

UNIVERSITE DE NEUCHÂTEL  
FACULTE DES SCIENCES

**LES RELATIONS ENTRE LA MOULE ZEBREE  
DREISSENA POLYMORPHA (PALLAS)  
ET LES OISEAUX AQUATIQUES**

**THESE**

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel pour  
obtenir le grade de docteur ès Sciences  
par

**Jean-Carlo Pedrolì**

licencié ès Sciences

Travail ayant bénéficié de subsides de la Basler Stiftung für biologische  
Forschung, de la Fondation Dr. Joachim de Giacomi, Bâle,  
de la Fondation J.-P. Schnorf, Zurich et de la Station ornithologique suisse,  
Sempach.

Juli 1981

# IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Les relations entre la Moule zébrée *Dreissena polymorpha* (Pallas) et les oiseaux aquatiques

de Monsieur Jean-Carlo Pedroli

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

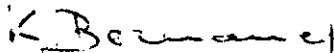
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,  
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs C. Vaucher, W. Matthey, E. Fuchs  
(Sempach) et A. Tamisier (Arles)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 2 juillet 1981

Le doyen:



K. Bernauer

TABLE DES MATIERES

	page
I. <u>Introduction</u>	1
II. <u>Le lac de Neuchâtel</u>	2
II.1. Description sommaire du lac	2
II.2. Quelques caractéristiques de la faune et de la flore de la zone littorale	3
III. <u>Matériel et méthodes</u>	4
III.1. Etude de la population de la Moule zébrée	4
III.2. Etude des populations hivernales d'oiseaux aquatiques	5
III.2.1. Recensements généraux	5
III.2.2. Recensements sur le lac de Neuchâtel	7
III.3. Analyse du régime alimentaire des oiseaux aqua- tiques se nourrissant de la Moule zébrée	8
III.4. Etude de l'activité du Fuligule morillon	10
III.5. La bioénergétique du Fuligule morillon sur le lac de Neuchâtel	13
III.6. Evaluation de l'impact des oiseaux aquatiques sur les populations de Moules zébrées du lac de Neuchâtel	14
IV. <u>Essais des découvertes originales</u>	15
V. <u>La biologie de la Moule zébrée</u>	18
V.1. Résumé des connaissances actuelles	18
V.2. Contribution originale	20
V.2.1. Introduction	20
V.2.2. Reproduction	20
V.2.3. Croissance et mortalité	20
V.2.4. Densités, structure de la population, bio- masse et valeur calorifique de la Moule zébrée	21
V.2.5. Composition et valeur calorifique de la Moule zébrée	23
V.2.6. Discussion	25
VI. <u>Les populations hivernales d'espèces fréquentes d'oiseaux aquatiques consommateurs de la Moule zébrée</u>	26

	II	
	page	
VI.1.	Introduction	26
VI.2.	Les populations hivernales de la zone palé- arctique occidentale	27
VI.2.1.	Fuligule milouin	27
VI.2.2.	Fuligule morillon	28
VI.2.3.	Garrot à oeil d'or	28
VI.2.4.	Foulque macroule	29
VI.2.5.	Canard colvert	29
VI.3.	Importance de la Suisse comme centre d'hivernage	30
VI.3.1.	Introduction	30
VI.3.2.	Fuligule milouin, Fuligule morillon, Garrot à oeil d'or, Foulque macroule	30
VI.3.3.	Canard colvert	30
VI.4.	Evolution de la population hivernale en Suisse depuis 1952	31
VI.4.1.	Fuligule milouin	31
VI.4.2.	Fuligule morillon	31
VI.4.3.	Garrot à oeil d'or	31
VI.4.4.	Foulque macroule	32
VI.4.5.	Canard colvert	32
VI.4.6.	Grèbe huppé	32
VI.5.	Evolution de la population hivernale de 13 lacs en Suisse	32
VI.5.1.	Introduction	32
VI.5.2.	Fuligule milouin	33
VI.5.2.1.	Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse	33
VI.5.2.2.	Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée	33
VI.5.2.3.	Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée	34
VI.5.3.	Fuligule morillon	34
VI.5.3.1.	Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse	34
VI.5.3.2.	Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée	34
VI.5.3.3.	Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée	35

	page	
VI.5.4.	Garrot à oeil d'or	35
VI.5.4.1.	Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse	35
VI.5.4.2.	Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée	35
VI.5.4.3.	Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée	36
VI.5.5.	Foulque macroule	36
VI.5.5.1.	Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse	36
VI.5.5.2.	Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée	36
VI.5.5.3.	Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée	37
VI.5.6.	Canard colvert	37
VI.5.6.1.	Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse	37
VI.5.6.2.	Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée	37
VI.5.6.3.	Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée	38
VI.5.7.	Grèbe huppé	38
VI.5.7.1.	Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse	38
VI.5.7.2.	Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée	38
VI.5.7.3.	Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée	39
VI.6.	Discussion	39
VII.	<u>Population hivernale des canards marins malacophages</u>	44
VII.1.	Introduction	44
VII.2.	Fuligule milouinan	45
VII.3.	Eider à duvet	45
VII.4.	Macreuse brune	46
VII.5.	Macreuse noire	46
VII.6.	Discussion	46
VIII.	<u>Phénologie des Fuligules morillon, milouin et milouinan sur le lac de Neuchâtel</u>	47

	IV
	page
VIII.1. Introduction	47
VIII.2. Fuligule morillon	48
VIII.3. Fuligule milouin	48
VIII.4. Fuligule milouinan	49
VIII.5. Discussion	49
IX. <u>Le régime alimentaire des oiseaux aquatiques se nourrissant de la Moule zébrée</u>	52
IX.1. Introduction	52
IX.2. Oiseaux non consommateurs de la Moule zébrée	52
IX.3. Fuligule morillon	52
IX.4. Fuligule milouin	53
IX.5. Foulque macroule	53
IX.6. Canard colvert	54
IX.7. Analyses isolées de quelques oiseaux consommateurs de Moule zébrée	54
IX.8. Discussion	54
X. <u>Etude étho-écologique du Fuligule morillon sur le lac de Neuchâtel</u>	57
X.1. Introduction	57
X.2. Activité diurne	58
X.3. Activité nocturne	59
X.4. Activité individuelle	59
X.5. Le rythme des activités	60
X.6. Durée moyenne des différentes activités	61
X.7. Nombre annuel d'unité canard jour sur les trois lieux de stationnement du lac de Neuchâtel	62
X.8. Les dérangements entraînant le vol	62
X.9. Variations annuelles des effectifs sur les lieux de stationnement du lac de Neuchâtel	63
X.10. Discussion	64
XI. <u>Bioénergétique du Fuligule morillon sur le lac de Neuchâtel</u>	69
XI.1. Introduction	69
XI.2. Equations générales	70
XI.3. Dépenses énergétiques calculées sur la base du cycle journalier	71

	page
XI.4. Energie d'existence	71
XI.5. Discussion	72
XII. <u>La prédation de la Moule zébrée par les oiseaux aquatiques</u>	73
XII.1. Introduction	73
XII.2. Taille des Moules zébrées consommées par les Fuligules morillon, milouin, la Foulque et le Canard colvert	74
XII.3. Taille des Moules zébrées consommées par le Fuligule morillon par hiver et par place de nourrissage en fonction de la population présente en automne	75
XII.4. Evolution de la structure de la population de la Moule zébrée et taille des mollusques consommés par le Fuligule morillon comme moyen d'évaluation de l'effet de prédation	76
XII.5. Unités de prédation des oiseaux aquatiques sur le lac de Neuchâtel	77
XII.6. L'impact des oiseaux aquatiques sur la biomasse de la Moule zébrée dans le lac de Neuchâtel	77
XII.7. Discussion	78
XIII. <u>Conclusions</u>	80
REMERCIEMENTS	85
BIBLIOGRAPHIE	87

## I INTRODUCTION

Pour la profane comme pour le spécialiste, les mécanismes naturels sont relativement stables, les phénomènes d'évolution agissant très lentement et de manière imperceptible. Cette situation existe également dans le domaine de l'ornithologie; il y a cependant un certain nombre de cas très limités pour lesquels des changements rapides, parfaitement perceptibles à l'échelle d'une vie humaine existent. Parmi les plus spectaculaires chez nous ces derniers 30 ans on peut citer l'extension de l'aire de nidification de la Grive litorne Turdus pilaris (L.), et de la Tourterelle turque Streptopelia decaocto (Frisvaldsky), la conquête d'espaces nouveaux chez l'Étourneau Sturnus vulgaris (L.), et de la Mouette rieuse Larus ridibundus (L.).

L'augmentation massive des oiseaux aquatiques hivernants suite à l'apparition de la Moule zébrée Dreissena polymorpha Pallas dans notre pays est également un cas d'évolution rapide. Curieusement, presque tous ces changements, parce qu'ils surprennent probablement, font rarement l'objet d'études détaillées. Pour ce qui est de la Moule zébrée et des oiseaux aquatiques, seules des analyses relativement sommaires ont été envisagées. (Géroudet, 1966; Jacoby et Leuzinger, 1972; Leuzinger et Schuster, 1970.)

La mise sur pied du présent travail avait pour but d'analyser dans le détail les relations entre le mollusque et les oiseaux aquatiques. Deux questions fondamentales étaient posées, à savoir l'influence du mollusque sur les oiseaux aquatiques et à l'inverse, celle des oiseaux sur le mollusque. Nous verrons plus loin que sur le plan alimentaire certaines espèces d'oiseaux aquatiques ne se nourrissent localement que du mollusque. Cette monophagie constitue une relation très simplifiée entre proie et prédateur, ce qui a été une des conditions favorables pour analyser dans le détail les conséquences directes de la mise à disposition d'une nouvelle source de nourriture pour les oiseaux aquatiques, s'agissant de leur augmentation en nombre, de leur phénologie, de leur activité ou de leur bio-énergétique.

## II LE LAC DE NEUCHÂTEL

### II.1. Description sommaire du lac

Le lac de Neuchâtel fait partie d'une grande région à lacs d'Europe qui était autrefois recouverte par les grands glaciers des Alpes. Dans cette contrée, les lacs de Neuchâtel, Bienne et Morat autrefois réunis, ont été nommés les lacs subjurassiens parce que situés au pied de la chaîne de montagne du Jura, tout à l'extérieur de l'arc alpin. Celui de Neuchâtel, (coordonnées du centre de figure 46° 53' 23'' de lat N et 6° 51' 36'' de long E) est à 429,3 m d'altitude. Avec 38,3 km de longueur, 8,1 km de largeur maximale, il est le plus grand des lacs subjurassiens. Sa surface est de 214,6 km<sup>2</sup>, son volume d'eau de 13,77 km<sup>3</sup>, sa profondeur moyenne de 64,2 m et sa profondeur maximale de 153 m. Le bassin versant du lac est de 2672 km<sup>2</sup>, trois affluents principaux se jettent dans le lac, la Thielle, la Broye et l'Areuse, tous ayant un débit moyen d'environ 13 m<sup>3</sup>/s (figure 1). L'émissaire unique, la Thielle a un débit moyen de 53 m<sup>3</sup>/s, le séjour moyen des eaux dans le lac étant de 8 ans et 82 jours.

La topographie sous lacustre est formée de deux vallées principales séparées par une croupe. Les différentes zones bathymétriques du lac font ressortir une importante zone littorale, caractéristique favorable pour les oiseaux aquatiques plongeurs:

	Zone littorale 0 - 9 m	Zone des talus 10 - 109 m	Zone profonde 110 - 153 m
Surface (km <sup>2</sup> )	58,86	104,84	57,44
% de la surface totale du lac	26,6	47,4	26,0

Le climat ainsi que les facteurs physico-chimiques de l'eau ont été abondamment étudiés par Quartier (1948) Sollberger (1974) et Jorjoc (1976, 1977, 1978 et 1979) pour plus de détails, nous renvoyons le lecteur à ces travaux.

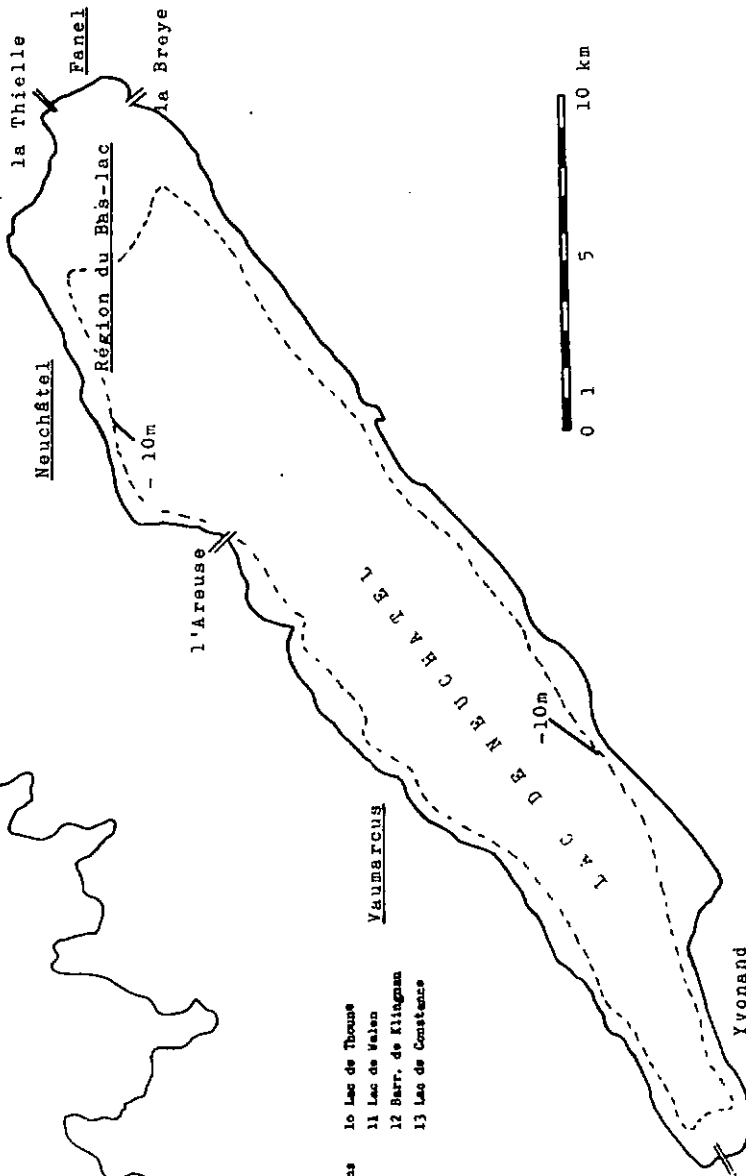
Figure 1: La Suisse, situation générale des principaux plans d'eaux servant de lieu d'hivernage pour les oiseaux aquatiques;

Le lac de Neuchâtel - esquisse géographique



0 50 km

- |                    |                          |                      |
|--------------------|--------------------------|----------------------|
| 1 Lac Léman        | 6 Lac des Quatre cantons | 10 Lac de Thouze     |
| 2 Lac de Neuchâtel | 7 Lac de Zurich          | 11 Lac de Velen      |
| 3 Lac de Bienna    | 8 Lac de Sempach         | 12 Barr. de Klingnau |
| 4 Lac de Morat     | 9 Barr. de Niederried    | 13 Lac de Constence  |
| 5 Lac de Zoug      |                          |                      |



## II.2. Quelques caractéristiques de la faune et de la flore de la zone littorale

On distingue essentiellement deux types de substrats dans la zone littorale: les sables et limons (50,84 km<sup>2</sup>) ainsi que les galets et graviers (8,02 km<sup>2</sup>). Les premiers sont d'origine ancienne ou récente, tandis que les autres sont fossiles, d'origine fluvioglaciaire, les affluents actuels ne formant que des deltas de peu d'importance. Nous verrons par la suite que les zones de galets sont de première importance pour les peuplements de la Moule zébrée. Pour le lac de Neuchâtel on distingue trois zones: Bas-lac, Yvonand et Vaumarcus (figure 1). L'ensemble de la zone riveraine du lac a subi de profondes modifications dues à l'activité humaine (remblais, ports, etc.), cependant, la nature du sol sous lacustre est pratiquement restée inchangée.

Un des facteurs climatiques important pour les oiseaux aquatiques hivernant, est le gel du lac. Le lac n'a gelé complètement que 17 fois depuis 1033, la dernière fois en 1879/80 (Sollberger, 1974). Le gel d'une partie de la zone littorale par contre est beaucoup plus fréquent. Ce phénomène est presque régulier dans la région du Bas-lac entre fin décembre et fin janvier (figure 2) (d'après Poux, comm. écrite).

Les macrophytes du lac ont été étudiées par Lachavanne et Perfetta, (non publié).

Relevons simplement, comme c'est le cas pour la plupart des autres lacs de Suisse, que Potamogeton pectinatus (L.) est la principale espèce formant les herbiers.

La faune profonde a fait l'objet d'études au début de ce siècle (Monard, 1920 ; Robert, 1921 ; Mauvais, 1927).

Nous mentionnerons encore que selon Quartier (1965) le lac compte 36 espèces de poissons et que 62 espèces d'oiseaux aquatiques ont été observées dont 16 nicheuses (excepté Ardeidae et Liricolae) d'après Poux, (comm. écrite).

Les activités humaines sur le lac pouvant avoir une influence sur l'avifaune sont: la navigation de plaisance de plus en plus abondante (10'430 bateaux en 1970), la pêche amateur et professionnelle et la chasse. Leurs influences seront précisées dans les chapitres ultérieurs.



### III MATERIEL ET METHODE

#### III.1. Etude de la population de la Moule zébrée

Cette étude a été avant tout faite par échantillonnage. En automne et au printemps 1975 et 1976 des échantillons ont été prélevés sur une zone du Bas-lac puis de 1977 à 1979 sur les trois zones de galets du lac de Neuchâtel (Bas-lac, Yvonand, Vaumarcus), à des profondeurs allant jusqu'à 9 m. Chaque échantillon déterminé au hasard avait une surface de  $1/3 \text{ m}^2$ , délimité par un cerceau métallique. Des plongeurs prélevaient sur une épaisseur de 20 cm toutes les pierres à l'intérieur de l'échantillon, chaque pierre étant susceptible d'être le support de mollusques. Au laboratoire, les Moules zébrées ont été détachées. La densité a été déterminée par le dénombrement de tous les individus supérieurs à 1 mm. La biomasse fraîche a été établie en pesant les mollusques de chaque échantillon après trois heures d'égouttage sur un tamis. La biomasse sèche a été établie sur quelques échantillons qui ont été placés en étuve à  $60^{\circ}\text{C}$  jusqu'à poids constant. Deux de ces échantillons ont été envoyés à l'institut de production animale, Ecole polytechnique fédérale, Zurich, pour la détermination de la composition chimique et la valeur calorifique de la Moule zébrée. (Analyse d'après Weender-Méthode, Naumann et Basaler, 1976). Chaque année un faible nombre d'échantillons ont été prélevés sur le sable à la périphérie des zones de galets. Ces données ont été groupées pour l'ensemble du lac et des années où nous avons déterminé la densité et la biomasse fraîche. Au printemps 1976, la biomasse fraîche de l'ensemble de la faune du fond de chaque prélèvement a également été déterminée. La structure de la population de la Moule zébrée de la plupart des échantillons a été établie. Pour ce faire, chaque individu a été mesuré dans sa longueur maximale, ceci jusqu'à une précision du millimètre.

Pour étudier la croissance du mollusque, nous avons immergé à fin juin 1976 des cages grillagées à mailles de 10 mm/10 mm renfermant une tuile, sur une zone de galets par 5 m de profondeur. La grosseur des mailles permettait la pénétration de jeunes individus de l'année à l'intérieur de la cage et leur fixation sur la tuile, ce qui nous a permis de suivre leur croissance. Pour la croissance des individus plus âgés, des

mollusques plus grands de dimension connue ont été enfermés dans ces cages. Celles-ci ont été relevées en octobre 1976 et 1977. La croissance de la Moule zébrée a enfin été étudiée en aquarium, avec une eau non filtrée provenant de 42 m de profondeur.

### III.2. Etude des populations hivernales d'oiseaux aquatiques

#### III.2.1. Recensements généraux

Nous avons pris en considération des données très générales sur l'ensemble de la zone paléarctique occidentale et des données plus précises sur la Suisse entière et séparément sur 13 lacs suisses. Lorsque cela a été possible l'analyse a porté sur les espèces suivantes: Grèbe huppé Podiceps cristatus (L.), Canard colvert Anas platyrhynchos (L.), Fuligule milouin Aythya ferina (L.), Fuligule morillon Aythya fuligula (L.), Fuligule milouinan Aythya marila (L.), Garrot à oeil d'or Bucephala clangula (L.), Macreuse brune Melanitta fusca (L.), Macreuse noire Melanitta nigra (L.), Eider à duvet Somateria mollissima (L.), et Foulque macroule Fulica atra (L.)

La population hivernale a été déterminée sur la base des recensements hivernaux qui sont organisés par les associations d'ornithologues de la manière suivante: les plans d'eau de chaque région sont divisés en secteurs, chacun d'entre eux étant attribué à des observateurs volontaires. A date fixe, ces dernières années le week-end le plus proche du 15 janvier, tout secteur était parcouru et les espèces d'oiseaux aquatiques dénombrées. Les avantages et inconvénients de tels recensements ont déjà été évoqués ailleurs (Burckhardt, 1958; Leuzinger, 1964). Rappelons ici les points essentiels. Le fait que les recensements s'effectuent à date fixe évite les comptages à double, cependant cette situation présente le désavantage d'être fortement influencée par les conditions météorologiques du moment, qui lorsqu'elles sont défavorables (neige, pluie, brouillard, vent) contribuent à sous-estimer les nombres.

Il est vrai que d'après les directives des organisateurs, ces recensements peuvent en cas de mauvais temps s'étaler sur

15 jours; cependant, dans bon nombre de cas, les dénombrements s'effectuent le week-end prévu, même s'il y a des conditions défavorables. Par ailleurs la qualité variable des observateurs contribue à fournir des données peu homogènes.

L'ensemble de ce matériel qui nous a été mis à disposition par la Station ornithologique suisse est toutefois suffisamment bon pour permettre de déceler les principales tendances évolutives des différentes populations d'oiseaux au cours des hivers.

D'une manière générale, il faut souligner que la détermination d'une population hivernale sur la base d'un seul dénombrement paraît hasardeuse. Le but d'une telle analyse était cependant destiné à déceler les tendances évolutives d'une population au cours des hivers.

Pour la zone paléarctique occidentale, les recensements hivernaux ont été faits à partir de janvier 1967; seules les données de 1967 à 1973 ont été analysées (Atkinson-Willes, 1974), c'est de ce travail que nous tirerons nos informations numériques. Précisons que si la majorité des régions d'Europe centrale ont été recensées de manière précise chaque année, il n'en est rien pour de vastes étendues d'autres pays où seuls des pointages sporadiques existent. A l'échelle de la zone paléarctique occidentale, ces recensements donnent une idée de l'importance de la population de chaque espèce ainsi que ses zones de concentration hivernale.

Pour la Suisse, les recensements hivernaux existent depuis l'hiver 1951/52. Avant janvier 1967, ils n'ont pas toujours été effectués à date fixe, de plus un certain nombre de secteurs n'ont pas été parcourus à chaque fois. A l'échelle nationale, les valeurs numériques obtenues reflètent cependant de manière fidèle les tendances évolutives de chaque espèces.

Pour les 13 lacs étudiés individuellement, afin d'analyser l'évolution précise des effectifs, nous n'avons tenu compte que des recensements effectués à date fixe sur l'ensemble du plan d'eau. Ainsi dans certains cas les données remontent à 1950/51, dans d'autres à 1966/67 seulement. Nous n'exposerons pas les données chiffrées pour les lacs de Constance, celles-ci ayant déjà fait l'objet de publications de synthèse (Schuster, 1975, 1976a, 1976b).

Nous avons déjà fait allusion aux données des recensements hivernaux qui constituaient un matériel de qualité peu homogène. C'est la raison pour laquelle nous avons renoncé à effectuer une analyse statistique poussée.

Pour l'ensemble de la Suisse et les lacs colonisés par la Moule zébrée, nous avons toutefois comparé les moyennes des populations hivernales avant et après l'apparition du mollusque ceci à l'aide du test t.

Nous avons dans chacun des cas considéré la limite de l'apparition du mollusque dans un lac deux ans après la première découverte. En effet, c'est à partir de ce laps de temps que la Moule zébrée peut constituer une ressource alimentaire appréciable pour les oiseaux aquatiques. Il faut cependant souligner que la précocité de la première découverte doit varier d'un lac à un autre.

III.2.2. Recensements sur le lac de Neuchâtel

Une grande partie de ce travail étant consacrée aux relations entre la Moule zébrée et les oiseaux aquatiques sur le lac de Neuchâtel, il s'est rapidement révélé que les données des recensements hivernaux étaient insuffisantes pour une telle étude. Aussi avons-nous effectué des recensements complémentaires pour le Fuligule milouin, Fuligule morillon, Fuligule milouinan et le Garrot. Pendant les hivers 1975/76 à 1976/77 des dénombrements bi-mensuels ont été effectués sur l'ensemble du lac à l'aide d'un télescope 32x et un compteur manuel.

En 1977/78, afin de supprimer toute omission ou tout comptage à double, les recensements ont été effectués par photo aérienne, grâce à la collaboration du Département militaire fédéral. Un survol complet du lac en une heure était suffisant pour saisir toute la population hivernale. Ces recensements ont été effectués une fois par mois; nous n'avons tenu compte que du Fuligule milouin et Fuligule morillon, espèces les plus abondantes et qui étaient facilement identifiables lors de l'examen des photos aériennes à la loupe binoculaire. (figure 3). Ces recensements nous ont permis de suivre les changements de lieux de concentration des canards sur le pourtour du lac. Ils nous ont également permis d'établir la phénologie de certaines espèces.

Figure 3: Photo aérienne d'une bande de Fuligules morillon  
au repos sur le lac de Neuchâtel.

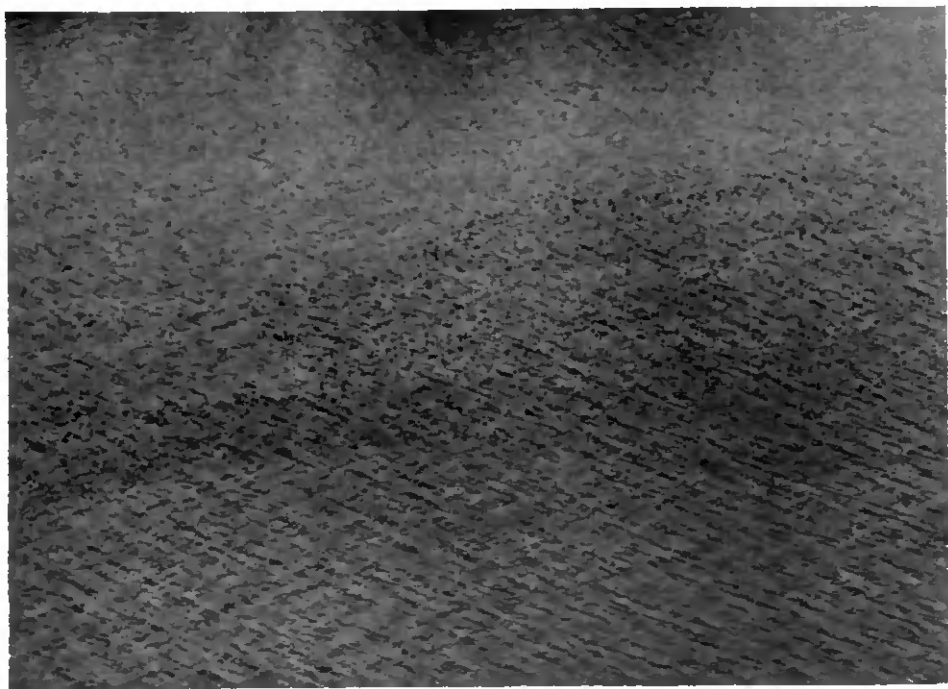


Photo: Service de l'aviation militaire, Dübendorf

Selon plusieurs auteurs, l'évolution du sex ratio d'une espèce au cours d'une année est une donnée complémentaire à l'analyse de la phénologie. Ainsi, lors de nos recensements du lac, lorsque les oiseaux étaient relativement proches du bord, nous avons choisi un certain nombre d'individus au hasard, dont nous avons identifié le sexe. Cette situation était cependant relativement rare et c'est la raison pour laquelle nous avons groupé nos données par mois, ceci pour obtenir des échantillons significatifs, comme le suggère Willi (1970). La détermination du sexe par observation à distance du plumage d'un oiseau peut conduire à des erreurs. (Bauer et Glutz, 1969; Willi, 1970).

Pour notre travail, nous avons pu obtenir 597 individus de Fuligule morillon noyés dans des filets de pêcheurs dont le sexe a pu être déterminé anatomiquement. Les filets étaient tendus sur plusieurs centaines de mètres et à des profondeurs allant de 2 à 15 m. Les animaux pris accidentellement constituent un échantillon à notre avis plus représentatif que les méthodes habituelles (observations, tableaux de chasse, capture dans les nasses), puisque les oiseaux ont été pris pendant leur processus normal d'alimentation. Ces données avec celles provenant des observations visuelles permettront d'intéressantes comparaisons.

### III.3. Analyse du régime alimentaire des oiseaux aquatiques se nourrissant de la Moule zébrée

Le système digestif des oiseaux que nous avons analysés est formé de l'oesophage, suivi de l'estomac, comprenant d'abord le proventricule ou estomac glandulaire, puis du gésier ou estomac musculaire, pour aboutir à l'intestin.

Dans la plupart des cas, des fragments de nourriture sont identifiables jusque dans le gésier. Cependant son temps de passage dans l'oesophage où la digestion n'intervient pratiquement pas est très rapide, il est plus lent dans le proventricule et très lent dans le gésier et le tube digestif. Les anciens auteurs ont analysé ensemble et indifféremment tous les matériaux qui proviennent de l'oesophage, du

proventricule ou du gésier. Swanson et Bartonek (1970) ont très justement démontré qu'une telle manière de faire conduisait à sous-estimer des nourritures de consistance molle (larves, oligochètes) et à surestimer celle présentant des parties résistantes (mollusques, graines). Ces auteurs suggèrent d'analyser séparément les contenus de l'oesophage, du proventricule et du gésier et tiennent pour plus proche de la réalité les données provenant de l'oesophage exclusivement. Nos analyses ont été effectuées selon cette méthode. Nos données proviennent essentiellement d'oiseaux aquatiques noyés dans des filets de pêcheurs, quelques individus ont été tirés pendant la chasse.

On peut relever que le matériel obtenu à partir d'oiseaux noyés est de qualité nettement supérieure à ceux tirés à la chasse. Ces oiseaux en effet, se capturent pendant leur activité alimentaire, d'où un très faible pourcentage d'individus n'ayant pas de traces de nourriture, alors que les oiseaux tirés sont tués la plupart du temps pendant leur période de repos et comprennent une forte proportion d'individus sans nourriture. De plus, au moment du tir des oiseaux des phénomènes de rejet de nourriture surviennent et biaisent ainsi le contenu réel du système digestif au moment de la mort de l'oiseau. Tel ne semble pas être le cas avec les individus noyés.

Plusieurs collègues m'ont demandé de tester l'efficacité des différents types de filets pour la capture des oiseaux. Pour de nombreuses raisons, nous avons dû renoncer à une telle étude. Nous pouvons toutefois indiquer que la majorité des oiseaux se sont pris dans des filets de fond, tendus de nuit, ayant 2 m de haut, 50 mm de maille et dont la toile était construite avec du monofil en nylon de 16/100 mm de diamètre. Nos analyses ont porté sur les espèces suivantes :

Grèbe huppé	26	individus
Grèbe à cou noir	1	"
Cormoran	3	"
Canard colvert	39	"
Sarcelle d'hiver	6	"
Canard chipeau	1	"
Canard siffleur	1	"
Fuligule milouin	58	"

Fuligule morillon	597 individus
Garrot à oeil d'or	2 "
Macreuae brune	1 "
Eider	2 "
Harle bièvre	6 "
Goéland argenté	1 "
Mouette rieuse	5 "
Foulque	34 "

A sa capture, chaque individu a été étiqueté et congelé immédiatement. L'extraction de la nourriture a été faite en laboratoire où le contenu de l'oesophage a été séparé de celui du proventricule et du gésier. L'analyse s'est faite selon des méthodes classiques :

- séparation et identification des espèces;
  - mesure de leur volume;
  - fréquence de chaque espèce par rapport au nombre total d'oiseaux analysés (Swanson, Krapu, Bartonek, Serie et Johnson, 1974).
- Nous ne présentons que les résultats détaillés pour les oiseaux chez lesquels la Moule zébrée a été trouvée comme nourriture. Pour le Fuligule morillon, ces résultats sont présentés pour chaque hiver, alors que pour les autres espèces, faute de matériel, nous avons dû grouper nos données pour l'ensemble de la période de prélèvements qui étaient de 1975/76 à 1978/79. Chaque Moule zébrée entière a été mesurée dans sa longueur maximale, ceci jusqu'à une précision du millimètre. Pour un certain nombre d'espèces nous avons ainsi pu déterminer la taille des Moules zébrées consommées. Pour le Fuligule morillon, grâce à l'abondance du matériel nous avons pu diviser nos données par année et par zone de galets échantillonnée. Ceci nous permettra de comparer la taille des Moules zébrées consommées par cette espèce avec l'évolution de structure de la population de chaque zone de galets.

#### III.4. Etude de l'activité du Fuligule morillon

Le Fuligule morillon se concentre en bandes sur des places de repos ou de nourrissage bien précises qui sont pour le lac de Neuchâtel les suivantes :

- zone de galets de Vaumarcus (place de nourrissage et de repos)
- zone de galets d'Yvonand (place de nourrissage et de repos)

zone de galets du Bas-lac (place de nourrissage)

Réserve ornithologique du Fanel (place de repos)

Les observations des deux dernières régions ont été groupées, car ce sont les mêmes oiseaux qui se reposent de jour au Fanel et s'alimentent de nuit sur la zone de galets du Bas-lac.

