

**Ecologie d'une population
de Hiboux moyens-ducs *Asio otus*
en zone d'agriculture intensive**

par Fabienne Henrioux
licenciée ès sciences

Thèse présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences

1999

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

**Ecologie d'une population de hiboux
moyens-ducs *Asio otus* en zone d'agriculture
intensive**

de Mme Fabienne Henrioux-Nötzli

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

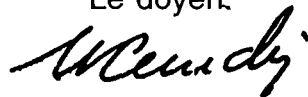
La Faculté des sciences de l'Université de
Neuchâtel sur le rapport des membres du jury,

Mme M. Rahier et MM. C. Mermod (directeur de thèse),
L.-F. Bersier, O. Biber (Sempach) et C. König (Stuttgart)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 28 octobre 1999

Le doyen:



J.-P. Derendinger

**Ecologie d'une population de Hiboux moyens-ducs *Asio otus*
en zone d'agriculture intensive**

par Fabienne Henrioux
licenciée ès sciences

Thèse présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel pour l'obtention du
grade de docteur ès sciences

« Le petit bois semble désert en ce jour de février: un merle solitaire et quelques mésanges, une corneille s'enfuit en croassant et l'inévitable pie, c'est tout ... mais soudain l'œil s'accroche par hasard à ce qui lui paraît d'abord être un tronçon de branche morte suspendu dans le fourré. D'où serait-il tombé ? Regardons mieux: c'est un hibou qui s'allonge et se fait tout mince, pareil à un lambeau d'écorce. Dressant ses deux cornes sur la tête, il me fixe de ses yeux ronds d'un orange luisant. »

Paul Géroudet

Cette description décrit à merveille mon premier contact avec le Moyen-duc. Ce souvenir restera gravé dans ma mémoire tout au long de mon travail de terrain.

A mes parents,

A Pierre

TABLE DES MATIERES:

REMERCIEMENTS 1

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION 3

1. Connaissances de l'espèce 3

 1.1. Description 3

 1.2. Distribution 3

 1.3. Evolution des effectifs 4

 1.4. Régime alimentaire 5

 1.5. Biologie de la reproduction 6

 1.6. Perchoirs diurnes 7

 1.7. Domaines vitaux et terrains de chasse 7

2. Buts d'étude 8

 2.1. Buts généraux 8

 2.2. Régime alimentaire 9

 2.3. Biologie de la reproduction 9

 2.4. Perchoirs diurnes 9

 2.5. Comportement nocturne 10

3. Durée d'étude 10

CHAPITRE 2 : ZONE D'ETUDE 11

1. Description 11

 1.1. Situation géographique, choix des limites 11

 1.1.1. Zone A 11

 1.1.2. Zone B 11

 1.2. Climat et météorologie 13

 1.3. Milieux, impact de l'homme 14

2. Travaux ornithologiques sur le terrain 16

 2.1. Historique 16

 2.2. Groupe Broyard de Recherches Ornithologiques : GBRO 16

CHAPITRE 3 : MATERIEL ET METHODES 17

1. Observation 17

 1.1. Matériel 17

 1.2. Prospection 17

2. Subdivision de l'année 17

3 Capture 18

 3.1. Techniques 18

 3.1.1. Adultes 18

 3.1.1.1. Bow-net 18

3.1.1.2. Filet japonais et italien	19
3.1.1.3. Autres techniques utilisées	19
3.1.2. Jeunes	19
3.2. Marquage	20
3.2.1. Bague	20
3.2.2. Pose d'émetteur	20
3.3. Examen	21
3.3.1. Détermination du sexe	21
3.3.1.1. Mensurations	21
3.3.1.2. Coloration du plumage	22
3.3.2. Recherche et détermination des ectoparasites	22
4. Evaluation de l'abondance des proies	22
5. Analyse du régime alimentaire	23
5.1. Récolte des pelotes de réjection	23
5.2. Composition	23
5.3. Détermination de la biomasse	24
6. Biologie de la reproduction	25
6.1. Relevés	26
6.1.1. Parades nuptiales	26
6.1.2. Occupation des nids	26
6.1.3. Contrôle des nids, causes d'échec	27
6.1.4. Nids trouvés, nids occupés	27
6.1.5. Nidification réussie	27
6.1.6. Nombre d'œufs pondus	27
6.1.7. Date de ponte	28
6.1.8. Jeunes à l'envol	28
6.2. Variation annuelle	28
6.3. Habitats	29
6.3.1. Microhabitat	29
6.3.2. Macrohabitat	29
6.3.3. Site choisi au hasard	31
6.4. Influence de la Chouette hulotte	31
7. Radio-pistage	32
7.1. Techniques de localisation	32
7.2. Localisation des perchoirs diurnes	32
7.2.1. Pointages journaliers	32
7.2.2. Regroupement	32
7.2.3. Utilisation des milieux	33
7.2.4. Fidélité au perchoir diurne	33
7.2.5. Observation en dortoir	33
7.3. Suivis nocturnes	34
7.3.1. Protocole	34
7.3.2. Précision des localisations	34
7.3.3. Saisie des données	35
7.3.4. Relevés météorologiques	35
7.3.5. Utilisation de l'habitat	35

7.3.6. Activité	35
7.3.6.1. Période d'activité nocturne	35
7.3.6.2. Périodes de vol	35
8. Analyses des données	36
8.1. Tests généraux	36
8.2. Sélection du site de nidification	36
8.3. Domaines vitaux	37
8.3.1. Définition, choix des méthodes de calcul	37
8.3.2. Polygone convexe minimum 100 % (MCP 100 %) (Mohr 1947)	37
8.3.3. Estimateur de kernel 95 % (Worton 1989)	37
8.4. Autocorrélation, nombre de localisations et aire nodale	38
8.5. Utilisation des terrains de chasse	40
 CHAPITRE 4 : RESULTATS	 41
1. Capture	41
1.1. Bagueage et reprises de bagues	41
1.2. Emetteurs	42
1.3. Détermination du sexe	42
1.4. Ectoparasites	43
2. Abondance des proies	44
3. Régime alimentaire	45
3.1. Composition	45
3.2. Variation saisonnière du régime alimentaire et abondance des proies	47
4. Biologie de la reproduction	48
4.1. Relevés	48
4.2. Echecs	49
4.3. Variation annuelle de la reproduction	50
4.3.1. Résultats de la reproduction	50
4.3.2. Comparaison avec l'abondance des proies	50
4.4. Données diverses sur la reproduction	52
4.4.1. Age de la première reproduction	52
4.4.2. Ponte de remplacement	52
4.5. Habitat	52
4.5.1. Occupation des nids et des territoires	52
4.5.2. Microhabitat	53
4.5.3. Macrohabitat	56
4.5.4. Relation entre les variables	59
4.5.5. Relation entre les structures de l'habitat et le nombre de jeunes ..	60
4.6. Influence de la Chouette hulotte	60
5. Utilisation des perchoirs diurnes	62
5.1. Pointages journaliers	62
5.2. Regroupement	62
5.3. Utilisation de l'habitat	63

5.4. Fidélité au perchoir diurne	65
5.5. Observations en dortoir	66
6. Comportement nocturne	67
6.1. Nombre de hiboux suivis	67
6.2. Domaines vitaux	68
6.2.1. Dimension et structure	68
6.2.2. Variations individuelles	71
6.3. Utilisation de l'habitat	73
6.3.1. Sélection de l'habitat dans les domaines vitaux	74
6.3.2. Sélection de l'habitat dans la zone d'étude	76
6.4. Activité	77
6.4.1. Période d'activité nocturne	77
6.4.2. Périodes de vol	78
CHAPITRE 5 : DISCUSSION	80
1. Capture et marquage	80
1.1. Méthodes de capture	80
1.2. Bagueage et reprises de bagues	80
1.3. Emetteurs	81
1.4. Mensurations, détermination du sexe	82
2. Abondance des proies	82
3. Régime alimentaire	83
3.1. Composition	83
3.2. Relation avec l'abondance des proies	84
4. Biologie de la reproduction	85
4.1. Relevés	85
4.2. Echecs	86
4.3. Variation annuelle	87
4.4. Données diverses	88
4.5. Habitat	88
4.5.1. Occupation des nids et des territoires	88
4.5.2. Micro- et macrohabitat	88
4.5.3. Relation entre les structures de l'habitat et le nombre de jeunes ..	90
4.6. Influence de la Chouette hulotte	90
5. Utilisation des perchoirs diurnes	91
5.1. Regroupements	91
5.2. Utilisation de l'habitat	91
5.3. Fidélité au perchoir diurne	93
5.4. Rôle des dortoirs	93
6. Comportement nocturne	94
6.1. Nombre de hiboux suivis	94
6.2. Domaines vitaux	94

6.2.1. Dimension et structure	94
6.2.2. Variations individuelles	95
6.3. Utilisation de l'habitat	96
6.4. Activité	97
6.4.1. Période d'activité nocturne	97
6.4.2. Périodes de vol	97
CHAPITRE 6 : SYNTHESE	98
1. Etudier le Moyen-duc	98
2. La composition du régime alimentaire et la reproduction sont-elles influencées par la dynamique des population de proies ?	99
3. Quels sont les milieux décisifs pour le choix et l'utilisation de l'habitat?	100
3.1. Utilisation du terrain agricole	100
3.2. Un comportement anti-prédateur ?	100
4. Causes de régression	101
5. Mesures de protection	102
6. Conclusion	102
CHAPITRE 7 : RESUME, SUMMARY	103
CHAPITRE 8 : BIBLIOGRAPHIE	107
ANNEXES :	

Annexe 1: Pourcentage des proies trouvées dans les pelotes par saison estimé par items
et biomasse

Annexe 2: Espèces d'oiseaux trouvés dans les pelotes

REMERCIEMENTS

Je suis reconnaissante à toutes les personnes qui de près ou de loin ont contribué à la réalisation de cette étude.

Ma gratitude va tout d'abord aux personnes m'ayant guidé tout au long du travail. Il s'agit:

- du Prof. Claude Mermod, directeur de thèse. Il m'a accueillie dans son groupe et a toujours été disponible pour des conseils, ainsi que pour les corrections d'articles et de ce manuscrit.
- du Dr Louis-Félix Bersier, maître-assistant. Il a grandement contribué au choix des analyses statistiques et a corrigé avec grand soin les articles et le présent manuscrit.
- du Dr Jean-Marc Weber, chef de travaux. Il a apporté l'assistance scientifique au début du projet et a par la suite toujours été présent pour les conseils pratiques de terrain.

Pour leur soutien financier sans lequel cette étude n'aurait pas vu le jour, je suis particulièrement reconnaissante:

- A l'Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP), secteur faune sauvage, et plus particulièrement au Dr H.-J. Blankenhorn.
- A la Conservation de la Faune du Canton de Vaud, et plus particulièrement au Dr C. Neet qui a montré son intérêt tout au long de cette étude.
- A Pro Natura, et plus particulièrement au Dr U. Tester.

Pour avoir apporté leurs critiques judicieuses dans leur rôle de membres du jury de thèse, je remercie:

- Le Prof. Martine Rahier, Université de Neuchâtel, Institut d'Ecologie Animale
- Le Prof. Claude Mermod, directeur de thèse
- Le Dr Louis-Félix Bersier, maître-assistant
- Le Dr Olivier Biber, OFEFP et Président de Nos Oiseaux
- Le Prof. Claus König, Staatliche Museum für Naturkunde, Stuttgart

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance aux personnes ayant contribué à l'élaboration des résultats de l'une ou l'autre des parties du manuscrit. Merci

- A Jacqueline Moret, conseillère en statistiques de la Faculté des Sciences, pour son aide et sa patience lors du traitement statistique des données.
- A Pascal Stücki, entomologiste, qui a bien voulu déterminer les ectoparasites.
- A Steve Vermot, apprenti laborant, qui m'a aidée dans les analyses de pelotes de réjection.
- A Michel Beaud, taxidermiste au Musée d'histoire naturelle de Fribourg, pour son aide dans la détermination des crânes d'oiseaux.
- Au Groupe Broyard de Recherches Ornithologiques, et plus particulièrement à Teddy Blanc, Bertrand Ducret, Charly Henninger, Jacques Jeanmonod et Alexandre Roulin, pour m'avoir communiqué leurs observations et expériences.

Une mention toute particulière doit être attribuée aux personnes de l'Institut de Zoologie pour leurs encouragements. Ainsi, je remercie mes collègues et plus particulièrement Sandrine Meyer, le Dr Martin Liberek, le Dr Nicola Ferrari et le Dr Jean-Steve Meia pour leur collaboration et coups de main. Pour leur disponibilité, je suis reconnaissante à Natacha Schneider et Brigitte Cattin, secrétaires, ainsi qu'à Josiane Pont, bibliothécaire et Albin Collaud, régisseur.

Mon travail a été grandement facilité par la sollicitude de ma famille à qui je dois également les premières relectures du manuscrit. Ma plus profonde reconnaissance va à mes parents qui m'ont permis par leur soutien financier et leurs encouragements à persévérer dans mes études.

Enfin, je ne saurais oublier l'aide précieuse de mon mari Pierre qui m'a secondée lors des captures et du baguage au nid. Il n'a pas manqué de montrer son enthousiasme pour cette étude, ce qui a été un soutien important durant ces années. Sa sensibilité pour la conservation des rapaces m'a encouragée à poursuivre la protection du Moyen-duc dès la fin du travail de terrain, entreprise qui, sans son aide, n'aurait pas été réalisable et dans laquelle il participe grandement.

CHAPITRE 1: INTRODUCTION

1. CONNAISSANCES DE L'ESPECE

1.1. DESCRIPTION

Le Hibou moyen-duc *Asio otus* est un rapace nocturne de taille moyenne, caractérisé par ses grands yeux oranges et ses aigrettes, touffes de plumes typiques chez les hiboux. Son plumage est généralement gris-brun mêlé de roux. Son observation de jour n'est pas aisée mais un regard averti ne manquera pas ses deux aigrettes dressées et sa silhouette allongée pareil à une branche le long d'un tronc contre lequel il se camoufle.

Discret, le Moyen-duc sort de son silence lors de la parade nuptiale. Il est alors facilement découvert grâce à son chant. Le mâle entonne des *houe-houe* monotones alors que la femelle répond par des *uèèh-uèèh* nasillards. Les deux se donnent alors à des évolutions aériennes et font claquer leurs ailes de façon caractéristique.

1.2. DISTRIBUTION

Le Hibou moyen-duc a une distribution holarctique. Il est présent de l'ouest des Etats-Unis à l'est de l'Asie. Au nord, il monte jusqu'à la Scandinavie (Mikkola 1983) et se reproduit régulièrement quand les proies abondent à une latitude de 63°N (Korpimäki 1987, 1992), une reproduction à 69°N étant la donnée la plus nordique. Au sud, sa répartition s'étend jusqu'à l'Afrique du Nord. La race *abyssinicus* d'Afrique noire est parfois considérée comme une espèce à part entière, elle habite les montagnes de l'est: Congo, Kenya, Ethiopie. La population des îles Canaries est une sous-espèce *A. o. canariensis*. Deux autres sous-espèces habitent le reste de la surface de répartition. La race eurasiennne est nommée *Asio otus otus* et celle de l'Amérique du Nord *A. o. wilsonianus*. Les références bibliographiques sont principalement consacrées à ces deux dernières sous-espèces.

