560 à 800 m) pour le premier, 100 à 400 ha (rayon de 560 à 1130 m) pour les seconds. Deux couples observés par SMITH et al. (1974) allaient chasser à 2,4 et 3,7 km de leur aire mais ces couples nichaient en colonie (28 individus en 1968; 38 en 1969). D'après GLUTZ von BLOTZHEIM et BAUER (1980), le rayon d'action de l'oiseau serait de 800 à 1500 m dans les conditions habituelles. MASURAT (1980) cite deux cas où le domaine de chasse serait situé à 200 m et à 1 km de l'aire. Estimant que les musaraignes aquatiques (*Neomys* sp.) sont linéairement distribuées (le long des cours d'eau), TABERLET (1982) établit une corrélation entre le pourcentage des deux espèces dans le régime et des valeurs arbitraires du rayon du domaine de chasse. Le meilleur coefficient de corrélation est obtenu à partir d'un rayon de 2500 m, valeur que l'auteur retient. Il ne prend toutefois pas en considération la présence de pièces d'eau, de mares ou d'autres milieux humides. Cette omission entraîne inévitablement une surestimation de la taille du domaine de chasse de l'oiseau. En ce qui nous concerne, nous avons mesuré la distance séparant des sites de nidification établis dans des villages immédiatement voisins. Cela fut possible pour 46 de nos stations (6,7,8,15,16,19,24,29,31,32,34,37,49,51,52,53,58,65,67,68,78,79,80,81,83,85,89,90,102,105,106,107,108,109,115,123,124,126,133,137,139,A8,A22,A38,A40,A49 et A51) et pour les villages de Plancenoit et Rebaix. La valeur moyenne obtenue est de 3377 mètres. Compte tenu du fait que près de la moitié de ces villages sont séparés de leur voisin par un massif boisé où ne chasse vraisemblablement guère l'effraie, nous estimons judicieux de prendre en considération, pour l'évaluation des facteurs écologiques, une zone de 1500 m de rayon autour du point de récolte des pelotes, endroit correspondant, en règle générale, à la situation de l'aire ou du gîte principal de la chouette.

2.5. L'évaluation des paramètres du milieu

Nous avons vu dans l'introduction que la plupart des travaux portant sur l'étude des variations du régime de l'effraie péchaient par un manque de précision dans la description des milieux où chasse l'oiseau. Dans la mesure où nous étions intéressés par une approche globale du problème des variations stationnelles du régime, nous avons tenté de caractériser chaque endroit de récolte par un maximum de paramètres. Les quelques pages qui suivent indiquent par le menu les variables écologiques prises en compte et la manière dont nous les avons estimées.

2.5.1. Belgique

2.5.1.1. Documents de base

- cartes IGN au 1/25.000è;
- cartes pédologiques au 1/20.000è;
- étude de DINGENS et VERNEMMEN (1963) sur les climats;
- ouvrage de HASQUIN (1980) sur les communes de Belgique;
- informations pluviométriques et thermométriques éditées par l'Institut royal météorologique (DUPRIEZ et SNEYERS, 1978; SNEYERS et VANDIEPENBEEK, 1981).

2.5.1.2. L'évaluation des paramètres - surfaces

Sur carte IGN, nous avons évalué la surface occupée par chaque type de paysage végétal à l'aide d'une grille transparente que nous superposions au domaine de chasse supposé de l'effraie. La maille assez serrée de cette grille (5 x 5 mm) a permis des estimations précises en comptant le nombre de carrés occupés par chaque type de milieu. ANRYS (1982) a utilisé cette méthode avec succès dans une étude sur le choix de l'habitat par le blaireau (Meles meles) et a montré par des tests comparatifs qu'elle était très fiable.

2.5.1.3. L'évaluation des paramètres - longueurs

Dans un premier temps, nous avons mesuré les longueurs sur cartes IGN au moyen d'un curvimètre mais, à l'usage, cette technique s'est révélée fastidieuse, relativement imprécise et très fatigante pour la vue. Nous lui avons substitué le comptage du nombre de carrés traversés par une rivière, une haie, un talus ... ou du nombre de fois que les mailles du réseau rencontraient une lisière. La méthode peut être considérée comme très satisfaisante dans la mesure où ces estimateurs sont parfaitement corrélés avec la longueur réelle des paramètres mesurés au curvimètre (voir tableau 2.12 en annexe).

2.5.1.4. L'altitude et le relief

L'altitude de 18 points aléatoirement répartis sur notre grille est lue directement sur la carte IGN. L'altitude de la station est donnée par la moyenne de ces 18 lectures tandis que la vigueur du relief est estimée par l'écart-type de cette moyenne.

2.5.1.5. Autres paramètres

Les cartes IGN nous ont encore servi à déceler la présence d'éléments particuliers du paysage : carrières, mares, étangs, marais ... En ce qui concerne les facteurs édaphiques, nous avons consulté la planche 11B de l'atlas de Belgique (par MARECHAL et TAVERNIER), l'ouvrage de STEFFENS (1971) ainsi que les cartes pédologiques au 1/20.000^e éditées sous les auspices de l'IRISA (TAVERNIER et HANNOTIAUX) chaque fois que cela fut possible : un certain nombre d'entre elles n'étant pas encore éditées ni en chantier ... Le recouvrement des principaux types de sols a été grossièrement estimé sur ces documents (sols argileux, limoneux, sableux, limonosableux ou sablolimoneux, limonocailleux ...).

Le climat de chaque station a été caractérisé sur base du travail de DINGENS et VERNEMMEN (1963).

Enfin, dans "Communes de Belgique" (HASQUIN, 1980), nous avons lu le nombre d'habitants des communes d'où proviennent nos échantillons.

2.5.2. Corse

2.5.2.1. Documents de base

- cartes IGN au 1/25.000^e complétées et corrigées d'après les photographies aériennes (vois 75 FR 2699/170, 78 FR 2964/145, F 81 150 9178, F 82 300 4154, F 82 300 4155 4255 et F 82 300 4347);
- carte de la végétation de la France, feuille de la Corse et sa notice (DUPIAS et al., 1965);
- observations climatologiques (années 1972 à 1980) éditées comme numéros spéciaux du Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de la Corse pour le compte des commissions météorologiques départementales de la Corse.

2.5.2.2. L'évaluation des paramètres "surfaces" et "longueurs"

Toutes ces variables ont été estimées de la façon déjà décrite pour la Belgique.

2.5.2.3. Le climat

Pour chaque localité de récolte des pelotes, le coefficient ombrothermique d'EMBERGER (1942)

$$Q = \frac{100 P}{M^2 - m^2}$$

- ou P = pluviosité annuelle (en mm)
- M = moyenne des max. du mois le plus chaud
- m = moyenne des min. du mois le plus froid

a été calculé à partir des données des stations météorologiques les plus proches ou en interpolant les courbes isohyètes lorsque nos points

de récolte étaient situés dans des régions soumises à un autre régime des pluies que celui de la station retenue. Le tableau 2.13a reprend les résultats de ces calculs de même que le nom des stations de référence (voir annexe).