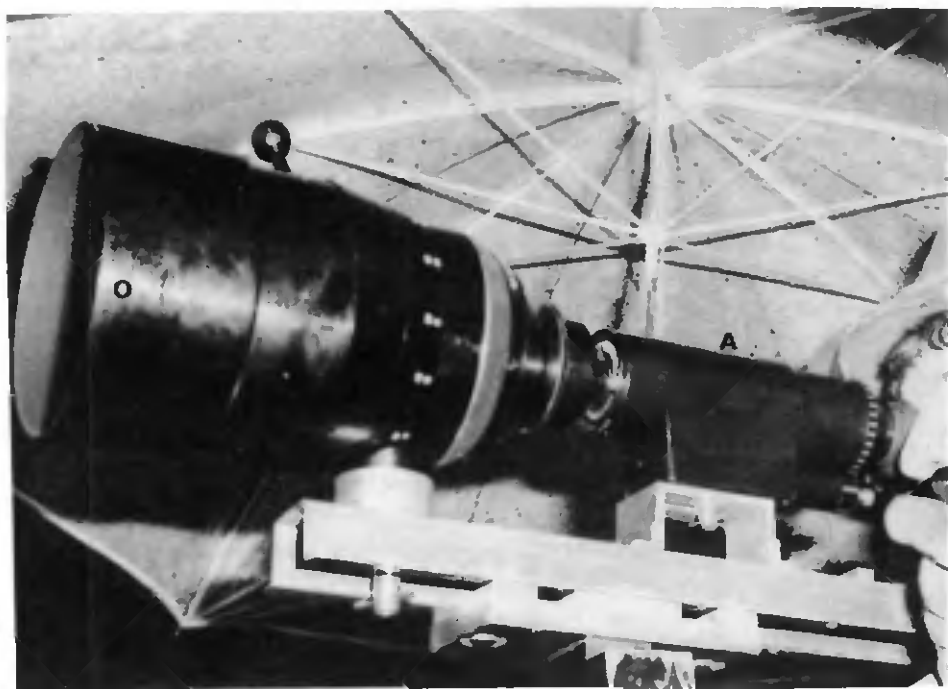
La partie diurne du cycle journalier a pu être établie en 1976/77 et 1977/78 pour les trois zones de concentration des canards, Vaumarcus, Yvonand et Bas-lac. Sur le terrain, toutes les 15 à 30 minutes, à l'aide d'un télescope, le comportement individuel de 100 canards pris au hasard d'une bande, était identifié et enregistré sur dictaphone, les catégories de comportement étant : repos, nettoyage, nstation, plongée (temps passé sous l'eau). Les observations se sont échelonnées pendant toute la durée de l'hivernage dans des conditions météorologiques variées qui n'entravaient pas l'observation. La partie nocturne du cycle journalier a été faite pendant l'hiver 1977/78 selon le même procédé : l'appareillage utilisé étant un tube à amplificateur de lumière (voir figure 4) :

- partie électronique fabriquée par RCA, USA; pouvoir d'amplification environ 40 000 X, cathode S 20;

- partie optique fabriquée par Zoomar, RFA; objectif 180 mm, ouverture 1 : 1,3. Celui-ci nécessite toutefois une certaine lumière résiduelle ce qui a limité la zone d'observation possible à celle de Neuchâtel, les régions de Vaumarcus et d'Yvonand étant trop sombres. Dans le but d'obtenir une image plus générale du cycle de l'espèce en hivernage dans notre pays, nos investigations se sont étendues en 1978/79 au Léman, lac colonisé par la Moule zébrée où, devant Ouchy, nous avons pu obtenir le cycle journalier complet de l'espèce, ainsi qu'au barrage de Niederried, plan d'eau non colonisé par le mollusque où par manque de lumière, seule la partie diurne du cycle a pu être obtenue. L'ensemble de ces observations nous ont apporté le comportement de l'ensemble d'une bande de canards, comportement exprimé en % de chacune des activités. Nos résultats proviennent de l'observation de 1279 groupes de 100 canards qui se répartissent de la manière suivante :

	observation diurne	observation nocturne
Lac de Neuchâtel		
Bas-lac	402	106
Vaumarcus	251	-
Yvonand	203	-

Figure 4: Tube amplificateur de lumière.



O : objectif 180 mm, 1:1,3

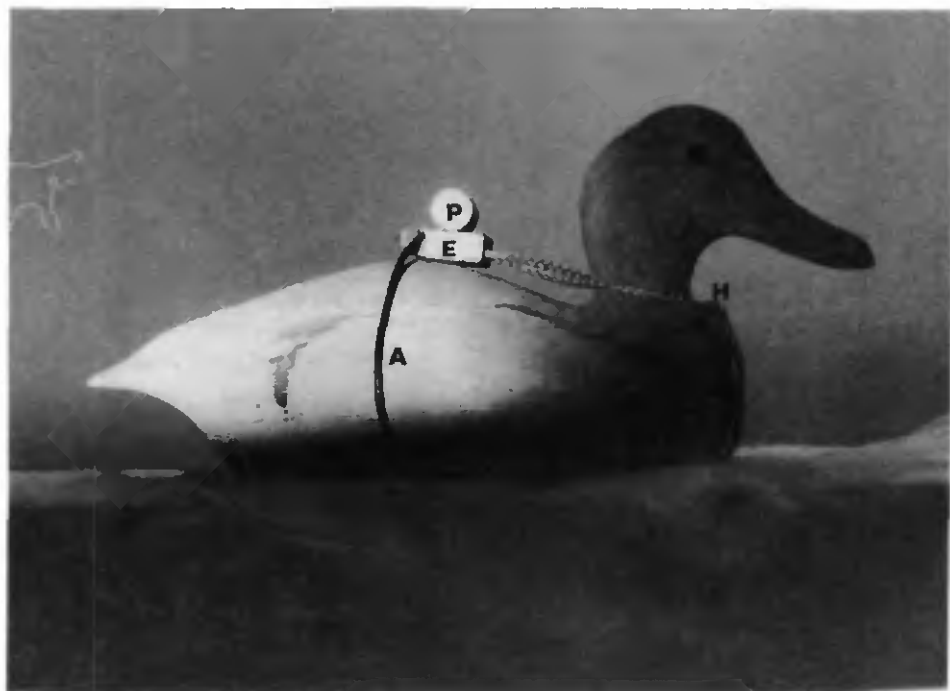
A : tube amplificateur 1 x 40 000

Photo E. Dubois, Dombresson

	observation diurne	observation nocturne
Lac Léman, Ouchy	145	66
Barrage de Niederried	106	-

Avec un programme de téléométrie, nous avons fondé des espoirs pour obtenir des données concernant l'activité précise de certains individus. Les émetteurs utilisés ont été fabriqués dans les ateliers électroniques du Groupement pour l'armement du Département militaire fédéral. Ils comprenaient l'émetteur proprement dit, placé sur le dos de l'animal, une antenne circulaire qui était fixée autour du corps en arrière des ailes ainsi qu'un harnais reliant l'antenne au cou de l'oiseau (voir figure 5). Les Fuligules morillon passant une très grande partie de leur existence sur l'eau, s'alimentant par plongée sous l'eau, il nous est très rapidement apparu qu'un corps étranger tel qu'un émetteur, pouvait perturber considérablement le comportement de l'espèce. Les premiers émetteurs construits pesaient 26 g et ont dû être abandonnés parce que trop lourds. Les suivants de 19 g, ne semblaient pas perturber l'oiseau. Cependant la très faible différence d'émission sur et sous l'eau, ont rendu impossible la détermination précise de l'activité d'un individu. Dans l'ensemble, peu de renseignements utilisables ont pu être obtenus grâce à la téléométrie; un perfectionnement de la méthode pourtant prometteuse aurait nécessité des mises au point trop longues pour être envisagées dans ce travail. Pour l'étude de l'activité d'individus, nous avons dû nous résoudre à effectuer des observations visuelles. Nous avons concentré ces efforts pendant la nuit, période qui, comme nous le verrons, est de loin la plus importante pour l'espèce. Pour ces observations nous n'avons pris en considération que les individus présentant au moins 5 changements d'activité. Lors de nos enregistrements toutes les 15 à 30 minutes de l'activité des bandes de Fuligules morillon, nous n'avons pas pris en considération le vol, activité qui était dans la plupart des cas provoquée par des dérangements intervenant trop sporadiquement. Cependant, entre les enregistrements toutes les 15 à 30 minutes, nous restions sur place, ce qui nous a permis pendant 232 heures d'observations continues, de noter l'activité de vol, sa durée ainsi que son origine.

Figure 5: Poaition de l'émetteur sur l'oiseau.



A : antenne

E : émetteur

P : pile

H : harnais de fixation

L'occupation annuelle de chacune des places de nourrissage ou de repos a été calculée sur la base des recensements bi-mensuels du lac, en admettant qu'un canard séjournant un jour représentait une unité canard jour. L'évolution des effectifs pour ces mêmes zones au cours des hivers 1975/76 à 1977/78 a également été établie sur la base de ces recensements.

### III.5. La bioénergétique du Fuligule morillon sur le lac de Neuchâtel

Les dépenses énergétiques d'un organisme vivant dépendent entre autre de son poids. Nous admettons ici un poids moyen de 700 g pour le Fuligule morillon. Les premières valeurs seront calculées d'après des équations très générales sur les dépenses énergétiques d'un oiseau (Kendeigh in King, 1974; King, 1974), qui sont ici les moins précises.

Aschoff et Pohl (1970), King (1974), déterminent les dépenses énergétiques à l'aide des cycles journaliers d'une espèce en définissant, sur la base d'expérimentations en laboratoire, le coût énergétique de chaque activité comme multiple du métabolisme basal. (Métabolisme basal = dépense énergétique d'un oiseau dans l'obscurité au repos et dans le stade post-absorbantif).

A l'aide de nos résultats sur l'activité quotidienne du Fuligule morillon en hiver, nous parviendrons à déterminer d'une manière plus précise les dépenses énergétiques journalières de l'espèce.

Une troisième valeur importante est la dépense en énergie d'existence, calculée sur des oiseaux gardés en captivité et présentant des variations de poids inférieures à 5%.

Celle-ci a été déterminée au laboratoire avec un mâle (554 g) et une femelle (531 g) que nous avons nourris exclusivement avec la Poule zébrée\*. Les oiseaux ont été capturés dans la nature, placés dans des bassins de 1,5 m de diamètre et remplis de 0,65 m d'eau à 20° C, la température du local étant de 18° C. Chaque oiseau a subi une période d'adaptation de 15 jours en laboratoire puis la durée de l'expérience a été de 17 jours et de 24 jours pour le mâle et la femelle respectivement. La quantité de nourriture était pesée et distribuée quotidiennement pour le calcul des valeurs énergétiques, les données du chapitre V ont été utilisées.

\* il s'agit d'individus immatures ce qui explique les faibles poids.

Les oiseaux utilisés tant pour les expériences de télémétrie que pour la détermination de l'énergie d'existence ont été capturés dans la nature au moyen de nasses (figure 6). Celles-ci ont été placées dans une eau de 1 m de profondeur; les oiseaux ayant été appâtés avec du maïs en grain. Le rendement d'une nasse est moyen, puisqu'elle a permis la capture de 1 - 6 individus par jour.

### III.6. Evaluation de l'impact des oiseaux aquatiques sur les populations de Moules zébrées du lac de Neuchâtel

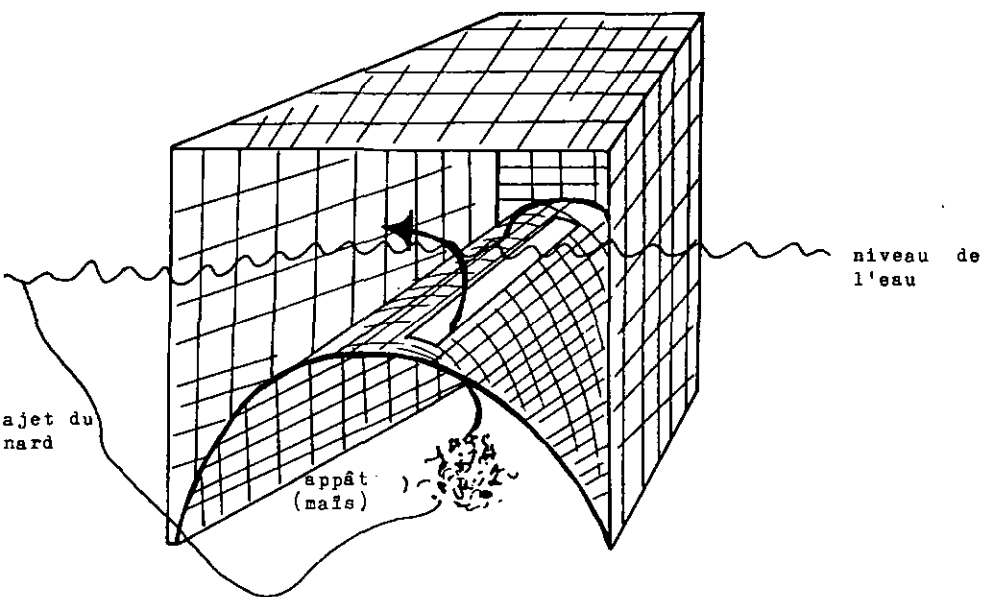
a) Méthode indirecte: nous comparerons pour les hivers 1975/76 à 1978/79 pour la région du Bas-lac 1977/78 et 1978/79 à Yvonand l'évolution de la structure de la population de la Moule zébrée trouvée dans nos échantillons avec les différentes classes de dimensions de mollusques consommées par les oiseaux aquatiques.

b) Méthode directe: sur la base des échantillons nous calculerons la biomasse totale des Moules zébrées accessible aux oiseaux aquatiques, ceci pour l'ensemble du lac et pour les différentes zones de nourrissage. La profondeur maximale accessible aux oiseaux a été admise comme étant de 9 m. Ces résultats seront mis en parallèle avec la consommation du mollusque par les oiseaux aquatiques qui a été calculée de la manière suivante:

a) Un oiseau séjournant un jour sur le lac de Neuchâtel et se nourrissant à 100 % de Moule zébrée consomme 1,2 kg de mollusque (= 1 unité de prédation). Le nombre et la durée de séjour des Fuligules morillon, milouin, milouinan a été déterminé sur la base de nos propres dénombrements; pour le Garrot, la Foulque et le Canard colvert, nous avons pris les données des recensements hivernaux.

b) La proportion de Moule zébrée consommée par les différentes espèces a été admise comme 100 % pour les Fuligules morillon, milouin et milouinan et le Garrot, comme 65 % pour la Foulque et 40 % pour le Canard colvert.

Figure 6: Schéma de la nasse ayant servi à la capture des oiseaux aquatiques plongeurs.



#### IV. ESQUISSE DES DECOUVERTES ORIGINALES

Avant de présenter les résultats de notre travail et de les discuter, il nous est apparu nécessaire d'en esquisser les découvertes originales.

Cette étude a essentiellement envisagé les relations entre la Moule zébrée, une proie, et une série de prédateurs, des oiseaux aquatiques. Les investigations qui ont porté sur la biologie de la Moule zébrée sont restées relativement limitées, puisque nous avons considéré le mollusque essentiellement comme une ressource alimentaire des oiseaux aquatiques. Nous avons toutefois pu mettre en évidence que la Moule zébrée constitue pour les oiseaux une nourriture du point de vue énergétique de qualité moyenne, recherchée surtout du fait de son abondance. Pour le lac de Neuchâtel, ce ne sont essentiellement que quatre générations qui y vivent simultanément. L'abondance et la croissance de chacune d'entre elles est déterminée par les conditions de la première année de leur existence où la thermique de l'eau semble jouer un rôle prépondérant. Ainsi les densités et structures de population du mollusque sont très difficiles à expliquer, ce d'autant plus que des migrations chez les jeunes individus ne sont pas exclues.

A l'aide des recensements hivernaux, nous avons analysé l'évolution de la population hivernale du Fuligule morillon, du Fuligule milouin, du Garrot à œil d'or, de la Foulque, du Canard colvert et du Grèbe huppé; ceci à l'échelle de la zone paléarctique occidentale de la Suisse et de 13 de ses lacs parmi les plus importants. L'apparition de la Moule zébrée est à l'origine d'une très forte augmentation des effectifs du Fuligule morillon et Fuligule milouin et d'une sensible augmentation chez le Garrot et la Foulque. La légère augmentation observée chez le Canard colvert et le Grèbe huppé sont à mettre sur le compte d'autres facteurs. Une analyse plus poussée des données nous a montré que pour les lacs colonisés par la Moule zébrée, l'ampleur et le temps de réaction de chacune des espèces d'oiseaux au mollusque était similaire, quelle que soit l'année de son apparition.

Nous avons également mis en évidence que le plus grand nombre

d'individus hivernant sur les lacs colonisés par la Moule zébrée ne provenaient pas des lacs de notre région aujourd'hui non colonisés, mais vraisemblablement de pays plus lointains. De plus, malgré l'augmentation explosive du nombre de Fuligules morillon et milouin passant l'hiver chez nous, leur population nicheuse en Suisse n'a pratiquement pas varié.

Une analyse similaire a été effectuée pour des canards marins malacophages hivernant chez nous. Le Fuligule milouinan, l'Eider, la Macreuse brune et la Macreuse noire. Il en ressort que le Fuligule milouinan et l'Eider présentent une certaine réaction à l'apparition de la Moule zébrée, tandis que les nombres d'hivernant des deux Macreuses ne semblent pas varier beaucoup. Toutes ces espèces restent avant tout des hivernants le long des côtes marines, leur apparition dans les eaux continentales de l'Europe centrale n'étant que d'une ampleur limitée.

La phénologie du Fuligule morillon, du Fuligule milouin et du Fuligule milouinan a été envisagée sur le lac de Neuchâtel, ceci après l'apparition de la Moule zébrée.

L'analyse de nos résultats et la comparaison avec des études antérieures ont montré qu'autrefois les lacs de nos régions accueillait des oiseaux hivernant ainsi que pendant une courte période, des individus de passage. Avec la Moule zébrée, la proportion d'hivernant a sensiblement augmenté, laissant penser que les oiseaux autrefois de passage, grâce à une nouvelle et abondante ressource alimentaire ont tendance à rester plus longtemps chez nous. La comparaison au cours de l'hiver de l'évolution du sex ratio chez le Fuligule morillon à l'aide d'individus observés dans le terrain et d'autres noyés accidentellement dans des filets de pêcheurs, a montré que les observations visuelles conduisaient à une sous-estimation importante de la proportion de mâles. En effet, pendant l'hiver, quantité d'immatures ont encore un plumage se confondant avec celui des femelles.

Un vaste matériel a permis de déterminer avec précision le régime alimentaire des principales espèces d'oiseaux consommateurs de la Moule zébrée sur le lac de Neuchâtel. Comparé au régime alimentaire que toutes ces espèces ont dans d'autres régions, il ressort clairement que la proportion de mollusque, à cause de la présence de la Moule zébrée, est dans notre cas

beaucoup plus élevée que normalement. Pour le Fuligule morillon et le Fuligule milouin, on constate même une alimentation presque exclusivement à partir du mollusque.

Le Fuligule morillon, l'espèce de canard plongeur la plus abondante de Suisse en hiver a fait l'objet d'une étude étho-écologique détaillée. L'analyse de l'activité sur deux lacs colonisés par la Moule zébrée et sur un lac non colonisé, ont montré que l'alimentation est presque exclusivement nocturne, alors que le repos est diurne. Partout l'activité alimentaire était régulière pendant l'ensemble de la nuit. L'étude détaillée du rythme des différentes activités a fait ressortir de nombreuses similitudes avec d'autres espèces de canards en hivernage. Nous avons également tenté d'expliquer les raisons de l'évolution au cours de trois hivers des effectifs du Fuligule morillon sur les places de nourrissage et de repos principales du lac de Neuchâtel. Ce sont surtout les perturbations nocturnes et diurnes, engendrant l'envol fréquent des oiseaux qui déterminent la qualité d'une place de nourrissage ou de repos. Ainsi, il est apparu que plus une place était perturbée, moins elle hébergeait un grand nombre de canards, ceci malgré d'importantes ressources alimentaires en Moules zébrées dans la région. Nous avons également envisagé la bioénergétique du Fuligule morillon en déterminant d'abord au laboratoire l'énergie d'existence. Les dépenses énergétiques quotidiennes dans la nature ont ensuite été obtenues à partir de nos observations sur le cycle journalier de l'espèce et d'extrapolations de données de la littérature. Les résultats font ressortir que le Fuligule morillon, oiseau s'alimentant par plongée, a un besoin énergétique élevé. Il est vraisemblable que le bilan entre l'énergie gagnée par l'alimentation et celle dépensée pour la recherche de la nourriture n'est que légèrement favorable. Cette situation rend l'espèce sensible à tout accroissement des dépenses énergétiques notamment les perturbations.

Nous avons enfin dressé pour le lac de Neuchâtel, un bilan quantitatif de l'effet de prédation des populations d'oiseaux aquatiques hivernant sur la Moule zébrée. Nos résultats montrent qu'à l'échelle du lac, l'effet de prédation est faible, localement sur les places de nourrissage, il est un peu plus important.

Il est apparu comme vraisemblable que les principales causes de variation de la biomasse et de la structure de la population de la Moule zébrée sont extérieures à la pression de prédation des oiseaux aquatiques.

## V. LA BIOLOGIE DE LA MOULE ZEBREE

### V.1. Résumé des connaissances actuelles

La Moule zébrée est un mollusque lamellibranches d'eau douce de l'ordre des Eulamellibranches et appartenant à la famille des Dreissenidae. Sa coquille est équivalve et inéquilatérale. Ses deux flancs ont une carène bien marquée, la couleur de fond est jaune crème, avec plusieurs bandes brunes transversales lui donnant l'allure zébrée, d'où son nom français.

La Moule zébrée est un mollusque filtreur vivant dans les lacs, lacs de barrages au cours d'eau à débit lent. Elle est abondante jusqu'à 25 m de profondeur, quelques individus isolés ont été trouvés même au-delà de 50 m. Grâce à des filaments sécrétés par la glande du byssus, la grande majorité des individus vit fixée sur un substrat solide. Ainsi, les zones de galets que constituent des dépôts fluvioglaciaires sont souvent complètement recouvertes du mollusque; il n'est pas rare que les densités atteignent plusieurs milliers d'individus par m<sup>2</sup>. Sur le sable, l'espèce est moins abondante; des coquilles vides de mollusques, des objets solides isolés, constituent ici le substrat de fixation de la Moule zébrée; il y a alors souvent formation d'un nodus, "grappe" d'individus fixés les uns sur les autres.

Les sexes sont séparés et la fécondation externe des ovules a lieu en été. Des oeufs éclosent des larves vellicères libres, cas unique chez les Lamellibranches d'eau douce. Elles vivent au milieu du plancton pendant quelques semaines, puis se laissent tomber au fond, où après une métamorphose, elles acquièrent la morphologie d'une moule adulte.

Avant les dernières glaciations, la Moule zébrée était largement répandue en Europe. Avec l'apparition des glaciers, l'espèce a été repoussée dans les affluents de la mer Noire et de la mer Caspienne. Vers la fin du 18<sup>ème</sup> siècle, s'amorça

de cette région une colonisation rapide en direction de l'ouest, dont la cause est le développement de la navigation fluviale.

1771	Volga
1790	Danube (Hongrie)
1824	Docks de Londres
1827	Embouchure du Rhin
1828	Embouchure de l'Elbe
1840	Copenhague
1860	Seine et Loire
1934	Lac Balaton
1962	Lac Léman
1966	Lac de Constance et de Zurich
1967	Lac de Neuchâtel et lac de Morat
1969	Lac de Bienne
1972	Lac de Zoug
1974	Lac des Quatre cantons

Pour les lacs de Suisse, qui ne font pas partie du système de navigation fluviale européen, la colonisation n'a été que très tardive. Ce phénomène est à mettre en rapport avec l'intensification de la navigation de plaisance, où les transports de bateaux d'un lac à un autre sont fréquents.

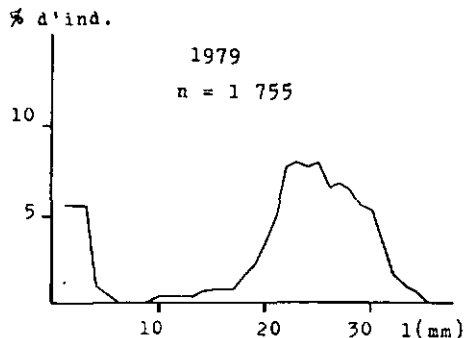
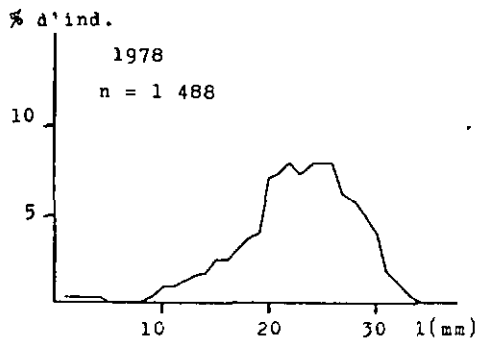
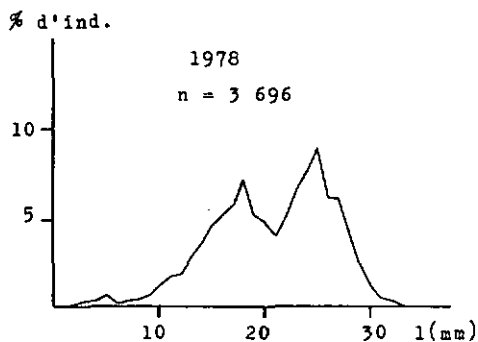
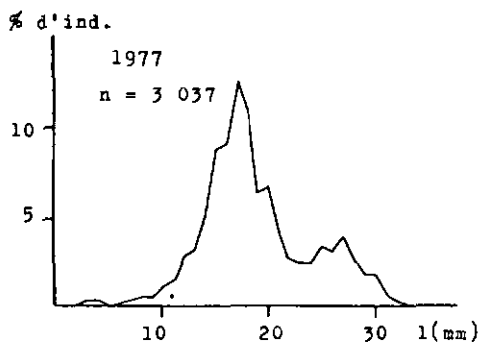
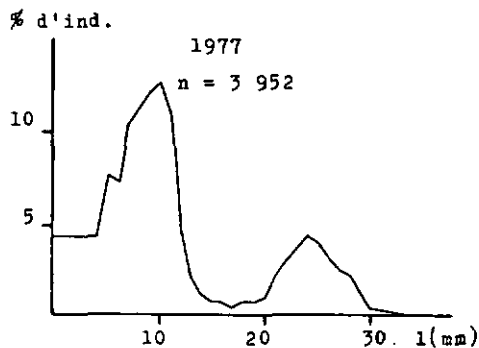
De nombreuses études signalent les inconvénients de la présence de la Moule zébrée dans un lac: pénétration des larves dans le réseau d'eau potable, obstruction de canalisations, alourdissement de coques de bateaux; par leur carène tranchante, fréquents dégâts aux filets de pêcheurs. Plusieurs méthodes efficaces ont été mise au point pour détruire localement le mollusque.

A l'échelle d'un lac cependant, de telles interventions sont impossibles et les fluctuations de population du mollusque dépendent exclusivement des facteurs naturels de régulation. Ces derniers ne sont aujourd'hui que très mal connus, cependant parmi eux, chacun s'accorde à dire que les oiseaux aquatiques plongeurs sont les principaux prédateurs du mollusque.

Figure 8: Structure de la population de la Moule zébrée dans la région de Yvonand, lac de Neuchâtel. (d'après échantillonnages)

AUTOMNE

PRINTEMPS

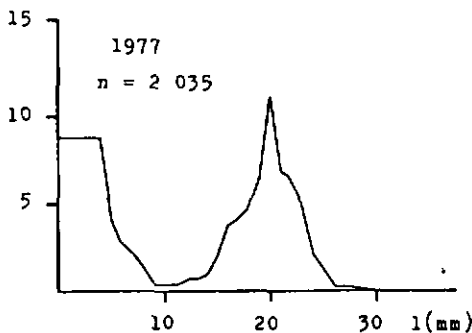


**Figure 9:** Structure de la population de la Moule zébrée dans la région de Vaumarcus, lac de Neuchâtel. (d'après échantillonnages)

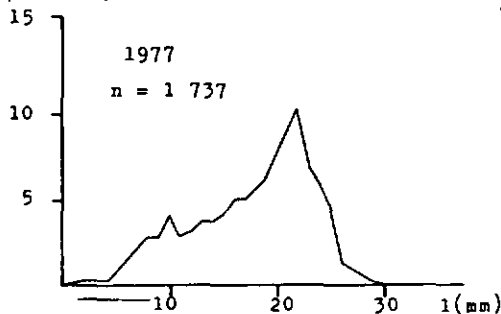
AUTOMNE

PRINTEMPS

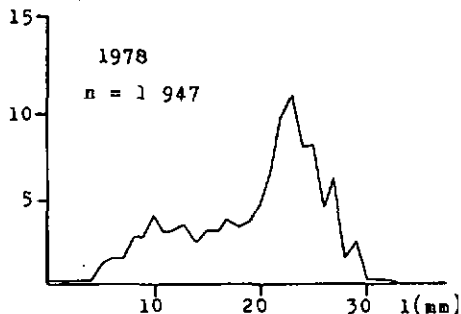
% d'ind.



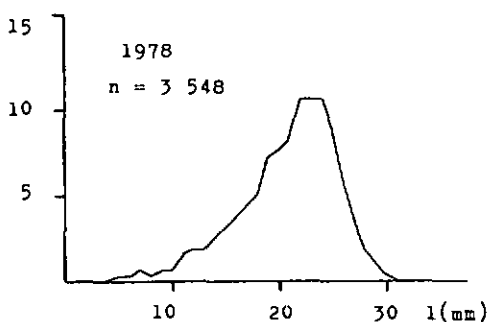
% d'ind.



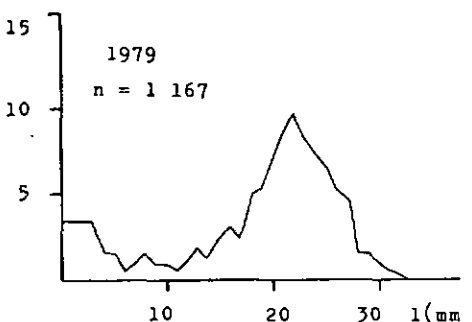
% d'ind.



% d'ind.



% d'ind.



## V.2. Contribution originale

### V.2.1. Introduction

Dans le cadre d'une étude sur des relations entre une proie et des prédateurs dans un milieu donné, un certain nombre d'informations essentielles quant à la biologie locale de la proie sont indispensables. Le présent chapitre expose pour la Moule zébrée du lac de Neuchâtel, les résultats concernant la reproduction, la croissance, la mortalité, la densité, la biomasse et la composition chimique.

### V.2.2. Reproduction

L'importance du succès de la reproduction d'une année a été mise en évidence à partir des échantillonnages de printemps où nous avons dénombré les Moules zébrées inférieures à 8 mm, individus qui peuvent être généralement considérés comme jeunes (Pedroli, 1978). La quantité de jeunes présents dans un échantillon ainsi que leur proportion par rapport au nombre total d'individus varie considérablement d'une année à l'autre. (tableau 1). Pour une même année des variations entre les trois zones étudiées existent également, cependant, dans une moindre mesure. On peut relever que la reproduction a été très favorable en été 1976 puisque les maxima sont observés dans les trois zones étudiées.

### V.2.3. Croissance et mortalité

Les résultats concernant la croissance et la mortalité de la Moule zébrée, effectués en cages grillagées ont déjà été publiés (Pedroli, 1978). Pour la génération née en 1978, un accroissement de la longueur pendant les quatre premiers mois a été de 1,38 mm par mois, les individus atteignant une dimension moyenne de 5,53 mm et maximale de 11 mm. La génération née en 1977 a un accroissement après quatre mois beaucoup plus faible, de 0,48 mm par mois, la dimension moyenne étant de 1,94 mm, et la dimension maximale de 5 mm.

Tableau 1 Densité et abondance relative de *Moulea zébrées* inférieures à 8 mm dans le lac de Neuchâtel.

	printemps 1976 n = 13 ind/m <sup>2</sup> % d'ind par échantillon	printemps 1977 n = 18 ind/m <sup>2</sup> % d'ind par échantillon	printemps 1978 n = 20 ind/m <sup>2</sup> % d'ind par échantillon	printemps 1979 n = 24 ind/m <sup>2</sup> % d'ind par échantillon
8as-lac	6,9 1,4	358,2 70,0	60,8 14,7	8,4 13,1
Yvonand		291,0 51,5	11,5 2,5	34,5 17,7
Vaumarcus		126,6 43,5	20,0 8,2	23,7 16,3

La croissance dans les cages grillagées des individus plus âgés et mesurant entre 18 et 35 mm a été constante en 1976 et 1977, soit de 0,13 mm par mois. Après 10 mois, ces individus qui sont dans la troisième année, connaissent une mortalité élevée.

Les études effectuées parallèlement, en aquarium alimenté par de l'eau non filtrée de 45 m de profondeur, n'ont montré, après 16 mois, aucun accroissement des individus; de plus, les individus dépassant 18 mm de longueur connaissent également une mortalité élevée.

#### V.2.4. Densités, structure de la population, biomasses et valeurs calorifiques de la Moule zébrée

Les échantillonnages de Moules zébrées effectués dans le lac de Neuchâtel montrent que l'espèce a une répartition contagieuse, la moyenne des densités étant voisine d'un écart type. Ces densités, très variables (tableaux 2 et 3), sont de ce fait difficiles à interpréter; avec l'évolution de la structure de la population nous tenterons de dégager les éléments les plus importants (figures 7,8 et 9).

En automne 1976 et au printemps 1977 dans les trois régions, une très forte proportion de jeunes individus nés durant l'été 1976 étaient présents. Au Bas-lac, la densité augmente sensiblement, ceci malgré la forte diminution d'individus âgés, présents en automne 1975 et au printemps 1976; à Vuarmarcus, ces individus plus âgés sont relativement bien représentés, alors qu'à Yvonand ils sont même plus abondants que les jeunes individus.

Sur les trois zones étudiées, en automne 1977 et au printemps 1978, les jeunes nés en 1977 font presque défaut. La génération 1976 est bien représentée cependant, les individus plus âgés sont encore et toujours plus abondants. Toutes les régions présentent des densités relativement élevées.