1.3. EVOLUTION DES EFFECTIFS

Rapace nocturne commun de nos campagnes (Baudvin *et al.* 1991), le Hibou moyen-duc voit pourtant ses effectifs se réduire depuis une vingtaine d'années dans plusieurs pays (Mikkola 1983, Cramp 1985, Glue & Nilsson 1997, Nötzli & Birrer 1998).

Aux Etats-Unis, des estimations d'effectifs d'hivernage de 1967 à 1988 ont montré que plusieurs sites ont été détruits, d'autres ont été abandonnés par les hiboux, enfin les derniers restent occupés mais en plus faible abondance qu'auparavant (Bosakowski *et al.* 1989). La régression de la population américaine de Moyens-ducs est certainement liée à la baisse des surfaces de champs due à l'urbanisation et à l'augmentation des plantations forestières. En effet, des forêts ont été plantées sur des champs jusqu'alors en friches. De plus, la disponibilité des rongeurs devient limitée par les changements des pratiques agricoles auxquels s'ajoute la compétition avec d'autres rapaces comme le Grand-duc d'Amérique *Bubo virginianus*, également prédateur de Moyens-ducs.

En Europe, le déclin a été noté dans de nombreux pays (Parslow 1967, Illner 1988). En Angleterre, il semble dater du début du XX^e siècle, et a été plus marqué dès les années 50 (Parslow 1967). Sa régression coïncide avec l'augmentation de la Chouette hulotte *Strix aluco* (Parslow 1967). Dans une étude ultérieure sur la biologie de la reproduction, Glue (1977) n'exclut pas une compétition éventuelle avec cette dernière espèce. Il attribue cependant la régression à des causes plus complexes telles que le manque de sites adéquats de nidification et la persécution humaine. En Suède, le succès de reproduction du Moyen-duc baisse avec la proximité d'un nid de Hulotte, ce qui supporte l'hypothèse de la compétition des deux espèces (Nilsson 1984). En Allemagne, l'évolution à long terme de la population nicheuse de Moyens-ducs a été étudiée conjointement à celle d'autres rapaces nocturnes (Illner 1988). Entre 1974 et 1986, 80 % des effectifs de hiboux ont disparu. Ce déclin est expliqué par la baisse de la disponibilité en campagnols, due vraisemblablement à l'intensification de l'agriculture. D'autre part, le Moyen-duc semble en augmentation dans certains pays: en Irlande où la Chouette hulotte est absente, aux Pays-Bas et en Belgique grâce à la plantation de forêts dans des zones marécageuses ou dans des landes (Parslow 1967, Cramp 1985, Glue & Nilsson 1997).

En Suisse, l'espèce est classée depuis 1989 dans la "catégorie 2" de la liste rouge

des espèces menacées et vulnérables: "espèces ayant subi régionalement un forte régression ou ayant disparu de plusieurs régions" (Zbinden & Biber 1989). Dans le nouvel atlas des oiseaux nicheurs de Suisse (Nötzli & Birrer 1998), l'espèce a disparu de certaines régions où elle était encore recensée dans les années 70 (Ravussin 1980). Dans la Basse Broye, ses effectifs ont diminué vraisemblablement suite aux remaniements parcellaires et donc aux modifications du paysage (Beaud 1993). Dans cette région, quelques ornithologues suivent la nidification et les dortoirs hivernaux de Moyens-ducs depuis une quarantaine d'années. Bien qu'ils n'aient pas quantifié leurs observations, la régression est évidente. En effet, plusieurs territoires autrefois occupés sont aujourd'hui désertés, le nombre de dortoirs a considérablement diminué, et les hiboux y sont moins nombreux (Blanc 1958, T. Blanc & C. Henninger comm. pers.).

En résumé, les causes probables de régression sont diverses et hypothétiques. Elles englobent la raréfaction des rongeurs suite à l'intensification de l'agriculture, la restructuration du paysage, la compétition avec la Chouette hulotte. L'effet de l'afforestation dépend de la surface plantée. Aux Etats-Unis, les forêts ont été plantées à grande échelle limitant ainsi les terrains de chasse du hibou. Aux Pays-Bas et en Belgique, elles ont par contre fourni des zones boisées dans des terrains jusqu'alors dépourvus d'arbres et permettent ainsi la reproduction ou l'hivernage de l'espèce.

1.4. REGIME ALIMENTAIRE

De nombreuses études ont été effectuées sur le régime alimentaire du Hibou moyen-duc (résumées dans Schmidt 1974 pour l'Europe et Marti 1976 pour les Etats-Unis). Elles ont montré que les microtidés sont la source principale de nourriture. Sur le Plateau suisse, celle-ci est avant tout constituée de Campagnols des champs *Microtus arvalis* qui comptent pour 80 % du régime alimentaire dans la Basse Broye (Roulin 1996a).

Les microtidés fluctuent annuellement, leur cycle étant marqué en Fennoscandinavie et devenant moins régulier vers le sud (Hansson & Henttonen 1985, Mackin-Rogalska & Nabaglo 1990). En Suisse, les fluctuations de Campagnols des champs sont faibles, tout comme celles d'Europe centrale (Hansson & Henttonen 1985), et les années de fortes abondances sont rares (Meylan 1995).

Quelques recherches se sont consacrées à la variation du régime alimentaire du Moyen-duc en fonction de l'abondance des proies. Ainsi, par endroit, la composition du régime alimentaire dépend de l'abondance de campagnols. Les Moyens-ducs capturent alors plus de rongeurs durant les périodes d'accroissement que durant celles de diminution de leur population. C'est le cas dans une zone de cycles marqués de campagnols (Korpimäki 1992), au nord-ouest de l'Europe et au sud de la Suède, où les cycles sont moins marqués (Nilsson 1981, Village 1981, Wijnandts 1984), ainsi qu'en Slovénie (Tome 1994). Par contre, en Pologne, le régime alimentaire étudié sur cinq ans n'a pas varié avec l'abondance de campagnols (Goszczynski 1981). De même, en France, un suivi d'une année n'a pas mis en évidence de relations entre les variations saisonnières du régime et des populations de proies (Lodé 1994).

1.5. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Le Moyen-duc niche dans des terrains semi-ouverts: le long de lisières, de haies ou dans des petits bois (Armstrong 1958, Glue 1977, Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Wijnandts 1984, Cramp 1985). Il pond dans d'anciens nids de corvidés ou de rapaces. La saison de reproduction débute en février-mars par les parades nuptiales. La ponte de deux à six œufs a en général lieu en mars-avril. Les œufs sont incubés par la femelle durant 25 à 30 jours et les poussins restent ensuite au nid pendant encore trois semaines. Ils se branchent alors aux alentours avant de savoir voler. Ce n'est qu'à l'âge de quatre semaines qu'ils commencent les exercices de vol. A ce stade, ils sont bruyants et crient tout au long de la nuit. A environ deux mois ils deviennent indépendants.

Aux latitudes du nord, les cycles marqués de campagnols influencent grandement la reproduction: les nichées sont plus petites et les adultes quittent la zone lorsque les proies sont moins abondantes (Korpimäki 1984, 1992). Au nord-ouest de l'Europe et au sud de la Suède, où les cycles sont moins marqués, également moins de jeunes sont élevés les mauvaises années à campagnols, cependant, les adultes sont sédentaires (Village 1981, Wijnandts 1984). A ma connaissance, les données pour l'Europe centrale manquent.

Trois études ont recherché si le choix du site de nidification et le succès de la reproduction sont influencés par l'habitat (Marks 1986, Nilsson 1987, Bull *et al.* 1989).

Quelques facteurs du milieu sont des critères de sélection aux Etats-Unis. Ils favorisent le camouflage qui diminue ainsi les risques de prédation (Marks 1986, Bull *et al.* 1989). Cependant, Holt (1997) relève les lacunes de connaissances sur la sélection de l'habitat, ce qui rend difficile la suggestion de règles de gestion forestière en Amérique du Nord. En Europe, les connaissances restent également limitées.

1.6. PERCHOIRS DIURNES

Les Moyens-ducs se regroupent dès la fin de l'automne et en hiver de jour dans des dortoirs (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985). Ces derniers regroupent de deux à plusieurs dizaines d'individus (Blanc 1958, Bosakowski 1984, Wijnandts 1984, Galeotti *et al.* 1995, Galeotti *et al.* 1997). Leur rôle comme centre d'information (Ward & Zahavi 1973) a récemment été analysé en Italie, mais reste partiellement expliqué (Galeotti *et al.* 1995, Galeotti *et al.* 1997). Les sites de dortoirs sont souvent décrits dans des plantations de conifères (Glue & Hammond 1974, Marks *et al.* 1994, Holt 1997) ou proches des habitations (März 1965, Wijnandts 1984, Bräuning 1991), mais leur découverte est fortement influencée par leur visibilité et par l'effort de prospection dans des milieux favorables.

Au printemps, le Moyen-duc vit en général en couple, alors qu'en été et au début de l'automne, il reste seul (Wijnandts 1984). Les milieux occupés de jour durant ces périodes sont peu connus.

1.7. DOMAINES VITAUX ET TERRAINS DE CHASSE

Dans les études précédentes, les domaines vitaux de Moyens-ducs ont été étudiés à partir d'échantillons faibles. Aux Pays-Bas, ils se réfèrent à cinq Moyens-ducs suivis par télémétrie durant moins d'un mois chacun (Wijnandts 1984). Plus tard, Craig *et al.* (1988) décrivent les domaines vitaux et les rythmes d'activité de deux couples aux Etats-Unis. Enfin, les dernières données proviennent d'Italie (Galeotti *et al.* 1995). Elles sont des résultats préliminaires sur cinq hiboux.

Les analyses de régime alimentaire indiquent que le Moyen-duc chasse en terrain

ouvert (Getz 1961, Nilsson 1981, Village 1981, Korpimäki 1992, Galeotti & Canova 1994, Lodé 1994). Des précisions sur l'utilisation de l'habitat ne sont à ma connaissance pas disponibles dans la littérature.

2. BUTS D'ETUDE

2.1. BUTS GENERAUX

La régression du Hibou moyen-duc est évidente dans plusieurs régions. Les données bibliographiques se limitent souvent à une description de sa biologie. Peu font référence aux exigences de l'espèce, ce qui nuit aux moyens de protection. Ces lacunes, ainsi que le peu d'études effectuées en Suisse sur l'espèce (Fuchs & Schifferli 1981, Birrer 1993a, Henrioux & Henrioux 1995) ont motivé la présente étude. L'objectif principal de ce travail est donc de compléter les données sur la biologie de l'espèce. Comme les pratiques agricoles modernes sont souvent soupçonnées d'induire sa régression, la zone d'étude a été choisie dans un milieu d'agriculture intensive. Deux questions ont été posées. (1) La composition du régime alimentaire et la reproduction sont-elles influencées par la dynamique des populations de proies ? (2) Quels sont les milieux décisifs pour le choix et l'utilisation de l'habitat ? Les réponses à ces questions permettront de discuter les causes de régression de l'espèce et d'instaurer des éventuelles mesures de protection.

Pour répondre à ces questions, quatre points de l'écologie de l'espèce ont été étudiés dans des buts précis, soit le régime alimentaire, la biologie de la reproduction, l'utilisation des perchoirs diurnes et le comportement nocturne. Ce dernier comprend l'estimation des domaines vitaux, l'utilisation des terrains de chasse et le rythme d'activité de vol.

2.2. REGIME ALIMENTAIRE

Les proies trouvées dans les pelotes de réjection ont été identifiées et quantifiées par saison. La réponse du Moyen-duc aux fluctuations de la population de rongeurs a été alors analysée. Le but est d'évaluer s'il peut adapter son régime alimentaire lors des baisses de disponibilité de proies.

2.3. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Les territoires de nidification ont été recherchés et la reproduction a été suivie. J'ai alors comparé les densités annuelles obtenues avec l'abondance des campagnols sur le terrain, dans le but d'étudier la réponse du Moyen-duc aux fluctuations des proies.

Ensuite, j'ai décrit l'habitat de nidification. Les facteurs du micro- et du macrohabitat ont été quantifiés puis comparés à ceux de sites choisis au hasard. La relation entre ces facteurs et le nombre de jeunes produits a été recherchée.

Enfin, l'influence de la Chouette hulotte sur la reproduction du Moyen-duc a été évaluée. Pour ce faire, j'ai comparé les distances des nids de Hulottes à ceux de Moyens-ducs avec celles aux sites choisis au hasard. Une éventuelle relation avec le nombre de jeunes Moyens-ducs produits a également été recherchée.

2.4. PERCHOIRS DIURNES

Les perchoirs diurnes utilisés ont été décrits à toute saison grâce à l'utilisation de la technique de la télémétrie. Tout d'abord, j'ai spécifié les périodes de regroupement, de reproduction et post-nuptiale. La comparaison des milieux utilisés comme perchoir diurne durant ces périodes m'a permis d'analyser les facteurs importants dans le choix du site. Enfin, j'ai évalué la fidélité au site par mois et j'ai discuté le rôle des dortoirs.

2.5. COMPORTEMENT NOCTURNE

La structure et la taille des domaines vitaux ont été estimées dans le but de caractériser l'utilisation de leur surface. En suivant de nuit les hiboux par radio-pistage, j'ai testé quelles structures du paysage étaient préférées ou au contraire évitées comme terrain de chasse par rapport à leur disponibilité. Les périodes d'activité de vol ont été caractérisées par saison et l'influence de la météorologie a été testée.

3. DUREE D'ETUDE

La collecte des données de terrain a été effectuée du 1^{er} mars 1992 au 31 décembre 1996. Le régime alimentaire a été étudié sur quatre années et neuf mois, alors que j'ai pu caractériser la reproduction sur cinq ans. Comme il est expliqué dans les méthodes, la télémétrie n'a pas été utilisée dès le début de l'étude en raison des difficultés de capture. Ainsi, le premier hibou a été suivi depuis juillet 1993, le dernier jusqu'à décembre 1996.

CHAPITRE 2 : ZONE D'ETUDE

1. DESCRIPTION

1.1. SITUATION GEOGRAPHIQUE, CHOIX DES LIMITES

L'étude a été réalisée au nord-ouest de la Suisse, dans la plaine de la Basse Broye (46°52'N, 6°56'E) située au sud du lac de Neuchâtel. L'altitude s'élève progressivement de 430 m au bord du lac à 520 m dans l'arrière pays.

La zone d'étude couvre une surface de 100 km². Elle est divisée en deux parties (Fig. 1).

1.1.1. Zone A

Surface: 46 km²

Limites: Nord: rive sud du lac de Neuchâtel. Est: route de Chabrey au Haras fédéral d'Avenches. Sud: rivière l'Arbogne puis la frontière des cantons de Vaud et de Fribourg. Ouest: route de Corcelles-près-Payerne à Chevroux.

En 1992, j'ai recherché des indices de présence de Moyens-ducs dans la région de la Basse Broye. Plusieurs sites ont été trouvés et ont été déterminants pour délimiter une zone favorable, la zone A. L'ensemble des recherches ont été effectuées sur ce périmètre.

1.1.2. Zone B

Surface: 54 km²

Limites: Nord: rive sud du lac de Neuchâtel. Est: route de Chevroux à Corcelles-près-Payerne. Sud: route de Montet à Corcelles-près-Payerne. Ouest: route d'Estavayer-le-Lac à Montet.

En 1993, la surface de la zone A a été agrandie par celle de la zone B. En effet, à cette époque, une étude a montré que 100 km² est la surface minimale pour étudier les

densités de la reproduction pour le Moyen-duc (Birrer 1993a). Dans cette zone, la recherche s'est limitée au recensement et à l'étude des sites de nidification.