2.5.2.4. Autres paramètres

Altitude et relief ont été estimés de la même façon qu'en Belgique à la différence près que les points qui nous ont servi en Corse sont les points cotés sur carte IGN.

La présence d'éléments particuliers dans le paysage (marais, étangs, terrasses de culture ...) a également été notée à partir soit d'observations de terrain, soit des photographies aériennes.

En ce qui concerne la végétation, nous avons noté la série ou l'échelon auquel appartient la station de récolte. Lorsqu'elle est située dans une région intermédiaire, nous l'attribuons aux séries ou échelons entre lesquels elle fait la transition.

Enfin, l'importance de l'habitat humain a été estimée en comptant le nombre de carrés de la grille contenant des maisons.

2.5.3. Pyrénées Orientales

2.5.3.1. Documents de base

- cartes IGN au 1/25.000è;
- carte de la végétation de France, feuille de Perpignan (GAUSSEN, 1972);
- atlas de Catalunya Nord (BECAT, 1977);
- annales climatologiques des Pyrénées Orientales de 1966 à 1977;
- dictionnaire des communes de France (ANONYME, 1973).

2.5.3.2. L'évaluation des paramètres "surfaces" et "longueurs"

Elle s'est faite de la même façon qu'en Belgique. Pour les longueurs, nous n'avons toutefois pas utilisé la technique des carrés : les longueurs ont été mesurées au curvimètre sur carte IGN.

2.5.3.3. Autres paramètres

Altitude et relief ont été estimés de la même manière qu'en Corse mais, pour l'analyse des correspondances, le relief des stations a été noté "plaine" ou "collines". Les éléments particuliers du paysage ont aussi été pris en considération de même que la série phytosociologique caractérisant la station. Le climat a été caractérisé de la même façon qu'en Corse (cfr. tableau 2.13b en annexe) tandis que la concentration de l'habitat humain a été évaluée par un indice exprimant le rapport entre le nombre de maisons de la commune et le nombre de carrés de la grille occupés par des habitations.

2.6. Discussion sur la méthode

Telle que nous venons de l'exposer, notre méthode est loin d'être parfaite. Elle reste peu précise et, malheureusement, son degré de précision ne peut être déterminé. Cela tient essentiellement au fait que nous n'avons aucun contrôle de notre échantillonneur : la chouette. Malgré les précautions prises lors du prélèvement des pelotes, nous ne pouvons savoir si l'image de la biocénose des petits mammifères telle que nous la voyons au travers du régime de l'effraie est le reflet fidèle de la situation telle qu'elle se présente sur le terrain. Nous ignorons aussi à quelle étendue précise cette image se rapporte.

La discussion sera abordée point par point et se terminera par l'examen critique d'alternatives éventuelles.

2.6.1. La stratégie alimentaire de la chouette effraie

Se demander quelle est la stratégie alimentaire d'un prédateur revient à se poser deux questions : sélectionne-t-il ses proies et, si oui, en fonction de quel(s) facteur(s) le fait-il ? A vrai dire, dans le cas de l'effraie et des Strigiformes en général, on a relativement peu d'informations sur le sujet bien que le régime de ces oiseaux soit très connu. C'est que l'estimation de la densité des proies est assez difficile ...

TINBERGEN (1933) estime que les variations locales ou temporaires du régime du hibou moyen duc (*Asio otus*) sont toujours causées par des variations concordantes des réserves de nourriture disponibles. SOUTHERN (1954, 1970) trouve que les différences de densité de population du campagnol roux et du mulot sylvestre se reflètent dans le régime de la hulotte (*Strix aluco*), au moins pour quatre des huit saisons étudiées. BOVET (1963) observe aussi des variations de la proportion des *Crocidurinae* et des rongeurs dans le régime de l'effraie correspondant à des variations concomitantes de leur abondance relative sur le terrain. BOHNSACK (1966) met en parallèle les fluctuations de campagnols dans le régime de l'effraie et dans la nature. Il constate cependant que la proportion *Microtus* + *Sorex* reste relativement constante. DE BRUIJN (1979) fait les mêmes constatations aux Pays Bas. L'étude d'OTTENI et al. (1972) établit une corrélation très étroite entre les proportions des différentes catégories de proies dans le régime de l'effraie et les biomasses relatives de ces proies dans la zone d'investigation. WEBSTER (1973) montre que les variations saisonnières de l'abondance de *Microtus agrestis* dans les pelotes d'effraie sont reliées avec le niveau des populations de ce rongeur. PAGE et WHITACRE (1975) ont observé que la proportion de bécasseaux (*Calidris alpina*, *C. minutilla*, *C. mauri* et *C. alba*) dans le régime de différents rapaces (principalement de *Asio flammeus* et *Falco columbarius*) était directement fonction de leur abondance dans les zones d'hivernage exploitées par ces rapaces. WENDLAND (1975) a observé que la proportion d'*Apodemus flavicollis* montrait dans le régime de la hulotte des pics d'abondance à intervalles réguliers de 3 ans. Cette périodicité correspond assez bien à celle que l'on observe sur le terrain chez différentes espèces de rongeurs. Pour HARDY (1977) enfin, les variations du régime du moyen duc et de la hulotte suivent assez bien les fluctuations d'abondance de leurs proies.

On ne peut donc contester que la composition du régime de ces rapaces suive d'assez près celle de la faune qu'ils exploitent. Toutefois, le parallélisme n'est pas toujours parfait : HANNEY (1952) a en effet

montré que l'abondance de certaines espèces dans le régime de l'effraie n'était pas nécessairement associée avec leur abondance relative sur le terrain. SPITZ a également observé que dans les polders vendéens où la densité de Microtus arvalis n'est jamais faible mais varie dans une proportion de 1 à 100, ce campagnol représente toujours 65 à 85 % des proies de cette chouette et que le pourcentage des espèces-tampons fluctue sans aucun rapport avec les densités réelles (SAINT GIRONS et SPITZ, 1966). Des constatations analogues sont faites par KORSCHGEN et STUART (1972) sur différents rapaces (Bubo virginianus, Strix varia, Asio otus, Otus asio et Buteo jamaicensis). Ils estiment toutefois que des densités anormalement élevées de petits rongeurs peuvent être détectées par des études des habitudes alimentaires. Chez Bubo virginianus, RUSCH et al. (1972) ont observé que la proportion de Lepus americanus augmentait dans le régime de manière tout à fait parallèle à l'augmentation de sa densité sur le terrain ($r = 0,99$) mais que simultanément la proportion des autres proies (micromammifères et galliformes) chutait quelle que fut leur densité de population.