En automne 1978, pour chaque région, la génération née en 1976 est la plus abondante, les jeunes issus de l'été 1978 sont absents. Au printemps 1979 en revanche, on constate que partout la présence de jeunes individus est forte, jeunes vraisemblablement nés en 1978, ceci malgré leur absence en

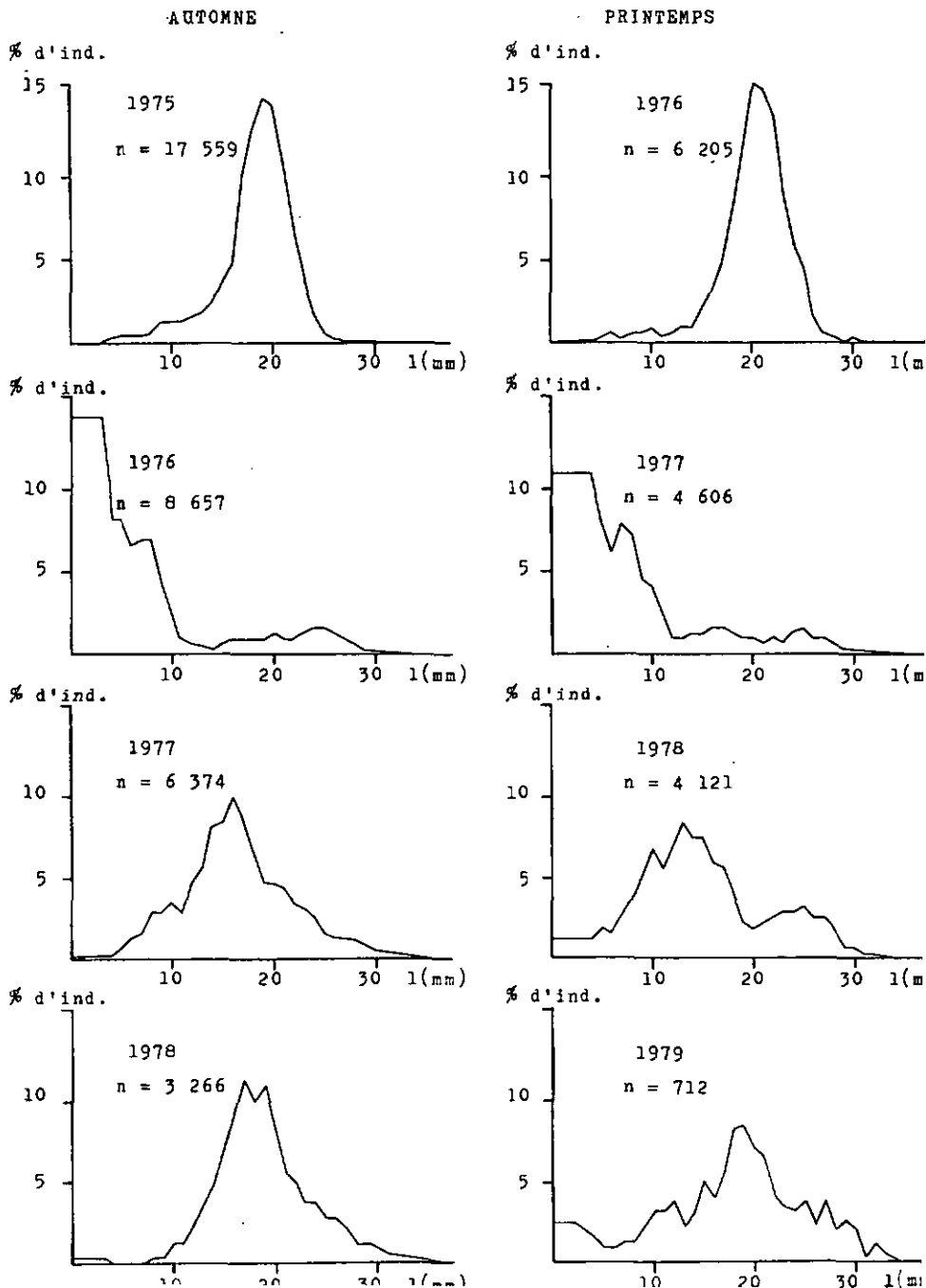
Tableau 2 Densité de la Moule zébrée sur les principales zones de galets du lac de Neuchâtel (ind/m<sup>2</sup>)

	n	moyenne	écart type
<u>Bas-lac</u>			
Automne 1975	29	1818,9	2139,6
Printemps 1976	13	1433,3	1550,9
Automne 1976	10	2598,0	2499,3
Printemps 1977	18	1587,7	1126,3
Automne 1977	23	2803,6	1466,9
Printemps 1978	20	1366,5	1216,5
Automne 1978	24	1770,3	1589,4
Printemps 1979	24	182,7	164,7
<u>Yvonand</u>			
Printemps 1977	14	2061,9	1653,9
Automne 1977	20	2455,8	1550,1
Printemps 1978	16	1554,3	1386,6
Automne 1978	18	633,9	726,9
Printemps 1979	18	544,3	742,9
<u>Vaumarcus</u>			
Printemps 1977	14	1086,8	747,8
Automne 1977	17	1547,3	2005,7
Printemps 1978	16	739,2	805,5
Automne 1978	16	1504,8	1032,6
Printemps 1979	16	512,4	656,1

Tableau 3 Biomasse fraîche de la Moule zébrée sur les principales zones de galets du lac de Neuchâtel ( $g/m^2$ )

	n	moyenne	écart type
<u>Bas-lac</u>			
Automne 1975	29	1728,6	2028,0
Printemps 1976	13	1664,7	1612,8
Automne 1976	10	455,5	535,5
Printemps 1977	18	502,8	543,0
Automne 1977	23	2339,4	1755,0
Printemps 1978	20	925,5	1161,9
Automne 1978	24	1869,0	1463,4
Printemps 1979	24	188,4	70,2
<u>Yvonand</u>			
Printemps 1977	14	1167,9	945,9
Automne 1977	20	2607,9	1452,0
Printemps 1978	16	2173,2	1827,9
Automne 1978	18	1205,7	1158,9
Printemps 1979	18	2167,2	1863,0
<u>Vaumarcus</u>			
Printemps 1977	14	760,5	741,3
Automne 1977	17	1229,7	1302,0
Printemps 1978	16	888,3	1217,7
Automne 1978	16	1826,7	1319,4
Printemps 1979	16	645,3	897,0

Figure 7: Structure de la population de la Moule zébrée dans la région du Bas-lac, lac de Neuchâtel. (d'après échantillonnages)



automne 1978. Les densités sont fortement en baisse dans les trois régions à cause d'une diminution importante des individus plus âgés pendant l'hiver 1978/79. Les biomasses obtenues reflètent également le caractère de distribution contagieuse de la Moule zébrée. Leurs variations annuelles sont fonction de l'abondance des individus, mais aussi de la structure des populations. Lorsque celle-ci a une forte proportion d'individus âgés, les biomasses sont élevées, alors que lorsque les individus sont essentiellement jeunes, les biomasses sont faibles. Les densités et biomasses de la Moule zébrée vivant sur le sable sont beaucoup plus faibles que celles des zones de galets :

automne 1975-76	densité moyenne	392,3 ind/m <sup>2</sup>	écart type	987 (n=20)
printemps 76-79		371,3		886 (n=21)
automne 1975-78	biomasse moy.	362,1 g/m <sup>2</sup>	écart type	770 (n=20)
printemps 76-79		219,1		653 (n=21)

La moyenne des biomasses et celle des densités est inférieure à l'écart type. Il s'agit ici d'une distribution beaucoup plus contagieuse que celle observée sur les galets. Ceci s'explique par le fait que la Moule zébrée ne se rencontre que sur les quelques objets solides qui sont sur le sable, objets sur lesquels le mollusque se fixe en grappes. La biomasse des autres organismes de la faune du fond échantillonnés au printemps 1976 dans la région du Bas-lac a donné les valeurs suivantes :

n = 13 biomasse moyenne 2,4 g/m<sup>2</sup> écart type 0,4

Cette biomasse représente une part négligeable par rapport à celle observée pour la Moule zébrée.

V.2.5. Composition et valeur calorifique de la Moule zébrée

Les résultats des analyses sur la composition et la valeur calorifique de la matière sèche de la Moule zébrée (tableau 4), nous permettent de calculer les données suivantes:

a) Pourcentage en matière sèche du contenu de la coquille par rapport au mollusque entier ( $x_1$ ).

$$\frac{\begin{array}{l} \% \text{ substances minérales} \\ \text{de la coquille} \end{array}}{\begin{array}{l} \% \text{ substances minérales} \\ \text{de la coquille} \end{array}} = \frac{\begin{array}{l} \% \text{ substances minérales} \\ \text{du mollusque entier} \end{array}}{\begin{array}{l} \% \text{ substances minérales} \\ \text{du contenu du mollusque} \end{array}} = x_1$$

On a donc :

$$x_1 = \frac{0,9382 - 0,8879}{0,9382 - 0,1158} = 0,0612 \%$$

Ainsi, 1 kg de matière sèche de Moule zébrée se compose de 938,8 g de coquille et de 61,2 g de contenu animal.

b) Pourcentage en substances organiques de la matière sèche totale du mollusque entier ( $x_2$ ).

$$x_1 \cdot \begin{array}{l} \% \text{ substances organiques} \\ \text{du contenu du mollusque} \end{array} + (100 - x_1) \cdot \begin{array}{l} \% \text{ substances organiques} \\ \text{de la coquille} \end{array} = x_2$$

On a donc:

$$x_2 = 0,0612 \cdot 0,8842 + 0,9388 \cdot 0,0618 = 0,1121 \%$$

Ainsi, 1 kg de matière sèche de Moule zébrée contiendra 112,1 g de substances organiques.

Tableau 4 Composition et valeur calorifique de la matière sèche de Moules zébrées du lac de Neuchâtel. Résultat de l'analyse du Dr. Bickel, Institut de production animale EPFZ, (d'après Weender Methode, Neumann et Bassler, 1976).

	total subst. minérales (g/kg)	protéines (g/kg)	graisses (g/kg)	fibres (g/kg)	sucres polysaccharides (g/kg)	total subst. organique (g/kg)	valeur calorifique (kcal/kg)
contenu du mollusque	115,8	618,2	75,4	?	190,6	884,2	4990
coquille	938,2	34,7	2,4	9,3	15,3	61,8	?
Total	887,9	76,1	7,7	8,8	19,5	112,1	?

c) Valeur calorifique de la substance organique ( $x_3$ ).

$$x_3 = \frac{\text{valeur calorifique du contenu du mollusque}}{\% \text{ substances organiques du contenu du mollusque}}$$

On a donc pour 1 kg de substance organique:

$$x_3 = \frac{4990}{0,8842} = \underline{5644 \text{ kcal/kg}}$$

d) Valeur calorifique de la matière sèche du mollusque entier ( $x_4$ )

$$x_3 \cdot x_2 = x_4$$

On a donc pour un kg de mollusque:

$$0,1121 \cdot 5644 = \underline{633 \text{ kcal/kg}}$$

e) Energie utilisable ( $x_5$ ).

D'après les protéines assimilables, on peut estimer que la substance organique du contenu du mollusque est assimilable pour un oiseau à 90 %; celle de la coquille à 30 %. Par ailleurs, les pertes d'excrétion de la substance organique s'élevaient environ à 10 % (Bickel, comm. écrite).

% en subst. organiques du contenu du mollusque	% de la subst. organique assimilée	+	% en subst. organique de la coquille	.
---	--	---	---	---

% de la subst. organique assimilée	.	$x_3$	.	% des subst. non excrétées	=	$x_5$
--	---	-------	---	----------------------------------	---	-------

On a donc pour 1 kg de matière sèche de mollusque:

$$x_5 = (0,0541 \cdot 0,9 + 0,058 \cdot 0,3) \cdot 5644 \cdot 0,9 = \underline{336 \text{ kcal/kg}}$$

Nos analyses sur 1605 individus ont montré chez la Moule

zébrée un rapport poids sec / poids frais d'environ 0,5. Ainsi, 1 kg frais de Moule zébrée représente une valeur énergétique assimilable pour les oiseaux de 168 kcal.

#### V.2.6. Discussion

Nos études sur la Moule zébrée n'ont porté que sur l'adulte en faisant abstraction du développement des larves. Dans le présent travail, la moule étant considérée comme proie, les quelques informations sommaires sur sa biologie dans le lac de Neuchâtel nous paraissent suffisantes.

Le simple énoncé des résultats démontre la complexité de la biologie du mollusque, biologie qui mériterait de faire en soi l'objet d'études à long terme et plus détaillées; en Europe, de telles études font complètement défaut.

Dans le lac de Neuchâtel, la reproduction massive de la Moule zébrée n'est pas intervenue chaque année. Elle a été observée lorsque la majorité des individus de la population excédait 20 mm et étaient dans leur troisième année. La présence comme l'absence de cette reproduction massive semble être notée sur l'ensemble du lac. L'intensité de cette reproduction massive, ou tout au moins son succès, dépend vraisemblablement des conditions thermiques de l'eau pendant la belle saison. Une très grande quantité d'individus dans leur troisième année étaient présents en 1976 et 1978.

L'été 1976 a été particulièrement chaud (température moyenne de l'été de 19,1°C), la densité des jeunes a été 5 fois supérieure à celle de la génération 1978 (température moyenne de l'été de 16,6°C).

C'est sans doute également la température du premier été qui est responsable de la croissance des individus de l'année.

En 1976, nos résultats ont montré un accroissement en 4 mois, beaucoup plus fort que celui qui a été observé en 1977 (température moyenne de l'été de 16,9°C) avec la génération suivante. Les phénomènes de différence de croissance semblent surtout se marquer au cours du premier été, ce que Morton (1969) avait déjà observé en Grande-Bretagne. Ils sont ainsi susceptibles d'influencer fortement le rapport taille / âge de l'individu, d'où une très grande difficulté d'interprétation de la structure d'une population donnée.

Par deux fois, une forte disparition d'individus situés dans leur quatrième année a été observée. Ces phénomènes ont coïncidé avec une année à forte reproduction, en 1976 cette mortalité est intervenue en été, alors qu'en 1978 elle est intervenue pendant l'hiver 1978/79.

Cette constatation sera de première importance lorsque nous tenterons de mettre en évidence le rôle des canards dans la variation des populations de la Moule zébrée. Pour le lac de Neuchâtel, on peut donc dire que la population de la moule se compose en grande majorité de 4 générations. Ces générations sont d'importance inégale quant au nombre d'individus, leur ampleur dépend de l'intensité de la reproduction ainsi que des conditions thermiques du milieu.

Les densités, les biomasses ainsi que la structure de la population observées dépendent en définitive de ces facteurs. Un élément reste cependant obscur: il s'agit des possibilités de déplacement du mollusque pouvant ainsi depuis des zones plus profondes coloniser la zone littorale. De tels déplacements existent certainement chez les jeunes individus, puisque nous l'avons observé entre l'automne 1978 et le printemps 1979.

Les valeurs calorifiques de la Moule zébrée obtenues, sont légèrement supérieures à celles données par Stanczykowska et Lewacz (1976). Ces auteurs ont mis en évidence que ces valeurs diminuaient lorsque la densité du mollusque augmente.

## VI. LES POPULATIONS HIVERNALES D'ESPECES FREQUENTES D'OISEAUX AQUATIQUES CONSOMMATEURS DE LA MOULE ZEBREE

### VI.1. Introduction

Dans ce chapitre, l'évolution des populations hivernales d'oiseaux aquatiques en rapport avec l'apparition de la Moule zébrée sera envisagée. Cette analyse est centrée principalement sur les espèces abondantes et se nourrissant du mollusque: Fuligule milouin, Fuligule morillon, Garrot à oeil d'or, Foulque macroule. Deux autres oiseaux, en principe non consommateurs de la Moule zébrée, seront étudiés en parallèle,

le Canard colvert, canard de surface et le Grèbe huppé, oiseau piscivore, ceci dans le but d'apprécier d'éventuels changements dans la qualité des lieux d'hivernage.

Quelques rares informations sur l'importance des populations hivernant dans la zone paléarctique occidentale seront données, puis la place de la Suisse comme centre d'hivernage par rapport à l'ensemble de la zone paléarctique.

Nous analyserons ensuite pour notre pays, de manière globale, puis pour 13 lacs, l'évolution des effectifs et les tendances qui se dégagent au fil des années. Le fait que certains lacs n'ont pas encore été colonisés par le mollusque, d'autres à des époques bien différentes, permettra de percevoir dans le détail les premiers effets de la Moule zébrée sur l'avifaune aquatique.

## VI.2. Les populations hivernales de la zone paléarctique occidentale

En simplifiant les données de Atkinson-Willes (1974), la zone paléarctique occidentale peut se diviser en trois zones d'hivernage différentes:

- a) Europe Nord-ouest
- b) Mer Noire - Méditerranée
- c) Asie du Sud-ouest (Caspienne - Pakistan)

Nous allons passer en revue les données concernant le Fuligule milouin, Fuligule morillon, Garrot à oeil d'or, Foulque macroule et Canard colvert, les populations de Grèbe huppé n'étaient pas connues.

Précisons encore que toutes les données sur le lac de Constance ont déjà été publiées (Schuster, 1975, 1976a, 1976b). Nous nous abstiendrons de citer ces références lorsque nous parlerons de ce lac.

### VI.2.1. Fuligule milouin

Dans la zone paléarctique occidentale, la population hivernale est d'environ 1,4 millions d'individus.

- a) Europe Nord-ouest: environ 250'000 individus. La majeure

partie des oiseaux est dispersée, il n'y a que très peu de grandes concentrations.

b) Mer Noire - Méditerranée: environ 750'000 individus. La région du Delta du Danube est le centre d'hivernage important, d'autres concentrations se trouvent en Grèce, en Turquie et en Tunisie. En Europe centrale, France et Espagne méridionale, hiverne une population de 125'000 individus, principalement concentrés sur les lacs de Suisse et de Bavière.

c) Asie du Sud-ouest: environ 350'000 individus. Deux concentrations principales existent, en Union soviétique sur la mer Caspienne et dans les zones humides en Iran.

#### VI.2.2. Fuligule morillon

Dans la zone paléarctique occidentale, la population hivernale est estimée à un peu moins de 1,5 millions d'oiseaux.

a) Europe Nord-ouest: environ 500'000 individus, principalement concentrés au bord de la mer Baltique.

b) Mer Noire - Méditerranée: environ 325'000 individus. Deux groupes se distinguent nettement. L'un comprenant 200'000 individus se situe le long des côtes septentrionales de la mer Noire et de la mer d'Azov, principalement dans la région du Delta du Danube.

L'autre comprenant 125'000 individus, hiverne dans les bassins supérieurs du Rhin, du Rhône et du Danube où sont inclus les lacs suisses.

c) Asie Sud-ouest: au moins 500'000 individus. L'hivernage a presque exclusivement lieu en Union soviétique, sur la mer Caspienne.

#### VI.2.3. Garrot à oeil d'or

Dans la zone paléarctique occidentale, la population hivernale est estimée à 280'000 individus.

a) Europe Nord-ouest: environ 200'000 individus hivernant principalement au Danemark et dans l'ouest de la Baltique.

b) Europe centrale: environ 30'000 individus hivernant sur les grands lacs de Suisse, d'Allemagne fédérale et de l'Autriche.

c) Mer Noire - Mer Caspienne: environ 50'000 individus.

#### VI.2.4. Foulque macroule

La population hivernale de la zone paléarctique occidentale est composée d'au moins 2,4 millions d'individus. L'analyse des grandes concentrations n'a pas encore été effectuée; pour les différentes régions, les nombres d'hivernant sont les suivants:

a) Europe Nord-ouest: 500'000 individus

b) Mer Noire - Méditerranée: 1.200'000 individus

c) Asie Sud-ouest: 700'000 individus.

#### VI.2.5. Canard colvert

Hormis certains canards marins, cette espèce est de loin la plus abondante dans la zone paléarctique occidentale. On en dénombre environ 4-5 millions d'individus; l'hivernage se fait de manière beaucoup plus dispersée que chez les autres espèces. Pour les différentes régions, les populations estimées sont les suivantes:

a) Europe Nord-ouest: 1,5 millions d'individus

b) Mer Noire - Méditerranée: 1,5 millions d'individus

c) Asie Sud-ouest: 1 million d'individus

A titre de comparaison, la population nicheuse de Canard colvert en Amérique du Nord, qui est principalement répartie dans le centre et l'Ouest du continent, comporte environ 8,7 millions d'individus (Bellrose, 1976).

### VI.3. Importance de la Suisse comme centre d'hivernage

#### VI.3.1. Introduction

Les données publiées par Atkinson-Willes (1974) concernant la zone paléarctique occidentale comprennent les années 1967-1973. Pour permettre une comparaison avec la Suisse, nous avons calculé la moyenne de la population de chaque espèce pour cette même période, puis à titre indicatif, la moyenne pour 1974-1979 (tableau 5).

#### VI.3.2. Fuligule milouin, Fuligule morillon, Garrot à oeil d'or, Foulque macroule

Ces espèces hivernent souvent en grandes concentrations le long de systèmes marins côtiers ou lagunaires. La Suisse qui ne possède pas de tels systèmes, compte tenu de son étendue, héberge en hiver un nombre relativement élevé d'individus. Cette situation s'explique par la présence de nombreux lacs, qui font de notre pays un centre d'hivernage continental de première importance.

Sur le plan de la région mer Noire - Méditerranée, ce sont principalement le Garrot à oeil d'or, le Fuligule morillon et la Foulque qui hivernent en proportion élevée en Suisse. Pour la période 1974-1979, le Fuligule milouin s'ajoute vraisemblablement à cette liste tandis que pour le Fuligule morillon, l'importance de notre pays devient très grande. Il s'agit-là de conséquences à l'apparition massive de la Moule zébrée dans bon nombre de lacs suisses.

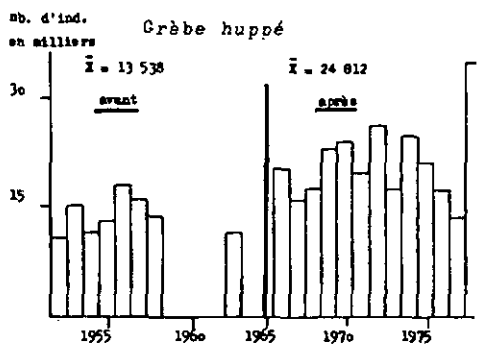
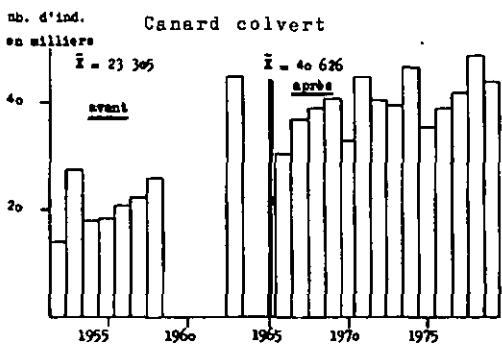
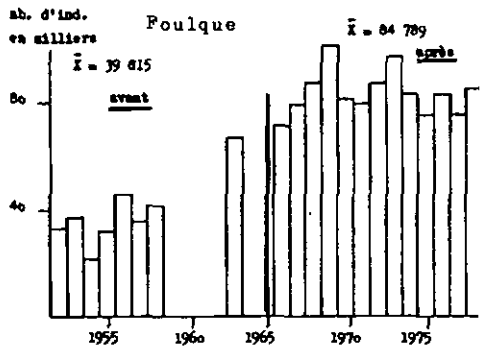
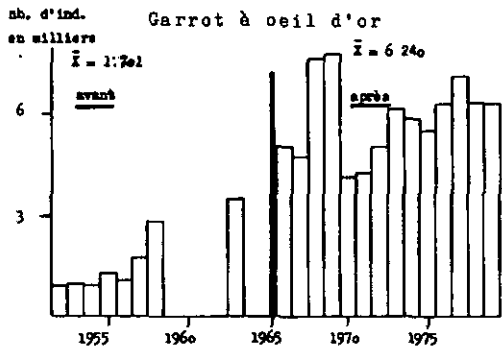
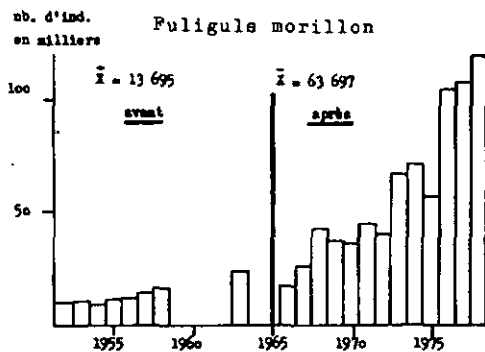
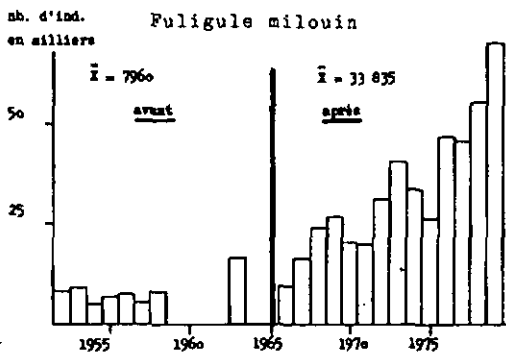
#### VI.3.3. Canard colvert

Cette espèce qui hiverne généralement de manière très dispersée, a une population, compte tenu de la surface de la Suisse, similaire aux autres pays. Pour la période 1974-79, on ne constate que peu de changements, ce qui laisse prévoir que cette espèce n'a pas été beaucoup influencée par l'apparition massive de la Moule zébrée.

Tableau 5 Population hivernale d'espèces d'oiseaux aquatiques fréquentes pour la zone paléarctique occidentale, la région Sud Europe et la Suisse. (d'après Atkinson-Willes, 1974)

	Europe et Asie du SW (moy. 1967- 1973 )	Région Sud Europe (moy. 1967 - 1973 )	Suisse (moy. 1967 - 1973 )	Suisse (moy. 1974- 1979 )	% de la Suisse par rapport à l'Europe et l'Asie du SW (1967-1973)	% de la Suisse par rapport à la région Sud Europe (1967-1973)
Fuligule morillon	1'500'000	325'000	42'900	95'500	2,9	13,2
Fuligule milouin	1'400'000	750'000	24'350	46'500	1,7	3,2
Garrot à oeil d'or	280'000	30'000	6'020	6'355	2,1	20,1
Foulque macroule	2'400'000	1'200'000	88'300	82'750	3,7	7,4
Canard colvert	4-5'000'000	1'500'000	40'100	42'900	0,9	2,7

**Figure 10:** Population hivernale en Suisse des principales espèces d'oiseaux aquatiques de 1952 à 1979 avant et après l'apparition de la Moule zébrée. (d'après recensements hivernaux)



#### VI.4. Evolution de la population hivernale en Suisse depuis 1952 (figure 10)

##### VI.4.1. Fuligule milouin

De l'hiver 1951/52 à 1957/58, la population hivernale est relativement stable et se situe autour des 6'700 individus. L'hiver 1962/63 a été très favorable avec 16'636 individus. Avec l'apparition de la Moule zébrée, on assiste à une augmentation régulière du nombre d'hivernant. Le maximum est noté pendant l'hiver 1978/79 avec 68'352 individus.

##### VI.4,2. Fuligule morillon

De l'hiver 1951/52 à 1957/58, la population hivernale se situe autour de 12'000 individus avec une légère tendance régulière à la hausse. L'hiver 1962/63 a également été très favorable avec 23'687 individus. Puis avec l'apparition de la Moule zébrée, l'augmentation est plus régulière. Le maximum est observé en hiver 1977/78 avec 119'607 individus.

##### VI.4.3. Garrot à oeil d'or

De l'hiver 1951/52 jusqu'en 1955/56, la population suisse est stable avec environ 1'100 individus. Puis rapidement, elle augmente pour atteindre en 1962/63 un peu plus de 3'000 individus. Quelques années après l'apparition de la Moule zébrée, ceci de 1965/66 à 1968/69, l'effectif double et se situe autour de 7'000 individus. En 1969/70, on constate une très nette chute du nombre d'hivernant, qui augmente ensuite à nouveau régulièrement pour atteindre en 1976/77 à nouveau 7'000 individus.

#### VI.4.4. Foulque macroule

Avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse, la population hivernale se situe aux environs de 40'000 individus. Avec l'apparition de la Moule zébrée, une rapide augmentation conduit à une population plus forte qui va fluctuer autour de 80'000 individus.

#### VI.4.5. Canard colvert

On constate tout au long des recensements hivernaux, une régulière augmentation de la population hivernant vers les années 1952/55, ce nombre se situe autour de 15'000 individus; vers 1975/79, il est de 40'000 individus. En outre, l'hiver 1962/63 était une année exceptionnelle avec 43'575 individus.

#### VI.4.6. Grébe huppé

De 1951/52 à 1967/68, on constate que la population hivernale est relativement stable et se situe autour de 14'000 individus. Puis en 1968/69, les effectifs augmentent. Dès cette année-là, ils restent stables jusqu'en 1978/79 avec environ 27'000 individus.

### VI.5. Evolution de la population hivernale de 13 lacs en Suisse

#### VI.5.1. Introduction

L'évolution de la population hivernale des six espèces d'oiseaux sera analysée pour 13 lacs suisses se caractérisant de la manière suivante (tableau ) :

a) Lacs Léman et de Constance : très grands lacs profonds à beine importante.

Tableau 6. Caractéristiques principales de 13 lacs de Suisse.

	Altitude (m/sl')	Surface (km <sup>2</sup> )	Profondeur maximale (m)	Profondeur moyenne (m)	Date de colonisation de la Moule zébrée
Léman	372	582	310	153	1962
Neuchâtel	429	216	153	64	1967
Constance	397	541	252	100	1966
Zurich	406	89	142	54	1966
Zoug	413	38	198	80	1972
Bienne	428	40	75	31	1969
Morat	429	27	49	22	1967
Quatre cantons	434	114	214		1974
Valen	419	24	150	103	--
Thoune	560	48	217	135	--
Serpach	504	14	86	46	--
Klingnau	318	1,5	8	3-4	--
Niederried	461	1,5	8	3-4	--

- b) Lacs de Thoune, Walen, Quatre-Cantons et Zoug: grands lacs subalpins profonds à beine de faible importance.
- c) Lacs de Neuchâtel, Bienne et Morat: grands lacs subjuras-siens, de profondeur moyenne à beine importante.
- d) Lacs de Zurich et de Sempach: lacs du plateau de profondeur moyenne à beine importante.
- e) Lacs de Klingnau et de Niederried: retenues d'eau artificielles de faible surface et de faible profondeur.

Cinq lacs n'ont à ce jour pas encore été colonisés par la Moule zébrée. Huit autres l'ont déjà été. Pour ces derniers, deux périodes seront distinctes lors de l'analyse; avant l'apparition du mollusque et après son apparition.

#### VI.5.2. Fuligule milouin (figure 11)

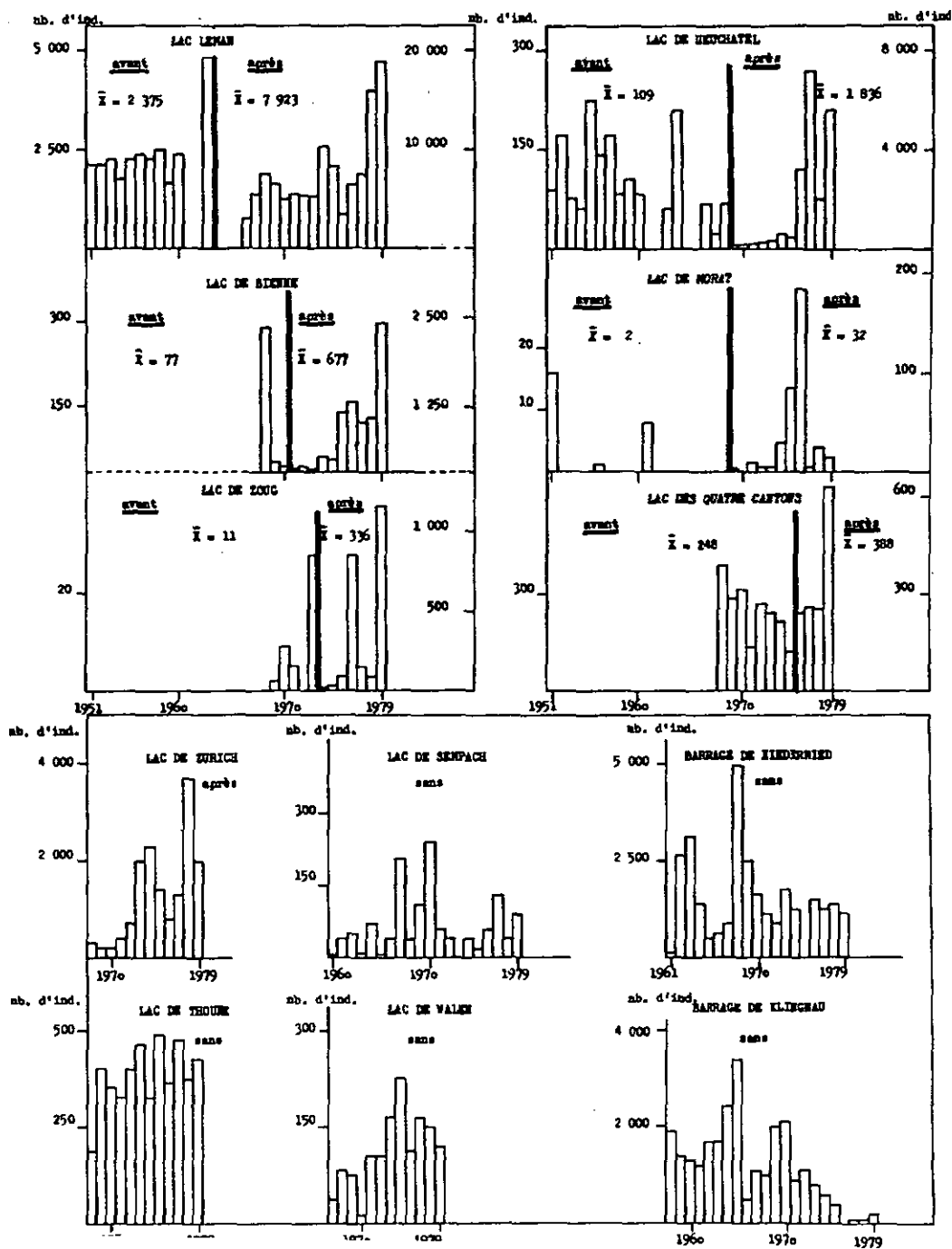
##### VI.5.2.1. Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse

Parmi les lacs envisagés ici, quatre constituent pendant cette période pour notre pays, des centres d'hivernage de première importance. Le lac de Constance avec plus de 3000 individus, le Léman avec 2400 individus et les barrages de Niederried et de Klingnau avec respectivement 1500 et 1200 individus. Sur le plan suisse, il faut encore ajouter à cette liste quelques autres lacs de barrage du plateau. Tous les autres lacs ne jouent qu'un petit rôle dans l'hivernage de cette espèce, leur population dépassant rarement 200 individus. La population hivernale de la plupart de ces lacs reste stable. On note une augmentation régulière au Léman, et de 1968 à 1975, une diminution régulière au lac des Quatre-Cantons.