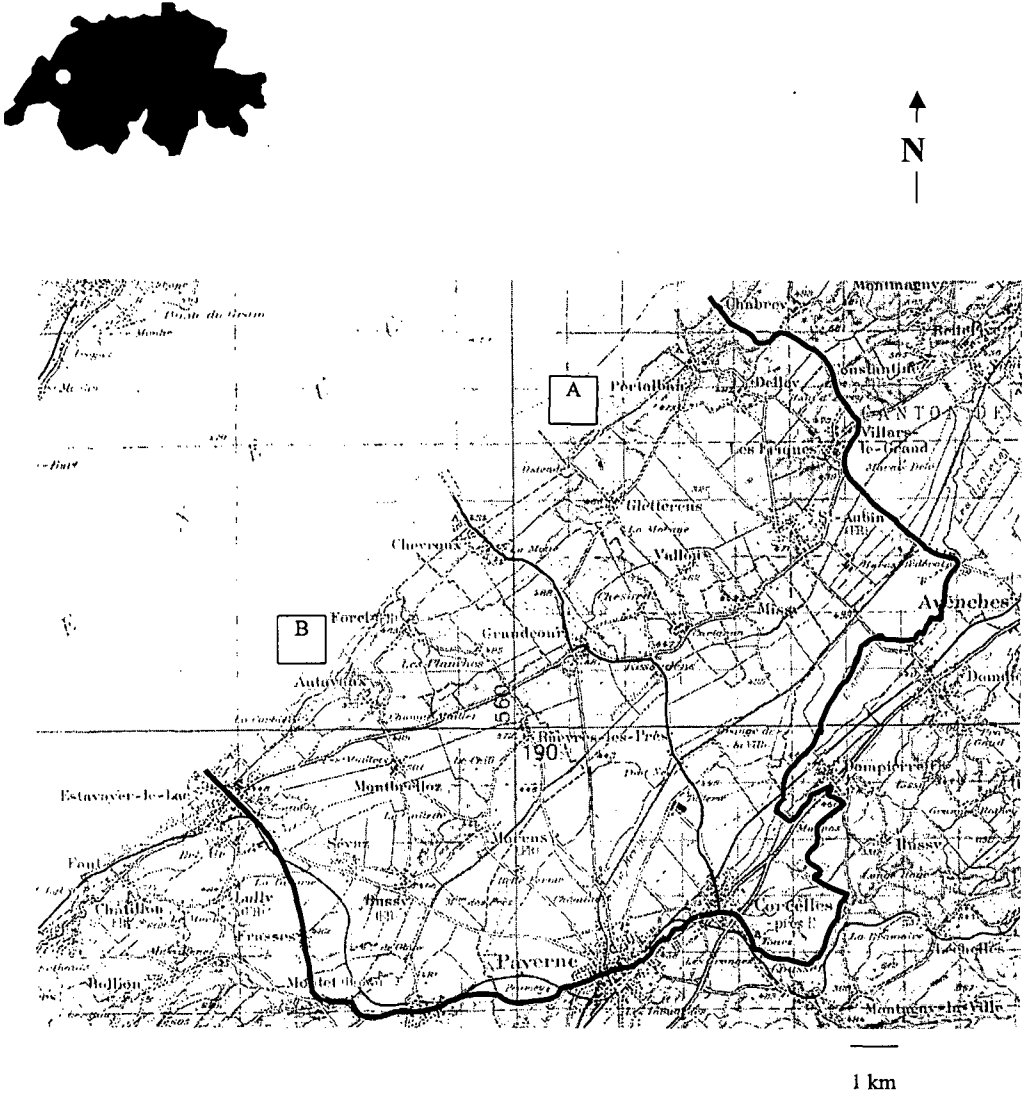


Fig. 1: Situation de la zone d'étude en Suisse et limites régionales de la zone globale (100 km²) (—) et des deux zones A (46 km²) et B (54 km²) (—).

(Reproduit avec l'autorisation de l'Office fédéral de topographie du 5.5.1999).

1.2. CLIMAT ET METEOROLOGIE

Le climat général de la région est de type tempéré humide à tendance continentale (Gratier & Bardet 1980). L'hiver est froid et sec et l'été relativement chaud (Fig. 2). Le mois de janvier est le plus froid (-1.4°C en moyenne en 1992), juillet est le plus chaud (20.9°C en moyenne en 1994). La pluviosité atteint son maximum en août avec une moyenne de 111 mm sur la durée de l'étude, elle est également forte en mai (105 mm en moyenne).

De 1992 à 1996, les précipitations annuelles ont atteint en moyenne 913 mm. La température annuelle moyenne a été de 9.5°C. La neige n'a pas été abondante pendant la durée de l'étude.

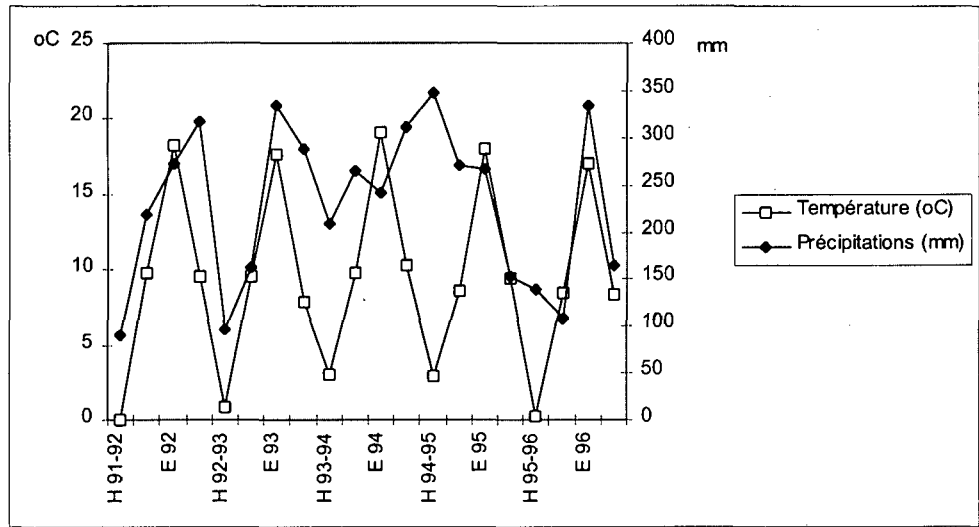


Fig. 2: Températures moyennes et total des précipitations relevés à la station aérologique de Payerne par saison (P: de mars à mai, E: de juin à août, A: de septembre à novembre, H: de décembre à février)

1.3. MILIEUX, IMPACT DE L'HOMME

Au nord du terrain, la rive sud du lac de Neuchâtel est un vaste secteur de marais (la Grande Cariçaie) sous protection. Aux rives font suite des prairies humides à laiches. La forêt riveraine qui s'y rattache est composée d'Aulnaie *Alnetum glutinoso-incanae* ou de Pinède à genévriers *Junipero-pinetum*. Elle se poursuit par une forêt de pente. Ce secteur recouvrant 4.8 % de la surface totale d'étude (100 km²) est contigu au terrain agricole. Son intégration dans la zone d'étude m'a paru importante puisque sa présence peut influencer la biologie du Moyen-duc. Une étude ultérieure pourrait permettre de le tester.

Sur les 95.2 % du terrain restant, l'activité humaine est importante (Tabl. 1). Une grande partie est utilisée pour l'agriculture (80.7 % de la zone). Parmi elle, 11 % sont des prairies naturelles, le reste est cultivé. Les habitations couvrent 10.2 % de la zone. La surface boisée représente 6.5 % de la zone. Exceptée la forêt riveraine de la Grande Cariçaie, elle est soumise à une gestion d'exploitation forestière.

De 1969 à 1996, le mode d'exploitation du sol a considérablement changé. En 1969, les prairies naturelles représentaient le quart de la zone. Leur surface a régressé et elles n'en couvrent plus que le 11 % en 1996 (Fig. 3). En contre partie, la surface de céréales a augmenté de 39.3 à 44.1 %. En particulier, le maïs était peu courant en 1969 (0.9 %), alors qu'il a été planté sur 7 % de la zone en 1996.

Tabl. 1: Proportions des différents milieux et cultures dans le terrain d'étude et selon les deux zones. Les cultures ont été estimées à partir des recensements de l'agriculture et de l'horticulture effectués en 1996 par l'Office fédéral de la statistique.

	Surface (%) dans la zone A (46 km ²)	Surface (%) dans la zone B (54 km ²)	Surface (%) dans l'ensemble de la zone (100 km ²)
Surface agricole utile	78.8	81.5	80.7
Prairie naturelle	10.9	11.0	11.0
Prairie artificielle	15.1	12.2	13.6
Céréales	49.3	56.5	53.0
Betterave	12.0	11.4	11.7
Pomme de terre	4.8	3.7	4.2
Tabac	2.0	2.2	2.1
Autres cultures	5.9	3.0	4.4
Marais	4.5	1.0	2.6
Surfaces boisées	7.4	6.8	6.5
Habitations	9.3	10.7	10.2

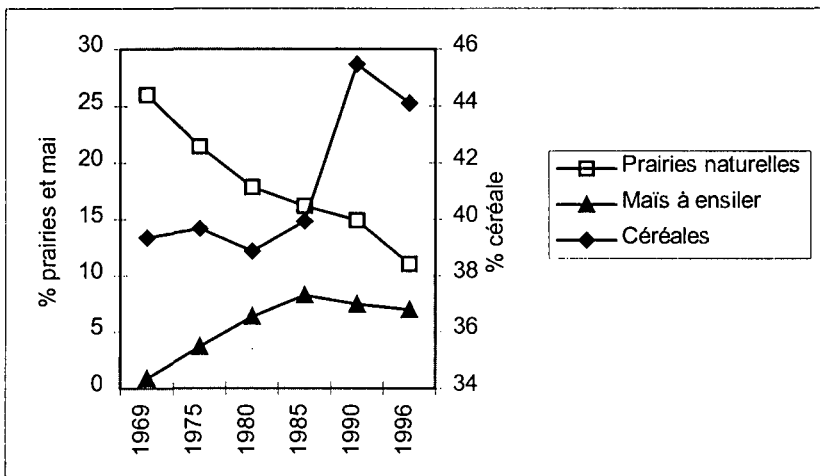


Fig. 3: Evolution de l'utilisation du sol de 1969 à 1996 selon les données de l'Office fédéral de la statistique

2. TRAVAUX ORNITHOLOGIQUES SUR LE TERRAIN

2.1. HISTORIQUE

La rive sud du lac de Neuchâtel est un lieu privilégié pour les ornithologues. Sa mise en protection a suscité la réalisation d'études sur son avifaune (Antoniazza 1979).

L'arrière pays a lui aussi rapidement été conquis par les ornithologues. Depuis une quarantaine d'années, trois passionnés, G. Banderet, T. Blanc et C. Henninger recherchent, observent et baguent les rapaces. Au fil des ans, plusieurs personnes se sont jointes à eux augmentant ainsi les possibilités de travail. Une certaine connaissance de la dynamique des populations et de l'évolution des effectifs de rapaces a été ainsi acquise.

2.2. GROUPE BROYARD DE RECHERCHES ORNITHOLOGIQUES : GBRO

En 1995, vu le nombre croissant d'ornithologues sur le terrain, une association a été fondée: le GBRO. Des travaux sur sept espèces différentes de rapaces ont été menés simultanément à la présente étude.

Le GBRO n'a pas entrepris de recherches particulières sur le Moyen-duc avant la présente étude. Le groupe a toutefois recueilli des données sur la localisation des couples nicheurs (Beaud 1993), sur le régime alimentaire (Roulin 1996a), et sur le baguage (Blanc non publié).

CHAPITRE 3 : MATERIEL ET METHODES

1. OBSERVATION

1.1. MATERIEL

La plupart des observations ont été effectuées avec des jumelles Swarovski 8 x 30. J'ai recherché les nids occupés en les scrutant au télescope Weso (20 x 45) car, selon leur situation, un grossissement supérieur s'est révélé nécessaire pour distinguer la femelle ou les jeunes.

1.2. PROSPECTION

Dans le but de récolter des pelotes de réjection et de capturer les hiboux aux perchoirs diurnes, j'ai prospecté les sites favorables au Moyen-duc, tels que les lisières de forêt (Glue & Hammond 1974, Marks *et al.* 1994, Holt 1997). Le mimétisme de l'oiseau rend difficile son observation directe de jour. J'ai donc dû rechercher des indices, présence de pelotes ou de fientes accumulées sous le perchoir.

Après la découverte d'un perchoir, je me suis abstenue de visiter le site en journée, afin de limiter le dérangement. De même, l'intérieur de certains massifs denses, tels que des plantations ou des groupes d'arbres serrés, n'a pas été prospecté de jour, le risque de faire envoler les hiboux étant trop élevé. J'ai alors attendu la tombée de la nuit pour observer un envol éventuel.

2. SUBDIVISION DE L'ANNEE

Le régime alimentaire et l'abondance des proies ont été évalués par saison: printemps (de mars à mai), été (de juin à août), automne (de septembre à novembre), hiver (de décembre à février).

Les analyses spatio-temporelles relatives aux suivis nocturnes et à l'utilisation des

perchoirs diurnes ont été effectuées par périodes du cycle annuel du Moyen-duc. Celles-ci sont au nombre de trois selon le degré de regroupement des individus (Wijnandts 1984, Cramp 1985): post-nuptiale (d'août à septembre), reproduction (de mars à juillet) et de regroupement en dortoir (d'octobre à février).

3. CAPTURE

3.1. TECHNIQUES

3.1.1. Adultes

Les Moyens-ducs adultes ont été capturés dans la zone A (46 km²), de nuit, et en dehors de la période de reproduction. Chaque hibou capturé a été bagué, mesuré, pesé, et certains ont été équipés d'un émetteur.

3.1.1.1 Bow-net. Le bow-net est un piège circulaire d'un mètre de diamètre qui se pose au sol (Bub 1991, Henninger comm. pers.). Il s'agit d'un filet attaché à deux arcs de cercles métalliques reliés ensemble par deux ressorts. Le piège tendu, les arceaux sont maintenus superposés par une tige de fer. Cette tige s'insère sous une palette fixée au sol. L'appât est placé sous la palette. Il s'agit d'une souris grise vivante dans une cage contenant des feuilles sèches, apport qui aide le hibou à localiser le rongeur. Lorsque l'oiseau se pose sur la palette, la tige est libérée et le filet se rabat. Ces pièges ont été placés à proximité des perchoirs diurnes observés au préalable ou sur le terrain de chasse. Dans ce dernier cas, des tournées au phare m'ont permis de localiser au début du travail des perchoirs nocturnes à proximité desquels les pièges ont été posés. Dans certains cas, les emplacements ont été choisis sans observation préalable, la présence d'un perchoir (piquet, arbre) ayant alors augmenté les chances de capture. Les bow-nets ont été posés une demi-heure environ avant le coucher du soleil et laissés au maximum jusqu'à minuit. Je les ai contrôlés toutes les 30 minutes.

Ce moyen de capture s'est révélé efficace dans les champs de végétation rase. Il ne s'applique pas dans d'autres milieux tels que les roselières.