Ces constatations font évidemment penser, tout comme les données de BOHNSACK et de DE BRUIJN, à la présence chez les rapaces nocturnes d'un mécanisme décrit sous le nom de réponse fonctionnelle de type 3 par HOLLING (in CURIO, 1976) : la représentation d'une proie dans le régime d'un prédateur augmente en fonction de sa densité suivant une courbe sigmoïde. Pareille réponse a été observée chez les mésanges charbonnières (Parus major) par TINBERGEN (1960) : une certaine proie reste ignorée jusqu'au moment où sa densité augmente. Alors, le prédateur change de régime (switching) et commence à exploiter cette proie de manière d'autant plus intensive que sa densité est élevée, du moins jusqu'à une certaine valeur de cette dernière, au-delà de laquelle la proportion de la proie dans le régime reste constante. Pour TINBERGEN, il s'agit du résultat d'un processus d'apprentissage : l'adoption par le prédateur d'une image de recherche spécifique. L'existence de ce processus a été magistralement mise en évidence par CROZE (1970) chez la corneille noire et par DAWKINS (1971 a et b) chez de jeunes poussins, mais l'interprétation de TINBERGEN et de ses élèves (MOOK et al., 1960) est vigoureusement contestée par ROYAMA (1970) qui lui préfère l'hypothèse de la profitabilité de la chasse : le prédateur maximise l'efficacité de sa chasse. Pour cela, il restera peu de temps dans les endroits peu profitables (où la densité des proies est faible) et consacra tout son effort de chasse aux taches les plus rentables. TINBERGEN (1982) a très bien montré que l'étourneau était capable de mémoriser, à court terme au moins, la localisation d'une zone intéressante et que l'hypothèse de la profitabilité de la chasse expliquait bien le comportement de l'oiseau quant à la prospection de taches à la recherche de proies. Il pense cependant que la décision de chasser telle ou telle proie précède, chez l'oiseau, celle de chasser à tel ou tel endroit et c'est à ce niveau de la hiérarchie de décision qu'il fait appel au concept d'image de recherche, réconciliant ainsi deux hypothèses considérées, à tort, comme exclusives par ROYAMA. Selon LAWRENCE et ALLEN (1983), l'image de recherche n'est pas un comportement courant et son importance dans la nature n'a pas encore été établie. Leur définition est toutefois fort restrictive puisqu'ils considèrent qu'il s'agit d'un changement perceptif de la capacité d'un prédateur à détecter une proie familière *cryptique*. Ce n'est certainement pas dans ce sens qu'il convient de comprendre l'interprétation de TINBERGEN (1981) et ce dernier ne semble pas confondre "image de recherche" et autre processus d'apprentissage.

Comme nous l'avons vu au § 2.3.2. (tabl. 2.11 en annexe), la chasse de l'effraie semble, elle aussi, influencée par un processus d'apprentissage. Quelle que soit la nature de ce dernier, nous devons nous attendre, chez l'effraie, à une réponse non linéairement dépendante de la densité des proies. Le changement de proie (switching) en fonction de

la densité a fait l'objet de plusieurs expériences, notamment sur des coccinelles (MURDOCH et MARKS, 1973) et des guppies (MURDOCH et al., 1975). Il en ressort que lorsque le rapport entre les densités de la proie préférée et de l'autre varie, il n'y a changement que si la préférence pour l'une est relativement faible et fort variable d'un individu prédateur à l'autre (MURDOCH et al., 1975), que le prédateur est mobile, qu'il utilise un système de détection à distance et que les proies sont réparties en taches où leur densité relative est différente (CORNELL, 1976).

Mobilité, détection à distance (vue et ouïe : cfr. SCHALTER et SCHLEIDT, 1977; KNUDSEN et KONISHI, 1979), proies distribuées en taches, voilà des conditions qui s'appliquent à l'effraie. Quant à la préférence, il est bien difficile de savoir s'il en existe une et, le cas échéant, en fonction de quel paramètre elle s'exprime.

Selon la théorie du régime alimentaire optimal (optimal diet theory) un prédateur maximise l'énergie qu'il prend par unité de temps : il sélectionne les proies de manière à ce que son gain énergétique soit le meilleur (cfr. EMLEN, 1966; MAC ARTHUR et PIANKA, 1966; PULLIAM, 1974; KREBS, 1978, ...). Dans sa version la plus simple, cette théorie suppose en outre que les proies peuvent être reconnues instantanément par le prédateur quant à leur profitabilité et qu'elles sont distribuées au hasard. Les prévisions de cette théorie peuvent se résumer comme suit :

- si la proie profitable est rare, le prédateur n'opérera aucune sélection;
- si la proie profitable est abondante, les proies de moindre valeur sont ignorées quelle que soit l'importance de leurs effectifs.

La validité de ces prédictions a pu être démontrée expérimentalement chez la mésange charbonnière (KREBS et al., 1977) et dans la nature chez le chevalier gambette (GOSS-KUSTARD, 1977) et le gobemouche gris (DAVIES, 1977). La maximisation du gain énergétique n'est cependant pas le seul "objectif" poursuivi par un prédateur. Celui-ci répond aussi à des critères de qualité qui l'obligent à diversifier son régime, même si la densité de population de la proie la plus profitable est très élevée. TINBERGEN (1981) l'a magistralement illustré chez l'étourneau.

De ces considérations théoriques, ROYAMA (1970) déduisait en outre un important corollaire, à savoir que les proies apportées aux jeunes par les adultes devaient être de plus grande profitabilité que celles que les adultes eux-mêmes mangent (importance du rapport énergie transportée/énergie dépensée pour le transport). Ce fait a déjà été observé chez plusieurs espèces : mésange charbonnière (TINBERGEN, 1960), chouette hulotte (SOUTHERN, 1969; HARDY, 1977), gobemouche gris (DAVIES, 1977) et martin-pêcheur (HALLET, 1984).