##### VI.5.2.2. Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée

On constate sur chaque lac, quelques années après l'apparition

**Figure 11:** FULIGULE MILOUIN: population hivernale dans les principaux lacs de Suisse avant, après et sans colonisation de la Moule zébrée. (d'après recensements hivernaux) · Changement d'échelle avant et après l'apparition de la Moule zébrée.



de la Moule zébrée, une augmentation brusque des effectifs. Le nombre d'hivernant est selon les cas, 3 à 17 fois supérieur à ce qu'il était avant et le temps de réaction entre la découverte de la Moule zébrée dans un lac et les premiers signes d'une augmentation varie entre 3 et 6 ans. Pour le Léman, on note qu'après 16 ans de colonisation par le mollusque, la population hivernale ne cesse d'augmenter.

#### VI.5.2.3. Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée

Le nombre d'hivernant reste stable sur les lacs de Thoune, Sempach et de Niederried. Il augmente de manière régulière au lac de Walen et diminue régulièrement dès 1966 à Klingnau.

#### VI.5.3. Fuligule morillon (figure 12)

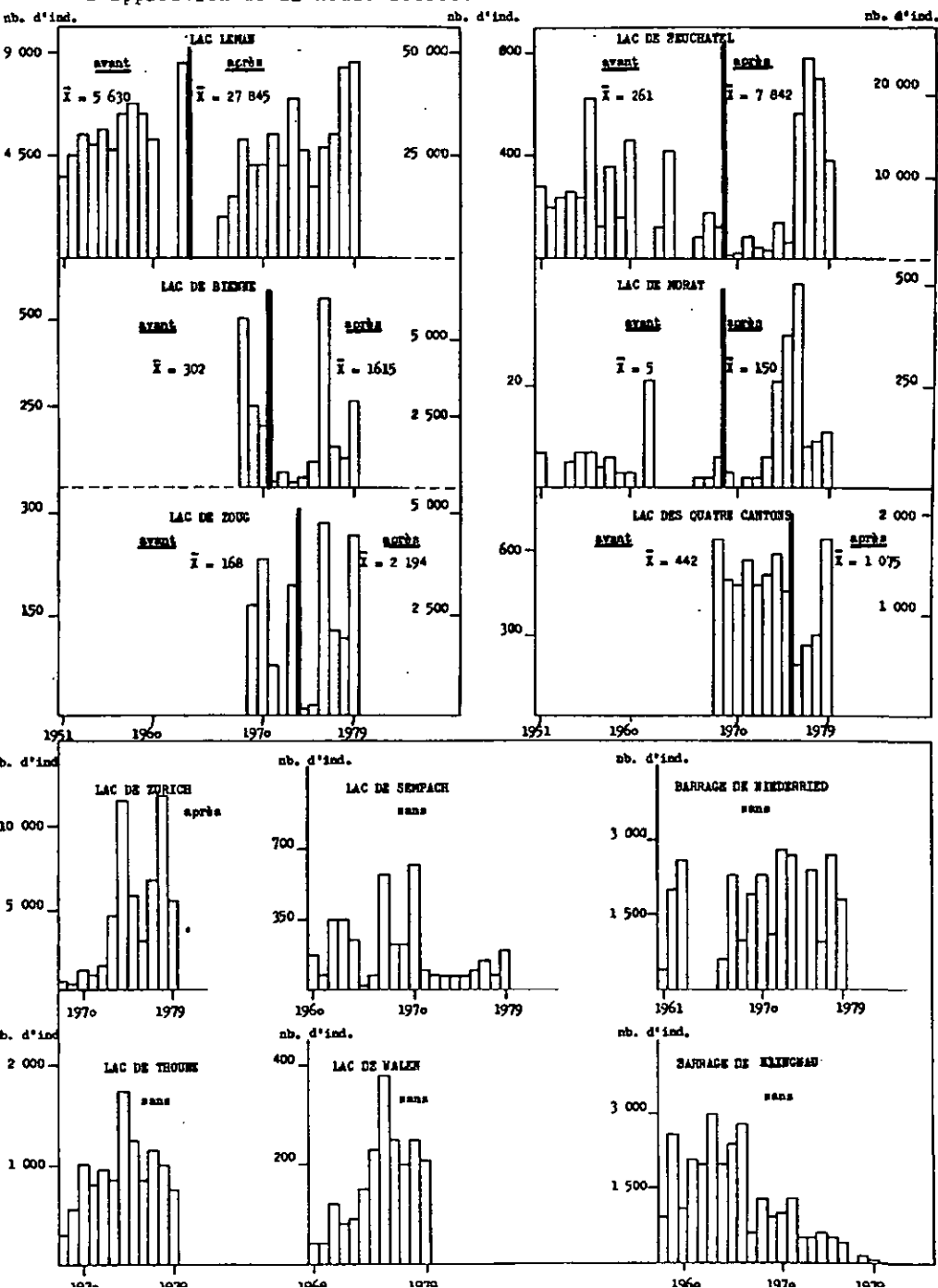
##### VI.5.3.1. Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse

Comme pour le Fuligule milouin, parmi les lacs considérés, quatre d'entre-eux constituent pour notre pays, des centres d'hivernage de première importance. Ce sont à nouveau le Léman, avec en moyenne 5600 individus, Constance avec 3500 individus ainsi que les barrages de Klingnau et Niederried avec respectivement 2000 et 1500 individus. A cette liste, il faut également ajouter quelques autres lacs de barrage du plateau suisse. Tous les autres lacs ne jouent qu'un rôle mineur dans l'hivernage de l'espèce. Pendant cette période, la population hivernale de la plupart des plans d'eau reste stable; celles du Léman et de Constance augmentent de manière régulière.

##### VI.5.3.2. Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée

On constate à nouveau une similitude avec le Fuligule milouin. En effet, quelques années après l'apparition de la Moule zébrée

**Figure 12: FULIGULE MORILLON:** population hivernale dans les principaux lacs de Suisse avant, après et sans colonisation de la Moule zébrée. (d'après recensements hivernaux). Changement d'échelle avant et après l'apparition de la Moule zébrée.



dans un lac, la population hivernale augmente de manière brusque. Cette situation est observée dans chacun des lacs, quelle que soit l'année de colonisation du mollusque. En ampleur, les effectifs sont 5 à 30 fois supérieurs à ce qu'ils étaient avant et le temps de réaction entre l'apparition du mollusque et les premiers signes d'augmentation, varie de 3 à 4 ans, pour le lac de Biemme il est de 6 ans. A nouveau, on peut noter qu'au Léman, après 16 ans de présence de la Moule zébrée, les effectifs continuent à augmenter.

#### VI.5.3.3. Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée

Le nombre d'hivernant reste stable pour les lacs de Thoune, Sempach et Niederried; ils augmentent de manière régulière à Walen tandis qu'ils diminuent nettement à Klingnau à partir de 1966.

#### VI.5.4. Garrot à oeil d'or (figure 13)

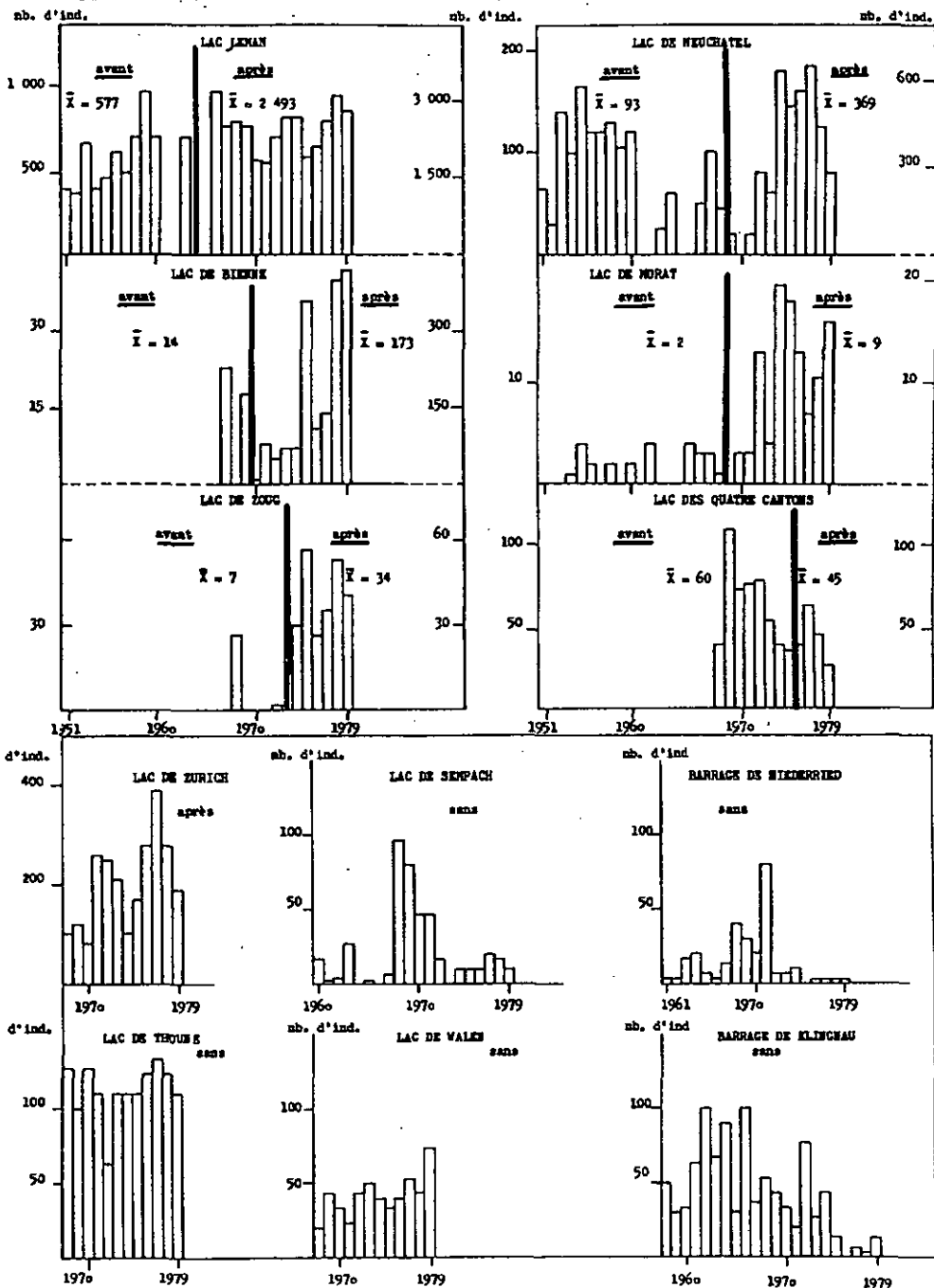
##### VI.5.4.1. Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse

Deux grands centres d'hivernage existent pendant cette époque; le Léman et Constance avec chacun 1000 individus hivernant. On peut encore signaler les lacs de Thoune, Neuchâtel et Klingnau avec une centaine d'oiseaux en hiver. Pendant cette période, la population hivernale des deux grands centres d'hivernage augmente de manière régulière alors qu'ailleurs elle est relativement stable.

##### VI.5.4.2. Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée

Sur ces lacs, on note quelques années après l'apparition du mollusque une augmentation sensible des effectifs. Pour l'instant, seul le lac des Quatre-Cantons, dernier en 1977 à avoir été colonisé par la Moule zébrée, ne note aucun changement significatif. Partout ailleurs,

**Figure 13:** GARROT A OBIL D'OR: population hivernale dans les principaux lacs de Suisse avant, après et sans colonisation de la Moule zébrée. (d'après recensements hivernaux). Changement d'échelle avant et après l'apparition de la Moule zébrée.



l'augmentation s'est faite dans un laps de temps très court, entre 2 et 5 ans après l'apparition du mollusque; l'ampleur de l'augmentation étant 2 à 12 fois les nombres antérieurs. Tout aussi rapidement que l'augmentation massive, s'ensuit une stabilisation des effectifs, l'exemple du Léman étant particulièrement frappant où depuis 1966, la population est restée relativement semblable.

#### VI.5.4.3. Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée

On observe dans tous les cas une remarquable stabilité des effectifs.

#### VI.5.5. Foulque macroule (figure 14)

##### VI.5.5.1. Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse

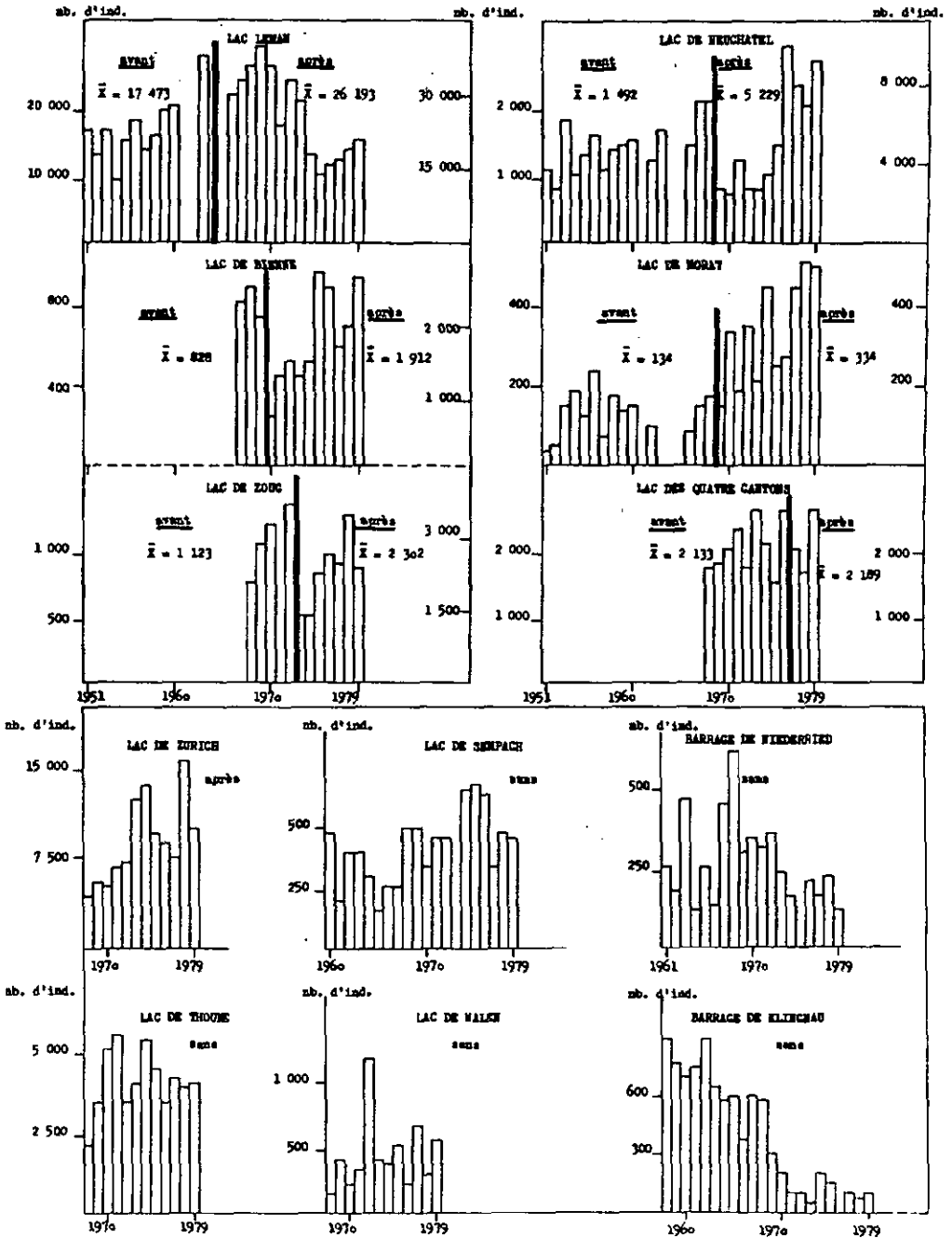
Pour les populations hivernales, on constate d'une manière générale que plus un plan d'eau est grand, plus les effectifs de la Foulque macroule sont importants. Des concentrations sur des petites étendues d'eau comme des lacs de barrage, n'existent pas. Ainsi, par exemple, la population du Léman est de 15'000 individus, celle du lac de Neuchâtel de 1500 individus et celle de Morat de 100 individus.

Pendant cette période, on note déjà sur quelques lacs, une augmentation sensible des effectifs.

##### VI.5.5.2. Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée

Tous les lacs présentent une sensible augmentation réculière des effectifs. Seule, la population du lac des Quatre-Cantons n'a pas varié suite à l'apparition de la Moule zébrée. Les nombres sont selon les cas 1,5 à 3,5 fois supérieurs à ce qu'ils étaient avant, cependant, on ne peut pas parler d'une réaction nettement marquée quelques années après l'apparition du mollusque. Au Léman, on constate une rapide augmentation des nombres puis une stabilisation et même une sensible baisse.

**Figure 14: POULQUE MACROULE:** population hivernale dans les principaux lacs de Suisse avant, après et sans colonisation de la Moule zébrée. (d'après recensements hivernaux). Changement d'échelle avant et après l'apparition de la Moule zébrée.



VI.5.5.3. Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée

Pour les cinq lacs envisagés ici, on note qu'au cours des années, le nombre d'hivernant est resté stable. Seul à Klingnau, on observe une baisse régulière des effectifs dès 1963.

VI.5.6. Canard colvert (figure 15)

VI.5.6.1. Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse

Au point VI.2.6., il a été montré que cette espèce qui est la plus abondante de la zone paléarctique occidentale hiverne de manière très dispersée. Cette situation se retrouve en Suisse et avant l'apparition de la Moule zébrée, on trouve quantité de lacs ayant une population hivernale comprise entre 1000 et 3000 individus: Zurich, 3000 individus; Sempach, 1800 individus; Léman, 1700 individus; Quatre-Cantons, 1600 individus; Thoue, 1500 individus; Neuchâtel, 1200 individus, et Klingnau, 1200 individus.

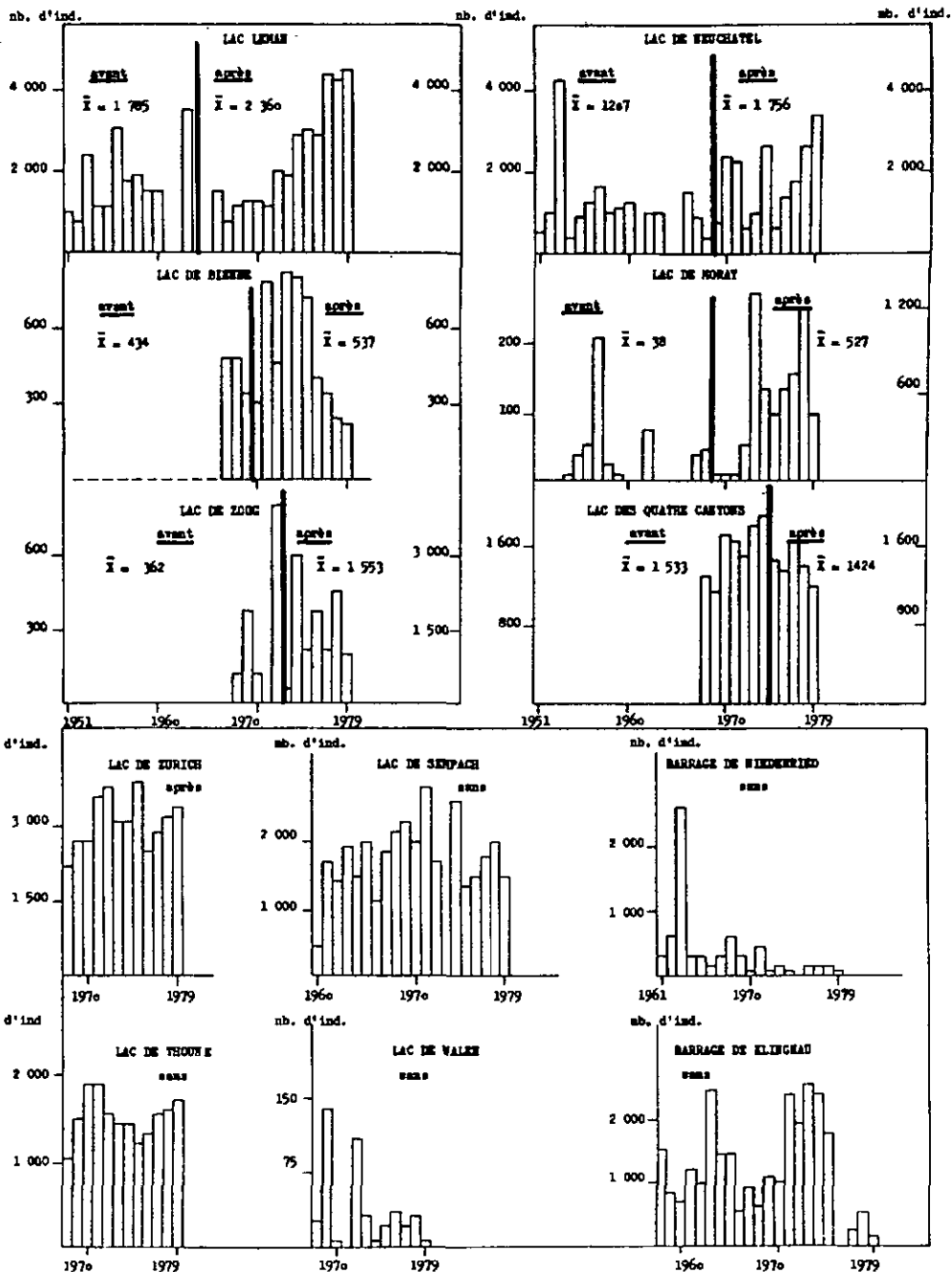
Le lac de Constance a toutefois une population hivernale sensiblement plus élevée avec 7000 individus. Pendant cette période, on ne note sur aucun lac une augmentation significative des effectifs.

VI.5.6.2. Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée

Pendant cette période, pour tous les lacs, on constate à des degrés divers, un certain accroissement de la population hivernale de l'espèce. Sur les lacs de Zoug et de Morat, cet accroissement est net et atteint respectivement un facteur 5 et 14, le temps de réaction étant court, dans un cas d'une année, dans l'autre trois ans après l'apparition du mollusque.

Au Léman et à Constance, on note aussi une augmentation, mais plus faible.

**Figure 15: CANARD COLVERT: population hivernale dans les principaux lacs de Suisse avant, après et sans colonisation de la Moule zébrée. (d'après recensements hivernaux). Chagement d'échelle avant et après l'apparition de la Moule zébrée.**



Ici, cependant, il n'y a pas de véritable brusque réaction à l'apparition du mollusque; l'ampleur de l'augmentation correspond à un facteur 1,3 et 2,2 des nombres d'avant. Les autres lacs, comme ceux de Zurich, Neuchâtel et Bienne, montrent en moyenne également une augmentation des effectifs sans que l'on puisse déceler une tendance régulière.

#### VI.5.6.3. Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée

Dans l'ensemble des cinq lacs envisagés, on constate une nette stabilité de la population hivernale.

#### VI.5.7. Grèbe huppé (figure 16)

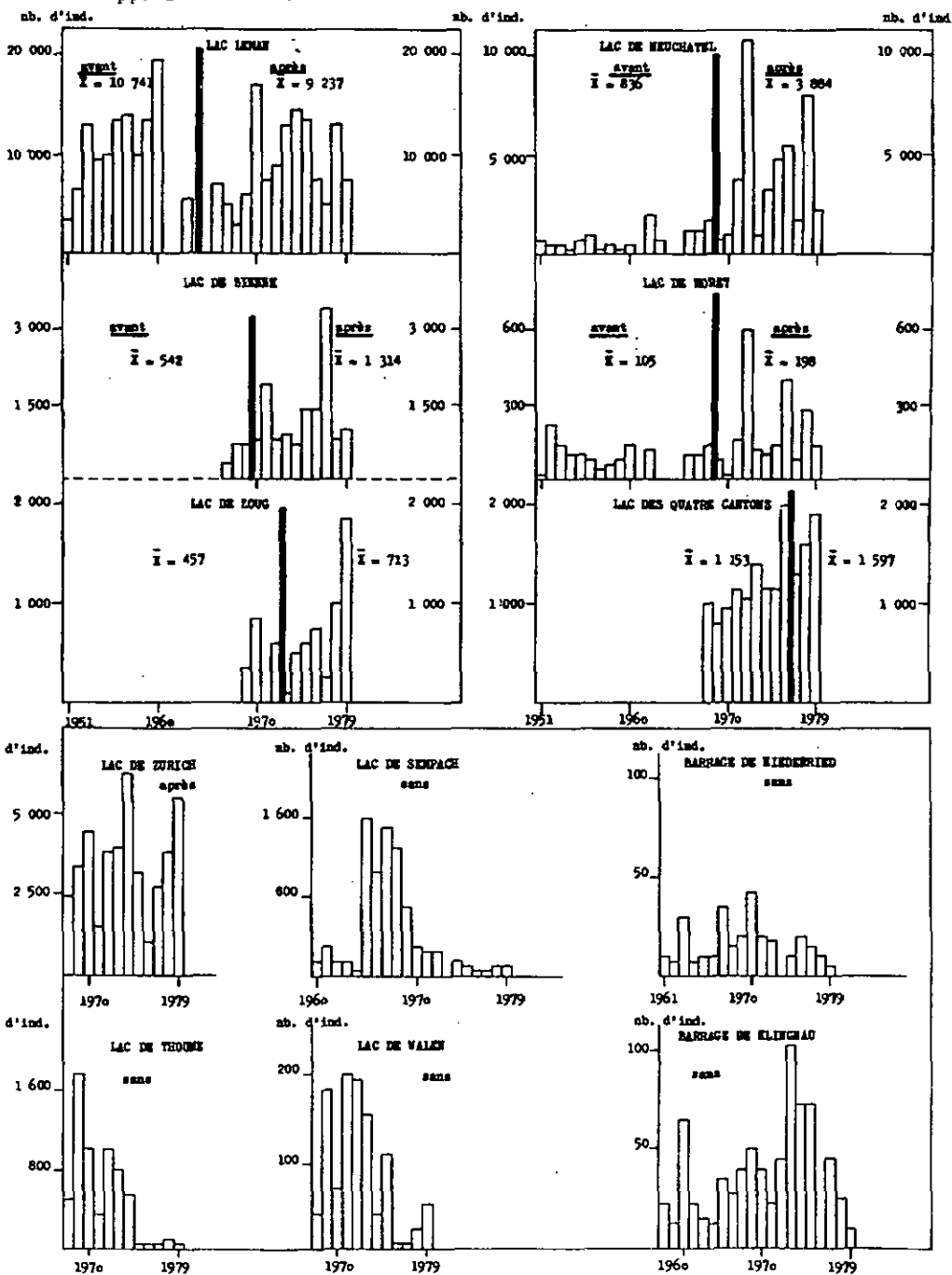
##### VI.5.7.1. Population hivernale avant l'apparition de la Moule zébrée en Suisse

Pendant cette période, le Léman est le grand centre d'hivernage de notre pays avec en moyenne plus de 10'000 individus, puis on peut mentionner les lacs de Zurich, Constance et des Quatre-Cantons avec plus de 1000 individus, ainsi que les lacs de Neuchâtel, Bienne, Zoug, Thoun et Sempach avec environ 500 hivernants. L'ensemble de ces populations reste relativement stable.

##### VI.5.7.2. Population hivernale des lacs colonisés par la Moule zébrée

Tous les lacs envahis par la Moule zébrée accueillent en moyenne une population hivernale plus importante qu'avant l'apparition du mollusque, cependant, une augmentation régulière n'est décelable qu'à Constance. Le Léman fait exception à cela, sa population n'augmentant pas en moyenne.

**Figure 16:** GREBBE HUPPE: population hivernale dans les principaux lacs de Suisse avant, après et sans colonisation de la Moule zébrée. (d'après recensements hivernaux). Changement d'échelle avant et après l'apparition de la Moule zébrée.



VI.5.7.3. Population hivernale des lacs à ce jour, non colonisés par la Moule zébrée

Sur les lacs de Walen, Thoune et Sempach, on peut noter une nette diminution des effectifs de Grèbe huppé, diminution dont le caractère est linéaire. Pour les barrages de Klingnau et de Niederried, la population reste stable, cependant, elle n'est que de faible importance.

VI.6. Discussion (voir aussi annexes I, II, III)

Nous avons montré que pour le Fuligule milouin et le Fuligule morillon, une légère tendance à l'augmentation était observée en Suisse avant l'apparition de la Moule zébrée. Cette situation s'expliquait par l'accroissement de la population hivernale sur les deux grands centres d'hivernage de notre pays, le Léman et Constance.

Après l'apparition du mollusque, contrastant avec ce qui se passait précédemment, tant sur le plan suisse que pour chacun des différents lacs colonisés par la Moule zébrée, quelle que soit son année d'apparition, on assiste à une brusque augmentation des effectifs.

Pour l'Europe, Bauer et Glutz (1969) notent que l'aire de nidification de ces deux espèces s'est fortement étendue en direction SW, vraisemblablement à cause d'une augmentation de la population nicheuse suite à une amélioration des conditions de nidification (création d'étangs piscicoles, d'étangs de gravière; conditions climatiques plus favorables à l'espèce). La légère augmentation des effectifs avant l'apparition de la Moule zébrée dans notre pays, est sans doute la conséquence de cette lente amélioration observée en Europe.

Les brusques changements intervenus après l'apparition du mollusque, ne sont sans doute pas la conséquence d'une augmentation de la population nicheuse en soi, mais plutôt le fait d'une attraction d'individus dans notre région, par une nourriture très recherchée, la Moule zébrée.

Bien que les données numériques des recensements hivernaux internationaux, parce que trop incomplets, ne nous permettent pas de l'affirmer, il est probable que les oiseaux rencontrés

chez nous en hiver, ont déserté leur région d'hivernage habituelle. Il est d'ailleurs intéressant de noter que l'aire de distribution de ces deux espèces a atteint la Suisse il y a environ 15 ans. L'augmentation de la population nicheuse chez nous, aujourd'hui forte de 10 - 30 couples pour chacune des espèces (Pedroli et Leuzinger in Schifferli et al., 1980), n'a de loin pas suivi l'augmentation de la population hivernale. L'augmentation régulière de la population suisse du Garrot à oeil d'or avant l'apparition de la Moule zébrée s'explique aussi par l'augmentation significative de la population hivernale des deux grands centres d'hivernage de notre pays, le Léman et Constance.

Pour la plupart des lacs, une fois colonisés par la Moule zébrée, nous avons pu montrer une augmentation rapide des effectifs. Ici également, bien que les données des recensements internationaux ne nous permettent pas de l'affirmer, il est probable que l'importante augmentation après l'apparition de la Moule zébrée provienne d'individus délaisant les lieux d'hivernage habituels. On ne possède que peu d'informations sur l'évolution de la population nicheuse en Europe, cependant, celle-ci ne semble pas avoir beaucoup varié (Bauer et Glutz, 1969). L'augmentation observée en Suisse avant l'apparition de la Moule zébrée est ainsi difficile à expliquer, cependant, celle plus forte après l'apparition, est la conséquence de l'attraction qu'exerce la Moule zébrée sur le Garrot à oeil d'or.

Pour la Foulque, nous avons montré qu'avant l'apparition de la Moule zébrée, la population suisse ainsi que celle de quelques lacs de notre pays attestait une tendance régulière à l'augmentation.

Après l'apparition du mollusque, sur presque tous les lacs colonisés, on note un accroissement marqué des effectifs. Ce sensible changement est la conséquence de l'attraction que joue la Moule zébrée sur la Foulque. La population nicheuse d'Europe (Glutz, Bauer et Bezzel, 1973), est en régulière augmentation, suite à une amélioration des conditions de nidification (création d'étangs, eutrophication des eaux) et c'est ce phénomène qui permet d'expliquer l'augmentation des effectifs hivernaux avant l'apparition du mollusque.

Il est plus difficile de déterminer si la plus forte augmentation observée dans notre pays après l'apparition de la Moule zébrée s'est faite au détriment d'autres régions ou par augmentation des nicheurs. D'une part, les recensements internationaux sont trop imprécis, d'autre part, l'augmentation observée est plus faible que pour les trois espèces précédentes.

La population hivernale du Canard colvert avant l'apparition de la Moule zébrée augmente de manière significative sur le plan suisse, alors que pris individuellement, les différents lacs ne montrent pas de tendance similaire. Il s'agit donc d'une évolution certaine, mais de faible importance. Les lacs, une fois colonisés par le mollusque ont dans l'ensemble une population plus importante qu'auparavant. Toutefois, on ne note qu'au Léman, à Zoug, Morat et Constance une tendance régulière à l'augmentation. Pour ce dernier, l'influence de la Moule zébrée est vraisemblable. En effet, les variations du niveau d'eau à Constance rendent des bancs de Moules zébrées accessibles à des canards de surface tels que le Canard colvert. Sur les trois autres lacs, l'influence de la diminution de la pression de chasse semble avoir joué un rôle déterminant dans l'augmentation de l'espace (notamment suppression de la chasse sur Genève et interdiction de la canardière; Géroudet, 1978).

La tendance générale de la population nicheuse européenne est en augmentation pour les mêmes raisons évoquées chez la Foulque (Bayer et Glutz, 1968).