3.1.1.2. Filet japonais et italien. Des filets japonais et italiens d'une hauteur de trois mètres et d'une longueur de neuf mètres ont été utilisés (Bub 1991). Ces filets ont une maille de 19 x 19 mm. Une demi-heure environ avant le coucher du soleil, ils ont été disposés à proximité du perchoir diurne et si possible perpendiculairement à la trajectoire utilisée habituellement par les hiboux lorsqu'ils quittent leur gîte. Ce type de piège nécessitait que je reste à proximité afin de saisir les hiboux dès leur contact avec les filets.

Le filet italien possède des poches plus grandes que le japonais, ce qui augmente la chance de capture des oiseaux de grande taille. Cependant, dans les deux cas, les hiboux sont souvent parvenus à se libérer. De plus, ils ont parfois pu éviter l'obstacle. Pour ces raisons, cette technique n'a pas apporté entière satisfaction. Je l'ai employée quand le milieu n'était pas adéquat au bow-net, notamment dans les roselières.

3.1.1.3. Autres techniques utilisées. Certains auteurs ont capturé des Moyens-ducs à l'aide du bal-chatri (Wijnandts 1984). Il s'agit d'une cage en grillage, recouverte de boucles de fil Nylon, dans laquelle un rongeur est placé. L'oiseau se prend dans les boucles en se posant sur la cage (Bub 1991). Mes essais ont montré que les hiboux sont attirés par le piège, se posent dessus mais ne se font pas prendre. Après plusieurs adaptations dont les modifications de la forme de la cage, la taille et le nombre de boucles, j'ai abandonné cette technique.

Le filet tombant a également été testé à proximité des perchoirs diurnes. Il s'agit d'un filet de pêche peint en vert foncé et posé verticalement sur deux tiges. Sa fixation aux tiges est précaire et le filet doit se libérer au moindre choc, emprisonnant ainsi l'oiseau. Le manque de fiabilité du système a rapidement été révélé, le filet tombant trop ou pas assez facilement!

3.1.2. Jeunes

Les jeunes Moyens-ducs âgés d'environ huit à 15 jours ont été contrôlés au nid. Avant d'y accéder, j'ai estimé leur âge approximatif par la quantité de fientes sous l'arbre porteur du nid, en tenant compte de la densité du feuillage pouvant retenir les fientes. Cette estimation aléatoire est couramment utilisée pour le baguage des rapaces. Le matériel utilisé pour accéder au nid est une échelle de neuf mètres, et dans certains cas du matériel de varappe.

3.2. MARQUAGE

3.2.1. Bague

Tous les Moyens-ducs capturés ont été bagués avec une bague de la Station ornithologique suisse de Sempach. Son numéro a permis d'identifier les oiseaux repris ou contrôlés par la Station. Le baguage apporte des informations notamment sur les déplacements, la longévité et les causes de mortalité.

En 1992 et 1993, j'ai posé en plus une bague en PVC de couleur différente pour chaque individu afin de les identifier. En raison du tarse emplumé de l'oiseau, cette technique n'a pas fonctionné et a été abandonnée.

3.2.2. Pose d'émetteur

Certains adultes ont été équipés d'un émetteur dans le but d'estimer la taille de leur domaine vital, de caractériser leur terrain de chasse, de préciser leur comportement nocturne, et de connaître les perchoirs diurnes. Au début de ce travail, j'ai fixé à deux le nombre idéal d'individus équipés simultanément. Ce nombre a varié selon les besoins de l'étude et les possibilités du suivi.

Les émetteurs ont été commandés chez quatre fabricants (Tabl. 2).

Deux modes de fixation ont été employés. Le premier est un harnais en Nylon protégé par une gaine en silicone. L'émetteur est placé sur le dos de l'oiseau, les deux fils Nylon partent de chaque côté de l'émetteur, passent sur les épaules, se croisent sous le corps, remontent sous les ailes pour se rattacher à l'émetteur (Smith & Gilbert 1981). Le deuxième mode de fixation permet d'attacher l'émetteur aux deux rectrices centrales (Kenward 1978). Il est cousu à travers le rachis d'une rectrice par deux points d'attache, puis collé à cette même plume avec de l'Araldite Rapide. Les fils de couture sont alors attachés autour de la deuxième rectrice sans utilisation de colle, cette plume aidant à supporter l'émetteur. L'antenne est ensuite collée et attachée à la première rectrice.

Les émetteurs sont munis d'un senseur d'orientation. Le signal est plus rapide lorsque l'oiseau est en position horizontale (de vol) que lorsqu'il est posé.

Tabl. 2: Caractéristiques des émetteurs

Fabriquant	Type	Mode de fixation	Masse / % du poids du hibou	Nb de hiboux équipés	Durée de vie moyenne (jours($\pm$ SD))
Televilt AB (Stora, Suède)	TXP-2	Harnais	16 g / 6 %	6	49 ($\pm$ 43,6)
Biotrack (Wareham, Dorset, UK)	SS-2	Rectrice	4 g / 1.6 %	15	96.1 ($\pm$ 82)
Holohil (Ontario, Canada)	RI-2C	Rectrice	5.8 g / 2.3 %	1	249
AVM Instrument Co. (Livermore CA, USA)	SM1-H	Rectrice	5 g / 2 %	1	13

3.3. EXAMEN

3.3.1. DETERMINATION DU SEXE

Seul le sexe des individus suivis par télémétrie pendant la période de nidification a été identifié d'après le comportement reproducteur (Mikkola 1983). En effet, les deux sexes présentent peu de différences morphologiques: la femelle est en général plus lourde et plus grande que le mâle, mais les mesures biométriques se chevauchent (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985). Deux facteurs ont cependant été relevés afin de rechercher d'éventuelles différences sexuelles en les comparant chez les individus de sexe connu.

3.3.1.1. Mensurations. Deux mesures ont été prises sur les Moyens-ducs adultes: le poids et la longueur des ailes. Le poids s'obtient en pesant l'oiseau dans un sac de toile. La tare du sac est prise et la mesure est effectuée à cinq grammes près grâce à un dynamomètre étalonné de marque « Pesola ».

La mesure des ailes se prend du poignet au bout de la rémige avec une règle à talon graduée au millimètre. Le poignet de l'aile est ainsi appliqué contre ce talon. Les rémiges sont aplaties sur la règle et leur longueur est notée.

3.3.1.2. Coloration du plumage. Les individus présentent un dimorphisme sexuel de coloration du plumage, les femelles étant plus foncées que les mâles (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985). Cette différence a été utilisée pour différencier le sexe de Moyens-ducs capturés aux Pays-Bas (Wijnandts 1984). J'ai examiné 55 peaux du musée de Bâle / CH (29 femelles et 26 mâles), datant de 1940 à nos jours. Les plus anciennes ont été exclues de l'analyse en raison d'une possible erreur de détermination du sexe au moment de leur naturalisation (Winkler comm. pers.). La coloration du ventre a été classée en trois catégories: claire, intermédiaire et foncée. Ces mêmes teintes ont été évaluées lors des captures après comparaison avec des photos de peaux prises au musée.

3.3.2. Recherche et détermination des ectoparasites

A chaque capture le plumage de l'oiseau a été inspecté à la recherche d'éventuels ectoparasites. Ceux-ci ont été récoltés à la main et placés dans un tube en plastique. Ils ont alors été conservés dans l'alcool à 70°. Leur détermination a été effectuée par Pascal Stücker, entomologiste à l'Université de Neuchâtel.

4. EVALUATION DE L'ABONDANCE DES PROIES

Afin de contrôler si la composition du régime alimentaire dépend de l'abondance des proies sur le terrain et de comparer les éventuelles fluctuations de Moyens-ducs avec celles de ses proies, l'abondance de micromammifères a été évaluée par des piégeages exhaustifs. De 1992 à 1994, ces évaluations ont été effectuées deux fois par an (au printemps et en automne), et quatre fois par an depuis l'hiver 1994-95 (chaque saison). Comme le printemps coïncide avec la période de reproduction des hiboux, l'indice printanier a été utilisé pour comparer l'abondance de micromammifères avec l'intensité de la reproduction.

A chaque session de piégeage, 200 trappes à bascule en bois (7 x 8 x 20 cm) ont été posées sur deux champs pendant trois jours et trois nuits avec un contrôle matin et soir. Ces champs, espacés de 6 300 m, ont été choisis au hasard parmi les champs d'herbe de la zone A (46 km²) et ont été les mêmes à chaque session. Sur chacun, j'ai posé 100 pièges à deux mètres d'intervalle le long de deux lignes parallèles de 98 m espacées de

50 m. Les pièges sont appâtés avec des carottes et des graines de tournesol. Un indice (le nombre de proies capturées par 600 nuits-pièges) a permis d'estimer l'abondance relative.

5. ANALYSE DU REGIME ALIMENTAIRE

5.1. RECOLTE DES PELOTES DE REJECTION

La composition et l'évolution temporelle du régime alimentaire ont été estimées sur la zone d'étude A (46 km²) par l'analyse des pelotes de réjection. Celles-ci ont été ramassées sous les perchoirs diurnes durant la nuit pour éviter tout dérangement. La récolte a été effectuée le plus souvent possible et à la fin de chaque saison de façon à connaître l'intervalle de temps durant lequel les pelotes ont été produites. En effet, un échantillon est constitué de pelotes entières ou cassées, regroupées par saison et emplacement. Sur chaque échantillon, le site et la date ont été notés.

5.2. COMPOSITION

Chaque échantillon a été séché et les restes d'os ont été séparés à la main. La détermination des mammifères a été effectuée par l'examen des mandibules (Chaline *et al.* 1974). Ils ont été identifiés jusqu'à l'espèce sauf pour les mulots *Apodemus* sp. déterminés jusqu'au genre. Les Campagnols agrestes *Microtus agrestis* et des champs n'ont pas pu être séparés en absence de la mandibule supérieure. Les individus non identifiés représentent 5.8 % des *Microtus*. Ils ont été assignés aux espèces *M. agrestis* ou *M. arvalis* d'après leurs proportions relatives calculées à partir des crânes complets. Les fragments osseux d'oiseaux ont été identifiés d'après la clé de détermination de Cuisin (1988), et en les comparant avec les collections du Musée d'histoire naturelle de Fribourg. Les mandibules cassées ou les autres os ont été assignés comme oiseau non identifié.

Le nombre d'individus de chaque espèce a été déterminé par le plus grand nombre

de chaque mandibule (inférieure gauche, droite ou supérieure) dans l'échantillon (Raczynski & Ruprecht 1974, Källander 1977).

Après le tri des os, j'ai gardé les restes de chaque échantillon pour rechercher les soies (chaetae) d'oligochètes ainsi que les élytres, les capsules de la tête et les pattes de coléoptères (Village 1981). Ces restes ont été placés dans un becher, recouverts d'eau, puis passés à travers une passoire. Dix pour-cent du liquide ainsi récolté additionné de quelques gouttes d'acide picrique a été soigneusement observé à la loupe binoculaire par transparence. La présence ou l'absence de soies a été notée sans dénombrement.

5.3. DETERMINATION DE LA BIOMASSE

La biomasse relative des éléments du régime alimentaire a également été estimée. Pour cela, le nombre de proies a été multiplié par leur masse respective (Tabl. 3). Les masses des Campagnols des champs, des mulots, et des Campagnols roussâtres *Clethrionomys glareolus* ont été basées sur mes données de captures sur le terrain d'étude. Pour éviter d'exagérer la masse des rongeurs de grande taille, j'ai utilisé les données récoltées dans la même zone d'étude chez l'Effraie des clochers *Tyto alba* (Roulin comm. pers.), espèce de taille semblable à celle du Moyen-duc. En effet, la masse des proies trouvées dans les nichoirs à Effraie a été mesurée dans le cadre d'une autre étude. Ainsi, j'ai considéré la masse du Campagnol terrestre *Arvicola terrestris* pris par le Moyen-duc équivalente à la masse de cette proie capturée par l'Effraie. Cette estimation est en accord avec les données de la littérature (Wijnandts 1984, Saucy 1988). Le rat *Rattus norvegicus* a rarement été trouvé comme proie de l'Effraie, j'ai donc estimé sa masse proche de celle du Campagnol terrestre. Les autres données ont été tirées de la littérature (Géroudet 1957, 1961, 1963; Hausser 1995). La masse des espèces d'oiseaux non identifiés a été calculée suivant la moyenne des masses des autres oiseaux dans le régime. Ainsi, la masse des mésanges non identifiées *Parus* sp. a été considérée de 16.3 g: 3 x 18 g (masse de la Mésange charbonnière *P. major*) plus 1 x 11 g (masse de la Mésange bleue *P. caeruleus*) divisé par 4.

Tabl. 3: Masses (g) utilisées pour estimer l'importance des proies durant l'année.

Espèce	Masse (g)
Musaraignes	
Musaraigne carrelet <i>Sorex</i> sp.	10.0
Musaraigne musette <i>Crocidura russula</i>	10.0
Rongeurs	
Campagnol roussâtre <i>Clethrionomys glareolus</i>	29.4
Campagnol terrestre <i>Arvicola terrestris</i>	47.0
Campagnol souterrain <i>Pitymys subterraneus</i>	22.0
Campagnol agreste <i>Microtus agrestis</i>	37.0
Campagnol des champs <i>Microtus arvalis</i>	25.2
Mulot <i>Apodemus</i> sp.	26.4
Rat surmulot <i>Rattus norvegicus</i>	50.0
Muscardin <i>Muscardinus avellanarius</i>	27.0
Oiseaux	
Hirondelle rustique <i>Hirundo rustica</i>	19.0
<i>Turdus</i> sp.	97.0
Mésange bleue <i>Parus caeruleus</i>	11.0
Mésange charbonnière <i>Parus major</i>	18.0
<i>Parus</i> sp.	16.3
Verdier d'Europe <i>Carduelis chloris</i>	27.0
Moineau domestique <i>Passer domesticus</i>	30.0
Moineau friquet <i>Passer montanus</i>	23.0
<i>Passer</i> sp.	26.5
Oiseaux non identifiés	27.8

6. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Les données relatives à la reproduction ont été relevées sur l'ensemble de la zone d'étude (100 km²), surface considérée comme minimale pour l'étude de la reproduction de cette espèce (Birrer 1993a). Les variations annuelles et les relations avec l'abondance des proies ont été analysées dans la zone A (46 km²), lieu de piégeage des micromammifères.

6.1. RELEVES

6.1.1. Parades nuptiales

Les couples ont été localisés par l'écoute du chant nuptial et par la méthode de la repasse de fin février à début avril (Juillard 1984, Hartung & Pessner 1987, Block & Block 1990, Redpath 1994). Le Moyen-duc niche en général en lisière de forêt, dans des cordons boisés ou des petits-bois (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985, Baudvin *et al.* 1991, Birrer 1993a, Tome 1997a). Pendant les trois premières heures après le coucher du soleil et par temps calme, j'ai parcouru ces sites potentiels à l'écoute d'un éventuel chant. Dans les habitats linéaires tels que les lisières et les cordons boisés, je me suis arrêtée tous les 200 m. Après deux minutes d'attente sans succès, j'ai diffusé, au moyen d'un magnétophone, le chant du mâle et les claquements d'ailes caractéristiques de la parade nuptiale. Ces imitations ont duré deux minutes mais ont été stoppées sitôt qu'un hibou s'est manifesté. Dans le cas contraire, j'ai attendu encore deux minutes. Les sites où aucune réponse n'a été obtenue ont été visités à deux autres reprises, à une semaine d'intervalle. Au cas où un seul individu a été entendu, je suis retournée sur le site aussi souvent que possible pour rechercher la présence du conjoint, sans utiliser la repasse pour éviter les dérangements. Seule la présence certaine du couple a été comptabilisée.