En ce qui concerne l'effraie, SAINT GIRONS (1964) estime que les poussins se nourrissent de proies plus petites que l'adulte, mais ses résultats ne sont pas fiables en raison d'une erreur méthodologique (petites pelotes considérées comme pelotes de jeunes et grandes comme pelotes d'adultes). Au tableau 2.6 (annexe), nous avons vu qu'il existait une différence significative entre la composition d'un lot de pelotes d'adultes et celle d'un autre lot, récolté en même temps et constitué en grande partie de pelotes de jeunes (voir § 2.3.1). Ce dernier con-

tenait beaucoup plus de rongeurs et l'autre plus de musaraignes du genre Sorex dont le poids (env. 10 g.) est nettement inférieur à celui des campagnols ou des mulots (env. 20 g.). Il est intéressant de noter de surcroît que les seules grosses proies (rats, lérots et taupe) identifiées dans cette station ont été trouvées dans les "pelotes de jeunes". Il est donc vraisemblable que l'effraie elle aussi ait adopté, comme le pense d'ailleurs GRIFFITHS (1975), une stratégie de maximisation de la quantité d'énergie prise par unité de temps et qu'elle réponde aux prévisions de la théorie du régime optimal. Il convient toutefois de les moduler car la réalité est bien plus complexe que ne le suppose ce modèle fort simple qui postule que le prédateur reconnaît instantanément la valeur de chacune de ses proies et que le temps de manipulation d'une proie ne varie pas. Pour HUGHES (1979), la valeur d'une proie pour un prédateur n'est pas fonction d'une simple propriété physique mais d'un ensemble de facteurs très divers : distance, vitesse, degré de dissimulation (crypticity) et aussi habileté du prédateur à reconnaître et à manipuler rapidement sa proie (importance de l'apprentissage : image de recherche, (cfr. ERICHSEN et al., 1980; GENDRON et STADDON, 1983, p. ex.). On peut donc s'attendre à ce qu'un régime soit varié si les valeurs relatives des proies sont peu différentes, si le prédateur, par un processus d'apprentissage, peut en modifier l'échelle et si le taux de rencontre avec chacune des proies est faible. Il sera au contraire spécialisé si l'ordination des proies n'est pas ambiguë (valeurs relatives très différentes). ESTABROOK et DUNHAM (1976) ont simulé une situation où variaient l'abondance totale de six proies ainsi que les proportions et les valeurs relatives de chacune d'entre elles. Leur modèle est intéressant car la plupart des autres ne font jamais état d'une situation où le prédateur est confronté avec plus de deux proies. Voici leurs conclusions :

- l'abondance relative des différentes proies n'a pas un effet très déterminant sur l'utilisation d'une stratégie;
- l'abondance totale des proies exerce par contre une influence décisive sur la stratégie adoptée : spécialisation sur le type le plus profitable s'il y a beaucoup de proies disponibles;
- si les proies ont des valeurs relatives assez similaires, il faut que l'abondance totale des proies soit très élevée pour que la spécialisation représente la stratégie optimale.

En bref, on peut s'attendre à ce que l'effraie module sa stratégie en fonction de l'abondance de ses proies. Elle aurait plutôt tendance à maximiser le nombre de captures (c'est-à-dire à prendre ce qu'elle rencontre) lorsque la densité de ses proies est faible et à n'opérer un choix en faveur de sa(ses) proie(s) préférée(s) qu'en période d'abondance de nourriture. L'échelle des préférences est-elle étendue chez l'effraie ? A première vue, il ne semble pas. Elle l'est en tout cas nettement moins que chez d'autres rapaces nocturnes de même taille (Asio otus et A. flammeus p. ex.) puisque placée dans les mêmes conditions de milieu, elle montre un régime nettement plus euryphage (HARDY, 1977; LIBOIS, 1977c). Quoiqu'il en soit, même en période d'abondance des proies, il est probable qu'elle maintienne un régime varié : les prédateurs manifestent en effet une propension à capturer des proies bizarres (odd preys) (cfr. MUELLER, 1974) ou voyantes (cfr. KAUFMANN, 1974 a et b). Peut-être peut-on considérer que les items rares sont "bizarres" ou "voyants" pour un prédateur. On sait par ailleurs que malgré un certain attrait pour la nouveauté, le phénomène d'empreinte sur la nourriture ou une certaine expérience précoce ou préalable ont une influence capitale sur la détermination des préférences alimentaires (MUELLER, 1974; CURIO, 1976; CORNELL et PIMENTEL, 1978; JAEGER et RUBIN, 1982). Enfin,

WADDINGTON (1982) fait remarquer que l'adoption de l'hypothèse d'une rencontre simultanée du prédateur avec plusieurs types de proies plutôt que celle de l'hypothèse d'une rencontre séquentielle (sur laquelle sont basés les modèles de régime optimal) aboutit à la prévision d'un régime plus varié, même si la nourriture est abondante. C'est notamment parce que le choix du prédateur dépend dans une plus large mesure des densités relatives des différentes proies disponibles. On ne peut s'empêcher de penser qu'une "rencontre simultanée" devient d'autant plus vraisemblable que la densité de proies est élevée ...

La préférence dépend donc de très nombreux facteurs et ne reste constante ni dans le temps ni dans l'espace.

En conclusion, on peut retenir que si le régime de l'effraie donne une image déformée de la biocénose des petits mammifères qu'elle exploite, il peut, malgré ses distorsions, nous donner à ce sujet de précieuses indications. L'utilisateur de la technique se devra donc de rester prudent dans le choix du mode d'exploitation des données et dans l'interprétation des résultats.

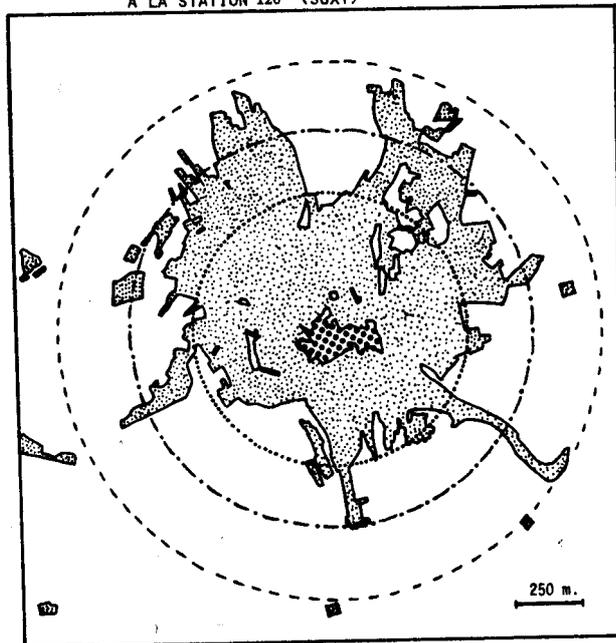
2.6.2. La stratégie d'occupation de l'espace chez la chouette effraie

Selon GEROUDET (1965), le domaine de chasse de l'effraie doit présenter une forte proportion de milieux ouverts (champs, vergers, jardins, friches, marais ...) mais l'oiseau explore aussi les sous-bois, les lisières, les clairières, les rives des ruisseaux. Cette opinion est notamment partagée par VON KNORRE (1973), FAST et AMBROSE (1976) et GLÜTZ et BAUER (1980). On ne sait cependant que très peu de choses sur la façon dont elle utilise son habitat. GEROUDET écrit à ce sujet qu'elle parcourt des itinéraires réguliers où elle s'arrête aux meilleurs postes d'affût. Nous avons vu (§ 2.3.2.) qu'il est permis de penser qu'elle ne chasse pas au hasard mais concentre au cours d'une nuit son activité dans une zone bien déterminée. C'est ce que semble avoir récemment observé MEYLAN (comm. pers.) chez une effraie qu'il a équipée d'un émetteur.