L'augmentation observée dans notre pays avant l'apparition de la Moule zébrée est la conséquence de ce phénomène. Il est difficile de déterminer si l'accentuation de ce phénomène après l'apparition de la Moule zébrée est la conséquence unique de la présence du mollusque. D'une manière générale, l'influence de ce dernier sur le Canard colvert ne semble être que relativement modérée.

La population hivernale de notre pays du Grèbe huppé avant l'apparition de la Moule zébrée reste stable. Après l'apparition du mollusque, des lacs colonisés par ce dernier, montrent en moyenne une population hivernale plus importante qu'auparavant, à Constance et à Zoug seulement, une tendance

significative à l'augmentation est notée. La population nicheuse d'Europe (Bauer et Glutz, 1966) semble être en sensible augmentation, ceci principalement à cause de l'eutrophisation des eaux, favorisant la prolifération de poissons tels que des Cyprinidés et Perca fluviatilis L., nourriture préférée de cette espèce. Schuster (1975), a pu montrer que cette tendance existait à Constance et il est vraisemblable qu'elle existe ailleurs sur d'autres lacs suisses. Il ne semble donc pas que le Grèbe huppé soit directement influencé par l'apparition de la Moule zébrée dans notre pays. S'il est difficile d'examiner les effets de l'apparition de la Moule zébrée sur la population européenne, il est plus aisé d'analyser pour notre pays, l'influence de la présence du mollusque par comparaison avec les lacs à ce jour non colonisés. D'emblée, il nous faut préciser que le barrage de Klingnau présente à cet effet une particularité: Willi (1970), a déjà montré que les conditions de ce lac deviennent favorables pour les canards de surface au détriment des canards plongeurs, ce qui explique la baisse généralisée de ces derniers.

Pour les autres lacs, on peut relever que la population hivernale des Fuligule milouin, Fuligule morillon, Carrot à oeil d'or, Foulque et Canard colvert, restent stables ou sont en augmentation. Toutes ces espèces qui sont à des degrés divers, attirées sur des lacs voisins colonisés par la Moule zébrée n'ont donc pas diminué là où le mollusque n'existe pas. L'augmentation en individus observée en Suisse sur les lacs colonisés par la Moule zébrée provient donc d'oiseaux de régions plus lointaines.

Pour les trois lacs non colonisés par la Moule zébrée et ayant une population importante de Grèbe huppé, on note une diminution significative des effectifs, phénomène qui paraît difficile à expliquer.

Nous ne possédons que deux constatations qui permettraient d'expliquer une attirance qu'exercerait la masse de canards se nourrissant de la Moule zébrée sur des espèces non malacophages. Tous les lacs, une fois colonisés par le mollusque, ont une population hivernale plus forte de Canard colvert et de Grèbe huppé. Cette augmentation ne semble pas directement

liée à un rapport nourriture - oiseau, puisqu'aucune tendance régulière ne semble se dégager.

D'autre part, des effectifs de Grèbe huppé sur les lacs non colonisés par la Moule zébrée sont en régulière diminution. Les deux phénomènes pourraient s'expliquer par une attraction des oiseaux se nourrissant de Moule zébrée sur ces deux espèces.

D'une manière générale, nos résultats montrent que le Fuligule milouin et le Fuligule morillon sont fortement influencés par la Moule zébrée, le Garrot à oeil d'or, moyennement influencé, la Foulque, modérément influencée, le Canard colvert, faiblement influencé et le Grèbe huppé pour ainsi dire pas influencé. Il faut cependant relever que le Fuligule morillon semble réagir plus que le Fuligule milouin à la Moule zébrée. En effet, l'influence sur le Fuligule morillon, semble être plus forte en intensité et plus rapide que sur le Fuligule milouin.

L'exemple du lac de Neuchâtel est particulièrement frappant avec, pour le Fuligule morillon, en moyenne 261 individus avant l'apparition du mollusque et 7842 individus après, alors que ces chiffres sont pour le Fuligule milouin respectivement 109 individus avant et 1036 individus après. Leuzinger (1972) et Willi (1970) parlent pour le Fuligule milouin, le Fuligule morillon et le Garrot à oeil d'or de lieux traditionnels d'hivernage. Il est intéressant de noter que les augmentations significatives de ces espèces observées avant l'apparition de la Moule zébrée n'avaient lieu que sur les grands centres d'hivernage. Avec l'apparition du mollusque, les données ont sensiblement changé. Certes, Léman et Constance restent toujours des lacs de première importance, cependant, d'autres lacs colonisés par la Moule zébrée accueillent des nombres importants d'oiseaux provenant de régions où ces espèces avaient l'habitude d'hiverner.

Le mollusque, par son attraction alimentaire, a ainsi en quelques années, modifié les traditions d'hivernage de ces espèces. Willi (1970) et Leuzinger (1972) ont déjà évoqué la nourriture comme facteur écologique important pour l'hivernage des oiseaux aquatiques. L'exemple de la Moule zébrée démontre que c'est de loin le facteur le plus important.

A plusieurs reprises, nous avons mentionné que l'hiver 1962/63

était particulièrement favorable à toutes les espèces envisagées, excepté pour le Grèbe huppé.

Cet hiver a été particulièrement rigoureux en Europe centrale (gel de plusieurs lacs). Ainsi on peut dire que des changements de conditions climatiques momentanés, peuvent causer l'augmentation occasionnelle de populations hivernales d'oiseaux aquatiques dans une région, alors que l'apport de nouvelles ressources alimentaires par la Moule zébrée, provoque des augmentations plus durables des populations hivernales. A cet effet, il est important de signaler que sur le lac Léman, le premier à être envahi par la Moule zébrée, on constate après 16 ans, une constante augmentation des effectifs de Fuligule morillon et de Fuligule milouin alors qu'après 4 ans d'augmentation, les effectifs de Garrot à oeil d'or semblent rester stables. Dans un chapitre ultérieur, nous tenterons d'apporter une réponse à cette observation.

Le but des recensements hivernaux organisés par le Bureau international de la Sauvagine (BIRS), était de déceler les zones d'importance internationale pour les oiseaux aquatiques. L'apparition de la Moule zébrée peut changer considérablement les données. Il est cependant encore prématuré d'affirmer que ces changements ont un caractère durable.

## VII POPULATION HIVERNALE DES CANARDS MARINS MALACOPHAGES (figure 17)

### VII.1. Introduction

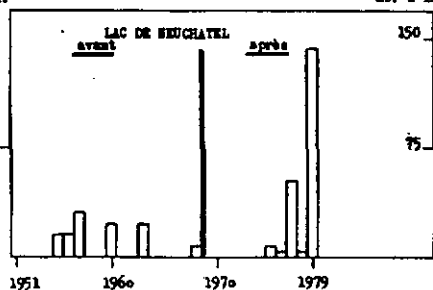
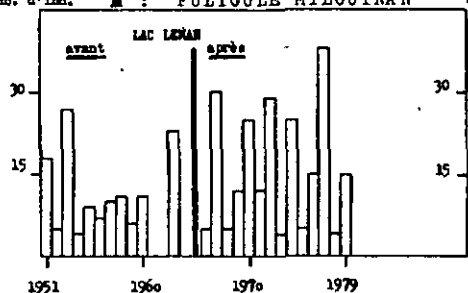
Quatre espèces de canards marins typiquement malacophages, hivernent régulièrement mais en faible nombre en Suisse. Ce sont le Fuligule milouin, l'Eider à duvet, la Macreuse brune et la Macreuse noire. Avec l'apparition de la Moule zébrée dans bon nombre de lacs de notre pays, il est vraisemblable qu'une augmentation de la population hivernale de ces oiseaux s'ensuive. Ces espèces ne se rencontrant chez nous qu'en faible nombre, l'analyse n'a pas été faite comme précédemment sur l'ensemble de la Suisse et sur les 13 lacs envisagés auparavant mais elle a été concentrée sur deux centres d'hivernage importants, pour lesquels nous possédons des données

**Figure 17:** Population hivernale de certain cenarce marins malacophagees sur le lac Léman et le lac de Neuchâtel avant et après l'appertition de la Moule zébrée. (d'après recensements hivernaux 1950/51 - 1978/79)

nb. d'ind. **A : FULIGULE MILOUINAN**

nb. d'ind.

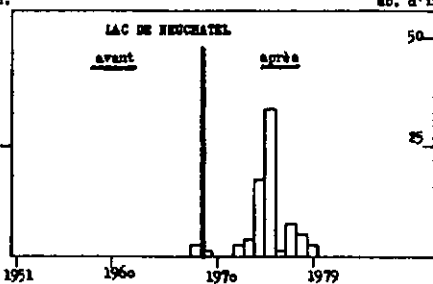
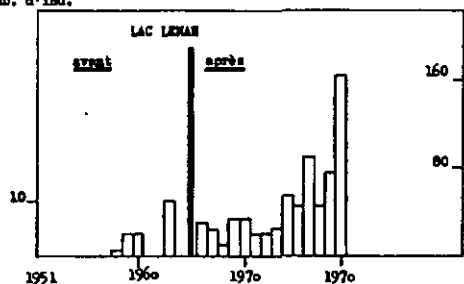
nb. d'ind.



nb. d'ind. **B : EIDER A DUVET**

nb. d'ind.

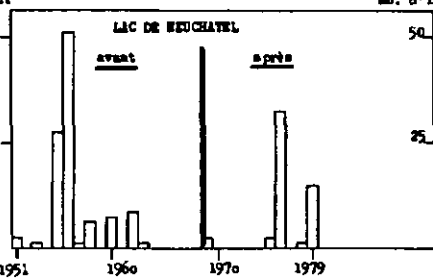
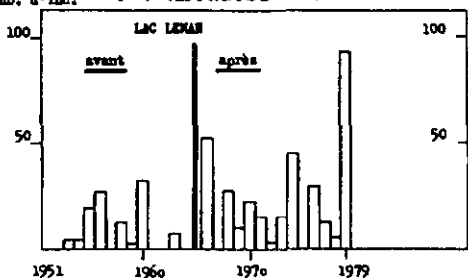
nb. d'ind.



nb. d'ind. **C : MACREUSE BRUNE**

nb. d'ind.

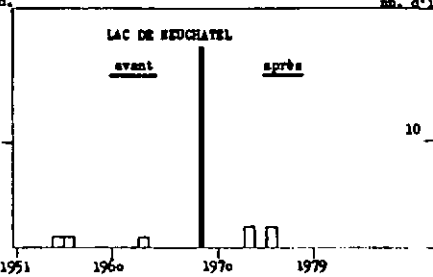
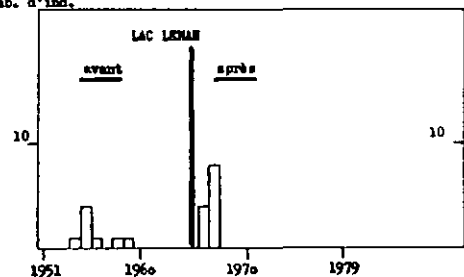
nb. d'ind.



nb. d'ind. **D : MACREUSE NOIRE**

nb. d'ind.

nb. d'ind.



complètes des recensements hivernaux depuis longtemps, le Léman et le lac de Neuchâtel.

### VII.2. Fuligule milouinan

Pour cette espèce, les difficultés qui existent dans l'utilisation des données des recensements hivernaux, résident dans le fait que le Fuligule milouinan atteint en Suisse son maximum d'effectif au mois de mars ou avril (Bauer et Glutz, 1968). Cependant, les recensements qui ont eu lieu à période similaire constituent des points de comparaison utiles.

Au Léman, on constate qu'avant l'apparition de la Moule zébrée l'espèce était régulièrement présente avec une population moyenne supérieure à 10 individus, maximum 27 individus. Après l'apparition du mollusque, le nombre d'hivernant est en sensible hausse, avec en moyenne plus de 20 individus. Au lac de Neuchâtel, avant l'apparition de la Moule zébrée, la présence du Fuligule milouinan n'était qu'irrégulière, forte de 1 ou 2 individus. Après 7 ans d'apparition du mollusque, l'espèce devient régulière et nettement plus abondante, dépassant même les chiffres du Léman avec notamment 144 individus en hiver 1978/79.

### VII.3. Eider à duvet

Au Léman, à partir de l'hiver 1957/58, l'espèce est régulière avec cependant une population inférieure à 10 individus. Dès l'apparition de la Moule zébrée la présence de l'espèce est toujours régulière et atteint dès le début 30 individus. L'ensemble de cette évolution présente une augmentation exponentielle significative avec un maximum en hiver 1978/79 de 163 individus.

A Neuchâtel, avant l'apparition du mollusque, l'espèce n'a été signalée qu'une fois en 1968. En revanche, dès l'hiver 1971/72, cette espèce devient un hivernant régulier sur le lac avec au maximum 42 individus en 1974/75.

#### VII.4. Macreuse brune

Avant l'arrivée de la Moule zébrée, cette espèce était presque chaque année présente sur le Léman, avec un maximum de 32 individus en 1959/60. Après l'apparition du mollusque, sa présence est régulière, elle semble être plus nombreuse qu'auparavant (maximum 92 individus en 1978/79).

Sur le lac de Neuchâtel, l'espèce était également presque régulière avec un maximum de 51 individus en 1955/56. Plus tard, l'espèce est moins régulièrement présente, de plus, sa population semble plus faible.

#### VII.5. Macreuse noire

Avant l'apparition de la Moule zébrée tant au Léman qu'à Neuchâtel, l'espèce ne se rencontre qu'irrégulièrement et en faible nombre. Après l'apparition du mollusque, cette situation semble rester identique.

#### VII.6. Discussion

Nos résultats montrent que le Fuligule milouinan et l'Eider à duvet sont deux espèces nettement influencées par la Moule zébrée. Comme nous l'avons déjà mentionné plus haut pour le Fuligule milouinan, cette situation peut être mieux mise en évidence lorsque l'on analyse les dénombrements effectués tout au long d'un hiver sur un même lac comme l'ont fait Leuzinger et Schuster (1970), et comme nous le montrerons au point VIII.4. pour le lac de Neuchâtel.

Pour l'Eider à duvet, les résultats des recensements hivernaux montrent bien clairement l'attraction qu'exerce le mollusque sur cette espèce puisqu'au Léman, on constate même une augmentation plus que régulière. Leuzinger et Schuster (1970), ont trouvé la même chose à Constance, cependant, d'autres facteurs tels que l'augmentation de la population nicheuse occasionnant des invasions ont contribué à augmenter la population hivernale chez nous.

La situation de la Macreuse brune semble plus difficile à

expliquer. Au Léman, l'espèce est en augmentation tandis qu'à Neuchâtel, elle diminue plutôt. Leuzinger et Schuster (1970), montrent qu'à Constance, aucune augmentation n'a eu lieu suite à l'apparition de la Moule zébrée.

Nos résultats montrent que pour la Macreuse noire, aucune réaction au mollusque n'est visible. A Constance, Leuzinger et Schuster (1970), signalent cependant une légère augmentation suite à l'apparition de la Moule zébrée.

En ce qui concerne la population hivernale, les quatre espèces de canards marins que nous venons d'envisager, ne semblent malgré tout que modérément influencées par l'apparition de la Moule zébrée. Les espèces pourtant typiquement malacophages préfèrent avant tout hiverner sur des milieux marins et c'est vraisemblablement ce qui ne les a pas attiré chez nous en masse.

Il est dès lors important de relever que la Moule zébrée a surtout attiré des espèces d'oiseaux aquatiques dont une partie substantielle de la population a l'habitude d'hiverner sur des eaux continentales, les espèces hivernant essentiellement sur un milieu marin, n'étant que modérément influencées.

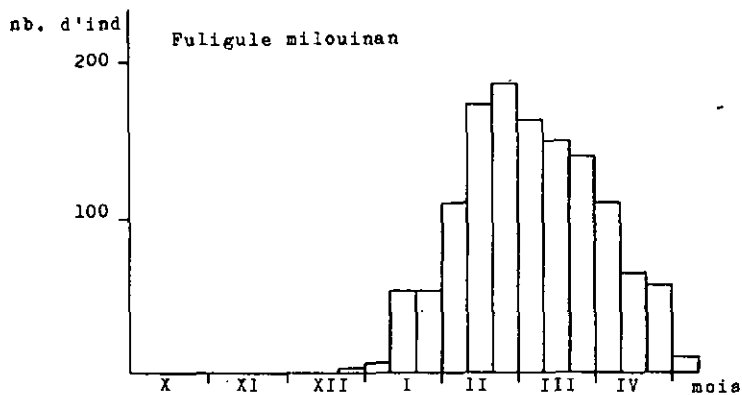
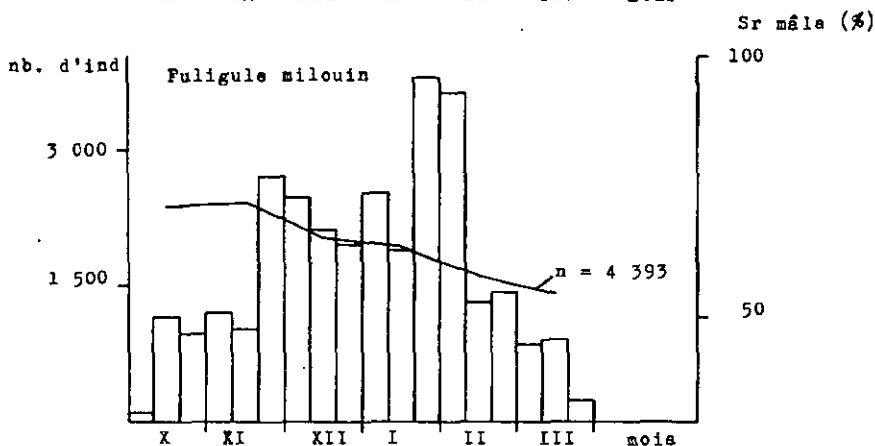
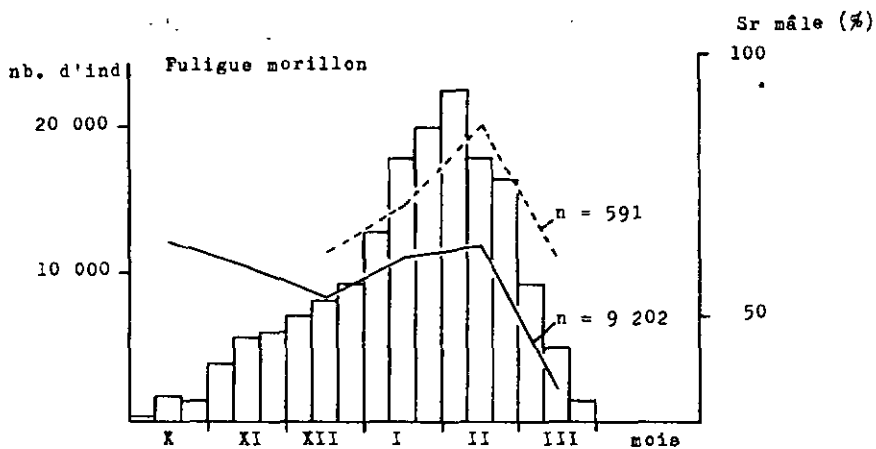
## VIII. PHÉNOLOGIE DES FULIGULES MORILLON, MILOUIN ET MILOUINAN SUR LE LAC DE NEUCHÂTEL (figure 18)

### VIII.1. Introduction

La phénologie des oiseaux aquatiques hivernant dans notre pays a déjà fait l'objet de plusieurs travaux, parmi eux, il faut mentionner ceux de Szili (1963) à Constance avant l'apparition de la Moule zébrée et Villi (1970, 1973) à Klingnau. Par ailleurs, Burckhardt (1958), et Leuzinger (1960, 1964) sans étudier en détail la phénologie, donnent les résultats des dénombrements mensuels d'oiseaux aquatiques hivernant, effectués sur certains lacs de Suisse allemande. Sans nous attarder sur ce problème relativement bien connu, il nous a paru toutefois utile de reprendre une telle étude pour le lac de Neuchâtel, puisqu'il s'agissait de données provenant d'un lac une fois colonisé par la Moule zébrée. Pour des questions de temps et de précision, nous nous sommes

**Figure 18:** Phénologie et sex ratio (Sr) des Fuligules hivernent sur le lac de Neuchâtel (1975/76 - 1978/79).

histogrammes: effectifs des individus; ligne continue: Sr à partir d'oiseaux observés; ligne discontinue: Sr à partir d'oiseaux noyés



concentrés parmi les espèces malacophages sur les Fuligues, en laissant de côté la Foulque trop dispersée tout le long du rivage et le Garrot à œil d'or, dont l'activité diurne rend les dénombrements à l'échelle d'un lac impossibles pour une seule personne.

#### VIII.2. Fuligule morillon

Les premiers individus apparaissent en octobre. Ce n'est que vers début novembre que la population augmente régulièrement jusqu'à fin décembre. Cette augmentation s'accroît jusqu'au début de février où l'on observe le maximum. Le nombre diminue ensuite très rapidement et régulièrement jusqu'à fin mars où la plupart des individus ont quitté le lac. L'évolution du sex ratio obtenu à partir de l'observation des oiseaux à distance, montre la présence d'une forte proportion de mâles en octobre qui diminue quelque peu jusqu'en décembre. Cette proportion augmente jusqu'en février pour atteindre une valeur similaire à celle d'octobre. En mars, on note une très faible quantité de mâles. Les données du sex ratio provenant des individus noyés montrent une évolution similaire au cours de la saison avec cependant une proportion beaucoup plus forte de mâles.

#### VIII.3. Fuligule milouin

Les premiers individus arrivent au début octobre. Très rapidement, leur nombre augmente, l'espèce étant au début plus abondante que le Fuligule morillon. À partir de fin novembre, on assiste à une nouvelle arrivée d'individus, qui ont tendance à diminuer légèrement jusqu'à la deuxième décennie de janvier. Le maximum s'observe pendant une courte période de fin janvier à début février. L'espèce diminue ensuite rapidement, les derniers quittant le lac à fin mars. Le sex ratio mâle est en octobre supérieur à 70%. Il augmente encore légèrement en novembre pour ensuite diminuer progressivement jusqu'aux environs de 55% à fin mars.

#### VIII.4. Fuligule milouinan

L'espèce n'apparaît chez nous qu'à fin décembre en faible nombre. Elle commence à augmenter régulièrement à partir de la deuxième décade de janvier pour atteindre un maximum à fin février. Elle diminue ensuite régulièrement, les derniers étant observés au début de mai.

Faute de matériel, l'analyse du sex ratio n'a pas pu être effectuée.

#### VIII.5. Discussion

Nos résultats seront comparés aux travaux suisses traitant les données suivantes:

- Dénombrements mensuels de Suisse alémanique compris entre 1952/53 et 1962/63 soit avant l'apparition de la Moule zébrée dans cette région (Burckhardt, 1958; Leuzinger, 1960, 1964).

- Dénombrements mensuels au lac de Constance de 1951/52 à 1962/63 soit avant l'apparition de la Moule zébrée (Szili, 1963).

- Analyse de la migration sur le barrage de Klingnau aujourd'hui encore non colonisé par la Moule zébrée (Willi, 1970; 1973).

- Dénombrements mensuels au lac de Constance pour 1969/70 et 1970/71, pendant la période de colonisation de la Moule zébrée (Jacoby et Leuzinger, 1972).

#### a) Fuligule morillon

Les résultats des dénombrements mensuels en Suisse alémanique avant l'apparition de la Moule zébrée, ceux du barrage de Klingnau comme ceux de Constance avant et après l'apparition du mollusque, sont similaires à ce que nous avons trouvé au lac de Neuchâtel.

On constate partout l'apparition des premiers individus en septembre - octobre, un maximum à fin janvier - début février et la disparition de l'espèce à fin mars - début avril.

Cette espèce est un hivernant typique dans notre pays pour lequel l'apparition de la Moule zébrée ne semble pas avoir modifié le comportement migratoire. L'analyse du sex ratio en Suisse n'a été faite que pour Klingnau (Willi, 1970).

Il y aurait selon cet auteur une première apparition massive de mâles, suivie de femelles, oiseaux qui ne seraient que de passage chez nous. Il constate en décembre une deuxième vague d'apparition de mâles, suivie de femelles, oiseaux qu'il considère comme hivernants.

L'abaissement en fin d'hiver du sex ratio mâle est attribué au fait que les femelles restent plus longtemps dans nos régions que les mâles.

A Neuchâtel, les résultats des observations visuelles montrent également une diminution des mâles à partir d'octobre jusqu'à décembre. La deuxième vague d'apparition de mâles, suivie de femelles, n'est pas aussi nette qu'à Klingnau, de plus elle s'étale sur le lac de Neuchâtel jusqu'en février.

L'analyse du sex ratio des oiseaux accidentés montre l'erreur importante qu'introduit l'observation visuelle. Certes des tendances semblent similaires, cependant, l'analyse du déroulement de la migration sur la base d'observations visuelles nous paraît trop hasardeuse.

#### b) Fuligule milouin

D'après Burckhardt (1958) et Leuzinger (1960, 1964), avant l'apparition de la Moule zébrée, cette espèce semble être un hivernant typique en Suisse alémanique.

Szili (1963) montre à Constance, à l'extrémité est de la Suisse, qu'avant l'apparition de la Moule zébrée, l'espèce est avant tout migratrice en automne, puisque les maxima s'observent en octobre - novembre.

A Klingnau, Willi (1970) trouve deux maxima, un à fin novembre - début décembre et un à fin janvier - début février. Le premier est selon cet auteur dû à des migrateurs tandis que le deuxième représente le maximum des hivernants.

Une situation similaire à celle de Klingnau semble exister sur le lac de Neuchâtel, où le premier maximum de novembre - décembre est nettement moins marqué que celui de janvier - février. Il est intéressant de souligner que les quelques chiffres de Constance après l'apparition de la Moule zébrée (Jacoby et Leuzinger, 1972) laissent penser à une tendance à l'hivernage plus marquée. Pour le Fuligule milouin, le mollusque semble avoir modifié l'image de la migration, favorisant

l'hivernage dans nos régions.

L'évolution du sex ratio n'a été étudiée qu'au barrage de Klingnau (Willi, 1970). Les résultats au lac de Neuchâtel semblent similaires avec apparition massive de mâles suivie de femelles. L'interprétation détaillée de la migration comme l'a faite Willi (1970) nous paraît hasardeuse, les problèmes étant les mêmes qu'avec le Fuligule morillon.

### c) Fuligule milouinan

Avant l'apparition de la Moule zébrée, l'espèce était très peu nombreuse en Suisse. Pendant cette époque, les recensements effectués en Suisse alémanique montrent un maximum en février et quelques pointes en novembre (Burckhardt, 1958; Leuzinger, 1960, 1964).

Willi (1973) note à Klingnau un premier maximum de novembre à fin décembre et un deuxième à février - mars.

Au lac de Neuchâtel, l'espèce est absente en novembre et le maximum se situe à fin février.

Bezzel (1957) qui observe également un tel maximum en Bavière du Sud pense qu'il s'agit de populations hivernantes alors que Willi (1973) sur la base d'analyses du sex ratio pense plutôt à des oiseaux migrateurs sur le chemin du retour.

D'après nos observations sur le Fuligule milouin, l'effet de la Moule zébrée a surtout été marqué sur la population hivernale et non sur les migrateurs en automne. Pour le Fuligule milouinan, le mollusque n'a eu aucun effet d'augmentation des oiseaux en novembre ou décembre alors que cet effet a été très fort en février où on a vraisemblablement des hivernant typiques.

L'opinion de Bezzel (1957) semble donc prévaloir celle de Willi (1973) ceci d'autant plus que ce dernier auteur étai ses résultats sur la base de l'évolution du sex ratio de l'espèce, donnée qui comme pour les autres espèces de Fuligule est sujette à caution.

Soulignons enfin que nos résultats sur la phénologie des Fuligules montrent pour notre pays, que le recensement unique effectué à mi-janvier est un peu précoce pour saisir le maximum de la population hivernale des Fuligules morillon et milouin, alors qu'il est beaucoup trop précoce pour saisir celle du Fuligule milouinan.

## IX. LE RÉGIME ALIMENTAIRE DES OISEAUX AQUATIQUES SE NOURRISSANT DE MOULE ZEBREE

### IX.1. Introduction

Le régime alimentaire hivernal des oiseaux aquatiques est relativement bien connu. En effet, la plupart de ces espèces sont considérées comme gibier, ce qui a donné lieu autrefois à des analyses portant sur de grandes séries pendant la saison de chasse (Madson 1954).

Les études récentes sur le passage de la nourriture à travers le système digestif ont cependant quelque peu mis en doute les résultats obtenus autrefois, ce qui justifie un nouvel examen de cette question.

En ce qui concerne la consommation de la Moule zébrée, on est frappé de constater que de très nombreux auteurs ont mis en parallèle l'augmentation de certaines espèces d'oiseaux aquatiques avec celle de la Moule zébrée, sans se baser sur des études précises de régime alimentaire. Pour notre pays, seuls Jacoby et Leuzinger (1972) apportent quelques renseignements, surtout basés sur des observations visuelles d'ingestion du mollusque par certaines espèces. Dans ce travail, les analyses de régime alimentaire sont rares et font cruellement défaut. La présente étude envisage de combler cette lacune à l'aide d'un matériel abondant et analysé à l'aide de méthodes récentes.

### IX.2. Oiseaux non consommateurs de Moule zébrée

Dans le matériel étudié, les espèces suivantes n'ont jamais révélé la présence de la Moule zébrée: Grèbe huppé, Grèbe à cou noir, Cormoran, Sarcelle d'hiver, Canard chipeau, Canard siffleur, Harle bièvre, Goéland argenté, Mouette rieuse.

### IX.3. Fuligule morillon (tableau 7)

Le régime alimentaire de l'espèce est presque exclusivement formé de Moule zébrée avec pour les 597 individus analysés,

Tableau 7 Fuligule morillon: le régime alimentaire sur le lac de Neuchâtel en hiver.

	1975/76 n = 160			1976/77 n = 173			1977/78 n = 158			1978/79 n = 106				
	oesophage n = 107		estomac n = 111	oesophage n = 137		estomac n = 146	oesophage n = 124		estomac n = 137	oesophage n = 69		estomac n = 76		
	vol. %	fréq. %	vol. %	fréq. %	vol. %	fréq. %	vol. %	fréq. %	vol. %	fréq. %	vol. %	fréq. %		
Graines	t	1	t	9	t	1	t	7	t	1	t	2	t	3
Tiges, feuilles	t	6	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1	1	-	-
Total végétaux	t	5	t	9	t	1	t	7	t	1	t	2	t	3
Spongilla (gémules)	t	26	t	13	t	10	t	12	t	5	t	5	t	7
Hirudinæ (cocons)	t	7	t	19	t	11	t	11	t	9	t	28	t	5
Asellus aquaticus	t	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anodonta cygnea	0,5	1	-	-	1,2	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Moule zébrée	99,5	100	100	100	98,8	99,3	100	100	99,5	100	100	100	99,6	100
Limnea ovata	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	4	-	-	0,1	3
Potamopyrgus jenkinsi	-	-	t	1	t	1	-	-	0,2	1	-	-	0,2	7
Salmo trutta (œuf)	-	-	-	-	-	-	-	-	t	1	-	-	-	-
Total animaux	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

t = traces

99,3% du volume total de la nourriture. Quelques autres mollusques représentent le reste du pourcentage du volume de la nourriture. Parmi ceux-ci, deux individus d'Anodonta cygnea (L.) et sept de Limnea ovata (Drap.) qui avaient des dimensions semblables à celles des Moules zébrées ingérées en même temps. Les autres mollusques ont vraisemblablement été consommés "accidentellement" sur des bancs de Moules zébrées. La fréquence relativement élevée de traces d'Hirudinae et de Spongilla s'explique par le fait que ces organismes sont souvent fixés sur les valves de la Moule zébrée; ainsi cocons et gémules ont été ingérés en même temps que le mollusque.

Parmi les végétaux aquatiques, on n'en trouve que sous forme de traces et à des fréquences très faibles. Relevons encore que tous les autres organismes Asellus aquaticus (L.), oeuf de Salmo trutta (L.), tiges et feuilles de végétaux n'ayant pas de parties résistantes n'ont été trouvés que dans l'oesophage et jamais dans le gésier, ce qui confirme les points de vue de Swanson et Bartonek (1970).

Le régime alimentaire de l'espèce au cours des quatre hivers d'investigations, ne montre aucun changement d'une année à l'autre.

#### IX.4. Fuligule milouin (tableau 8)

Les résultats sont similaires à ceux du Fuligule morillon. Le régime alimentaire n'est formé que de nourriture animale où la Moule zébrée constitue avec 93,2% du volume, l'ensemble des proies. Potamopyrgus jenkinsi (Smith) représente le restant de la nourriture, alors que les végétaux ne se rencontrent également que sous forme de traces.

#### IX.5. Foulque macroule (tableau 8)

La nourriture animale prédomine encore dans le régime alimentaire de cette espèce, où la Moule zébrée constitue la seule proie importante avec 62% du volume total. La part des plantes représente 38%. La plupart des fragments n'ont pas pu être identifiés, dans quelques cas il s'agissait

**Tableau 8** Fuliqle milouin, Foulque macroule et Canard colvert: régime alimentaire hivernal sur le lac de Neuchâtel de 1975/76 à 1978/79.

	Fuliqle milouin n = 58			Foulque macroule n = 43			Canard colvert n = 39					
	oesophage n = 37		estomac n = 48	oesophage n = 20		estomac n = 31	oesophage n = 17		estomac n = 30			
	vol. %	fréq. %	vol. %	fréq. %	vol. %	fréq. %	vol. %	fréq. %	vol. %			
Graines	t	11	0,8	21	3	15	7	23	41	47	56	70
Tiges, feuilles	-	-	-	-	35	35	21	16	12	6	13	13
<u>Total végétaux</u>	t	11	0,8	21	38	40	28	26	53	51	69	77
Spongilla (gémules)	t	24	t	23	t	20	t	16	t	5	t	10
Hirudinae (cocons)	t	32	t	29	t	25	t	13	7	7	t	13
Moule zébrée	<u>93,2</u>	<u>95</u>	<u>92,2</u>	<u>94</u>	<u>62</u>	<u>60</u>	<u>72</u>	<u>87</u>	<u>44</u>	<u>44</u>	<u>31</u>	<u>57</u>
Potamopyrgus jenkinsi et Moll. divers	6,8	8	7	6	-	-	-	-	-	-	-	-
Invertébrés terrestres	-	-	-	-	-	-	-	-	3	6	t	7
<u>Total animaux</u>	100	100	100	100	62	60	72	87	47	47	31	63

t = traces

de Potamegeton pectoralis.