6.1.2. Occupation des nids

D'avril à juillet, j'ai recherché les nids occupés aux endroits où la parade a été observée. La meilleure méthode s'est révélée être l'écoute au crépuscule et a été mise au point en 1995 suite aux expériences négatives des années précédentes. La femelle lance en général un appel sourd et bref depuis le nid à la tombée de la nuit. Après avoir ainsi repéré l'arbre, je suis retournée de jour pour mieux situer le nid à l'aide de jumelles puis du télescope pour distinguer la femelle. Un autre moyen a été de prospector les sites de jour à la recherche de nids propices au Moyen-duc, la période idéale se situait alors avant la pousse des feuilles. Cette recherche s'est révélée peu efficace en raison de la hauteur élevée des nids et de leur camouflage dans la canopée. Le succès de la recherche dépend des conditions météorologiques, de l'avance du feuillage et surtout de mon expérience! Une distance suffisante a été gardée entre l'observateur et le nid pour éviter de faire envoler la femelle. Cette distance varie en fonction de la situation des nids, avec un

minimum de 20 m.

6.1.3. Contrôle des nids, causes d'échec

J'ai contrôlé les nids occupés une fois dans la saison pour baguer les jeunes et compter le nombre d'œufs non éclos. Si la reproduction a échoué, je les ai également visités dans le but d'émettre une éventuelle hypothèse sur la cause d'échec. La présence de restes de plumes ou de coquilles d'œufs ont permis dans certains cas de déterminer si un prédateur a mangé la nichée. Les marques laissées sont différentes selon qu'il s'agit d'un mammifère ou d'un oiseau. Le premier laisse ses traces de dents sur les coquilles et mord la base des plumes alors que l'oiseau tape la coquille du bec pour la casser et tire les plumes.

6.1.4. Nids trouvés, nids occupés

En raison de la situation camouflée des nids, pas tous ont été trouvés durant les périodes d'incubation ou d'élevage des jeunes. De ce fait, le nombre de nids trouvés est différent du nombre de nids occupés. Pour calculer ce dernier, j'ai additionné aux nids trouvés les territoires ayant produits des jeunes recensés après que ceux-ci avaient quitté le nid.

6.1.5. Nidification réussie

Une nidification a été considérée comme réussie lorsqu'un jeune au moins s'est envolé.

6.1.6. Nombre d'œufs pondus

Quand le nid a été visité pendant le baguage, le nombre d'œufs pondus a été compté en additionnant le nombre de poussins au nombre d'œufs non éclos. Si le nid n'a pas été trouvé, le nombre d'œufs a été considéré équivalent au nombre de jeunes à l'envol.

La grandeur des pontes a été calculée comme étant égale au nombre d'œufs par nichée réussie.

6.1.7. Date de ponte

La date de ponte a été calculée d'après l'âge du plus vieux poussin, en assumant que la couvaison commence dès le premier œuf (Cramp 1985). L'éclosion requiert environ 28 jours d'incubation (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Cramp 1985). Au nid, l'âge des jeunes a été estimé d'après le développement du plumage (Mikkola 1983, Wijnandts 1984). Les jeunes quittent le nid à trois semaines et restent les premiers temps à proximité. A quatre semaines, ils commencent quelques exercices de vol. Après ce délai, leur âge n'a pas pu être estimé.

6.1.8. Jeunes à l'envol

Le nombre de jeunes à l'envol a été considéré équivalent au nombre de jeunes observés trois semaines après avoir quitté le nid. Ainsi, à la fin de la période de reproduction, c'est-à-dire de mai à juillet, j'ai à nouveau prospecté les sites déjà parcourus lors des parades nuptiales. En effet, les jeunes sortis du nid lancent des cris stridents perceptibles de loin (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985).

La grandeur des nichées réussies a alors été relevée.

6.2. VARIATION ANNUELLE

La nidification a été étudiée sur cinq ans dans la zone A. Ces données ont été utilisées pour comparer les variations annuelles des performances de la reproduction avec l'abondance des Campagnols des champs.

6.3. HABITATS

J'ai relevé certains paramètres du milieu sur les sites de nidification du Moyen-duc et sur des sites non occupés choisis au hasard afin de les comparer et de les mettre en relation avec le nombre de jeunes produits. Ces variables ont été déterminées selon la typologie des milieux et adaptées à la biologie du Moyen-duc. L'habitat a été caractérisé à deux niveaux: le microhabitat et le macrohabitat.

6.3.1. Microhabitat

Le microhabitat a été défini comme l'habitat du nid et de sa proximité. J'ai considéré les emplacements où ont été observés soit la couveuse, soit les poussins. Les paramètres relatifs au nid ont été relevés, ainsi que la structure végétale dans un rayon de 20 m (cercle de 0.03 ha) (Tabl. 4). Cette distance est la plus grande entre un nid et le perchoir du mâle observée par télémétrie sur quatre mâles.

Les mesures ont été prises depuis le pied de l'arbre porteur du nid et sont définies dans le tableau 4. La frondaison et le sous-bois ont été évalués sur une échelle ordinale de zéro à quatre: 0 = absence, 1 = 1-25 %, 2 = 26-50 %, 3 = 51-75 %, et 4 = 76-100 % de couverture. Ils ont été évalués visuellement par deux observateurs et la moyenne a été utilisée dans l'analyse.

6.3.2. Macrohabitat

Le macrohabitat a été défini comme le type d'habitat contenant le nid, ainsi que les milieux compris dans un cercle de 200 m de rayon (12.6 ha) centré sur l'arbre porteur du nid (Tabl. 5). Ce rayon représente la moitié de la plus petite distance entre deux nids de Moyens-ducs. Le macrohabitat a été caractérisé sur chaque site où j'ai observé la parade nuptiale, trouvé un nid ou entendu les jeunes après avoir quitté le nid. Si l'emplacement exact du nid n'a pas été trouvé, le centre du cercle est le centre géométrique des polygones formés par les lignes joignant les observations de parade. Quand plusieurs nids appartiennent au même site, le centre du cercle est le centre géométrique des polygones formés par les lignes joignant les différents nids.

Les variables sont définis dans le tableau 5. Les distances ont été mesurées sur une carte topographique au 1:25 000 quand elles sont supérieures à 50 m ou sur le terrain quand elles sont inférieures.

Tabl. 4: Définition des variables utilisées dans l'analyse du microhabitat.

Variable	Description
Description du nid et de l'arbre-porteur	
Nid de corneille	Utilisation d'un nid de corneille (=1) ou un autre (=0)
Hauteur du nid (m)	Estimé depuis le sol à l'aide d'un clisimètre
Conifère comme arbre	L'arbre porteur du nid est un conifère (=1) ou un feuillu (=0)
Hauteur de l'arbre (m)	Estimé depuis le sol à l'aide d'un clisimètre
Circonférence de l'arbre (cm)	Mesuré à hauteur de poitrine (1 m 30)
Fronaison	Densité de la canopée depuis le pied de l'arbre porteur du nid
Sous-bois	Densité de la végétation au sol au pied de l'arbre porteur du nid
Description de l'habitat à 20 m	
Nombre d'arbres	Nombre d'arbres plus larges que 18 cm de diamètre à hauteur de poitrine
Taux de conifères	Nombre de conifères sur nombre de feuillus
Plus courte distance	Plus courte distance d'un nid aux structures suivantes:
Terrain ouvert	Terrain agricole
Point d'eau	Lac ou rivière
Chemin	En gravier ou bétonné
Route	
Zone récréative	Terrain de sport ou militaire
Bâtiment	

Tabl. 5: Définition des variables utilisées dans l'analyse du macrohabitat

Variable	Description
Description du site de nidification	
Lisière de forêt	Sites < 30 m de la lisière (=1)
Bosquet	Sites dans une forêt de moins de 1 ha (=1)
Cordon boisé	Sites le long d'une ligne d'arbres < 40 m de largeur (=1)
Description de l'habitat à 200 m	
Terrain ouvert	Surface comprise dans le cercle de 200 m de rayon (m ²)
Prairie naturelle	Prairie non entretenue et pâturage
Culture	
Eau	Marais, lac ou cours d'eau
Zone boisée	
Forêt	
Lisière	Zone de 30 m de part et d'autre de la bordure de la forêt
Clairière	
Haie ou cordon boisé	Bandes d'arbres < 40 m de large
Route	
Bétonné	Chemin agricole bétonné
Chemin en gravier	Chemin agricole non bétonné
Zone récréative	Terrain de sport ou militaire
Bâtiment	

6.3.3. Site choisi au hasard

Pour analyser la sélection de l'habitat de reproduction, j'ai comparé les sites de nidification avec des sites choisis au hasard. Pour cela, j'ai sélectionné arbitrairement 38 sites. Leurs coordonnées ont été déterminées par un générateur de nombres aléatoires. Le plus proche habitat favorable au Moyen-duc a été pris comme le site choisi au hasard. Les critères de sélection d'un site favorable sont: (1) être dans un habitat tel qu'une lisière de forêt, un cordon boisé ou un bosquet; (2) être < 40 m de la lisière; (3) posséder un nid disponible de corvidé ou de rapace; et (4) être à plus de 400 m d'un site de nidification ou d'un autre site choisi au hasard.

6.4. INFLUENCE DE LA CHOUETTE HULOTTE

Pour tester si la présence de la Chouette hulotte influence la reproduction et le choix de l'habitat du Moyen-duc, j'ai comparé les distances de nids de Hulottes aux sites de nidification du hibou (Hulotte - Moyen-duc) avec celles aux sites choisis au hasard (Hulotte - site choisi au hasard). Les nids de Hulottes ont été recensés par écoute et repasse, ainsi que par le contrôle des cavités et des nichoirs sur une surface supérieure à celle de la zone d'étude. Ce travail a été effectué par le GBRO et les données m'ont été transmises par B. Ducret. J'ai cartographié les sites de ma zone et également ceux aux alentours occupés au minimum durant deux ans sur une carte topographique au 1:25 000.

Pour évaluer l'influence de la Hulotte sur le nombre de jeunes Moyens-ducs à l'envol, j'ai mis en relation la distance Hulotte - Moyen-duc avec le nombre respectif de jeunes à l'envol.

7. RADIO-PISTAGE

7.1. TECHNIQUES DE LOCALISATION

Le récepteur utilisé est de marque Yaesu (type FT-290RII, Wagner, Allemagne). Les accumulateurs ont fonctionné durant six heures, durée qui a été en général suffisante pour mes suivis.

Les localisations ont été effectuées à l'aide de deux antennes. La première est une antenne-fouet non directionnelle placée sur le toit de la voiture qui a permis de rechercher les hiboux tout en me déplaçant. La deuxième est une antenne directionnelle à deux éléments (Wagner, Allemagne) grâce à laquelle j'ai localisé précisément les hiboux par triangulation.

Un potentiomètre du récepteur permet de réduire la puissance du signal. Grâce à ce moyen et à l'ampèremètre, j'ai pu déterminer précisément la direction du signal.

7.2. LOCALISATION DES PERCHOIRS DIURNES

7.2.1. Pointages journaliers

Pour chaque individu équipé d'un émetteur, j'ai effectué des pointages de jour dans le but de décrire les perchoirs diurnes et d'estimer la fidélité aux sites. J'ai alors approché les hiboux à pied à environ 50 mètres permettant ainsi de les localiser par triangulation à quelques mètres près, tout en limitant le dérangement. Aucun signal n'a été détecté pour six hiboux quelques jours après leur capture. J'ai recherché trois d'entre eux en avion sans succès dans un rayon de 15 km autour de leur dernier perchoir diurne.

7.2.2. Regroupement

J'ai déterminé le nombre de hiboux en observant leur envol à la tombée de la nuit. Trois catégories ont été établies: seul, en couple et regroupé en dortoir. Le site est qualifié de dortoir lorsqu'au moins deux individus sont observés. La catégorie couple indique que deux hiboux paradent ou nichent.

7.2.3. Utilisation des milieux

Les sites ont été classés dans six catégories de milieux (Tabl. 6). Il s'agit des marais, plantations, lisières mixtes, forêts, haies, habitations.

Leur taux d'occupation a été évalué selon les périodes du cycle annuel du Moyen-duc.

Tabl. 6: Description des milieux utilisés comme perchoirs diurnes

Milieu	Description
Marais	Arbres bordant la roselière de la Grande Cariçaie
Plantation	Massif de conifères d'une dizaine de mètres de haut en lisière de forêt
Lisière mixte	Perchoir < 30 m de la lisière et non dans une plantation
Forêt	> 30 m de la lisière
Haie	Haie ou cordon boisé
Habitation	< 30 m d'un lieu habité.

7.2.4. Fidélité au perchoir diurne

La fidélité au perchoir diurne a été estimée par mois en comptant le nombre de jours passés par site. Pour cela, j'ai divisé le nombre de pointages journaliers par le nombre de sites différents occupés par les hiboux. Seuls les mois comptant au moins 20 pointages ont été pris en considération.

7.2.5. Observation en dortoir

En période de regroupement, j'ai observé les sites à la tombée de la nuit aussi souvent que possible. Les observations relevées sont décrites et le rôle possible des dortoirs est discuté.

7.3. SUIVIS NOCTURNES

7.3.1. Protocole

Les hiboux ont été suivis du crépuscule à l'aube afin d'estimer la taille des domaines vitaux et des aires nodales, et de caractériser les terrains de chasse. Les périodes d'activité et l'influence de la météorologie ont également été analysées.

J'ai localisé chaque hibou toutes les 15 à 30 minutes selon le nombre d'individus suivis simultanément. Deux sessions ont été définies: la première une demi-heure avant le crépuscule et jusqu'à minuit, la seconde de minuit jusqu'à une demi-heure après l'aube. En général, chaque hibou a été suivi durant deux sessions différentes par semaine. Afin de permettre aux hiboux de s'habituer à l'émetteur et pour éviter les effets de la capture, les suivis ont débuté sept jours après le marquage (McCrary 1981, White & Garrot 1990).

7.3.2. Précision des localisations

Les localisations ont été effectuées par triangulation, en voiture. Le signal a été en général reçu avec l'antenne fouet d'une distance de 500 m à 1 km. Grâce au dense réseau de chemins agricoles, j'ai pu approcher l'oiseau à moins de 200 mètres pour le localiser précisément. Je n'ai pas cherché à me déplacer à pied pour une localisation précise. En effet, si le hibou se déplace à longue distance pendant le temps du pointage, il est préférable de le suivre immédiatement en voiture pour éviter de perdre le contact. La topographie du terrain étant favorable à la transmission du signal de l'émetteur, deux ou trois pointages ont été en général suffisants pour une localisation par triangulation. Lorsque les conditions n'étaient pas idéales, j'ai augmenté le nombre de pointages.

Au début du travail, des tests sur le terrain ont été effectués afin d'estimer la précision des localisations. Pour cela, une tierce personne a placé dans des milieux différents cinq émetteurs que j'ai recherchés. Suite à ces essais, la précision des localisations a été suffisante pour les estimer à 50 mètres près. De plus, la structure du terrain présentant une disposition homogène des milieux, les erreurs de détermination de l'habitat utilisé par l'oiseau sont faibles (Harris *et al.* 1990).