D'autres strigiformes ont été étudiés par radiorepérage et montrent une utilisation non uniforme de leur domaine. Strix varia chasse en chênaie et en forêt mixte de préférence aux aulnaies, aux formations à Thuja occidentalis et aux milieux ouverts (NICHOLLS et WARNER, 1972). Dans le même site, Aegolius acadicus chasse principalement en lisière des forêts de Thuja, évitant les îlots d'Acer saccharum et de Tilia americana qui occupent pourtant le centre de son domaine (FORBES et WARNER, 1974). Cette espèce peut également faire un usage très intensif de toutes petites parties de son domaine vital. HARDY (1977) a montré que les huttes dont les domaines vitaux n'étaient pas entièrement boisés, ne chassaient en terrain découvert que le long de bandes étroites convergeant en un lieu boisé (bosquet) où se situait leur aire. En outre, il a remarqué que plus de 50 % des pointages effectués s'inscrivaient dans une zone de quelques hectares, représentant seulement de 15 à 20 % de la surface du domaine vital.

Il est donc hautement vraisemblable que l'effraie, elle aussi, n'exploite pas son domaine de chasse de manière uniforme ou aléatoire. Dès lors, on s'aperçoit combien l'assimilation du domaine de l'oiseau à un cercle de 1500 m de rayon est une approximation des plus grossières de la réalité. Toutefois, dans l'état actuel de nos connaissances sur cet aspect du comportement de l'effraie, nous ne voyons guère de palliatif à cette imperfection. Sans doute aurions-nous pu faire varier le rayon et examiner les conséquences de cette manipulation sur les résul-

FIG. 2.7 : REPARTITION DES DIFFERENTS MILIEUX
A LA STATION 120 (SUXY)



Remarquer les différences de proportions des principaux types de milieux pour les trois valeurs sélectionnées du rayon (1, 1,5 et 2 km.)

- ☒ Maisons et jardins
- ▨ Prairies
- Forêts

tats obtenus. Il tombe sous le sens, en effet, que les superficies relatives des différents milieux ne restent pas constantes si le rayon varie. Cela est un fait pour certaines stations au moins (fig. 2.7). Si nous avons choisi 1500 m, ce n'est évidemment pas par hasard (voir § 2.4) et le gigantesque surcroît de travail que nous eut imposé la démarche de comparer les résultats obtenus pour des rayons de valeur différente nous paraissait relativement inutile : pour l'analyse des correspondances, nous avons transformé chaque variable initiale en variable discrète à trois modalités au plus. Le découpage, reposant sur une base comparative, réduit fortement les effets des variations du rayon : ANRYS (comm. pers.) a montré qu'en faisant varier le rayon de son aire d'échantillonnage dans un rapport de 1 à 1,4 puis à 2, les descripteurs (surfaces et longueurs) étaient très souvent codés de la même façon dans les trois cas et sinon, qu'ils passaient simplement d'une classe dans la classe voisine, cela n'ayant qu'une incidence très limitée sur le résultat final.

De nouveau, nous devons donc conclure que notre technique pêche par manque de précision et que les résultats devront être commentés avec beaucoup de circonspection.

2.6.3. Une alternative possible ?

Les techniques d'étude de nos petits mammifères sur le terrain ne sont pas légion. L'observation directe est impraticable : les animaux sont petits, nocturnes et vivent dans des milieux où ils sont très bien dissimulés. Celle des traces de leur activité (empreintes, crottes, reliefs de repas, constructions diverses) revêt un caractère anecdotique et pose d'insurmontables problèmes d'identification. Quelques cas particuliers font exception : taupe, campagnol terrestre, Gliridae (voir BANG et DAHLSTRÖM, 1974; LIBOIS, 1977c). Ces techniques ne permettent en aucun cas des estimations fiables des populations (cfr. SPITZ, 1963a, 1969 et TWIGG et BROWN, 1975). La seule méthode alternative que nous devons encore envisager est le piégeage.

SPITZ (1969) fait une revue générale des différentes façons de procéder. Schématiquement, on distingue les méthodes exhaustives : recensement direct par défrichage ou par piégeage total d'une surface et les méthodes basées sur le marquage et la recapture d'individus : piégeages en quadrat ou en ligne.

- Le défrichage

Bien qu'il s'agisse d'une méthode absolue très séduisante, son utilisation reste limitée aux zones herbacées. Comme de surcroît elle nécessite l'utilisation d'enclos coûteux ou d'un personnel important et habile à capturer les animaux, on comprendra aisément qu'on ne puisse y avoir recours systématiquement, d'autant plus que le terrain, une fois recensé, est complètement saccagé.

- Le piégeage total d'une surface donnée

Non moins séduisante que la première, cette technique demande que l'immigration vers la zone piégée soit empêchée ou évaluée pour chaque espèce. Le terrain de recensement doit donc être clôturé soigneusement ou bien l'on doit procéder à des marquages préalables dans toute la zone périphérique de manière à évaluer correctement le taux d'immigration de chaque espèce. A ce point de vue, les inconvénients du piégeage total sont semblables à ceux des piégeages par marquage-recapture.

- Le piégeage par marquage-recapture

Parmi les méthodes d'estimation de la densité de petits mammifères, ce sont incontestablement celles qui se fondent sur le marquage-recapture qui sont les plus "légères". La correction des résultats obtenus le long de lignes-standards (LE LOUARN et al., 1970) par l'application de coefficients allège encore le travail de l'écologiste puisqu'il peut alors éviter le recours au quadrat (voir SPITZ et al., 1974). Ces coefficients doivent toutefois être préalablement déterminés pour chaque espèce et chaque grand type de milieu. Ces méthodes sont aussi les moins destructrices puisqu'elles n'entraînent ni la mise à sac du milieu étudié ni la suppression des animaux : ils DOIVENT être relâchés. Le marquage-recapture implique cependant deux conditions qui ne sont malheureusement pas respectées très souvent :

- * Tous les individus doivent avoir la même chance d'être soumis au marquage. Ce n'est pas souvent le cas : les femelles sont généralement plus actives que les mâles et il existe au sein d'une population des différences individuelles très nettes dans la réaction vis-à-vis des pièges (individus timides et individus francs) (CROWCROFT et JEFFERS, 1961). En outre, il est démontré que l'odeur des pièges affecte dans une large mesure la piégeabilité des animaux, donc les éventuelles estimations de densité (BOONSTRA et KREBS, 1976; MAZDZER et al., 1976). Par exemple, STODDART (1982) obtient une estimation de 62 % plus élevée lorsqu'il prend la peine de nettoyer les trappes après chaque capture !