#### IX.6. Canard colvert (tableau 8)

La part de la nourriture animale est similaire à celle de la nourriture végétale. Parmi les animaux, la Moule zébrée est l'espèce la plus abondante avec 44% du volume total alors que l'on constate la présence de quelques invertébrés terrestres, Lumbricidae notamment. Parmi les végétaux, la forte proportion de graines est due à la consommation de graines de maïs qui attestent également une alimentation terrestre.

La présence de végétaux aquatiques n'a pas pu être décelée.

#### IX.7. Analyses isolées de quelques oiseaux consommateurs de Moules zébrées

Deux Garrots ont été analysés. L'un contenait des Moules zébrées entières dans l'oesophage et dans l'estomac alors que l'autre avait l'oesophage vide et des traces de mollusques dans l'estomac.

Deux Eiders ont été analysés, chaque oiseau contenait des Moules zébrées dans l'oesophage et l'estomac.

Une Macreuse brune analysée, contenait également plusieurs Moules zébrées dans l'oesophage et l'estomac.

#### IX.8. Discussion

D'après Bauer et Glutz (1969), le régime alimentaire du Fuligule morillon est formé de proies peu mobiles ou de végétaux vivant sur le fond du lac. Le régime semble s'adapter à l'abondance locale de la nourriture; presque partout, la prédominance d'animaux, en particulier du mollusque est notée. Les proies animales semblent toutefois plus abondantes en milieu marin ou saumâtre.

Pour la nourriture hivernale de l'espèce dans notre pays, Willi (1970), sur la base de 38 individus analysés et provenant du barrage de Klingnau, trouve une prédominance de

nourriture végétale (84,6% du volume total de la nourriture), alors que les mollusques ne sont représentés que par 0,4%. Un seul plan d'eau colonisé par la Moule zébrée a fait l'objet d'études détaillées du régime alimentaire de l'espèce. Il s'agit d'un étang artificiel de 4 ha où en 2 ans, 54 individus ont été analysés (Olney, 1963). L'auteur a trouvé pour la première année que la Moule zébrée formait le 72% du volume total de la nourriture alors que l'année suivante, c'était le 90,5% du volume. Nos observations confirment ces données et montrent même une plus forte proportion de Moule zébrée dans la nourriture. Sans doute l'abondance du mollusque est-elle beaucoup plus grande dans le lac de Neuchâtel que dans le petit étang étudié en Grande-Bretagne.

Le régime alimentaire hivernal du Fuligule milouin montre généralement une prédominance de nourriture végétale.

Madsen (1954), trouve dans 118 individus provenant des fjords danois 63,0% du volume de la nourriture formé de plantes; Olney (1968), pour 47 individus provenant de Grande-Bretagne trouve un volume de 86,1% alors que plus près de nous Willi (1970) à Klingnau dans 39 individus obtient la valeur de 75,1%. Cet auteur mentionne que certains organismes à corps mou n'ont pas pu être pris en considération dans l'analyse volumétrique. Selon lui, Tubificidae et larves de Chironomidae représentent la nourriture préférentielle de l'espèce, nourriture qui serait toutefois rapidement épuisée.

La consommation abondante de Moules zébrées par le Fuligule milouin a déjà été signalée par plusieurs auteurs (Jacoby et Leuzinger, 1972). Les observations visuelles sont confirmées par nos analyses qui montrent que l'espèce en présence du mollusque, a un régime alimentaire similaire au Fuligule morillon.

Les canards marins, Fuligule milouinan, Eider et Macreuse brune sont partout essentiellement malacophages. Les quelques exemplaires provenant du lac de Neuchâtel ne contenaient que la Moule zébrée, qui chez nous est vraisemblablement la nourriture principale de ces espèces.

Le Garrot à oeil d'or se nourrit essentiellement de proies animales. Leur abondance locale semble jouer un rôle très important dans la composition du régime alimentaire. Ce sont

en premier lieu des larves d'insectes, puis des mollusques qui constituent l'essentiel de la nourriture. Leuzinger (1972) à Constance a très bien montré qu'avant l'apparition de la Moule zébrée, le Garrot se nourrissait essentiellement de larves de Trichoptera, alors qu'une fois présent dans le lac, le mollusque constituait la nourriture principale de l'espèce. Les deux individus provenant du lac de Neuchâtel ne contenaient que des Moules zébrées, ce qui confirme cette tendance.

La Foulque a généralement un régime alimentaire très variable, s'adaptant aisément à la nourriture disponible. La plupart du temps, les plantes dominent; parmi les animaux, l'espèce préfère les mollusques.

En Suisse, Hurter (1972) notamment montre que la nourriture hivernale au lac de Sempach est principalement végétarienne. Plusieurs études du régime alimentaire de l'espèce sur des lacs du nord de l'Europe colonisés par la Moule zébrée ont montré sa forte présence dans la nourriture hivernale (Schweda, 1972). Nos observations provenant du lac de Neuchâtel montrent que cette situation est aussi valable pour notre pays, ce qui rejoint les résultats récents de Hurter (1979).

Le Canard colvert consomme une nourriture hivernale essentiellement végétarienne. Les proportions du volume de la nourriture végétale atteignent pour cette saison 99,4% dans l'Etat de Washington (Yocom, 1951) puis en trois endroits de la Grande-Bretagne 99,5%; 81,8% et 83,1% (Olney, 1964). Pour les lacs colonisés par la Moule zébrée, Ern (1970), montre sur la base d'observations visuelles que l'espèce se nourrit quelquefois du mollusque en capturant les individus que les Foulques ont ramené en surface.

Cet auteur constate également que le Canard colvert plonge jusqu'à 1 m de profondeur pour capturer des Moules zébrées, ce qui est une activité exceptionnelle pour un canard de surface. Nos données provenant du lac de Neuchâtel, constituent la première série d'analyses pour un milieu colonisé par la Moule zébrée. Malgré notre très faible matériel, on peut relever que par rapport à toutes les autres études effectuées en périodes hivernale, la proportion de proies animales constituée ici par le mollusque est extrêmement élevée.

La comparaison du régime alimentaire d'un certain nombre d'espèces sur le lac de Neuchâtel par rapport à des données venant d'ailleurs, démontre clairement que la Moule zébrée constitue une nourriture préférentielle et très attractive pour ces espèces. En effet, pour les Fuligules morillon et milouin, des proportions aussi élevées de nourriture formée d'une seule espèce n'ont jamais été signalées ailleurs. De plus, pour le Fuligule milouin, la Foulque et le Canard colvert, la présence de la Moule zébrée dans l'éventail des ressources alimentaires d'un milieu donné, modifie la composition habituelle du régime alimentaire, ces espèces à régime alimentaire hivernal végétarien préférant le mollusque.

Pour le Canard colvert enfin, la présence du mollusque ne contribue pas seulement à modifier le régime alimentaire de l'espèce mais aussi son comportement alimentaire puisqu'il doit plonger pour capturer la Moule zébrée.

L'apparition massive d'une proie animale dans un milieu comme c'est le cas pour la Moule zébrée dans la plupart des lacs suisses est un phénomène très rare. L'autre exemple connu à ce jour est la pullulation de Sphaerium transversum Say dans le Keokule Pool; une partie du Mississippi de 45 miles de long dans Iowa, USA a été étudié par Thompson (1973). Selon cet auteur, l'abondance de cette espèce a eu pour conséquence d'augmenter la proportion habituelle du mollusque dans le régime alimentaire des Fuligules américains (Aythya ssp.) du Garrot à oeil d'or et de la Foulque Fulica americana (Gmelin), ce qui rejoint parfaitement nos observations au lac de Neuchâtel.

## X. ETUDE ETHO - ECOLOGIQUE DU FULIGULE MORILLON

### X.1. Introduction

L'alternance du jour et de la nuit engendre chez la plupart des organismes vivants, des changements d'activités. Dans l'intervalle de 24 heures, les activités apparaissent comme rythmées et se succèdent généralement de façon relativement régulière, ceci indépendamment des conditions ambiantes du milieu. Ces dernières comme l'ont montré plusieurs auteurs

(Nilsson, 1970; Tamisier, 1972) n'occasionnent que des retouches du modèle régulier, retouches qu'il est toutefois important de mettre en évidence, pour comprendre la valeur écologique d'un milieu donné. En effet, dans le cas des oiseaux aquatiques hivernant, lorsque les successions d'activités régulières sont trop modifiées par les conditions du milieu, ce qui engendre des dépenses énergétiques trop élevées, les individus sont contraints de quitter les lieux pour aller à la recherche d'endroits plus favorables. Le présent chapitre envisage les différentes activités du Fuligule morillon hivernant sur le lac de Neuchâtel. Le cycle journalier des activités essentielles de l'espace (time budget) sur les trois lieux de nourrissage et de repos du lac de Neuchâtel, ainsi qu'à titre de comparaison au Léman devant Ouchy et sur le barrage de Niederried ont été étudiés.

Connaissant le nombre de canards séjournant annuellement sur chaque place de nourrissage et de repos, puis l'évolution des effectifs sur chacune d'entre elles au cours de trois hivers, nous déterminerons l'importance du rôle des perturbations.

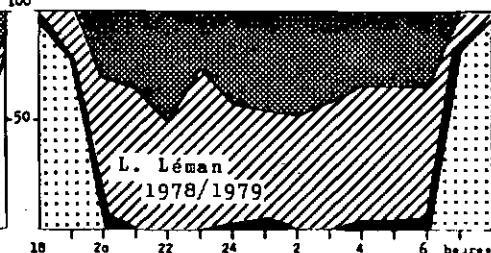
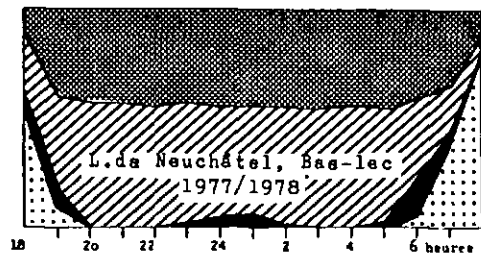
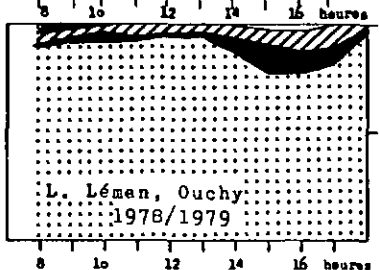
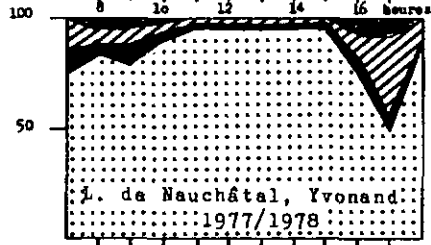
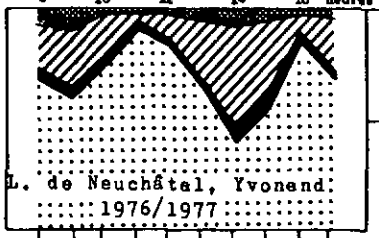
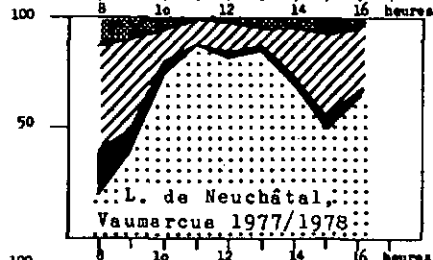
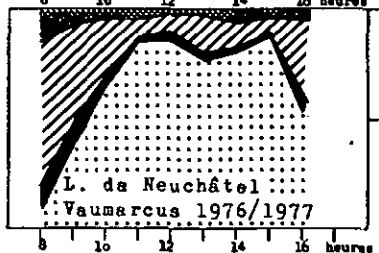
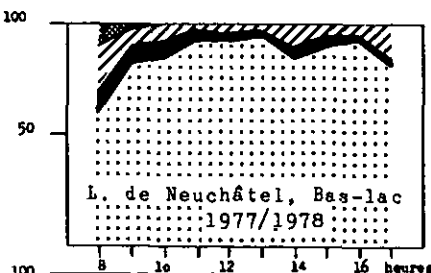
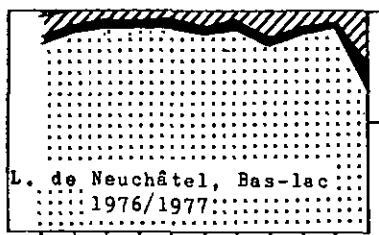
## X.2. Activité diurne (figure 19)

Le comportement de l'espace sur les trois lieux de stationnement principaux du lac de Neuchâtel est similaire. L'activité de repos est de très loin la plus importante partout. Partout également le temps consacré au nettoyage semble être le même. On peut relever que la plongée, activité alimentaire est rare. Elle est presque absente dans la région du Bas-Lac, de faible importance à Vaumarcus et Yvonand. Pendant la journée, on note deux périodes d'agitation où l'espace déploie une certaine activité de natation, parfois de plongée. Ces périodes sont similaires partout, elles se situent en début de matinée, l'espace terminant son alimentation, ainsi qu'en fin d'après-midi où elle se prépare à s'alimenter.

La comparaison avec les données du Léman et Niederried montre l'existence d'une activité diurne similaire. Le repos est l'activité la plus importante, la plongée est rare, les deux

Figure 19: Fuligule morillon, activité diurne et nocturne

% d'activité



Repos

Nettoyage

Natation

Plongée

périodes d'agitation en début et en fin de journée existent aussi.

### X.3. Activité nocturne (figure 19)

Les résultats obtenus au lac de Neuchâtel dans la région du Bas-Lac, comme ceux du Léman à Ouchy, sont similaires et contrastent avec ceux obtenus de jour. Pendant la nuit le Fuligule morillon a manifestement une activité alimentaire qui semble à l'échelle de l'ensemble d'une bande très continue. Entre 30 et 50% du temps est consacré à la plongée, le reste du temps étant de la natation. Quelquefois l'espèce se nettoie; ces périodes se situent en début en fin de la nuit ainsi que vers 24 heures.

Sur ces deux sites où l'observation nocturne a été possible, on constate que le temps consacré à l'alimentation est très important.

L'activité diurne étant similaire à Ouchy, devant Neuchâtel comme à Vaumarcus, Yvonand et Niederried, il est dès lors vraisemblable que sur ces trois derniers endroits, l'espèce ait une aussi grande activité alimentaire nocturne qu'ailleurs. Cette présomption se trouve d'ailleurs confirmée pour Vaumarcus et Yvonand où comme à Ouchy et à Neuchâtel, de nombreux canards se prennent de nuit accidentellement dans les filets des pêcheurs. (figure 20)

A Niederried, la faible surface du plan d'eau pourrait faire penser à un éventuel départ de nuit des oiseaux pour aller s'alimenter ailleurs. Grâce à la télémétrie, nous avons pu prouver que deux oiseaux sont restés respectivement 7 et 11 jours de jour comme de nuit sur le lac. Leur alimentation nocturne sur place est ainsi très vraisemblable.

### X.4. Activité individuelle

Des résultats (tableau 9) montrent clairement que l'activité d'individus suit la tendance de l'activité de l'ensemble d'une bande. La nuit, l'espèce s'alimente surtout et il n'y a pas de différence marquée entre l'activité des mâles et des femelles.

Figure 2a Provenance des oiseaux aquatiques capturés accidentellement dans les filets de pêche au lac de Neuchâtel 1975/76 - 1978/79.

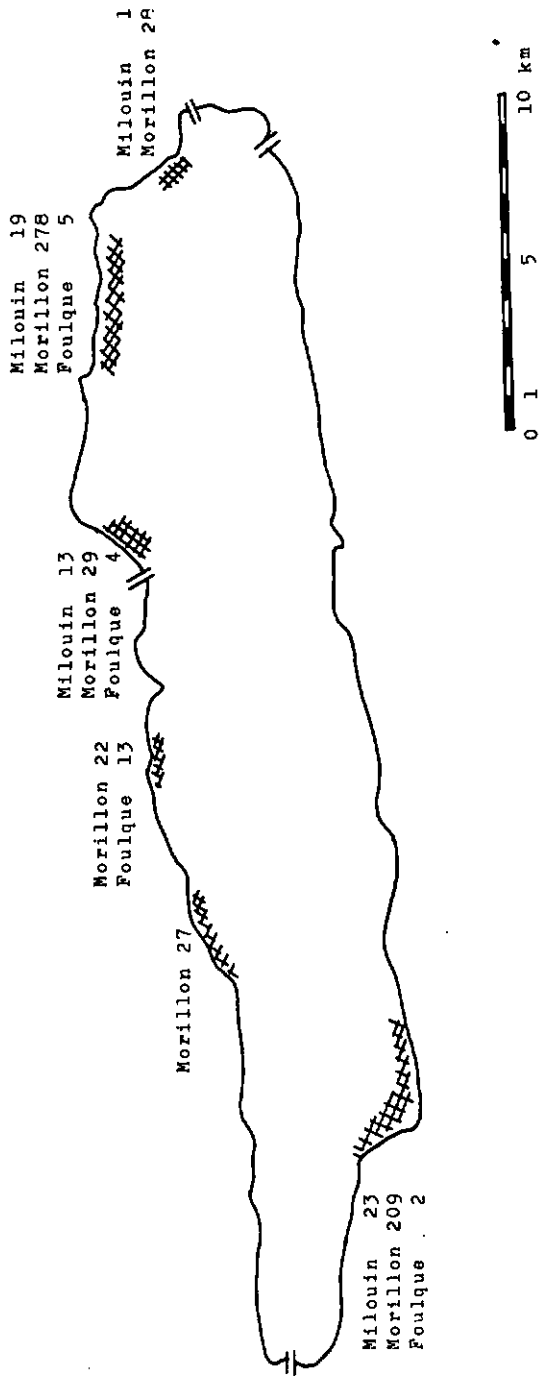


Tableau 9 Activité nocturne d'individus isolés. Lac de Neuchâtel, ville de Neuchâtel.

heure	mâle			femelle		
	secondes d'observation	% d'activité natation	% d'activité plongée	secondes d'observation	% d'activité natation	% d'activité plongée
21 - 2300	1994	59,1	40,9	1052	67,4	32,6
23 - 0100	1742	55,7	44,3	1230	55,6	44,4
01 - 0300	1692	55,1	44,9	1326	52,3	47,7
03 - 0500	1310	54,2	45,8	1470	43,5	56,5

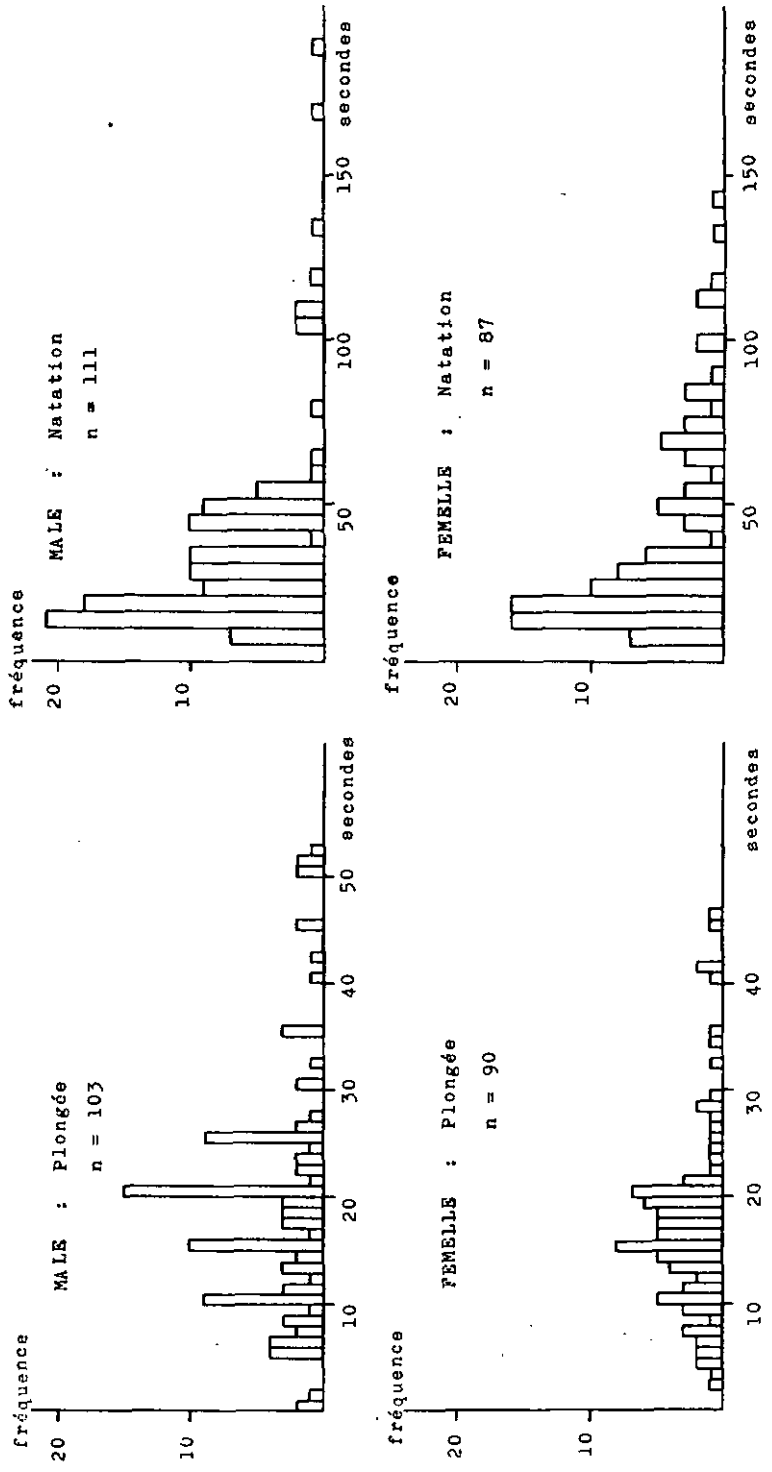
Nos observations ont été faites dans une région où la profondeur du lac est de 4 m, ce qui nous a permis de comparer pour les mâles et les femelles, la durée des plongées et les intervalles de natation. On constate qu'en moyenne, le temps de plongée du mâle est supérieur à celui de la femelle, c'est d'ailleurs également chez le mâle que l'on trouve les plongées les plus longues excédant 60 secondes (figure 21). Pendant l'alimentation, la durée qu'un individu passe en activité de natation en surface est supérieure à celle passée en plongée. Chez le mâle, cette durée est plus longue que chez les femelles. Nos résultats confirment le caractère régulier de l'alimentation de l'espèce, puisque le temps passé en surface n'a jamais excédé 3 minutes.

#### X.5. Le rythme des activités

Incontestablement, nos données montrent une alternance d'activité de repos diurne et d'activité d'alimentation nocturne. Pendant la journée, le repos est très continu. Pour un individu il n'est que quelquefois interrompu par des séances de nettoyage. La plupart du temps dans une grande bande de canards au repos, on observe que les quelques individus isolés faisant leur toilette, sont distribués au hasard, démontrant ainsi que cette activité n'est pas déclanchée par un stimulus collectif. Il arrive cependant quelques fois où l'ensemble d'une bande déploie soudainement une activité de nettoyage. Ce comportement collectif intervient dans des situations probablement particulièrement favorables à l'espèce, c'est le cas lorsqu'il y a un brusque réchauffement de la température, notamment juste après la disparition du brouillard sur le lac ou lorsque le soleil perce pendant quelques instants une couche de nuages.

L'activité alimentaire par plongée est apparue comme très continue pendant la nuit. Des observations de détail montrent cependant que cette activité se fait par à-coups, phénomène dont la cause est une stimulation à la plongée entre individus d'un même groupe. En effet, dans un petit groupe, lorsqu'un individu plonge, ses voisins font rapidement de même et c'est quelques secondes plus tard que tout le groupe se

**Figure 21:** Fuiligule morillon: activité nocturne de certains individus. Fréquence et temps de l'activité nstatoire et de plongée (4 m de profondeur) pendant l'activité alimentaire nocturne; Neuchâtel, lac de Neuchâtel.



met à plonger, ceci durant une dizaine de fois au moins. Tout aussi rapidement, les plongées cessent, l'ensemble des individus du groupe nageant en surface pendant plusieurs dizaines de secondes. Puis à nouveau, un individu plonge entraînant rapidement l'ensemble des individus du même groupe. Le comportement collectif de plongée est sans doute stimulé par le léger bruit que provoque la pénétration d'un oiseau dans l'eau, de plus entre ces plongées rapprochées, les oiseaux émettent de petits cris qui semblent également stimuler les individus entre eux.

L'activité natatoire de nuit correspond essentiellement à une régulation de la respiration après la plongée. De jour, les individus nagent isolément et apparemment sans but précis; notons en passant que nous n'avons jamais observé de comportement nuptial sur les places d'hivernage. Il arrive cependant à des moments précis qu'une bande désole une phase d'agitation collective; les individus se mettent brusquement à nager très rapidement, certains s'éclaboussent, frappent de leurs ailes sur l'eau ou se poursuivent. Pendant ces périodes d'agitation, les oiseaux émettent les mêmes cris que ceux produits entre les plongées pendant l'alimentation. C'est d'ailleurs les deux seules circonstances pendant lesquelles le Fuligule morillon émet des cris. Les agitations collectives ont été observées aussi bien sur les trois lieux de stationnement du lac de Neuchâtel qu'au Léman à Ouchy, et à Niederried. Elles se situaient toujours à la tombée de la nuit ou au lever du jour et marquaient la transition entre le repos diurne et l'alimentation nocturne. Ces phases d'agitation collective représentent donc un signal de changement important chez le Fuligule morillon. Quelquefois, ce comportement s'observe également de jour. Il intervient également alors et exclusivement après un changement important d'activité; notamment après un dérangement d'une bande ou juste après l'arrivée d'oiseaux sur un nouveau lieu de stationnement.

#### X.6. Durée moyennne des différentes activités (tableau 10)

Les pourcentages de fréquence des différents types d'activités nous permettent sur 24 heures, de calculer leur durée respectives.

Tableau 10 Durée moyenne (heures) des différentes activités du Fuligule morillon

	lac de Neuchâtel, Bas-lac				Moyenne	Total
	10.X- 24.XI	25.XI- 31.XII	1.J - 31.I	1.II- 31.III		
Repos	10,2	8,1	10,3	10,1	9,7	11,0
Nettoyage	1,3	0,8	0,6	0,9	0,9	0,8
Natation	7,6	9,2	8,1	8,1	8,2	7,7
Plongée	4,9	5,9	5,0	4,9	5,2	4,8

\* période de pêche de pisciculture des Palées.

Pour l'hiver 77/78 au Bas-lac et 78/79 au Léman, on constate que le temps consacré à chaque activité est très voisin. Pour le Bas-lac, le nombre suffisant d'observations nous a permis de faire un découpage en quatre périodes. Les périodes 1, 3 et 4 ont des durées d'activités très similaires, la deuxième période du 25 novembre au 31 décembre montre une durée de l'activité alimentaire sensiblement plus élevée (augmentation du temps consacré à la plongée et à la natation) alors que le repos de l'espèce est d'autant raccourci.

X.7. Nombre annuel d'unité canard jour sur les trois lieux de stationnement du lac de Neuchâtel (tableau 11)

Nos observations montrent que la région du Bas-lac a toutes les années hébergé le plus grand nombre de canards. Dans cette région, les écarts annuels sont toutefois très grands, relevons que pendant l'hiver 76/77, le nombre d'unité canard jour n'a été que légèrement supérieur aux autres régions.

Yvonand et Vaumarcus semblent être deux régions recevant un nombre semblable d'oiseaux, une légère préférence est toutefois marquée pour Yvonand.

X.8. Les dérangements entraînant le vol (tableau 12)

Pour le Bas-lac, dans la réserve du Fanel où la très grande majorité des canards se reposent de jour, on constate que les perturbations sont faibles, en durée comme en nombre. De plus leur origine est la plupart du temps extérieure à l'homme, le vent jouant ici un rôle prépondérant. La situation à l'extrémité nord-est du lac rend cette région très exposée aux vents du sud-ouest. Les oiseaux ayant l'habitude de se reposer au large, s'envolent périodiquement lorsqu'ils se rapprochent par trop de la rive pour se reposer à nouveau plus au large.

Devant la ville de Neuchâtel, il arrive exceptionnellement, lorsque la réserve du Fanel est prise par la glace, qu'un nombre limité d'oiseaux y séjourne.

Tableau 11 Fuligule morillon: perturbations et unité-canard-jour (UCJ) sur les lieux de stationnement du lac de Neuchâtel.

	minutes d'observation	nombre de perturbations	durée des pert. (min)	durée des pert. (s)	UCJ 1975/76	UCJ 1976/77	UCJ 1977/78
Fanel	5845	14	8,2	0,1	1'136'300	494'500	834'700
Neuchâtel ville	365	7	23,0	6,3			
Yvonand	2440	11	47,5	1,9	345'900	489'400	550'500
Vaumarcus	5315	44	115,0	2,2	356'400	413'300	218'600

Tableau 12 Fuligule morillon: origine des perturbations sur les lieux de stationnement du lac de Neuchâtel.

	Fanel		Neuchâtel ville		Yvonand		Vaumarcus					
	fréq. nb	temps min %	fréq. nb	temps min %	fréq. nb	temps min %	fréq. nb	temps min %				
Chasse	3	43	12,0	52	5	45	8,5	18	14	32	40,4	35
Pêche professionnelle	2	30	2,0	9	3	27	15,3	32	14	32	33,3	29
Pêche amateur					1	9	2,8	6	3	7	2,3	2
Barques à sable	1	14	3,0	13					6	14	14,9	13
Bateaux de plaisance					1	9	8,1	17				
Voitures					1	9	12,8	27	1	2		
Vent	11	79	80,4	70								
Promeneurs	2	14	27,5	24					3	7	8,0	7
Inconnue	1	7	6,9	6	1	14	6,0	26	3	7	16,1	14

Dans cet endroit, les perturbations sont très importantes, la chasse ainsi que les bateaux de tous genres constituant l'essentiel des perturbations.

A Vaumarcus comme à Yvonand, les perturbations sont d'importance similaire, nettement supérieures à celles du Fanel.

A nouveau, ce sont les bateaux de tous genres et la chasse qui constituent l'origine principale des dérangements.

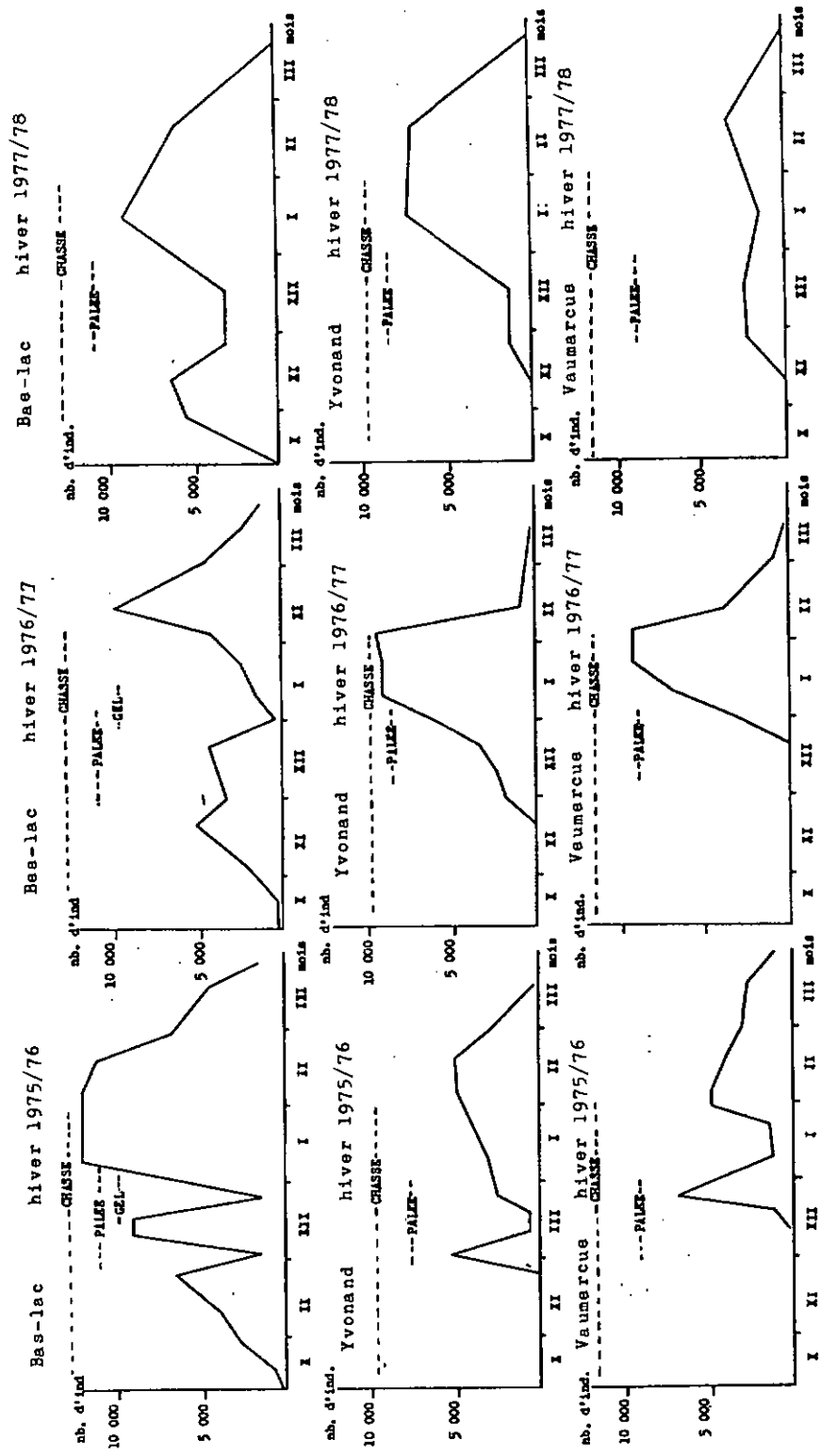
#### X.9. Variations annuelles des effectifs sur les lieux de stationnement du lac de Neuchâtel

La figure 22 résume la situation pour les années 75/76 à 77/78 sur les trois places de nourrissage. Notre analyse se bornera à dégager les points essentiels ou communs de ces trois années.