7.3.3. Saisie des données

Sur le terrain, les localisations ont été notées par un point numéroté sur une carte topographique au 1:25 000 (Carte nationale de la Suisse, Office fédéral de topographie). Les coordonnées de ces points ont été digitalisées à l'aide d'une tablette graphique (Genitizer GT-1812D, P. Ryf, Neuchâtel / CH). Elles ont été ensuite importées dans une feuille de calcul (Microsoft Excel) pour être ensuite analysées avec Ranges V.

7.3.4. Relevés météorologiques

A chaque localisation, j'ai relevé les conditions météorologiques suivantes: présence ou absence de pluie, couverture nuageuse supérieure à 50 %, brouillard, vent, température. En raison de la variation de la température au cours de la nuit, j'ai considéré des tranches de 10°C relevées de la Station aérologique de Fribourg.

7.3.5. Utilisation de l'habitat

Les terrains de chasse ont été définis comme les zones fréquentées de nuit par le Moyen-duc. A chaque localisation du hibou, le type de milieu a été relevé. Sept catégories de milieux ont été considérées: les terrains ouverts, les forêts, les lisières de forêt, les haies ou cordons boisés, les bâtiments, les bosquets et les marais. Les bâtiments comprennent les villages et les zones bâties isolées. Les autres variables sont définies précédemment (Tabl. 5).

7.3.6. Activité

7.3.6.1. Période d'activité nocturne. La période d'activité nocturne a été définie comme le temps entre le moment où le hibou a été noté en dernier au perchoir diurne le soir et le moment où il y a été relevé le lendemain matin (Forbes & Warner 1974, Wijnandts 1984). Les heures de départ du perchoir diurne et de retour ont été relevées. Elles ont été comparées à l'heure de coucher et de lever du soleil à Payerne.

7.3.6.2. Périodes de vol. A chaque pointage, j'ai noté le comportement de l'oiseau. En vol, le signal est plus rapide que lorsque l'oiseau est posé. Cependant, l'émetteur restant parfois en position horizontale lorsque l'oiseau est posé au sol, j'ai écouté le signal durant

environ 30 secondes pour confirmer la position par le déplacement de l'oiseau. Les périodes de vol durant la nuit ont été déduites et analysées par saison. De même, l'influence des conditions météorologiques sur la fréquence de vol a été évaluée par saison.

J'ai considéré l'activité de vol négligeable durant le jour. En effet, j'ai suivi en continu cinq hiboux sur une durée de 17 jours et aucune activité n'a été enregistrée.

8. ANALYSES DES DONNEES

8.1. TESTS GENERAUX

La relation entre deux variables a été estimée par le coefficient de corrélation de Pearson (r) ou, si les conditions pour ce test paramétrique n'étaient pas remplies, par le coefficient de corrélation de rang de Spearman (r_s). Pour comparer plusieurs fréquences, j'ai utilisé le test de χ^2 et le test exact de Fischer dans le cas de tables 2×2 . La correction de Bonferroni a été appliquée dans les tests multiples (Rice 1989). Le seuil de signification a été fixé à 5 %.

Les comparaisons de moyennes entre échantillons ont été effectuées à l'aide du test U de Mann-Whitney ou du test de Kruskal-Wallis (K-W). Dans le cas d'échantillons appariés, j'ai utilisé le test de Wilcoxon ("Wilcoxon paired-sample test").

8.2. SELECTION DU SITE DE NIDIFICATION

J'ai comparé le site de nidification et le site choisi au hasard en deux étapes. La première teste une à une les variables du milieu et utilise le test exact de Fischer lorsque les variables sont binaires et le test de Kruskal-Wallis (K-W) lorsqu'elles sont continues. La deuxième étape teste simultanément les variables continues du micro- puis du macrohabitat. Tout d'abord une représentation de l'analyse en composante principale (SAS Institute Inc. 1990) permet de visualiser si les variables séparent naturellement les sites de nidification de ceux choisis au hasard. J'ai ensuite procédé à une analyse

discriminante avec sélection des variables ("forward stepwise discriminant analysis") (SAS Institute Inc. 1990) pour rechercher quelle variable discrimine le mieux entre les sites de nidification et ceux choisis au hasard. La relation entre les variables discriminantes et celles qui sont significativement différentes dans l'analyse des variables une à une est recherchée par une analyse de corrélation (SAS Institute Inc. 1990).

8.3. DOMAINES VITAUX

8.3.1. Définition, choix des méthodes de calcul

Le domaine vital est la zone couverte par l'animal durant ses activités normales telles que la recherche de nourriture ou la reproduction (Burt 1943). Cette définition rend approximatif tout moyen disponible pour déterminer la surface d'un domaine vital (White & Garrot 1990). En effet, la délimitation de la zone d'activités normales reste subjective. Selon les conseils de Harris *et al.* (1990), j'ai donc choisi d'estimer les domaines vitaux des Moyens-ducs à l'aide de deux méthodes: le polygone convexe minimum et l'estimateur de kernel.

Les analyses suivantes ont été effectuées à l'aide du logiciel Ranges V (Kenward & Hodder 1996).

8.3.2. Polygone convexe minimum 100 % (MCP 100 %) (Mohr 1947)

Le polygone convexe minimum (MCP) est une méthode non statistique qui consiste à relier les localisations extrêmes par un polygone aux angles convexes et à en calculer la surface (Harris *et al.* 1990). Cette technique présente l'inconvénient de surestimer le domaine vital en englobant des zones non fréquentées par l'oiseau. Elle est cependant la plus courante et permet de comparer mes résultats avec ceux d'autres études (Wijnandts 1984, Galeotti *et al.* 1995). Pour cette raison, j'ai considéré 100 % des localisations. Cette méthode a été utilisée lors de la comparaison des domaines vitaux saisonniers et selon le sexe des hiboux.

8.3.3. Estimateur de kernel 95 % (Worton 1989)

L'estimateur de kernel ("fixed kernel estimator") est une méthode statistique qui

prend en compte les densités de localisation et permet donc de mieux visualiser la façon dont l'animal utilise son domaine vital que la méthode du polygone convexe minimum. Cette estimateur reprend les principes de la méthode de l'harmonic mean (Dixon & Chapman 1980) et trace des isolignes englobant un pourcentage donné de localisations. L'estimateur de kernel est une méthode plus robuste mathématiquement que l'harmonic mean. De plus, elle est moins dépendante des dimensions de la grille. Cependant, les isolignes étant basées sur la densité des localisations, elles englobent des secteurs non utilisés autour de zones denses. Dans le but d'exclure les points les plus marginaux, j'ai considéré 95 % des localisations.

8.4. AUTOCORRELATION, NOMBRE DE LOCALISATIONS ET AIRE NODALE

Les niveaux d'autocorrélation ont été évalués avec l'index d'autocorrélation recommandé par Swihart & Slade (1985). Les localisations ont été jugées indépendantes quand elles sont espacées d'au moins 75 minutes. Cet intervalle a été pris pour les analyses de domaines vitaux et d'habitats.

Le nombre de localisations minimum a été évalué à l'aide d'un graphique illustrant l'évolution de la taille du domaine vital (100 % MCP) en fonction du nombre de localisations (Harris *et al.* 1990). Six domaines vitaux atteignent une asymptote à environ 15 localisations (Fig. 4A), mais la surface de deux d'entre eux augmente à nouveau à 60 localisations (Fig. 4B). Les autres domaines vitaux n'ont pas atteint de palier (Fig. 4C). La taille du domaine vital a donc été calculée sur la base de tous les localisations indépendants, et les relevés comportant moins de 15 localisations ont été exclus de l'analyse.

Le pourcentage de localisations utilisées dans le calcul de l'aire nodale correspond au point d'inflexion du graphe illustrant la taille des domaines vitaux (100 % MCP) de tous les individus en fonction du pourcentage de localisations (Fig. 5) (Harris *et al.* 1990, Kenward & Hodder 1996). Il a été évalué à 60 %. J'ai donc estimé l'aire nodale avec le polygone convexe minimum 60 % (MCP 60 %) et l'estimateur de kernel 60 %, le centre d'activité étant le centre harmonique (Dixon & Chapman 1980, Spencer & Barrett 1984).

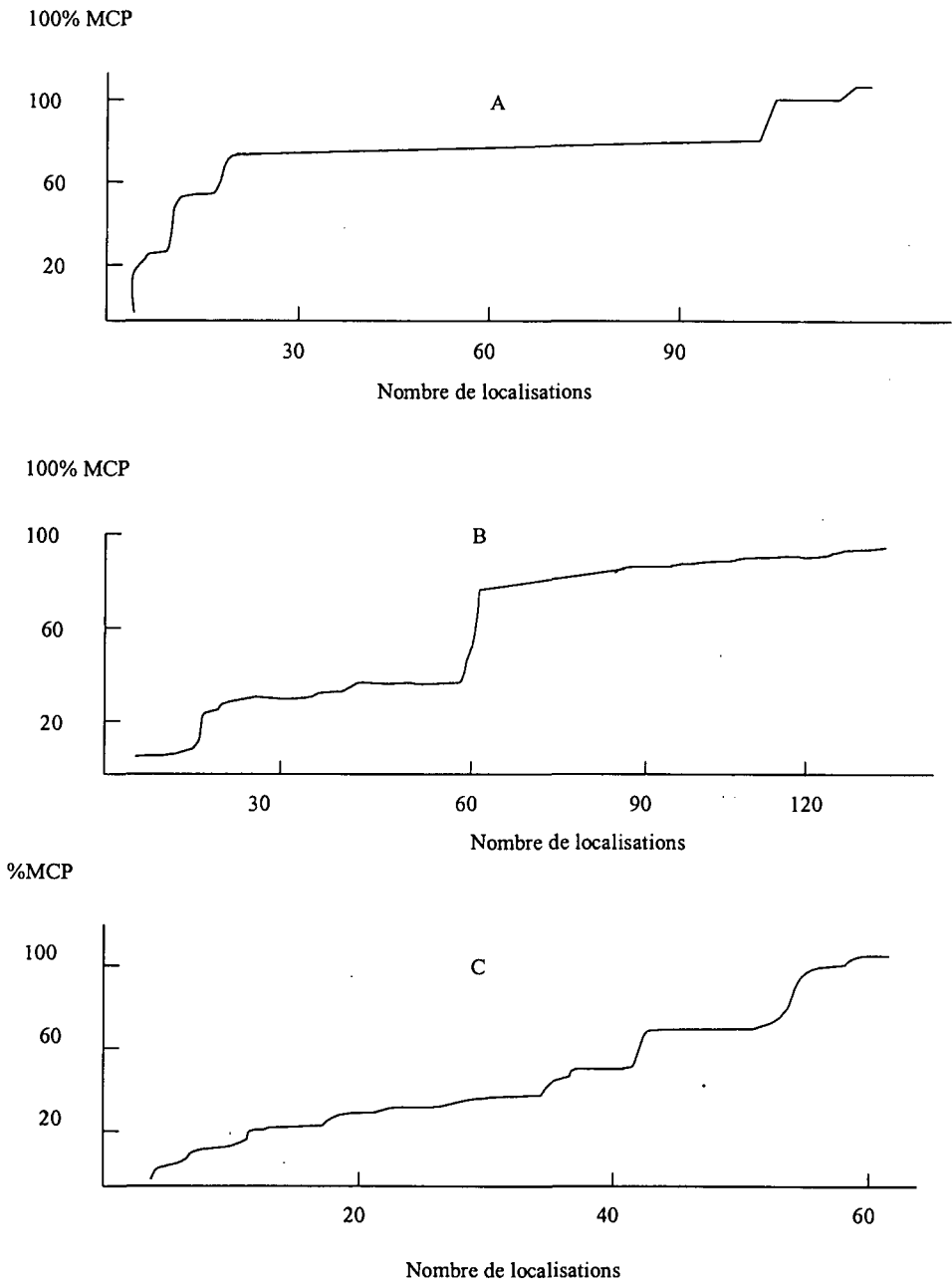


Fig. 4: Augmentation de la taille des domaines vitaux avec le nombre de localisations ("incremental plot"). A: le domaine vital atteint un plateau à 15 localisations (ex: H7); B: la taille augmente à nouveau à 60 localisations (ex: H15); C: un plateau n'est jamais atteint (ex: H12).

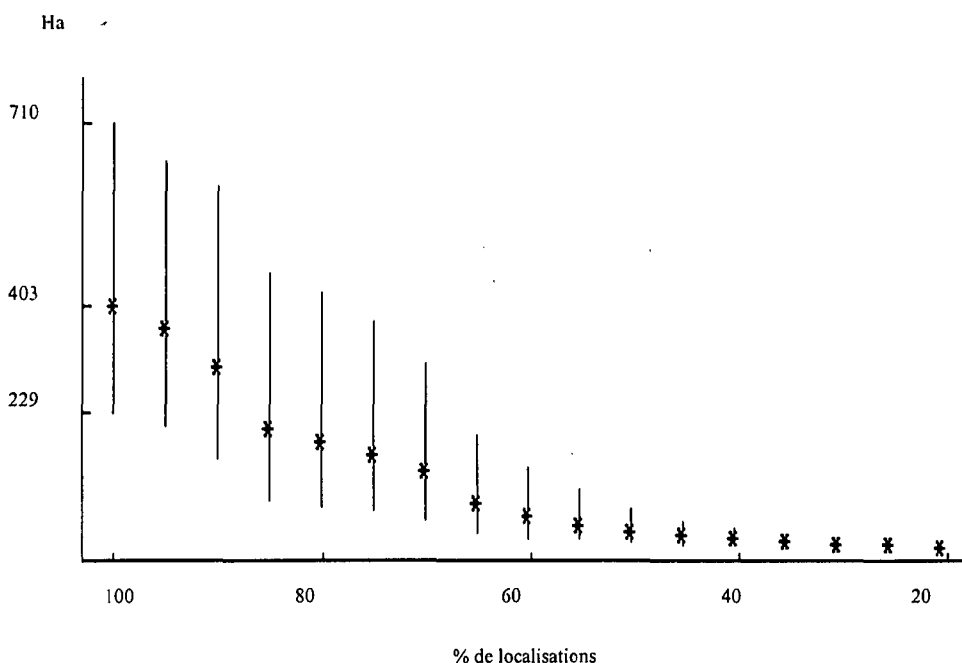


Fig. 5: Evolution de la surface des domaines vitaux (100 %MCP) en fonction du pourcentage de localisations considérées ("utilization plot").

8.5. UTILISATION DES TERRAINS DE CHASSE

Pour déterminer l'utilisation de l'habitat durant la nuit, j'ai comparé le nombre de localisations observées dans chaque type d'habitat avec le nombre attendu d'après leur disponibilité (χ^2 d'ajustement avec correction de Bonferroni). Les statistiques Z de Bonferroni ont permis d'estimer la préférence ou le rejet d'un type d'habitat par le calcul d'un intervalle de confiance (Neu *et al.* 1974, Byers *et al.* 1984, Alldredge & Ratti 1986). Dans un premier temps toutes les localisations indépendantes ont été considérées, puis uniquement celles en vol.

La disponibilité des habitats a été calculée dans le domaine vital (MCP 100 %) et dans la zone d'étude A (46 km²). La surface des différents types d'habitat et leur proportion ont été mesurées sur une carte au 1:25 000, avec confirmation sur le terrain. Le nombre de localisations attendues dans chacun a été alors calculé pour chaque individu.