* Les individus marqués et les autres (non marqués) doivent avoir au cours des piégeages ultérieurs la même probabilité de capture. Bien qu'apparemment vérifiée dans certains cas (SPITZ, 1963b et 1964), cette condition n'est pas toujours remplie et l'admettre comme principe général ferait preuve d'une méconnaissance coupable de variations individuelles du comportement vis-à-vis des pièges : au cours d'une étude (quadrat) portant sur les musaraignes des Hautes-Fagnes, nous avons remarqué que certains animaux n'étaient jamais recapturés bien que piégés au centre de la grille alors que d'autres se faisaient systématiquement reprendre lors de chaque relevé (toutes les deux heures).

A supposer que les inconvénients que nous venons de citer n'aient qu'une influence minime sur le résultat final, le piégeage a, dans notre cas, d'autres désavantages :

- Les pièges n'ont pas tous la même efficacité (cfr. p. ex. PHILLIPS et EAST, 1961; PELIKAN et al., 1977). Il convient donc d'homogénéiser le matériel. C'est facile;
- Certains individus (notamment les musaraignes) meurent dans les pièges. Les calculs de densité sont alors faussés. Pour éviter cela, le piègeur doit assurer le relevé de ses engins toutes les deux heures. Avec un matériel de 150-200 pièges, sa présence sur le terrain sera ininterrompue tout au cours de la session de piégeage;
- Les pièges ne permettent pas de capturer toutes les espèces formant la biocénose des micromammifères. Le muscardin n'est que très difficilement piégeable (SIDOROWICZ, 1959; GAISLER et al., 1977). La musaraigne étrusque, trop légère, échappe à tous les pièges classiques (FONS, 1974). Pour capturer la taupe et les campagnols à moeurs hypogées (Pitymys, Arvicola terrestris), il faut enterrer les trappes; elles deviennent alors inefficaces pour les autres espèces.

Matériel et technique de recensement doivent donc être adaptés à chaque espèce ou groupe d'espèces composant la biocénose. En admettant que cela soit réalisable moyennant du temps, il reste que les résultats doivent être comparables d'un endroit à l'autre. A cet égard, ils peuvent encore être affectés par différentes circonstances :

- Les conditions météorologiques interviennent de façon significative sur l'activité des animaux et donc sur leur piégeabilité (SIDOROWICZ, 1960; DOUCET et BIDER, 1969 et 1974; VICKERY et BIDER, 1981; FONS, comm. pers.; obs. pers.);
- l'abondance des micromammifères connaît d'importantes variations saisonnières et annuelles, qu'elles soient cycliques (voir p. ex. ASHBY, 1967; MYLLYMAKI, 1977 a et b; FINERTY, 1980) ou pseudocycliques comme le montrent GARSID et HOWARD (1981 et 1982).

En bref, un piégeage donne sur la biocénose étudiée des indications tronquées - certaines espèces n'apparaissent pas - et ponctuelles à moins qu'il ne soit répété à intervalles réguliers. Au niveau de perception où nous nous plaçons (celui du secteur, sensu BLONDEL, 1979) on commence à concevoir qu'il soit difficile d'envisager sérieusement l'utilisation d'une technique de capture comme alternative possible.

Le matériel réuni par analyse de pelotes de réjection d'effraie compte 124.185 petits mammifères. Si nous avions dû obtenir ce matériel par piégeages, disposant de 200 pièges (bonne moyenne pour un piègeur)

et sachant que le rendement de capture est de l'ordre de 10 % (*), il ne nous aurait pas fallu moins de 17 années de piégeage ininterrompu ($124.185/200 \times 10 \% = 6.209$ jours) !

Plus réalistement, si nous considérons que pour chacune de nos 186 stations nous avons en moyenne 5 milieux différents à échantillonner et que dans chaque milieu nous posons une seule ligne standard (100 pièges pendant 3 nuits), il nous faut 9 jours par station, c'est-à-dire un total de 1674 jours (4 ans et 7 mois) de piégeage, cette procédure ne permettant de surcroît aucun raffinement (piégeage particulier pour les Pitymys p. ex.).

Compte tenu de l'importance des fluctuations saisonnières et annuelles de la densité de la plupart des espèces de micromammifères, on comprend qu'il soit tout à fait illusoire de tenter, dans de pareilles conditions, de comparer entre eux les résultats des différentes stations.

Sans vouloir dénier toute valeur aux piégeages dans d'autres circonstances (voir JANEAU, 1980, p. ex.), nous pensons qu'à l'échelle où nous nous situons, la seule technique envisageable était l'analyse de pelotes de réjection d'effraie. Certes, nous l'avons vu, cette méthode a ses limites et ses défauts. Nous avons tenté d'en réduire l'influence par notre mode de prélèvement des échantillons qui tempère incontestablement les variations saisonnières, annuelles ou individuelles du régime. Il n'en demeure pas moins que nous devons faire preuve de beaucoup de prudence dans l'interprétation de nos résultats.

2.7. Les traitements statistiques

Nous venons de voir comment l'échantillonnage a été réalisé et comment le paysage de chasse de l'effraie a été décrit. Il nous reste à savoir comment mettre en évidence d'éventuelles relations entre la composition du menu de l'oiseau et le type de paysage dans lequel il chasse, compte tenu des restrictions formulées au paragraphe précédent. Comme nous le verrons plus loin, il n'est pas facile de relier les variations de la proportion des différentes catégories de proies d'une localité à l'autre à l'influence de facteurs écologiques donnés en utilisant des méthodes statistiques simples ou encore moins en se fiant à sa seule intuition. Les résultats que certains de nos prédécesseurs ont obtenus de cette manière ne sont d'ailleurs guère probants (voir introduction). Les facteurs envisagés sont, en effet, souvent imbriqués et saisir la complexité de leurs interactions nécessite le recours à des procédés qui permettent de les considérer simultanément. C'est pourquoi nous nous sommes résolument tournés vers l'utilisation de techniques d'analyse multivariée.

2.7.1. Analyse en composantes principales et analyse des correspondances

Il n'entre pas dans nos intentions de développer ne fut-ce qu'un rappel des fondements mathématiques de ce type de traitement. Le lecteur intéressé pourra se reporter aux ouvrages de LEBART et al. (1977),

(*) En Belgique, nos piégeages nous ont rapporté 1033 animaux en 12063 nuits-pièges (8,6 %); en Corse : 265 animaux en 2366 nuits-pièges (11,2 %).

de LEGENDRE et LEGENDRE (1979) ou de BENZECRI et coll. (1980). Schématiquement, on peut dire que le principe de ces analyses est de créer, à partir de N variables, un hypervolume à N dimensions dans lequel seront situés les Z échantillons. Le procédé est donc purement descriptif. Afin de faciliter l'interprétation de la complexité de cet espace multidimensionnel, celui-ci est projeté sur un plan qui est calculé de manière à représenter la plus grande part possible de l'information contenue dans le nuage à N dimensions. Toutes les variables contribuent à construire les axes factoriels qui définissent les plans successifs mais dans des proportions différentes; chacun des axes factoriels est de surcroît indépendant de chacun des autres (axes orthogonaux). L'interprétation des plans factoriels revient donc à dégager la structure d'un objet (espace écologique dans le cas présent) par l'examen de coupes toutes perpendiculaires entre elles.