On constate que les premiers Fuligules morillons qui arrivent au mois d'octobre se cantonnent toujours dans la réserve du Fanel où ils se reposent de jour et qu'ils quittent la nuit pour s'alimenter devant la ville de Neuchâtel. D'octobre à fin novembre, ces effectifs augmentent alors que l'espèce est toujours absente à Yvonand et Vaumarcus.

A fin novembre, on constate et ceci pour chaque année, une brève diminution des effectifs dans la région du Bas-lac alors que les canards apparaissent selon les années à Yvonand, Vaumarcus ou simultanément aux deux endroits. A cette époque débutent, tout le long de la rive du lac, excepté dans la réserve du Fanel où toute navigation est interdite, des pêches de pisciculture de la Palée. Pour la région du Bas-lac, les filets sont tendus devant la ville de Neuchâtel en fin d'après-midi avant l'arrivée des canards sur les lieux, et relevés en début de matinée après le départ des oiseaux; les bateaux de pêcheurs n'occasionnant ainsi aucun dérangement. Cependant, de fréquentes et brusques tempêtes contraignent souvent les pêcheurs à relever leur filets au milieu de la nuit, occasionnant des perturbations en pleine période d'alimentation des oiseaux. Les perturbations nocturnes sont vraisemblablement à l'origine du déplacement des canards sur les autres places de nourrissage, Vaumarcus et Yvonand. Ces perturbations nocturnes existent également mais dans une moindre mesure sur ces deux endroits et c'est la raison pour laquelle de fréquents déplacements d'oiseaux

Figure 22: Population hivernale du Fuligule morillon eur trois lieux de stationnement du lac de Neuchâtel (hiver 1975/76 à 1977/78)



s'observent jusqu'à fin décembre, date à laquelle les pêches de pisciculture cessent.

Pour les hivers 75/76 et 76/77, on constate que les effectifs de la région du Bas-lac entre Noël et Nouvel-an, subissent à nouveau une très nette baisse, compensée par une augmentation sur les deux autres places de nourrissage. Tel n'a toutefois pas été le cas pour l'hiver 77/78. En 75/76 et 76/77, entre Noël et Nouvel-an, la réserve du Fanel a été partiellement prise sous les glaces. Pendant les premiers jours, les canards se reposaient encore dans la réserve au large de la banquise, cependant, lorsque la couche de glace était suffisamment épaisse pour permettre le patinage, les oiseaux ont quitté les lieux. La présence constante de personnes sur la glace, principalement par les craquements sonores qu'elles occasionnent en se déplaçant, sont à l'origine de ces départs massifs.

A partir du mois de janvier jusqu'en mars, tant dans la région du Bas-lac qu'à Yvonand ou Vaumarcus, les oiseaux occupent les lieux. L'activité de pêche est presque nulle et la chasse terminée.

#### X.10. Discussion

Les études sur le cycle journalier des Anatidés sont relativement rares.

Pour la période de reproduction Folk (1971) en CSSR a étudié l'activité diurne du Fuligule morillon et constate que l'espèce a une alimentation importante de jour. Siegfried (1974) au Canada trouve également une alimentation diurne de Aythya affinis (Eyton) résultat basé sur des observations diurnes systématiques. Klima (1966) trouve en CSSR pour le Fuligule milouin une alternance régulière d'activités alimentaires et de repos sur 24 heures.

A notre avis, les observations nocturnes ont dû être faites dans des conditions peu rigoureuses (éclairage des étangs avec un phare de cyclomoteur, ce qui selon cet auteur, ne perturbait pas le comportement de l'espèce !!)

Malgré l'absence d'observations nocturnes valables, il est très vraisemblable qu'une grande partie de l'alimentation des Fuligules pendant la période de reproduction ait lieu

de jour, ce qui est le cas pour la plupart des autres Anasidés. En hiver, les observations du cycle journalier sont encore plus rares. Willi (1970) au barrage de Klingnau conclut pour le Fuligule morillon à une activité alimentaire essentiellement diurne, une fois l'auteur a pu constater que cette espèce s'alimentait de nuit. Pour le Fuligule milouin, ce même auteur constate une prédominance d'activité alimentaire nocturne.

Il note en particulier qu'une partie de la journée est consacrée à l'alimentation à la suite de nuits sombres, alors que tel n'est pas le cas après les nuits de forte lune.

Nilsson (1970) en Suède trouve pour les Fuligules morillon, milouin et milouinan, une activité alimentaire essentiellement nocturne ceci par le fait que de nombreux canards se noyaient accidentellement dans les filets de pêcheurs. Une constatation similaire est faite par Thornburg (1973) aux USA pour Aythya affinis, A. valisineria (Wilson), A. collaris (Donovan) et A. americana (Eyton). L'apparente contradiction dans ces différents résultats provient à notre sens essentiellement du fait que les auteurs ne possédaient pas de matériel d'observation nocturne, ce qui semble indispensable en hiver où la nuit a une durée de 16 heures.

Nos observations sur le cycle journalier des bandes de Fuligules morillons, similaires à celles d'individus isolés, ce qu'avait déjà démontré du point de vue méthodologique Siegfried (1974), sont suffisamment claires pour permettre de conclure à une activité alimentaire nocturne et un repos diurne. Il est vraisemblable que tel doit être le cas en Europe centrale, là où l'espèce hiverne en grandes concentrations. Dans son cycle de 24 heures, le Fuligule morillon consacre au Léman 4,8 heures et au lac de Neuchâtel 5,2 heures à l'alimentation (plongée exclusivement). Pour d'autres espèces de canards plongeurs chez Aythya affinis, Siegfried (1974) trouve selon les sexes, entre 3 et 5 heures, chez le Fuligule milouin, Klima (1966) 6,9 heures et chez le Garrot, Nilsson (1970) 7 à 9 heures. Nos observations cadrent donc bien avec celles des autres espèces de canards plongeurs. Ces auteurs ont toutefois considéré que natation et plongée font partie de la phase alimentaire. Nilsson (1970) en Suède démontre pour trois espèces de Fuligules, que l'activité alimentaire essentiellement nocturne

se poursuit sur une partie de la journée lorsque la température s'abaisse, ce qui engendre un accroissement des dépenses énergétiques de l'espèce. Tel est également la constatation de Tamisier (1972) avec la Sarcelle d'hiver Anas crecca (L.) qui non seulement augmente son activité alimentaire suite à un abaissement de la température, mais également en début d'automne par le fait que les individus affaiblis viennent de parcourir une migration importante et ont besoin de constituer des réserves, par le fait que les activités pré-nuptiales s'intensifient en fin d'hiver.

Nos observations montrent une relative constance dans la durée d'alimentation de l'espèce. Le seul accroissement de la durée de l'alimentation notée de fin novembre à fin décembre, semble être la conséquence des fortes perturbations coûteuses sur le plan énergétique qui interviennent à cause de la pêche de pisciculture de la Palée généralisée le long des rives du lac.

Tamisier (1972) fait remarquer que pour la Sarcelle d'hiver, le temps supplémentaire consacré à l'alimentation se fait au détriment de l'activité natatoire qu'il qualifie "d'absence de nécessité de tout autre activité". Une telle interprétation de l'activité natatoire nous paraît un peu hasardeuse puisque la natation est 2,6 fois plus coûteuse sur le plan énergétique que le repos (King, 1974; Prange et Schmidt-Nilsson, 1970).

Le caractère très continu de l'alimentation pose toutefois le problème de la rapidité à laquelle la digestion intervient. Les expériences de Grandy (1972), montrent qu'un tel comportement est possible, puisque cet auteur a trouvé que chez Anas rubripes (Brewster) des Moulles Mytilus edulis (L.) ingérées se trouvaient déjà après 30 à 40 minutes dans la partie terminale du tube digestif.

Pour le Fuligule morillon de nuit, la durée des plongées est supérieure chez le mâle que chez la femelle, ce que Willi (1970) et Folk (1971) avaient déjà montré de jour pour les Fuligules morillon et milouin. Enfin le phénomène d'incitation à l'alimentation par des individus à l'intérieur d'un groupe mis en évidence dans le présent travail, a déjà été montré pour la Sarcelle d'hiver par Tamisier (1972). Relevons encore que pour les autres activités, la toilette semble également être favorisée chez la Sarcelle d'hiver

par un brusque réchauffement de la température (Tamisier, 1972) alors que pour la natation, les phases d'excitation collective correspondant à un changement d'activité important ont déjà été notées pour la Sarcelle d'hiver (Tamisier, 1972).

L'analyse des activités des Anatidés en période d'hivernage fait ressortir un certain nombre de similitudes, ceci indépendamment des zones d'hivernage et du régime alimentaire des différentes espèces.

Le phénomène le plus important mis en évidence par tous les auteurs qui ont eu les moyens techniques pour observer le cycle journalier complet d'une espèce est le fait que l'activité alimentaire est nocturne et le repos diurne, phénomène dont il s'agit de trouver une explication.

L'alimentation nocturne a la plupart du temps été interprétée comme une conséquence directe des perturbations diurnes d'origine humaine sur les places de nourrissage (Nilsson, 1970; Thornburg, 1973). Une aussi simple explication ne paraît cependant pas satisfaisante.

En effet, pour les canards paléarctiques, l'alternance de l'activité alimentaire nocturne et du repos diurne a été observée dans des régions sans perturbations humaines (Delta central du Niger au Mali; *in* Tamisier, 1972). Par ailleurs, les déplacements crépusculaires des Anatidés sont connus depuis l'Antiquité *in* Tamisier (1972), ce qui montre que les importants changements de comportement entre la nuit et le jour existaient déjà à cette époque. Tamisier (1972, 1976), pense que pour la Sarcelle d'hiver en Camargue ainsi que pour Anas crecca carolinensis (Gmelin) et Anas acuta (L.) aux Etats - Unis, le repos diurne en bande est une conséquence directe de la pression des prédateurs aériens. Pendant l'alimentation, l'espèce est plus vulnérable que pendant le repos, ainsi ces Anatidés s'alimentent de nuit où aucun prédateur ne les met en danger, alors que de jour, ils se rassemblent en grandes concentrations pour se reposer où la multiplicité des individus assurent une meilleure défense vis-à-vis des prédateurs. Une telle explication est peut-être valable pour ces Anatidés de surface se reposant sur terre ou en eau peu profonde. Tamisier (1972, 1976) a d'ailleurs de très nombreuses observations d'attaque de prédateurs, (Busard des roseaux, Goéland argenté) sur des bandes de

canards, les contraignant à l'envol.

Pour les Fuligules d'une manière générale, qui se reposent au large, nous n'avons jamais observé des perturbations de ce genre quand bien même, dans la réserve du Fanel, de nombreux Goélands argentés hivernent et que cette zone est un terrain de chasse fréquent du Faucon pèlerin.

Marshall in Tawisier (1972) considère quant à lui que le repos diurne des Anatidés trouve son origine dans la satisfaction des activités de confort (repos, nettoyage) dans les meilleures conditions thermiques. L'observation chez plusieurs espèces de canards d'une phase collective de nettoyage lors d'un réchauffement de la température semble aller dans ce sens.

Le présent travail n'a pas pour but de fournir une nouvelle explication au phénomène d'alternance d'activité alimentaire nocturne et de repos diurne. Nous croyons toutefois utile de préciser à l'aide des observations du lac de Neuchâtel un certain nombre de constatations.

- 1) Une zone de repos tranquille de jour, située à proximité d'une zone d'alimentation nocturne tranquille de nuit mais fortement perturbée de jour, présente des conditions optimales pour les Fuligules du lac de Neuchâtel (Bas-lac).
- 2) Une zone de repos et d'alimentation sensiblement perturbée de jour mais tranquille de nuit, offre des conditions moins favorables aux canards (Yvonand; Vaumarcus).
- 3) Une zone d'alimentation nocturne faiblement perturbée de nuit semble très défavorable, les canards quittent les lieux (Bas-lac; pêches de piscicultures à fin novembre).
- 4) Une zone de repos diurne perturbée en permanence est très défavorable, les canards quittent les lieux (Bas-lac; la réserve du Fanel).

Ces remarques montrent que pour le Fuligule morillon, les conditions optimales au lac de Neuchâtel sont une zone de repos diurne tranquille et une zone d'alimentation nocturne tranquille de nuit.

Lorsque quelques perturbations diurnes existent dans les zones de repos, l'espèce s'en accomode. En revanche, les quelques rares perturbations nocturnes sur les places de nourrissage sont intolérables pour l'espèce. Il apparaît

clairement que l'alimentation doit se faire en l'absence de toute perturbation, l'espèce devant se sentir en sécurité; sur les zones d'hivernage du lac de Neuchâtel, ces conditions ne sont remplies que de nuit.

S'agit-il pour le Fuligule morillon d'une adaptation à une éventuelle pression de prédateur, il est difficile d'y répondre, puisque nous n'en avons jamais observée. L'alimentation est-elle alors une activité secondaire repoussée à un moment moins favorable par le simple fait que la nécessité d'exercer les activités de confort de jour est plus importante ?

La question reste également ouverte.

Il apparaît cependant qu'il s'agit d'un phénomène adaptatif relativement ancien. En effet, les Anatidés que nous venons d'envisager ont pour la plupart d'entre eux une activité alimentaire diurne en période de reproduction et nocturne en période d'hivernage. L'activité nocturne en période d'hivernage est certainement une conséquence d'un certain nombre d'exigences écologiques à déterminer, puisque ces espèces n'ont pas un développement de la vue qui les prédispose à la recherche de la nourriture dans l'obscurité, recherche qui, dans de telles conditions représente sans doute un désavantage. A notre avis, cette situation n'est possible que par le fait que ces canards s'alimentent de végétaux ou de proies immobiles. La position du Carrot à oeil d'or, canard plongeur non piscivore, à bec fin, est ici intéressante. Son régime alimentaire est essentiellement fait de proies mobiles que l'espèce chasse à vue. Son activité alimentaire est exclusivement diurne aussi bien en période de reproduction qu'en hivernage. Cette situation existe aussi lorsque l'espèce se nourrit de proies fixes (Moule zébrée) Leuzinger (1972) ce qui démontre l'ancienneté de cette adaptation.

## XI. BIO - ENERGETIQUE DU FULIGULE MORILLON SUR LE LAC DE NEUCHATEL

### XI.1. Introduction

Dcs progrès récents dans l'étude de la physiologie du comportement permettent d'envisager le budget énergétique d'un oiseau vivant dans un milieu donné pendant un laps de temps défini.

Du point de vue théorique, de telles études permettraient de rendre compte de manière précise des relations entre une espèce et son milieu, ce qui pour la conservation de zones d'importance internationale serait souhaitable.

Aujourd'hui cependant, nos informations dans ce domaine sont encore rares et souffrent d'imprécisions. La multiplication de données originales sont d'importance et c'est dans ce but que s'inscrit notre travail.

Nous donnerons tout d'abord le résultat des dépenses énergétiques calculé d'après des équations très générales. Puis nous établirons ces mêmes dépenses en utilisant la durée de chaque activité pendant 24 heures, le coût énergétique des activités étant un multiple du métabolisme basal. Enfin nous exposerons nos résultats sur l'énergie d'existence de l'oiseau.

## XI.2. Equations générales

King (1974) analyse les résultats de 18 études sur les dépenses énergétiques d'oiseaux vivant en liberté. Il détermine ainsi une formule permettant de calculer des dépenses énergétiques quotidiennes (DEE) d'un oiseau en fonction de son poids.

$$\text{Log DEE} = 0,3864 + 0,7052 \log G \quad (G = \text{poids en g})$$

Pour un Fuligule morillon, ces dépenses s'élèvent à 247 kcal/jour.

Sur la base d'études effectuées avec Passer domesticus (L.) gardé dans des conditions de liberté, Kendeigh in King (1974) établit une autre équation qui tient compte de la température ambiante.

$$\text{Log DEE} = 0,6669 + 0,530 \log G \quad (G = \text{poids en g}), \text{ valable pour une température de } 0^{\circ} \text{ C.}$$

La température moyenne de l'hiver à Neuchâtel étant voisine de  $0^{\circ} \text{ C}$ , les dépenses énergétiques pour un Fuligule morillon s'élèvent à  $14^{\circ} \text{ kcal/jour}$ .

### XI.3. Dépenses énergétiques calculées sur la base du cycle journalier

Aschoff et Pohl (1970) expriment le métabolisme basal (BMR) en fonction du poids avec la formule suivante:

$$\text{BMR} = 3,6 W^{0,734} \quad (W = \text{poids en kg})$$

Pour un Fuligule morillon, cette valeur est de 2,77 kcal/h. Les dépenses énergétiques des différentes activités s'expriment en multiple du BMR, à savoir:

Repos	1,25	( <u>King</u> , 1974)
Nettoyage	2,0	( <u>Siegfried</u> , <u>Burger</u> et <u>Van der Merwe</u> , 1976)
Natation	3,2	( <u>Prange</u> et <u>Schmidt-Nilson</u> , 1970)
Plongée	7,0	( <u>Siegfried</u> , <u>Burger</u> et <u>Van der Merwe</u> , 1976)
Vol	15,2	( <u>King</u> , 1974)

Nos résultats montrent une dépense énergétique légèrement supérieure à 200 kcal/jour (voir tableau 13). Ils ne tiennent pas compte de l'activité de vol des canards. Cependant on peut admettre que cette dernière n'excède dans notre cas pas 15 minutes par jour, soit une dépense énergétique supérieure de 10,5 kcal/jour. Ainsi les dépenses totales s'élèveraient à 210 - 220 kcal/jour. On peut encore relever que la période de la pêche de pisciculture des Palées, de fin novembre à fin décembre, montre un excédent de dépenses énergétiques de 10% par rapport aux autres périodes. Cette situation doit être encore plus accentuée car c'est pendant cette période que l'activité de vol est la plus intense.

### XI.4. Energie d'existence

Le Fuligule morillon mâle gardé en captivité a consommé pendant 17 jours 17250 g de Moule zébrée soit 1015 g par jour (poids frais).

Pour la femelle, la consommation pendant les 24 jours d'expérience a été de 24780 g soit 1032 g par jour.

Compte tenu des résultats du chapitre V, l'énergie d'existence a été:

Morillon mâle 170 kcal/jour Morillon femelle 173 kcal/jour.

Tableau 13 Dépenses énergétiques quotidiennes (kcal) selon les activités du Fuligule morillon en hiver.

	lac de Neuchâtel, Bas-lac			lac Léman	
	10.X- 24.XI	25.XI- 31.XII	* 1.I- 31.II	Moyenne	Total
Repos	35,3	28,0	35,7	33,6	38,1
Nettoyage	7,2	4,4	3,3	5,0	4,4
Natation	67,4	81,5	71,8	72,7	68,2
Plongée	95,0	114,4	96,9	100,1	93,1
Total	204,9	228,3	207,7	211,4	203,8

\* période de pêche de pisciculture des Palées

Une valeur qui nous servira de comparaison est le rapport Energie d'existence / Métabolisme basal. Il est dans notre cas de 3,04 et de 3,19 pour le mâle et la femelle respectivement.

#### XI.5. Discussion

Plusieurs auteurs ont déterminé l'énergie d'existence d'oiseaux aquatiques. La comparaison de ces différents résultats sous forme du rapport énergie d'existence / métabolisme basal montre qu'il existe une grande variabilité, qui est en réalité la conséquence de conditions d'expérience fort différentes. D'après les données de Hurter (1979) sur la Foulque on obtient un rapport de 1,71; Owen (1970) trouve pour Anas discors (L.) 2,21 et 2,17 pour mâles et femelles respectivement. Cain (1973) obtient 2,25 avec Dendrocygna autumnalis (L.).

Nos résultats sur le Fuligule morillon avec respectivement 3,04 et 3,19 pour le mâle et la femelle sont très élevés, ils attestent que nos conditions d'expériences se rapprochent de celles que l'oiseau trouve dans la nature, par le fait qu'il devait plonger pour s'alimenter.

La quantité de nourriture ingérée quotidiennement par les oiseaux aquatiques a également fait l'objet de plusieurs études.

Longcore et Cornwell (1964) obtiennent en captivité pour Aythya affinis et Aythya valisineria une quantité de nourriture consommée, ici surtout végétale représentent 0,4 fois le poids de l'animal. Chez la Foulque se nourrissant de Rorulus fluitans (Lar.) Hurter (1979) a trouvé une consommation quotidienne atteignant 5,1 fois le poids de l'animal, alors que nos résultats avec le Fuligule morillon en captivité montrent une consommation quotidienne variant entre 1,8 et 1,9 fois le poids de l'oiseau. Ces grandes différences démontrent que la quantité de nourriture ingérée dépend essentiellement de la valeur énergétique de celle-ci. L'exemple donné par Hurter (1979) est particulièrement frappant. Si la Foulque ne se nourrissait que d'une seule plante, elle devrait consommer 550 g de feuilles de roseaux, 2912 g de Potamogeton pectinatus ou 9415 g de Cladophora glomerata (Kütz)

pour couvrir ses besoins en énergie. De ce point de vue, la Moule zébrée représente une nourriture de qualité moyenne pour les oiseaux aquatiques. Hurter (1979) démontre que l'énergie dépensée par une Foulque de 700 g dépend fortement de son mode d'alimentation. Ces dépenses s'élèvent à 153 kcal/jour lorsqu'elle pâture sur l'herbe, à 170 kcal/jour lorsqu'elle s'alimente en surface de l'eau et à 240 kcal/jour lorsqu'elle vit en eau courante et recherche sa nourriture par plongée.

Nos résultats obtenus chez le Fuligule morillon de 700 g avec 210 à 220 kcal/jour d'énergie dépensée concordent parfaitement avec les observations sur la Foulque. Ils démontrent que d'une manière générale les canards plongeurs, qui ne s'alimentent que par plongée ont un besoin énergétique élevé. Il est vraisemblable que chez le Fuligule morillon le bilan entre l'énergie gagnée lors de l'alimentation et celle dépensée pour la recherche de la nourriture est moins favorable que chez d'autres espèces d'oiseaux aquatiques. Tout accroissement des dépenses énergétiques devient rapidement intolérable pour les canards plongeurs qui sont contraints de quitter les lieux. Les mouvements de canards observés sur le lac de Neuchâtel pendant la pêche des Palées, où les perturbations sont intenses sont un premier indice des conséquences d'un accroissement des dépenses énergétiques. Gérardet (1978) a d'ailleurs particulièrement bien montré que la suppression de la chasse, source de perturbations de l'avifaune sur le Rhône en aval de Genève, avait surtout été favorable aux Fuligules morillons et milouins qui ont passé de quelques dizaines d'individus à plusieurs milliers, alors que les canards de surface n'ont que légèrement augmenté leurs effectifs.

## XII. LA PREDATION DE LA MOULE ZEBREE PAR LES OISEAUX AQUATIQUES : ASPECT QUANTITATIF

### XII.1. Introduction

Dans le présent chapitre nous tenterons de déterminer quantitativement l'effet de prédation des oiseaux aquatiques sur la population de la Moule zébrée ceci à l'aide d'une

grande partie des résultats des chapitres précédents.

La première méthode consiste à comparer la structure de la population de la Moule zébrée sur les places de nourrissage avec la taille des mollusques consommés par les oiseaux aquatiques.

La deuxième méthode utilise les biomasses de Moules zébrées obtenues par échantillonnage et compare leur variation avec la consommation hivernale en mollusques des oiseaux aquatiques.

#### XII.2. Taille des Moules zébrées consommées par les Fuligules morillon, milouin, la Foulque et le Canard colvert (figure 23 )

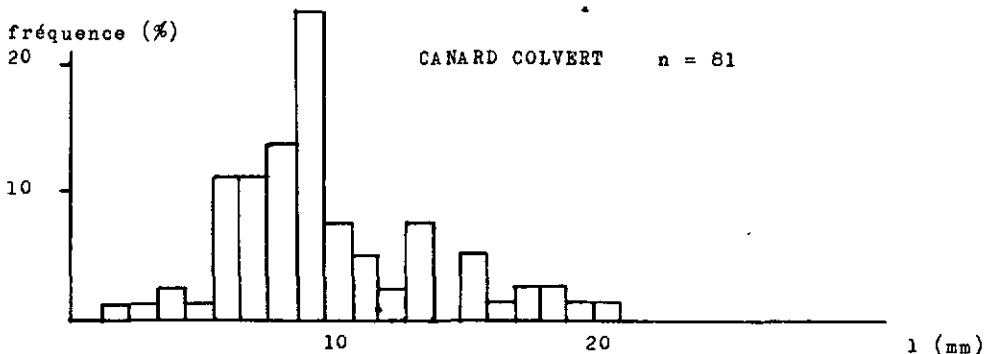
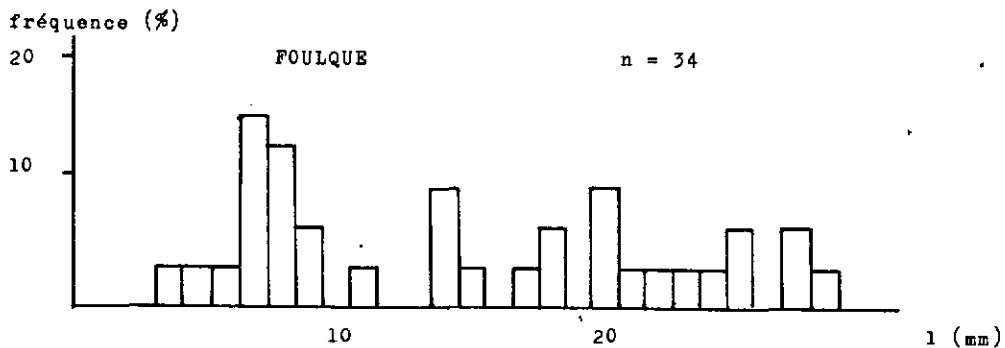
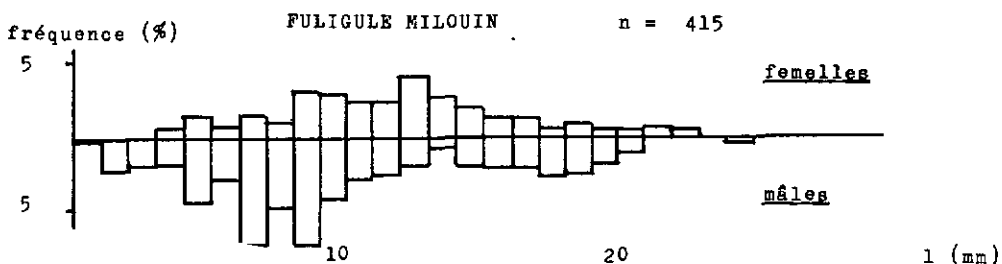
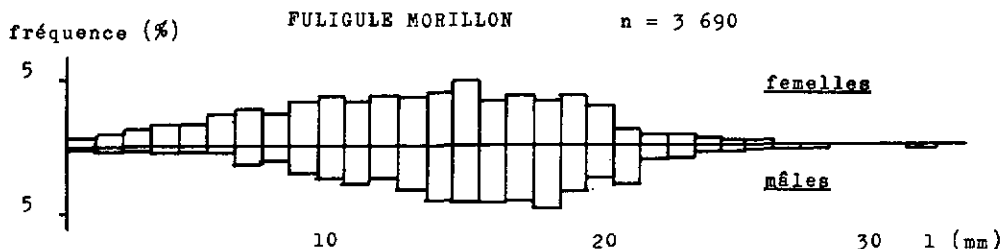
Les quatre espèces considérées mangent presque toutes les tailles de Moule zébrée que nous avons rencontrées dans les échantillons. On remarque cependant qu'à partir de 20 à 25 mm le mollusque est moins consommé.

Seule la Foulque semble faire exception à cela, le matériel examiné est cependant encore très faible. Les petits mollusques inférieurs à 5 mm semblent également être délaissés. La plupart du temps, ils sont consommés avec des individus plus grands sur lesquels ils sont fixés. Il était en effet très rare de trouver un oiseau n'ayant mangé que des petits individus.

L'examen en détail des différentes espèces fait ressortir que le Fuligule morillon consomme des Moules zébrées fréquemment dans des tailles allant de 9 à 20 mm. Le Fuligule milouin et le Colvert ne prélèvent pas le mollusque dans une gamme de dimensions aussi étendues, ils délaissent les plus grands et préfèrent les plus petits alors que la Foulque semble consommer indifféremment des mollusques de toutes tailles.

Pour les Fuligules morillon et milouin, notre matériel permettait de différencier la taille des mollusques consommés par mâles et femelles. Dans le cas de la première espèce, on peut remarquer que le mâle consomme des individus de plus grande taille, alors que la femelle préfère des plus petits (différence statistiquement significative à 99,9%); chez le Fuligule milouin, le mâle se nourrit à la fois de

**Figure 23 :** Longueur des Moules zébrées consommées par quatre espèces d'oiseaux aquatiques. (d'après analyses du régime alimentaire)



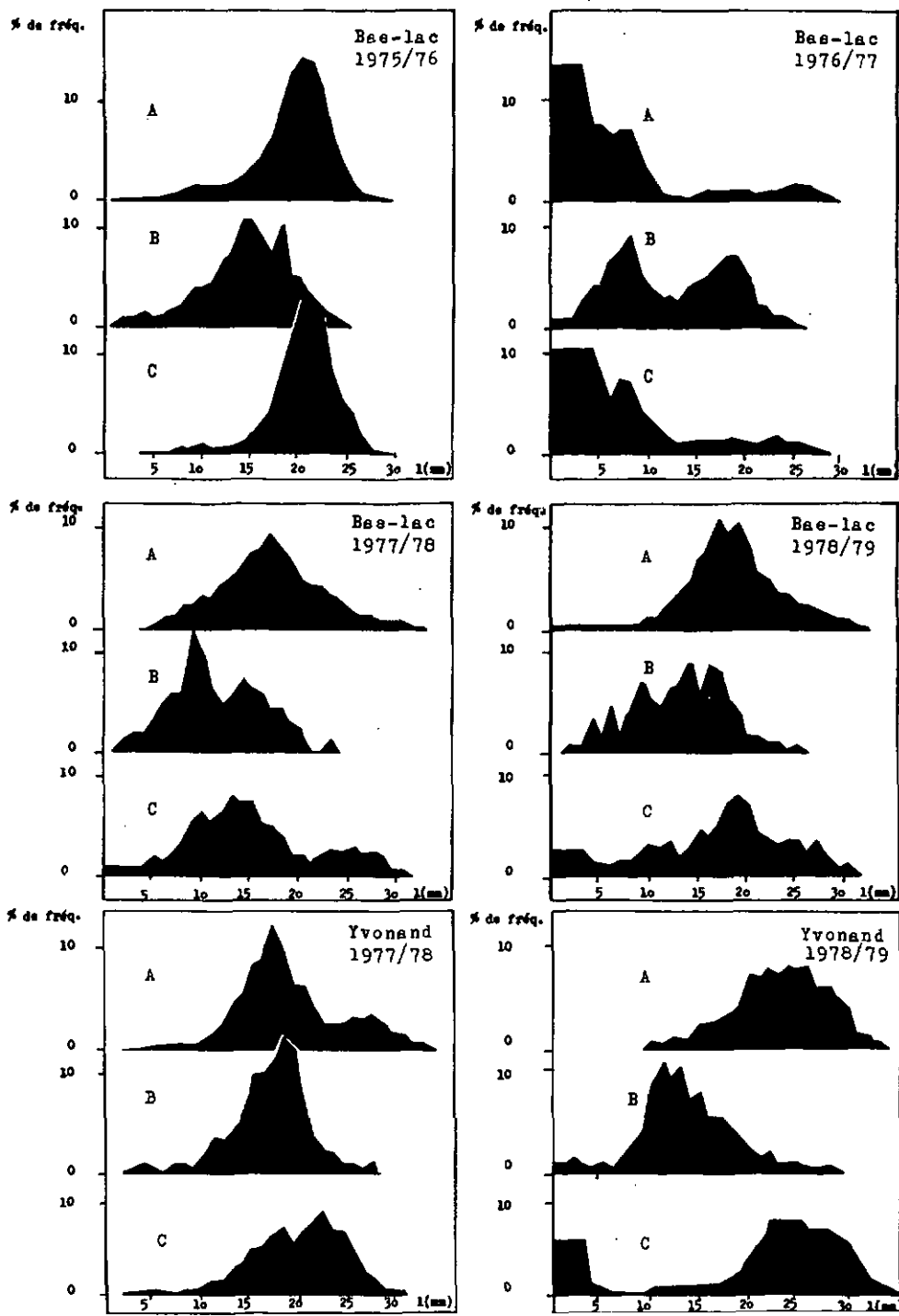
petits et de grands individus, la femelle préférant les mollusques de taille moyenne.

XII.3. Les tailles de la Moule zébrée consommée par le Fuligule morillon par hiver et par place de nourrissage en fonction de la structure de la population présente en automne (figure 24)

Nos résultats montrent que quelle que soit la structure de la population présente en automne, la taille la plus fréquemment consommée se situe toujours entre 9 et 17 mm. Dans cette gamme, le maximum correspondant généralement à ce qu'il y a de plus fréquent dans la population du mollusque en automne.

Deux exemples sont particulièrement démonstratifs. En automne 1976, il y avait au Bas-lac, une très forte quantité de jeunes de l'année à disposition. Le Fuligule morillon s'est nourri d'une grande quantité de ces jeunes dont il n'a cependant prélevé que les plus grands individus. Son alimentation s'est également faite à partir d'individus mesurant 17 mm environ, ceci malgré le fait que ces classes n'étaient que peu représentées. En automne 1978 à Yvonand, la population de la Moule zébrée était essentiellement formée d'individus dépassant 20 mm. Le Fuligule morillon a surtout consommé des mollusques mesurant aux environs de 12 mm ceci malgré leur faible abondance, délaissant les individus supérieurs à 20 mm parce que trop grands. Les résultats montrent que l'espèce s'alimente à partir d'individus de classe moyenne, délaissant les plus grands, parce que trop difficiles à digérer, comme les trop petits, vraisemblablement difficilement saisissables sous l'eau. Pour les Moules zébrées de taille moyenne le comportement alimentaire peut être qualifié d'opportuniste: en effet l'oiseau s'adapte aux circonstances et la recherche de la nourriture se fait au hasard puisque l'espèce n'a vraisemblablement pas de possibilités de vision sous l'eau.