CHAPITRE 4 : RESULTATS

1. CAPTURE

1.1. BAGUAGE ET REPRISES DE BAGUES

Au total 91 Hiboux moyens-ducs ont été capturés (Tabl. 7). Quatre-vingt neuf ont été bagués et deux d'entre eux recapturés. Comptant pour 93 % des captures d'adultes ($n = 43$), le bow-net s'est révélé un piège préférable aux filets. Durant les deux premières années d'étude, les filets ont été posés à 16 reprises pour capturer un seul adulte, alors que les bow-nets, posés 32 fois ont permis d'en capturer cinq. Les années suivantes, ce deuxième type de piège a presque exclusivement été utilisé durant les sessions de piégeage. En effet, dès 1994, sur 109 sessions, le bow-net a été posé à 97 reprises et le filet à 12 reprises. A l'efficacité du bow-net s'ajoute l'avantage qu'il peut être posé non seulement au perchoir diurne, mais aussi sur le terrain de chasse.

Au 1^{er} janvier 1999, seuls cinq individus, soit 5.5 % des captures, ont été repris (Tabl. 8). Deux ont été trouvés morts sur la route et les reprises m'ont été transmises par la Station ornithologique suisse. J'en ai retrouvé un tué par un rapace et j'ai recapturé les deux autres avec le bow-net.

Tabl. 7. Captures annuelles selon l'âge et la technique

Année	Nb de captures		Technique		
	Jeune	Adulte	Au nid	Filet	Bow-net
1992	1	0	0	1	0
1993	27	7	27	1	6
1994	2	13	2	0	13
1995	13	11	13	2	9
1996	5	12	5	0	12
Total	48	43	47	4	40

Tabl. 8. Temps écoulé et distance parcourue par les hiboux entre le baguage et la reprise, circonstances des reprises.

Date du baguage	Age	Date de la reprise	Nb de jours écoulés	Distance parcourue (km)	Circonstances
5.5.93	Jeune	27.12.93	236	4	Mort sur la route
2.7.93	Adulte	6.9.94	339	1.8	Recapture
22.10.93	Adulte	23.3.94	152	26	Mort sur la route
4.1.94	Adulte	24.1.94	20	0.5	Capturé par un rapace
4.8.95	Jeune	31.10.95	88	1.3	Recapture

1.2. EMETTEURS

Vingt-trois hiboux ont été équipés d'un émetteur et ont été suivis. La pose a duré environ 30 minutes. Les individus ainsi marqués ont pris leur envol sans difficulté. Un hibou équipé d'un harnais a été recapturé une année plus tard; aucune lésion n'était alors visible. Six individus, dont un couple, ont tenté une nidification. Une nichée a été menée à terme, mais l'émetteur, placé sur le mâle, est tombé en panne en juin durant la période d'incubation. Les quatre autres nids ont échoué.

1.3. DETERMINATION DU SEXE

Sur les 23 individus équipés, huit ont été suivis durant la période de reproduction et leur sexe a pu être déterminé d'après leur comportement. Ainsi, six sont des mâles et deux des femelles. Les mensurations sont données dans le tableau 9. La teinte des femelles est foncée alors que celle des mâles est dans trois cas claire et dans trois cas intermédiaire. Sur le total d'adultes différents capturés ($n = 42$), 19 (45.2 %) sont clairs, 15 foncés (35.7 %) et huit intermédiaires (19.1 %).

Les ailes mesurées sur les mâles sont plus courtes que celles des femelles, dont la masse est plus élevée. Les différences ne sont pas significatives (test U de Mann Whitney: ailes: $U = 3$, $P = 0.32$; masse: $U = 2$, $P = 0.18$). Les individus clairs sont significativement plus légers que les foncés ($U = 44.5$, $P < 0.001$). Ils ont également des

ailes significativement plus courtes ($U = 77.5$, $P = 0.02$).

Tabl. 9. Mensurations relevées sur les adultes capturés.

		Mâle (n = 6)	Femelle (n = 2)	Individus clairs (n = 19)	Individus foncés (n = 15)	Total (n = 42)
Ailes (mm)	Moy.	290.9	299.8	292.6	297.5	293.95
	SD	11.2	3	6.4	4.8	7.26
	Min	275	296	280.5	289.5	275
	Max	307	303	301.5	304.5	307
Poids (g)	Moy.	258.3	277.5	242.6	270.6	255.8
	SD	26.2	24.8	14.9	22.1	23.2
	Min	235	260	220	240	220
	Max	310	295	270	305	310

1.4. ECTOPARASITES

J'ai récolté des ectoparasites sur trois adultes. Dans les trois cas, il s'agit de diptères *Ornithomya avicularia*. Aucun ectoparasite n'a été trouvé sur les jeunes au nid (n = 48).

2. ABONDANCE DES PROIES

Dans le but d'évaluer l'abondance des proies afin de la comparer avec la composition du régime alimentaire et les données de la reproduction, 14 sessions de piégeage de rongeurs ont été effectuées. Dans chacune, le Campagnol des champs a été l'espèce la plus souvent capturée: 90.4 % de nombre total de captures (n = 166) (Tabl. 10).

Le nombre de Campagnols des champs capturés a varié de zéro à 26 / 600 nuits-piège. Durant deux périodes, le nombre de captures de cette espèce a quadruplé ou quintuplé (Fig. 6). Ces deux périodes ont donc été considérées comme périodes de pic d'abondance. La première a duré de l'automne 1992 et au printemps 1993 où respectivement 25 et 26 Campagnols des champs / 600 nuits-piège ont été capturés. La deuxième a débuté en automne 1995 (18 campagnols / 600 nuits-piège), et s'est poursuivi en hiver 1995-96 (19 campagnols). Le seul pic observé au printemps a donc eu lieu en 1993. D'une manière générale et excepté au printemps 1993, le nombre de campagnols a été faible au printemps et élevé en automne (Fig. 6).

Tabl. 10. Pourcentage des espèces capturées lors des piégeages de micromammifères (n = 166)

	%
<i>Crocidura</i> sp.	2.4
<i>A. terrestris</i>	1.2
<i>M. agrestis</i>	0.6
<i>M. arvalis</i>	90.4
<i>Apodemus</i> sp.	4.8
<i>Mus musculus</i>	0.6

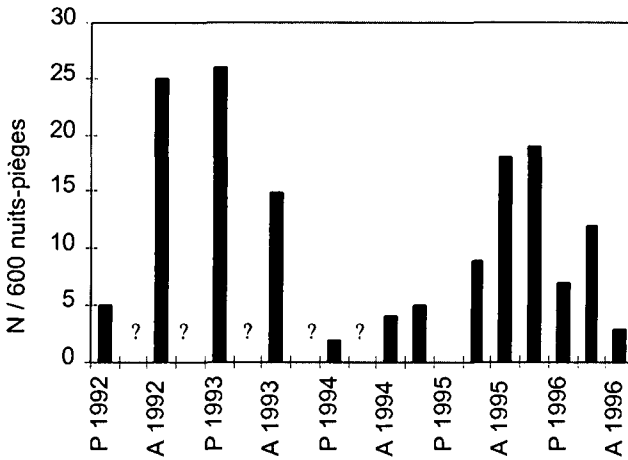


Fig. 6. Variation saisonnière de l'abondance de Campagnols des champs piégés

P: printemps, A: automne

?: aucune évaluation n'a été faite en été et en hiver avant l'hiver 1994-95.

3. REGIME ALIMENTAIRE

3.1. COMPOSITION

J'ai identifié 4 826 proies dans les pelotes de réjection. Les rongeurs ont constitué la ressource principale formant en moyenne 97.6 % des items (nombre total de proies) (Annexe 1). Parmi eux, le Campagnol des champs est la proie principale comptant pour 75.2 % du nombre total de proies et 72.0 % de la biomasse totale (Fig. 7). En terme d'items et de biomasse, le régime est alors composé de 15.3 % de mulots, suivi des Campagnols terrestres (2.7 % des items et 4.8 % de la biomasse). Les oiseaux représentent 2.2 % d'items et 2.3 % de biomasse. Les musaraignes ont constitué moins de 1 % du régime alimentaire. Aucun invertébré n'a été trouvé. La plupart des oiseaux ($n = 108$) sont des moineaux *Passer* sp. ($n = 47$) (Annexe 2).

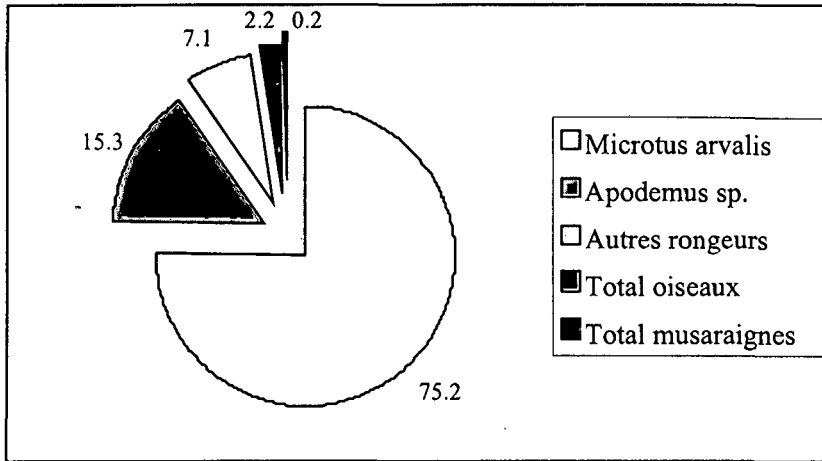


Fig. 7. Pourcentage des proies (évaluées en items) trouvées dans les pelotes.

Afin de tester l'importance des proies dans le régime alimentaire, j'ai calculé les coefficients de corrélation de Spearman entre la proportion des différentes proies et celle du Campagnol des champs dans le régime (Tabl. 11). Les proportions d'items et de biomasse de Campagnols des champs sont significativement négativement corrélées avec celles des Campagnols terrestres. Les relations avec les autres espèces de proies sont également négatives, mais non significatives. Cette analyse montre que le Campagnol terrestre est la proie alternative la plus importante.

Tabl. 11. Coefficients de corrélation de Spearman entre les proportions d'items et de biomasse du Campagnol de champs et des autres proies trouvées dans les pelotes.

Caractère gras: relation significative après correction de Bonferroni.

		<i>C. glareolus</i>	<i>A. terrestris</i>	<i>M. agrestis</i>	<i>Apodemus</i> sp.	Oiseaux
Items	r_s	-0.18	-0.57	-0.12	-0.29	-0.11
	<i>P</i>	0.46	0.01	0.61	0.23	0.65
Biomasse	r_s	-0.09	-0.67	-0.03	-0.33	-0.14
	<i>P</i>	0.72	0.002	0.9	0.16	0.56

3.2. VARIATION SAISONNIERE DU REGIME ALIMENTAIRE ET ABONDANCE DES PROIES

Toute l'année, le Campagnol des champs a été l'espèce la plus fréquente dans les pelotes, constituant de 42.3 % à 89.8 % du nombre total de proies (Fig. 8, Annexe 1). Cependant, j'ai observé des variations saisonnières de la proportion de Campagnols des champs dans les pelotes, avec une baisse au printemps (Fig. 8, Annexe 1). J'ai testé si ces variations suivaient celles de l'abondance des Campagnols des champs sur le terrain en calculant le coefficient de corrélation de Spearman. Ce coefficient est faible et les relations ne sont pas significativement corrélées ($r_s = 0.17$, $P = 0.57$).

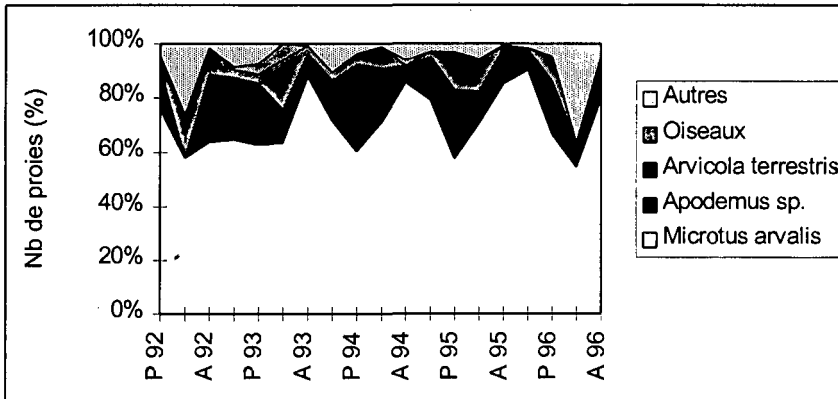


Fig. 8. Variation saisonnière du régime alimentaire. (P: printemps, A: automne).

4. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

4.1. RELEVES

Les données concernant la reproduction sont regroupées dans le tableau 12. Je n'ai par trouvé tous les nids occupés chaque année. De ce fait, l'estimation du taux d'occupation est une valeur sous-estimée. Les grandeurs de ponte sont de deux à six œufs. Sur 14 nids inspectés pendant le baguage des jeunes, j'ai compté 47 poussins et huit œufs non éclos (14.5 % des œufs pondus). La grandeur moyenne des nichées réussies, équivalente au nombre de jeunes à l'envol par nichée réussie, varie de 2.0 à 3.8. La ponte la plus précoce a été trouvée le 17 mars en 1993, la plus tardive le 16 juin en 1995. En règle générale, elle se situe d'avril à début mai.

Tabl. 12. Données relatives à la reproduction sur l'ensemble de la zone d'étude (100 km²) de 1993 à 1996 et sur la zone A (46 km²) de 1992 à 1996.

	1992		1993		1994		1995		1996	
	A		A	A+B	A	A+B	A	A+B	A	A+B
Parades nuptiales	16		16	27	16	28	10	14	12	15
Nids trouvés ¹	0		6	8	1	2	7	10	7	8
Nids occupés ²	3		12	15	8	13	6	10	8	10
Nidifications réussies ³	3		10	12	6	11	3	6	2	3
Total d'œufs pondus	8		41	55	16	26	11	18	14	15
Grandeur moyenne de ponte	2.7		3.7	3.8	2.2	2.1	3.7	3.0	3.5	2.7
Total des jeunes à l'envol	8		37	46	12	22	10	16	7	8
Grandeur moyenne des nichées réussies ³	2.7		3.7	3.8	2.0	2.0	3.3	2.7	3.5	2.7
Date moyenne de ponte ⁴	15.mai		4.avr	8.avr	14.mai	11.mai	3.mai	4.mai	28.mar	26.mar

¹ Nids trouvés durant l'incubation ou l'élevage des jeunes

² Nids trouvés additionnés aux territoires ayant produit des jeunes

³ Nidifications comptant au moins un jeune à l'envol

⁴ Estimée d'après l'âge du plus vieux poussin au nid

4.2. ECHECS

En moyenne, 46.4 % des nids trouvés ($n = 28$) durant la couvaison ou l'élevage des jeunes ont échoué (Tabl. 13). Pour douze des 13 échecs enregistrés j'ai émis une cause probable lors de la visite du nid. Les restes de coquilles et de plumées indiquent que trois pontes, une nichée au nid, et une nichée hors du nid ont été victimes d'un mammifère. J'ai trouvé deux plumées d'adultes à proximité de l'arbre porteur du nid, l'état des plumes laissant supposer que la prédation est le fait d'un rapace. Le mâle chantant encore sur le territoire, la femelle a dû se faire attraper pendant la couvaison. La disparition de trois nichées au nid sans traces fait également penser à la mortalité d'un adulte ou à la prédation des jeunes. Enfin, deux nids sont tombés pendant l'élevage des jeunes trouvés alors morts au pied de l'arbre. La disparition d'une ponte reste inexpiquée; le nid étant placé en bout de branche, je n'ai pas pris le risque d'y grimper. Les pertes semblent plus importantes en période de faible abondance de campagnols, mais les données manquent pour tester cette hypothèse.