La différence fondamentale entre analyse des correspondances et analyse en composantes principales réside en ce que la première travaille sur des tableaux de contingence et la seconde sur des matrices de corrélation linéaire entre variables. Celle-ci ne peut donc prendre en compte que difficilement des variables qualitatives. C'est une des raisons pour laquelle nous lui avons préféré l'analyse des correspondances. Une autre tient au fait que l'analyse des correspondances permet de construire un espace au moyen d'une partie seulement des variables et d'y projeter à titre illustratif l'autre partie. Le comportement de ces variables supplémentaires peut ainsi être examiné dans un univers qu'elles n'ont pas contribué à construire. Dans la mesure du possible, nous avons pratiqué de la sorte : variables du milieu considérées comme actives et variables "animales" comme illustratives. A titre de vérification, nous avons effectué pour le nord de la Belgique et pour la Corse une analyse-contrôle où toutes les variables, y compris les animaux, sont intervenues de façon active. Les résultats sont fort comparables mais l'utilisation des animaux comme variables illustratives exige l'interprétation d'un moins grand nombre de facteurs : le pourcentage cumulé des valeurs propres des cinq premiers axes dans ce cas est supérieur de 5,5 % à celui des cinq premiers axes de l'autre analyse pour la Corse et de 7,4 % pour le nord de la Belgique. Une troisième raison tient aux restrictions que nous avons formulées au § 2.6. L'analyse en composantes principales des données brutes ou légèrement transformées (logarithmes) donnerait en effet un faux sentiment de précision. Le programme d'analyse des correspondances que nous avons utilisé implique le codage des variables car il ne travaille que sur des variables discrètes. Il suffit de choisir un nombre de modalités relativement faible mais susceptible, malgré les imperfections de la méthode, de recouvrir d'assez près la réalité du phénomène étudié. Dans le cas présent, nous avons choisi trois modalités au plus et tenté d'équilibrer leurs effectifs respectifs tout en maintenant à notre division arbitraire une certaine signification biologique. Nos variables "animales" ont donc été scindées en "espèce absente ou faiblement représentée", "espèce présente ou moyennement représentée" et "espèce bien représentée" dans le régime. Les limites de ces catégories sont bien entendu fonction de l'espèce considérée mais cela n'a aucune importance, ni dans le traitement, ni pour l'interprétation. Les variables du milieu ont été découpées suivant le même principe (cfr. § 2.6.2.) : surface ou longueur faible, moyenne ou élevée; descripteur présent ou absent.

2.7.2. La recherche de modèles d'ajustement linéaire

Le but de cette partie du traitement est de rechercher s'il existe parmi les descripteurs du milieu une combinaison linéaire de quelques uns d'entre eux permettant d'expliquer une bonne partie de la

variabilité des paramètres du régime alimentaire. Nous avons soumis nos données à un programme de corrélation pas à pas (procédure STEPWISE/MAXR du logiciel SAS). Ce genre de programme présente l'avantage de ne pas obliger l'utilisateur à choisir a priori les variables explicatives : à chaque étape du calcul, la variable explicative choisie est la plus corrélée avec la variable dépendante, abstraction faite de l'influence des variables déjà sélectionnées lors d'une étape précédente (voir exposé détaillé dans EDWARDS, 1976, p. ex.).

Il importe toutefois de garder à l'esprit les quelques remarques suivantes car elles restreignent l'intérêt des résultats obtenus par cette voie :

- Certaines variables n'ont pas une distribution normale et la transformation logarithmique que nous avons effectuée dans la plupart des cas n'a pas toujours été suffisante pour aboutir à une normalisation parfaite.
- Il se peut que des variables peu corrélées aient entre elles des relations non linéaires. Les modèles ne prennent évidemment en considération que des paramètres dont le coefficient de corrélation linéaire avec la variable dépendante est significatif.
- Les paramètres d'ordre qualitatif n'ont pu être inclus dans les modèles.

Etant donné ces observations, il nous paraît préférable de n'accorder à ces modèles qu'une valeur purement descriptive et non inférentielle. Ceci est d'autant plus souhaitable dans le cas de la Corse et des Pyrénées Orientales, régions où nous ne disposons que d'un trop faible nombre d'échantillons.

En outre, la proportion des proies dans le régime n'étant pas nécessairement reliée de façon simple avec leur abondance sur le terrain, il serait dangereux de considérer ces équations autrement que comme indicatrices de certaines tendances et ce, d'autant plus que nous n'avons aucun renseignement précis sur le domaine de chasse de l'effraie (cfr. § 2.6.2.).

2.7.3. Variables et programmes utilisés

Nous nous bornerons ici à indiquer par des tableaux les différentes variables utilisées dans notre étude et les programmes qui ont servi à les traiter. Ceux-ci ont été mis en oeuvre sur les ordinateurs IBM 158 d'abord, IBM 4341 ensuite du Centre de Calcul et de Traitement de l'Information de l'Université de Liège où ils sont disponibles sous le système STATPROG (MULTM) ou SAS (MULTM, PRINCOMP, STEPWISE). Le programme MULTM d'analyse des correspondances a été mis au point par LEBART et al. (1977). Le logiciel SAS comprend un ensemble de procédures de manipulation de données et de traitements statistiques, dont l'analyse en composantes principales (PRINCOMP) et la régression pas à pas (STEPWISE). Il est très performant, facilement abordable, même par des personnes qui n'ont aucune formation en informatique, et actuellement permet aussi d'accéder à d'autres programmes (MULTM p. ex.) ou à d'autres logiciels (BMDP p. ex.). Les procédures de base du SAS sont décrites dans plusieurs brochures dont le "user's guide" (HELWIG et COUNCIL, 1979).