**Figure 24 :** Evolution de la structure de la population de la Moule zébrée avant et après la saison hivernale (A : automne, C : printemps) et taille des mollusques consommée par le Fuligule morillon pendant l'hiver (B)



XII.4. Evolution de la structure de la population de la Moule zébrée et taille des mollusques consommés par le Fuligule morillon comme moyen d'évaluation de l'effet de prédation.

Dans les paragraphes précédents, nous avons mis en évidence la consommation opportuniste du Fuligule morillon parmi les classes de dimension moyenne de la Moule zébrée. Ainsi une forte exploitation du mollusque de la part de l'espèce sur une place de nourrissage donnée devrait conduire dans la structure de la population au printemps à une forte diminution des classes moyennes au profit d'une augmentation des classes plus grandes et plus petites. Une brève analyse des résultats fait ressortir les points suivants:

Pendant l'hiver 1976/77, alors que la population de la Moule zébrée était surtout formée de jeunes de l'année, la structure de la population de l'automne au printemps est inchangée, l'effet de prédation des canards semble être nul.

Au Bas-lac pendant les hivers 1975/76 et 1977/78 ainsi qu'à Yvonand en 1977/78, on constate que la fréquence des classes moyennes au printemps est sensiblement plus faible qu'en automne. Le changement coïncide avec la taille des Moules zébrées consommées pendant ces hivers par le Fuligule morillon; il est donc vraisemblable qu'il s'agisse d'un effet de prédation des oiseaux.

Pour les hivers 1978/79 au Bas-lac et à Yvonand, nous avons déjà mentionné l'apparition seulement au printemps des jeunes nés en 1978 ceci du fait d'une reproduction retardée. Ce phénomène n'est donc pas en relation avec la présence des canards. On constate par contre ici également une sensible diminution de la population d'individus des classes moyennes entre l'automne et le printemps qui peut aussi être mis en parallèle avec la prédation des canards.

Les résultats démontrent que le Fuligule morillon, l'espèce la plus abondante en hiver sur le lac de Neuchâtel, n'a vraisemblablement pas une influence très marquée sur la population de la Moule zébrée. Dans la plupart des cas toutefois, un effet sensible sur les classes moyennes a pu être décelé.

XII.5. Unités de prédation des oiseaux aquatiques sur le lac de Neuchâtel (tableau 14)

L'analyse du tableau montre que sur l'ensemble du lac, le Fuligule morillon est le principal consommateur de la Moule zébrée, chaque année avec plus de 60% des unités de prédation, suivent ensuite la Foulque et le Fuligule milouin.

Pendant l'hiver 1976/77 dans la région du Bas-lac, le nombre d'unités de prédation semble plus bas que les autres années. Cette situation coïncide à la plus faible biomasse de la Moule zébrée observée dans la région.

XII.6. L'impact des oiseaux aquatiques sur la biomasse de la Moule zébrée dans le lac de Neuchâtel (tableau 15)

Sur la base de nos échantillons en calculant de manière très générale la biomasse moyenne présente sur les substrats de sable et de galets de la zone littorale pendant l'automne 1975 à 1977 et du printemps 1976 à 1978, on constate une très nette diminution de celle-ci au cours de l'hiver. On peut donc admettre une mortalité importante du mollusque pendant la mauvaise saison. L'impact des oiseaux aquatiques se situe entre 8 et 11%, leur part dans la diminution étant de 15 à 25%.

L'analyse détaillée de l'évolution de la biomasse sur les différentes places de nourrissage permet de relever les points suivants:

En automne 1977, la population de la Moule zébrée sur les trois places de nourrissage présente une forte proportion d'individus de taille moyenne, ce qui est favorable aux différents oiseaux consommateurs du mollusque. La biomasse consommée pendant l'hiver 1977/78, en admettant que les oiseaux ne se nourrissent que sur les zones de galets, a été à Yvonand de 12% et à Vaumarcus de 18%.

La diminution totale de la biomasse pendant cet hiver et pour ces deux lieux est voisine de l'impact des oiseaux, respectivement de 17 et de 28%. Au Bas-lac, la part des oiseaux représente 20% alors que la diminution totale de la biomasse avec 60% est beaucoup plus importante; d'autres facteurs de mortalité sont donc intervenus.

Tableau 14 Unités de prédation des oiseaux aquatiques sur le lac de Neuchâtel

	Fuligule morillon	Fuligule milouin	Fuligule milouinan	Garrot à oeil d'or	Foulque macroule	Canard colvert	Total
Total lac 1975/76	2'342'364	519'120	7'356	53'232	700'753	118'272	3'741'096
Total lac 1976/77	1'711'104	236'748	31'440	62'400	524'160	182'748	2'748'636
Total lac 1977/78	1'998'360	325'248	15'480	48'600	384'384	247'296	3'019'368
Bas-lac 1975/76	1'363'560	316'152	7'140	16'440	195'876	42'008	1'942'176
Bas-lac 1976/77	593'400	83'280	24'600	14'880	87'360	48'384	851'904
Bas-lac 1977/78	1'001'640	220'752	9'720	13'800	52'416	83'868	1'382'196
Vaumarcus 1977/78	262'320	37'368	-	1'440	214'752	6'600	522'480
Yvonand 1977/78	660'600	67'128	144	31'560	42'708	18'480	820'620

Tableau 15 Evaluation de l'impact des oiseaux aquatiques sur la biomasse de la Moule zébrée dans le lac de Neuchâtel.

	Surface (km <sup>2</sup> ) 0 - 9 m	Biomasse en automne (kg)	Biomasse au printemps (kg)	Variation de la biomasse pendant l'hiver (kg)	Biomasse consommée par les oiseaux (kg)
Total lac de 1975/76 à 1977/78	sables 50,84 graviers 8,02 Total 58,86	18'409'164 14'163'320 32'572'484	11'139'044 6'425'624 17'564'668	- 7'270'120 - 7'737'696 - 15'007'816	de 2'748'636 à 3'741'096
Bas-lac 1975/76	graviers 2,97	5'133'942	4'944'159	- 189'783	1'942'176
Bas-lac 1976/77	graviers 2,97	1'352'835	1'493'316	+ 140'481	851'904
Bas-lac 1977/78	graviers 2,97	6'948'018	2'748'735	- 4'199'283	1'382'196
Vaumarcus 1977/78	graviers 2,37	2'914'389	2'105'271	- 809'118	522'480
Yvonand 1977/78	graviers 2,68	6'989'172	5'824'176	- 1'164'996	820'620

En automne 1975, la population de la Moule zébrée dans la région du Bas-lac était essentiellement formée d'individus de grande taille, condition défavorable pour les oiseaux aquatiques. La diminution de la biomasse pendant l'hiver est très faible alors que d'après les unités de prédation, les oiseaux auraient dû consommer plus de 30% de Moule zébrée. La seule explication plausible est le fait que les oiseaux ont prospecté une région plus étendue que la zone de galets proprement dite.

Pendant l'hiver 1976/77 dans la région du Bas-lac, alors que les oiseaux auraient dû consommer plus de 65% de la biomasse totale des zones de galets, on constate au contraire que celle-ci augmente sensiblement au cours de l'hiver. Il est à nouveau vraisemblable que les oiseaux aient prospecté une région plus étendue, d'autre part, la forte proportion de jeunes individus de Moule zébrée n'exclut pas d'importantes immigrations au cours de l'hiver, renouvelant le stock de nourriture.

## XII.7. Discussion

Nos méthodes d'évaluation de l'impact des oiseaux aquatiques sur les populations de Moule zébrée souffrent de passablement d'imprécisions. D'une part l'alimentation nocturne des Fuligules, globalement les principaux consommateurs du mollusque rend une détermination précise des zones de nourrissage impossible, ceci même avec les moyens d'observations nocturnes que nous possédions.

Déterminer ces zones par les animaux noyés accidentellement dans les filets de pêcheurs est également imprécis, car en hiver la pêche au bord se pratique sur les zones de galets. Par ailleurs, la distribution en tache de la Moule zébrée sur les zones de galets et surtout sa distribution contagieuse sur le sable est également une source d'imprécisions. De plus, si on pouvait considérer qu'au début du travail toutes les zones de galets étaient colonisées par des Moules zébrées, tel n'était pas le cas pour les zones de sable. Enfin, il faut encore insister sur le fait que la Moule zébrée est abondante jusqu'à une profondeur de 20 - 25 m;

une zone importante du lac reste totalement inaccessible aux oiseaux, zone depuis laquelle une colonisation de régions moins profondes n'est pas exclue.

Nos résultats montrent néanmoins, lorsque l'on considère l'ensemble du lac que l'impact des oiseaux aquatiques sur la population accessible de la Moule zébrée est voisin de 10%. Sur les différentes places de nourrissage, lorsque la majorité des mollusques sont de taille moyenne, dimension préférentielle des oiseaux aquatiques, leur impact est légèrement supérieur, mais n'excède pas 20%. Lorsque la structure de la population du mollusque comprend une majorité d'individus petits ou grands, cet impact devient plus faible, les oiseaux prospectent probablement des régions plus étendues. L'analyse au cours des années de l'évolution de la biomasse de la Moule zébrée fait ressortir qu'il existe des variations beaucoup plus importantes qui doivent être attribuées à d'autres facteurs de mortalité. C'est en particulier le cas en été 1976 et en hiver 1977/78 dans la région du Bas-lac ainsi que pendant l'été 1978 à Yvonand. Vue sous cet angle, la prédation des oiseaux aquatiques n'apparaît pas comme un facteur déterminant dans les fluctuations de population du mollusque.

L'analyse de l'évolution de la structure de la population de la Moule zébrée, ainsi que la taille des mollusques consommés par les oiseaux aquatiques rejoint cette constatation. La question de savoir si à l'inverse, la quantité de mollusques à disposition en automne a une influence sur le nombre de la durée de séjour des oiseaux aquatiques est plus difficile à envisager. Mentionnons dans ce contexte le cas de l'hiver 1976/77 au Bas-lac où la très faible densité du mollusque semble avoir eu comme conséquence un nombre très bas d'unités de prédation dans cette région.

L'impact des oiseaux aquatiques sur la végétation et la faune du benthos a été étudié par plusieurs auteurs. Dans des milieux restreints (notamment lacs de barrages), l'impact dépasse souvent 50% (Hurter, 1979; Willi, 1970).

En revanche, dans des milieux plus étendus, la prédation devient une source de mortalité beaucoup plus faible. Pour l'écarter Soraïcria molissima par exemple, Brun (1971) trouve un impact de 10% sur des populations de Chlerys alors que Cantin, Bédard et Milne (1974) obtiennent un impact de

10 - 30% sur Littorina, résultats qui rejoignent nos observations.

### VIII CONCLUSIONS

Dans ce travail il s'agissait d'une part de trouver l'influence de la Moule zébrée sur les oiseaux aquatiques et d'autre part l'influence des oiseaux sur le mollusque.

Etant ornithologiste, il nous a paru légitime d'examiner surtout la première question.

Nous avons pu montrer que la Moule zébrée est avant tout une nourriture très attractive pour bon nombre d'oiseaux aquatiques, attraction qui a eu pour conséquence de modifier un certain nombre d'habitudes chez la plupart des espèces examinées.

Sur le plan du régime alimentaire d'abord, l'apparition de la Moule zébrée a conduit chez les Fuligules morillon, milouin et milouiran à une véritable monophagie, quand bien même ces espèces ont ailleurs en hiver un régime plus diversifié, composé notamment de végétaux. Pour la Foulque et le Canard colvert, il n'y a pas de monophagie, mais une beaucoup plus grande quantité de proies animales dans le régime alimentaire que c'est normalement le cas. A l'image de ces résultats, il apparaît comme vraisemblable que la proportion de la Moule zébrée rencontrée dans les différents régimes alimentaires des espèces étudiées ne dépend pas d'une quantité limite de mollusque que chaque espèce désire ingérer, mais de l'accessibilité de ce dernier aux différents oiseaux. En effet, le Canard colvert, limité à une zone d'exploitation de 1 m de profondeur a la plus faible proportion de Moule zébrée dans son régime alimentaire, pour la Foulque, mauvais plongeur, la proportion est déjà plus élevée, alors que les Fuligules et les Canards marins, excellents plongeurs, se nourrissant exclusivement par plongée, cette proportion est très élevée. Seuls les oiseaux piscivores semblent délaisser complètement le mollusque.

L'attraction de la Moule zébrée et sa prolifération extraordinaire ont eu également pour conséquence d'augmenter très

fortement le nombre d'hivernant chez nous. Sur le plan national comme sur tous les lacs colonisés par le mollusque, cette augmentation a été exponentielle pour les Fuligules morillon, milouin et milouinan, linéaire pour la Foulque et le Garrot à oeil d'or, alors qu'elle n'a été que de moindre importance pour le Canard colvert. L'ampleur de la réaction de chaque espèce d'oiseau peut parfaitement être mise en parallèle avec la proportion de Moule zébrée que l'on retrouve dans le régime alimentaire.

Plusieurs ornithologistes, avant l'apparition de la Moule zébrée ont souligné l'importance du caractère traditionnel des grands centres d'hivernage pour les oiseaux aquatiques. Avec la Moule zébrée nous avons pu mettre en évidence que dans un laps de temps très court de nouveaux lacs pouvaient devenir des grands centres d'hivernage. Cette situation met clairement en évidence le fait que pour les oiseaux aquatiques se nourrissant de la faune du fond, l'importance d'un lieu d'hivernage dépend avant tout de sa richesse en nourriture. Ainsi l'abondance des ressources alimentaires constituent en hiver le facteur écologique déterminant.

Tout aussi important que les changements d'habitudes des oiseaux aquatiques que l'apparition de la Moule zébrée a occasionné, il nous a paru intéressant de relever aussi la stabilité de certaines habitudes, ce malgré la présence du mollusque.

Le cycle journalier des espèces se nourrissant du mollusque n'a apparemment pas été modifié. En particulier le Garrot à oeil d'or a conservé son activité alimentaire diurne, alors que les Fuligules s'alimentent de nuit sur les lacs avec ou sans Moules zébrées.

Alors que l'aire de nidification des Fuligules morillon et milouin ont atteint notre pays ces dernières années, l'augmentation massive de ces espèces en hiver n'a pas conduit à un pareil phénomène pendant la période de reproduction. Les facteurs écologiques déterminant un site favorable à la nidification sont sans doute plus complexes que la seule abondance de la nourriture.

Une remarque similaire peut également être formulée pour les Canards marins. Pour ces derniers, qui sont surtout malacophages, en particulier l'Eider à duvet, espèce très

abondante, l'Europe centrale a toujours été en dehors des quartiers d'hiver. L'apparition de la Moule zébrée n'a pas fondamentalement modifié leurs habitudes d'hivernage. Nous pouvons donc conclure que l'apparition de la Moule zébrée, nourriture très attractive a eu un effet local très prononcé, concentré en hiver sur des changements d'habitudes alimentaires et de zones de séjour, pour les espèces ayant coutume de passer la mauvaise saison chez nous.

L'influence des oiseaux aquatiques sur les populations de la Moule zébrée a été envisagée dans les derniers chapitres du présent travail; elle n'a pu faire l'objet que d'une approximation relativement grossière. Nos résultats démontrent cependant qu'à l'échelle d'un lac l'impact des oiseaux est au maximum entre 10% et 20%, localement un peu plus important. Ainsi malgré l'apparition massive d'une nouvelle source de nourriture, malgré l'augmentation tout aussi massive du nombre d'oiseaux prédateurs, on constate que l'impact de ces derniers est relativement négligeable.

Les deux questions posées en début de ce travail et évoquées de manière synthétique ici, résument une discussion relativement ancienne sur les relations entre proies et prédateurs. Sans nous étendre sur ce qui a déjà été dit ailleurs sur les mammifères et les oiseaux, notamment dans Lack (1954), il nous a paru nécessaire de dégager les contributions originales du présent travail.

La question d'un possible contrôle des proies par des populations d'oiseaux prédateurs a été envisagée à plusieurs reprises. Citons parmi les travaux importants la prédation des Mésanges, Parus sp. sur Panolis griseovariegata (Coze) avec un impact de 37% (Tinbergen, 1949) celle de l'Ftourneau Sturnus vulgaris (L.) sur des larves de Tipula sp. avec un impact voisin de 1% (Kluijver, 1933) ou celui du Corroiran Phalacrocorca carbo (L.) sur la Perche Perca sp avec un impact de 10% (Van Dobben, 1952); de nombreux autres exemples existant encore vont tous dans le même sens. Nos résultats sur la Moule zébrée et les oiseaux aquatiques s'inscrivent dans les proportions citées ci-dessus et démontrent que les prédateurs jouent un rôle négligeable dans le contrôle de leur proies .

Il ne s'agit donc pas d'une exception.

A l'inverse, l'abondance de la proie ou plus généralement de la nourriture est en revanche un facteur important dans la régulation du nombre des consommateurs. Lack (1954) insiste sur le fait que chez les oiseaux et mammifères la raréfaction de la nourriture d'une espèce est le facteur principal de mortalité, les maladies ou épidémies n'apparaissent que généralement secondairement.

Chez les mammifères, les exemples des Cervidæ de l'Amérique du Nord dont les effectifs ont fluctué en fonction de la nourriture à disposition, tout comme ceux du Lynx Lynx lynx (L.) avec ceux du Lièvre Lepus americanus (Erxleb.) sont bien connus. Il est de même chez les oiseaux dont les hécatombes avec la raréfaction de la nourriture suite à des mauvaises conditions climatiques chez les Hirondelles Hirunda sp ou les Martinets Apus sp sont bien connus, tout comme le nombre d'oeufs et les chances de survie des jeunes d'une nichée de rapaces qui sont fonction de l'abondance de la nourriture. Du point de vue théorique, si la raréfaction de la nourriture contribue à augmenter la mortalité d'une espèce, la surabondance de nourriture devrait contribuer à une prolifération des individus ou en période hivernale à une concentration d'individus. Les exemples sont malheureusement beaucoup plus rares. Pour la période hivernale, outre les conséquences sur les oiseaux aquatiques signalées dans le présent travail suite à l'apparition de la Moule zébrée, nous avons déjà mentionné que la prolifération de Sphaerium transversum avait conduit chez les oiseaux aquatiques s'en nourrissant à une augmentation des effectifs et à une beaucoup plus forte consommation de mollusques que normalement. Un autre exemple est le régime alimentaire des Mésanges du genre Parus sp d'Europe centrale, qui normalement ont des niches écologiques bien distinctes, capturent toutes les mêmes proies lorsqu'elles sont en surabondance (Lack, 1954). Ces trois exemples vont donc tous dans le même sens. A nouveau il faut insister sur le rôle des ressources alimentaires en tant que facteur écologique pour les oiseaux, ceci particulièrement pendant la mauvaise saison. La raréfaction d'une nourriture augmente la mortalité de l'espèce qui la consomme, sa surabondance favorise la survie et concentre les individus s'en nourrissant.

Pour les oiseaux aquatiques hivernant, cette constatation est d'importance. Partout dans notre pays (Leuzinger, 1976), on a tenté de définir des zones d'hivernage d'importance internationale à protéger. Sur le plan suisse, suite à l'apparition de la Moule zébrée, de nouvelles zones devraient déjà s'ajouter à cette liste. La riche offre en nourriture que constitue le mollusque dans un milieu justifie-t-elle la mise sous protection d'un tel site ? Nous ne le savons pas, la seule constatation que l'on peut émettre est qu'après 16 ans de colonisation du mollusque, les chiffres des canards plongeurs hivernant augmentent chaque année sur le lac Léman. Nous avons par ailleurs démontré que pour les canards plongeurs, l'équilibre entre l'énergie dépensée pour acquérir la nourriture et l'énergie emmagasinée lors du processus alimentaire est très fragile. Ainsi tout surcroît de dépenses énergétiques est préjudiciable à ces canards, dont la situation devient rapidement intolérable si bien qu'ils quittent les lieux. La protection de sites d'importance internationale pour les canards plongeurs doit s'accompagner d'une zone fluviale ou lacustre soustraite à toute perturbation, source de dépenses énergétiques extraordinaires. Comme perturbation nous entendons non seulement la chasse, mais surtout l'ensemble de la navigation.

## REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pas été possible sans l'aide, les conseils, les encouragements et le soutien de nombreuses personnes et institutions que je tiens à remercier chaleureusement.

Ma reconnaissance va en premier lieu au Dr. C. Vaucher, conservateur au Muséum d'histoire naturelle de Genève, qui en tant que directeur de thèse m'a suggéré le thème de cette recherche et qui tout au long du travail m'a guidé très judicieusement.

Ma reconnaissance va également aux membres du jury de la thèse, Dr. E. Fuchs, directeur de la Station ornithologique suisse, Prof. W. Matthey de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel et Dr. A. Tamisier du Centre d'écologie de Camargue, qui m'ont tous utilement conseillé pour l'un ou l'autre des chapitres.

Dès la première année, le plan de cette étude a été mis au point et discuté avec certains chercheurs de l'US Fish and Wildlife service et du Service canadien de la Faune et je tiens en particulier à remercier Dr. E. Driver, Dr. A. Reed, Dr. G. Swanson et Dr. D. Traugher.

J'exprime également toute ma reconnaissance aux personnes qui de près ou de loin ont collaboré à la récolte des données. Ce sont notamment les nombreux ornithologistes qui depuis de longues années effectuent les recensements hivernaux des oiseaux aquatiques; les membres du Centre International de plongée de Neuchâtel, qui ont récolté les échantillonnages de Moules zébrées; Y. Borcard, J. Ducormun, S. Debrot et G. Fivaz de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel ainsi que le Dr. H. Bichel de l'EPF de Zurich qui ont contribué aux analyses de Moules zébrées en laboratoire; la Station ornithologique suisse, qui m'a mis à disposition les données des recensements hivernaux; G. Foux qui m'a fourni ses observations personnelles sur les oiseaux aquatiques du lac de Neuchâtel; le Service de l'aviation militaire en particulier les adj. Marki et Payer qui ont effectué les vols et ont réalisé les photos aériennes; A. Quartier et les pêcheurs professionnels du lac de Neuchâtel qui ont organisé la récolte des oiseaux servant à l'analyse

du régime alimentaire enfin le Groupement pour l'armement du DMF, en particulier H. Voët qui m'a mis à disposition le tube à amplificateur de lumière et qui s'est chargé de la réalisation des éretteurs.

Mes remerciements vont également à ma femme, Ariane, qui tout au long de ce travail m'a encouragé et a participé à de nombreux travaux sur le terrain.

Enfin, je tiens également à remercier mesdames P. Pedroli et P. Thibault qui ont mis au net mon manuscrit ainsi que A. Rosa qui a exécuté les figures.

Ce travail a été soutenu matériellement et financièrement par l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel, la Station ornithologique suisse, la Basler Stiftung für biologische Forschung, la Fondation Dr. Joachim de Giacomi, Bâle et la Fondation F. et J.-P. Schnorf, Zurich, institutions que nous remercions vivement.

BIBLIOGRAPHIE

- Aschoff, J. et Pohl, H. - (1970). Der Ruhezusatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergrösse. J. Orn. 111: 38 - 46.
- Atkinson-Killes, G.L. - (1974). The numerical distribution of ducks, swans and coots as a guide in assessing the importance of wetlands. Techn. Pap. No 29 presented to the Int. Conf. Conservation Wetlands and Waterfowl, Heiligenhafen.
- Bauer, K. et Glutz v. Blotzheim, U. - (1966). Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 1. Akademische Verlagsgesellschaft Frankfurt/M. 483 pp.
- (1968). Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 2. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt/M. 534 pp.
- (1969). Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 3. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt/M. 503 pp.
- Bellrose, F.C. - (1976). The ducks, geese and swans of North America. Stackpole Book, Harrisburg. 544 pp.
- Bezzel, E. - (1957). Die Bergente in Südbayern. Orn. Mitt. 9: 221 - 224.
- Brun, E. - (1971). Predation of Chlarys islandica (C.F. Muller) by Eiders. Astarte 4: 23 - 29.
- Burckhardt, D. - (1958). Bericht über die Wasservogelzählungen in der Wintern 1954/55 bis 1956/57 und über die internationalen Wasservogelzählungen von 1952/53 bis 1956/57. Orn. Beob. 55: 1 - 39.
- Cain, D.W. - (1973). Effect of temperature on energy requirements and northward distribution of the Black-Pollied Tree Duck. Auk 85: 308 - 317.
- Cantin, H., Bédard, J. et Milne, E. - (1974). The food and feeding of Common Eiders in the St. Lawrence estuary in summer. Can. J. Zool. 52: 319 - 334.
- Ern, V. - (1970). Nahrungsparasitismus und Futtertauchen bei der Stockente (Anas platyrhynchos) am Bodensee als Reaktion auf Veränderungen im Nahrungsangebot. Vogelwarte 25: 334 - 336.

- Folk, C. - (1971). A study on diurnal activity rhythm and feeding habits of Aythya fuligula. Acta sc. Nat. Brno 5: 1 - 39.
- Géroudet, P. - (1966). Premières conséquences ornithologiques de l'introduction de la "moule zébrée" Dreissena polymorpha dans le lac Léman. Nos. Ois. 28: 301 - 307.
- (1978). L'évolution du peuplement hivernal des oiseaux d'eau dans le canton de Genève (Léman et Rhône) de 1951 à 1977. Nos. Ois. 34: 207 - 221.
- Glutz v. Blotzheim, U., Bauer, K. et Bezzel, E. - (1973). Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 5. Akademische Verlags-gesellschaft, Frankfurt/M. 699 pp.
- Grandy, J.W. - (1972). Digestion and passage of blue mussels eaten by Black Ducks. Auk 89: 189 - 190.
- Hurter, H.U. - (1972). Nahrung und Ernährungsweise des Bläse-huhns am Sempachersee. Orn. Beob. 69: 125 - 149.
- (1979). Nahrungsökologie des Blässhuhns Fulica atra an den Überwinterungsgewässern im nördlichen Alpenvorland. Orn. Beob. 76: 257 - 288.
- Jacoby, H. et Leuzinger, H. - (1972). Die Wandermuschel als Nahrung der Wasservögel am Bodensee. Anz. orn. Ges. Bayern 11: 26 - 35.
- Jorond, G. - (1976). Observations météorologiques faites en 1975 à l'Observatoire cantonal de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 99: 131 - 138.
- (1977). Observations météorologiques faites en 1976 à l'Observatoire cantonal de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 100: 183 - 190.
- (1978). Observations météorologiques faites en 1977 à l'Observatoire cantonal de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 101: 169 - 176.
- (1979). Observations météorologiques faites en 1978 à l'Observatoire cantonal de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 102: 167 - 174.

- King, J.R. - (1974). Seasonal allocation of time and energy resources in Birds. in Avian Energetics. Nuttall ornithological Club no 15: 4 - 70.
- Klima, M. - (1966). A study on diurnal activity rhythm in the European pochard, Aythya ferina (L.). Zool. Liaty 15: 317 - 332.
- Kluyver, H.N. - (1933). Bijdrage tot de biologie en de ecologie van den apreeuw (Sturnua v. vulgaris) gedurende zijn voortplantingstijd. Versl. Meded. Plantenziektenk. Wageningen 69: 1 - 145.
- Lack, D. - (1954). The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, Oxford 343 pp.
- Leuzinger, H. - (1960). Bericht über die nationalen und die internationalen Wasservogelzählungen des Winters 1957/58 in der Schweiz. Orn. Beob. 57: 161 - 176.
- (1964). Bericht über die internationalen Wasservogelzählungen 1960/61 bis 1962/63 und die nationalen Wasservogelzählungen 1962/63 in der deutschen Schweiz. Orn. Beob. 61: 141 - 176.
- (1972). Zur Oekologie der Schellente Bucephala clangula am wichtigsten Ueberwinterungsplatz des nördlichen Alpenvorlandes. Orn. Beob. 69: 207 - 235.
- (1976). Inventar der Schweizer Wasservogelgebiete von internationaler und nationaler Bedeutung. Orn. Beob. 73: 147 - 194.
- Leuzinger, H. et Schuster, S. - (1970). Auswirkungen der Massenvermehrung der Wandermuschel Dreissena polymorpha auf die Wasservögel am Bodensee. Orn. Beob. 67: 269 - 254.
- Longcore, J.R. et Cornwell, G.H. - (1964). The consumption of natural foods by captive Canvasbacks and Lesser scaups. J. Wildl. Mgmt. 28: 527 - 531.
- Madsen, F.J. - (1954). The food habits of the diving ducks in Denmark. Oan. Rev. Game Biol. 2/3: 157 - 266.
- Mauvais, G. - (1927). La faune littorale du lac de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 51: 77 - 208.

- Monard, A. - (1920). La faune profonde du lac de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 44: 65 - 236, 283 - 285.
- Morton, B. - (1969). Studies on the Biology of Dreissena polymorpha Pallas. Proc. malac. Soc. Lond. 38: 471 - 482.
- Neumann, K. et Bassler, B. - (1976). Die chemische Untersuchung Futtermitteln. Methodenbuch Band 3. Neumann - Neudamm, Melsungen.
- Nilsson, L. - (1970). Non-breeding ecology of diving ducks in southernmost Sweden. Dissertation, University of Lund. Lund. 170 pp.
- Olney, P. J. S. - (1963). The food and feeding habits of Tufted Ducks. Ibis 105: 55 - 62.
- (1964). The food of Mallard collected from coastal and estuarine areas. Proc. Zool. Soc. London 142: 397 - 418.
- (1968). The food and feeding habits of the Pochard. Biological Conservation 1: 71 - 76.
- Owen, R. B., Jr. - (1970). The bioenergetics of captive Blue-winged Teal under controlled and outdoor conditions. Condor 72: 153 - 163.
- Pedroli, J. C. - (1978). Note préliminaire sur la croissance de la moule zébrée, Dreissena polymorpha Pallas dans le lac de Neuchâtel. Bull. soc. neuchâtel. Sci. nat. 101: 45 - 52.
- Pradge, H. D. et Schmidt-Nielsen, K. - (1970). The metabolic cost of swimming in ducks. J. exp. Biol. 53: 763 - 777.
- Quartier, A. - (1948). Le lac de Neuchâtel. Mémoires Soc. neuchâtel. Géog. 1: 164 pp.
- (1955). L'évolution de la pêche dans le lac de Neuchâtel. Rapport du Musée d'Histoire naturelle de la Ville de Neuchâtel. 12 pp.
- Robert, H. - (1921). Contribution à l'étude du zooplancton du lac de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 45: 54 - 124.

- Roux, F. et Tamisier, A. - (1969). Importance des effectifs et distribution globale des Anstidés hivernant en France. L'Oiseau R.F.O. 39: 121 - 139.
- Schifferli, A., Géroudet, P. et Winkler, R. - (1980). Atlas des Oiseaux nicheurs de Suisse. Station ornithologique suisse de Sempach. 462 pp.
- Schwab, S. - (1975). Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 1. Teil: Fischfresser. Orn. Beob. 72: 145 - 168.
- (1976a). Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 2. Teil: Schwäne und Gründelenten. Orn. Beob. 73: 49 - 65.
- (1976b). Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 3. Teil: Tauchenten und Blesshuhn. Orn. Beob. 73: 209 - 224.
- Schwede, G. - (1972). Ueber gemeinsames Nächtigen von Blesrallen. Beitr. Vogelkunde 18: 417 - 422.
- Siegfried, W.R. - (1974). Time budget of behavior among Lesser Scaups on Delta Marsh. J. Wildl. Mgmt. 38: 708 - 713.
- Siegfried, W.R., Burger, A.E. et Van der Merwe, F.J. - (1976). Activity budgets of male Maccos Ducks. Zoologica Africana 11: 111 - 125.
- Sollberger, H. - (1974). Le lac de Neuchâtel (Suisse). Ses eaux, ses sédiments, ses courants sous lacustres. Neuchâtel, thèse, Université de Neuchâtel. 434 pp.
- Stanczykowska, A. et Laważ, W. - (1976). Caloric value of the Dreissena polymorpha (Pall.) dry body weight in some Mazurian Lakes. Pol. Arch. Hydrobiol. 23: 271 - 275.
- Swanson, G.A. et Bartonek, J.C. - (1970). Bias associated with food analysis in gizzards of Blue-Winged Teal. U. Wildl. Mgmt. 34: 739 - 746.
- Swanson, G.A., Krapu, G.L., Bartonek, J.C., Serie, J.R. et Johnson, D.H. - (1974). Advantages in mathematically weighting waterfowl foods habits data. J. Wildl. Mgmt. 38:302 - 307.

- Szili, J. - (1963). Zehn Jahre Entenvogelzählungen am Bodensee. Vogelwarte 22: 1 - 17.
- Tamisier, A. - (1972). Etho-écologie des Sarcelles d'hiver Anas c. crecca (L.) pendant leur hivernage en Camargue. Thèse, Université des sciences et techniques du Languedoc. 157 pp.
- (1976). Diurnal activities of Green-Winged Teal and Pintail wintering in Louisiana. Wildfowl 27: 19 - 32.
- Thompson, D. - (1973). Feeding ecology of diving ducks on Keokuk Pool, Mississippi river. J. Wildl. Mgmt. 37: 367 - 381.
- Thornburg, D.D. - (1973). Diving duck movements on Keokuk Pool, Mississippi river. J. Wildl. Mgmt. 37: 382 - 389.
- Tinbergen, L. - (1949). Boavogela en insecten. Nederl. Boschbouw Tijds 4: 91 - 105.
- Willi, P. - (1970). Zugverhalten, Aktivität, Nahrung und Nahrungserwerb auf dem Klingnauer Stausee Mäufing auftretender Anatiden, insbesondere von Krick-, Tafel-, und Reiherente. Orn. Beob. 67: 141 - 217.
- (1973). Phänologie der selteneren Wasaervögel auf dem Klingnauer Stausee. Orn. Beob. 70: 27 - 48.
- Yocom, C.F. - (1951). Waterfowl and their food plants in Washington. Univ. Washington Press. Seattle.
- Van Dobben, W.H. - (1952). The food of the Cormorant in the Netherlands. Ardea 40: 1 - 63.