Tableau 2.14. Variables et programmes utilisés pour la Belgique

Variables "animales"	MULTM		SUD		PRINCOMP	STEPWISE MAXR
	NORD					
Talpa europaea	absent	- 0,3 %	absent	0,25 %	+	+
Sorex "araneus"	20	- 30 %	35	- 45 %	+	+
Sorex minutus	0,7	- 1,5 %	2	- 3 %	+	+
Neomys fodiens	absent	- 0,5 %	0,5	- 1 %	+	+
Neomys anomalus			A / P		+	+
Crocidura leucodon (*)	A / P		A / P		+	+
Crocidura russula	10	- 20 %	4	- 8 %	+	+
Chiroptères	A / P		A / P		+	+
Eliomys quercinus	A / P		A / P		+	+
Muscardinus avellanarius			A / P		+	+
Clethrionomys glareolus	0,3	- 1 %	1	- 2 %	+	+
Microtus arvalis	6,5	- 15 %	15	- 20 %	+	+
Microtus agrestis	6	- 15 %	7	- 10 %	+	+
Arvicola terrestris	0,4	- 1 %	0,5	- 1,2 %	+	+
Pitymys subterraneus	3,5	- 6 %	1,6	- 3,5 %	+	+
Apodemus sp.	4	- 7 %	5	- 8 %	+	+
Apodemus flavicollis			A / P			
Micromys minutus	0,7	- 1,5 %	0,25	- 1 %	+	+
Mus musculus	1,5	- 4,5 %	1	- 2 %	+	+
Rattus sp.	absent	1 %	A / P		+	+
Oiseaux	1,25	- 6 %	0,3	- 1,25 %	+	+

(*) A/P = Absence/Présence

Variables de milieu	MULTM NORD	SUD	PRINCOMP	STEPWISE MAXR
Altitude	40 - 100 m	250 - 380 m		+
Relief	10 - 20 m	22 - 38 m		+
Climat	Subhumide/humide	humide/h.3-4/perhumide 1-2		précipitation: (n.J.hiver; n.J. été)
Mares et étangs	absence - mare - étang	id.		
Carrières et affleurements rocheux	A / P	A / P		
Habitants	650 - 2500 hab.	350 - 2000 hab.		
Soils				
argileux	absence - 10 %	absence - 18 %		
limoneux	absence - 75 %	5 - 20 %		
limoneux peu caillouteux		1 - 15 %		
limoneux caillouteux		absence - 60 %		
limonosableux et sablo-limoneux	absence - 25 %	absence - 10 %		
sablonneux	absence - 15 %			
Surfaces				
champs cultivés	33 % - 50 %	5 % - 20 %		+
prairies	20 % - 33 %	35 % - 50 %		+
incultes (landes)	absence - 1,5 %	id.		+
marais et prés humides	absence - 1 %	absence - 2 %		+
vergers	1,5 % - 6 %	0,25 - 1 %		+
maisons et jardins	5 - 11 %	4 - 8 %		+
peupliers	absence - 1 %			
plantations de conifères	absence - 2 %	5 - 15 %		+ } +
forêt feuillue	1,5 - 10 %	5 - 20 %		+ }
Longueurs				
haies	60 - 100	60 - 110		+ } +
lisières forestières	50 - 140	150 - 250		+
rideaux d'arbres	25 - 50	15 - 25		+
lisières entre milieux ouverts	500 - 630	200 - 300		+
talus en milieux ouverts	50 - 100	50 - 100		+
fleuve		A / P		+ }
ruisseaux milieux ouverts	25 - 75	30 - 60		+ }
ruisseaux milieux fermés	absence - 15	10 - 25		+ }

Tableau 2.15. Variables et programmes utilisés pour la Corse.

	MULTM	STEPWISE/MAXR
Crocidura suaveolens	10 - 17 %	+
Suncus etruscus	1,5 - 5,5 %	+
Eliomys quercinus	A / P	
Apodemus sylvaticus	20 - 45 %	+
Rattus rattus	5 - 10 %	+
Mus musculus	20 - 40 %	+
Oiseaux	2 - 2 %	+
Batraciens	0 - 4 %	+
Insectes	1 - 3,5 %	+
Altitude	100 - 300 m	+
Relief	100 - 135 m	+
Climat (coeff d'Emberger)	semiaride/subhumide/humide	
Température (moy. min. annuel.)		+
Précipitations (moy. annuelle)		+
Terrasses de culture	A/P/Abondance	
Marais ou étang	A / P	
Habitat humain	insignifiant/dispersé/concentré	+
Série phytosociologique de		
Alnus glutinosa (bord des eaux)	A / P	
Myrtus communis	A / P	
Pistacia lentiscus	A / P	
Castanea sativa	A / P	
Pelouses et maquis de l'étage méditerranéen supérieur	A / P	
Surfaces		
Vignes	0 - 5 %	+
Oliviers	A/P/Abondant	+
Plantations fruitières (vergers)	0 - 5 %	+
Landes, pelouses et prairies	10 - 20 %	+
Zones rocheuses	0 - 5 %	+
Maquis bas	30 - 45 %	+
Maquis haut	10 - 25 %	+
Forêt	1 - 10 %	+
Champs	1 - 5 %	+
Longueurs		
Hales	10 - 40	+
Lisières	360 - 500	+
Fleuve	A / P	+
Ruisseaux		
temporaires	40 - 80	+
permanents	10 - 25	+

Tableau 2.16. Variables et programmes utilisés pour les Pyrénées Orientales

Variables	PROGRAMMES	MULTM	STEPWISE (MAXR)
Talpa europaea		P/A	
Sorex "araneus"		P/A	
Sorex minutus		P/A	
Neomys sp.		P/A	
Crocidura russula		> ou < 25 %	+
Crocidura suaveolens		P/A	+
Suncus etruscus		P/A	+
Glis glis		P/A	
Eliomys quercinus		P/A	
Clethrionomys glareolus		P/A	
Microtus arvalis		P/A	
Microtus agrestis		> ou < 10 %	+
Microtus nivalis		P/A	
Arvicola sapidus		P/A	
Pitymys duodecimcostatus		P/A	+
Pitymys pyrenaicus		P/A	
Apodemus sp.		> ou < 15 %	+
Micromys minutus		P/A	
Mus musculus		P/A	+
Mus spretus		P/A	+
Mus spretus + musculus		> ou < 10 %	+
Mus/Mus + Apodemus			+
Rattus sp.		P/A	+
Oiseaux		> ou < 5 %	+
Amphibiens		P/A	
série phytosociologique de Quercus ilex		P/A	
id. de Q. pubescens (stations non édaphiques)		P/A	
id. de Fagus sylvatica		P/A	
id. de Pinus silvestris		P/A	
id. de Alnus glutinosa (bord des eaux)		P/A	
Arundo donax		P/A	
Forêt		P/A	+
Maquis		P/A	+
Vergers		P/A	+
Vignes		P/A	+
Champs et prés		P/A	+
Maisons et jardins			+
Hâies		P/A	+
Lisières			+
Fleuve		P/A	
Etang		P/A	
Marais		P/A	
Terrasses de culture		P/A	
Ruisseaux temporaires (milieux ouverts/milieux fermés)			+] +
Ruisseaux permanents (" " " ")			+] +
Lisières + haies			+
Relief		plaine/colline	+
Altitude		> ou < 500 m	+
Habitat humain*		10	+
Climat**		sec/humide	+
Précipitations			+

* : voir § 2.5.3.3.

** : voir tableau 2.13b. (annexe)