Tabl. 13. Echecs de la nidification observés sur les nids trouvés durant l'incubation ou l'élevage des jeunes selon les années et les périodes de nidification.

	1993	1994	1995	1996	Total
Nids trouvés	8	2	10	8	28
Incubation	1		2	1	4
Jeunes au nid	1		2	5	7
Jeunes hors du nid	1				2
Total d'échecs	3	0	4	6	13

4.3. VARIATION ANNUELLE DE LA REPRODUCTION

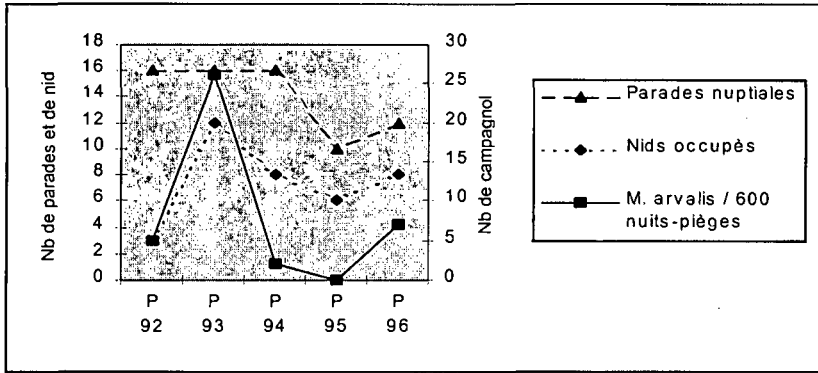
4.3.1. Résultats de la reproduction

La variation annuelle a été estimée d'après les données de la zone A (46 km²). La meilleure année de reproduction a été 1993 (Tabl. 12). Le nombre de jeunes à l'envol a fortement augmenté cette année avec 37 jeunes comparés aux sept à 12 les autres années. La grandeur des pontes et le nombre de nids occupés sont maximum en 1993. Le nombre de couples ayant paradé sur la zone a moins fluctué mais a également été maximum en 1993.

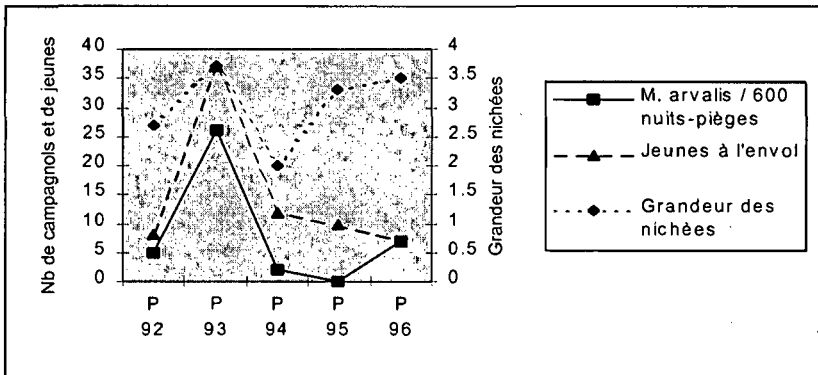
4.3.2. Comparaison avec l'abondance des proies

Afin d'établir si les performances de la reproduction varient en fonction de l'abondance des proies, j'ai calculé le coefficient de corrélation de Pearson entre les différents résultats de la reproduction et l'abondance printanière des Campagnols des champs (Fig. 9). Le nombre de jeunes à l'envol est significativement positivement corrélé avec l'abondance des campagnols (Tabl. 14). Le nombre de parades nuptiales, de nids occupés et la grandeur des nichées suivent positivement l'évolution des campagnols mais la relation n'est pas significative. Les dates de pontes sont corrélées négativement mais de façon non significative, les Moyens-ducs ayant pondu plus tôt en 1993 que lors des années de faible abondance de Campagnols des champs.

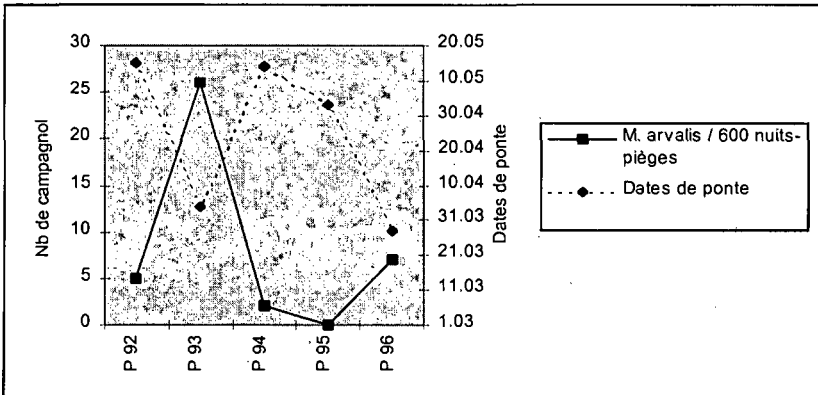
Afin de tester si la variation observée du nombre de jeunes à l'envol n'est pas causée par des conditions météorologiques différentes, j'ai calculé les coefficients de corrélation de Pearson entre ce paramètre et les températures moyennes relevées en hiver et au printemps. Ainsi, les deux variations ne sont pas significativement corrélées: températures hivernales: $r = -0.05$, $P = 0.93$; températures printanières: $r = 0.3$, $P = 0.63$).



A.



B.



C.

Fig. 9. Mise en évidence de la relation entre les variations printanières de Campagnols des champs et les performances de la reproduction observées sur la zone A: (A) nombre de parades nuptiales et de nids occupés, (B) nombre de jeunes à l'envol et grandeur des nichées réussies, et (C) date de ponte.

Tabl. 14. Relation entre les données de la reproduction relevées sur la zone A de 46 km² avec l'abondance de Campagnols des champs (N / 600 nuits-piège) estimée par le coefficient de corrélation de Pearson (r).

Caractères gras: relation significative.

	Parades nuptiales	Jeunes à l'envol	Nids occupés	Grandeur des nichées	Date des pontes
r	0.44	0.92	0.75	0.58	- 0.62
P	0.46	0.025	0.14	0.31	0.26

4.4. DONNEES DIVERSES SUR LA REPRODUCTION

4.4.1. Age de la première reproduction

Une femelle a niché sans succès dans sa première année. Il s'agit d'un jeune bague au nid en août 1995, recapturé en automne et équipé d'un émetteur (H16). En mars 1996, elle a été localisée au nid et déterminée comme étant une femelle.

4.4.2. Ponte de remplacement

Un mâle (H10) s'est accouplé à une première femelle en mars 1995. Une semaine après l'échec de cette nidification, il s'est à nouveau reproduit à 1 km 500 de son premier site de nidification. Aucune donnée ne permet de savoir s'il s'agit de la même femelle.

4.5. HABITAT

4.5.1. Occupation des nids et des territoires

Sur les cinq années d'étude, 38 sites de nidification ont été décrits au niveau du macrohabitat. Neuf ont été occupés seulement durant une année, 12 durant deux ans, 12 durant trois ans et cinq durant quatre ou cinq ans. Vingt-quatre nids trouvés durant l'incubation ou l'élevage des jeunes ont été décrits au niveau du microhabitat. Un même nid a été occupé en 1993 et en 1995.

4.5.2. Microhabitat

Afin de tester si le Moyen-duc sélectionne son habitat de nidification à proximité du nid, j'ai décrit l'habitat dans un rayon de 20 m autour des sites de nidification: le microhabitat. Je l'ai ensuite comparé à celui des sites choisis au hasard.

Testées séparément, six variables du microhabitat ont été trouvées différentes entre le site de nidification et le site choisi au hasard: le conifère comme arbre porteur du nid, sa hauteur, la frondaison, le taux de conifères dans un rayon de 20 m, les plus courtes distances du nid à un terrain ouvert et à un bâtiment (Tabl. 15). Aux sites de nidification, les arbres porteurs de nids sont plus grands qu'aux sites choisis au hasard. Il s'agit dans 19 cas (79.2 %) d'un conifère: 12 Epicéas *Picea excelsa*, cinq Pins sylvestres *Pinus sylvestris*, et deux Mélèzes *Larix decidua*. Les cinq restants sont deux Hêtres *Fagus sylvatica*, un Erable sycomore *Acer pseudoplatanus*, un Frêne *Fraxinus excelsior*, et un Chêne pédonculé *Quercus pedunculata*. La frondaison est plus dense aux sites de nidification qu'à ceux choisis au hasard et les conifères sont plus nombreux près des nids de Moyens-ducs (rayon de 20 m). Les sites de nidification sont significativement plus loin d'un terrain ouvert et d'un bâtiment que les sites choisis au hasard.

Afin de visualiser si les sites de nidification et ceux choisis au hasard sont séparés naturellement, j'ai utilisé une analyse en composantes principales (Fig. 10). Cette représentation montre que les variables permettent de séparer les sites selon leur occupation. L'analyse discriminante pas à pas met en évidence trois variables permettant le mieux de discriminer entre les sites de nidification et ceux choisis au hasard (Tabl. 16). Il s'agit de la distance à un bâtiment, de la hauteur de l'arbre porteur du nid et de la distance d'un point d'eau.

Tabl. 15. Variables du microhabitat mesurées aux sites de nidification et à ceux choisis au hasard (n = 24).

Variables du microhabitat	Nid (n = 24)		Site choisi au hasard (n = 24)		Comparaison	
	Moy.	SD	Moy.	SD	χ^2	P
Nid et arbre-porteur du nid						
Nid de corneille (%) ^a	87.5		96.2			0.34
Hauteur du nid (m) ^b	18.3	6.1	14.2	5.8	5.3	0.02
Conifère comme arbre (%) ^a	79.2		26.9			< 0.001 *
Hauteur de l'arbre (m) ^b	27.3	8.8	19.9	7.3	9.0	0.003 *
Circonférence de l'arbre (cm) ^b	152.0	116.3	141.0	62.4	0.0	0.89
Fronaison ^b	2.0	0.8	1.4	0.8	8.6	0.003 *
Sous-bois ^b	2.1	1.0	1.8	1.0	0.9	0.35
Habitat à 20 m ^b						
Nombre d'arbres	42.6	23.1	31.1	22.7	4.6	0.03
Taux de conifères	25.6	32.9	2.0	8.7	31.3	< 0.001 *
Plus courte distance de (m) ^b						
Terrain ouvert	15.7	11.9	8.2	12.3	8.6	0.003 *
Point d'eau	443.6	405.5	319.4	383.4	2.4	0.13
Chemin	73.9	68.7	161.2	213.0	0.2	0.69
Route	299.9	194.5	210.8	220.7	3.8	0.05
Zone récréative	727.4	304.1	716.8	397.2	0.5	0.47
Bâtiment	512.5	152.2	196.1	196.8	22.2	< 0.001 *

^a variables binaires testées avec le test exact de Fischer et présentées ici en pour-cent

^b variables continues et ordinales testées avec le test de Kruskal-Wallis

* différences significatives après correction de Bonferroni

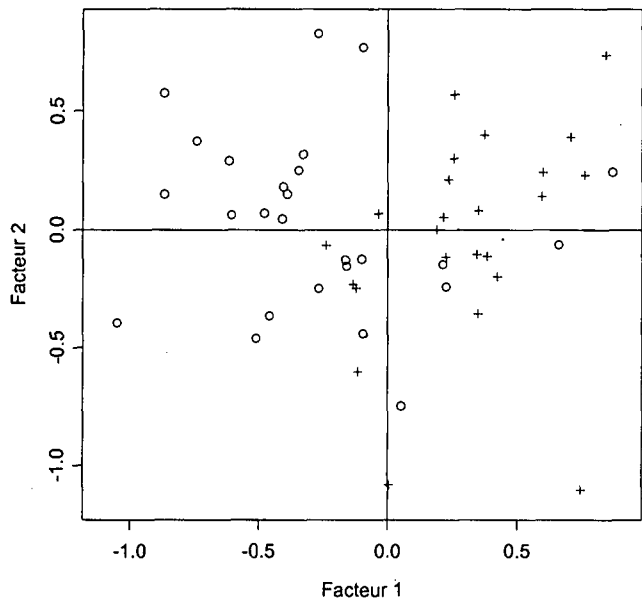


Fig. 10: Projection des sites de nidification (+) et de ceux choisis au hasard (o) sur le premier (absorbant 22.2 % de la variance) et second axe (16.3 %) de l'analyse en composantes principales pour les variables du microhabitat.

Tabl. 16: Variables significatives de l'analyse discriminante pas à pas testant les variables du microhabitat (n = 24) entre les sites de nidification et ceux choisis au hasard.

Pas	Variables	λ de Wilks	P
1	Distance d'un bâtiment	0.56	< 0.001
2	Hauteur de l'arbre porteur du nid	0.45	< 0.001
3	Distance d'un point d'eau	0.4	< 0.001

4.5.3. Macrohabitat

Afin de tester si le Moyen-duc sélectionne son habitat de nidification jusqu'à une distance de 200 m du nid, j'ai décrit l'habitat compris dans un tel rayon autour des sites de nidification: le macrohabitat. Je l'ai ensuite comparé à celui des sites choisis au hasard.

Testées séparément, quatre variables du macrohabitat ont été trouvées différentes entre le site de nidification et le site choisi au hasard: les surfaces d'eau, de zones boisées, de lisières, et de bâtiments (Tabl. 17). La plupart des sites de nidification sont localisés dans une forêt (60.5 %) et en moyenne à 18.5 m de la lisière (SD = 13.6, min. = 0, max. = 40 m). Les cordons boisés sont moins souvent utilisés, mais la différence n'est pas significative. Les sites occupés sont entourés de moins de surface d'eau que les sites choisis au hasard. De même, le macrohabitat compte moins de surface bâtie dans le cas d'un site de nidification.

La représentation de l'analyse en composantes principales montre que les variables continues séparent faiblement les sites de nidification de ceux choisis au hasard (Fig. 11). Cependant, l'analyse discriminante pas à pas met en évidence trois variables permettant le mieux de discriminer entre les deux sites (Tabl. 18). Il s'agit des surfaces de bâtiments, de lisières et de haies ou cordons boisés.

RESULTATS

Tabl. 17: Variables du macrohabitat mesurées aux sites de nidification et à ceux choisis au hasard (n = 38)

Variables du macrohabitat	Site de nidification (n = 38)			Site choisi au hasard (n = 38)			Comparaison	
	Moy.	SD	%	Moy.	SD	%	χ^2	P
Site de nidification^a								
Lisière de forêt (%)			60.5			39.5		0.11
Bosquet (<1ha) (%)			13.2			5.2		0.43
Cordon boisé (%)			26.3			55.3		0.02
Habitat à 200 m^b (m²)								
Terrain ouvert	77 792	29 900	61.9	83 542	33 146	66.5	1.5	0.22
Prairie naturelle	12 501	25 737	10	8 884	26 040	7.1	2	0.16
Culture	65 061	36 732	52	71 466	37 283	56.9	0.9	0.35
Eau	230	991	0	3 191	9 725	2.5	8.8	0.003 *
Zone boisée	45 645	29 338	36	26 618	30 411	21.2	10.8	0.001 *
Forêt	14 248	18 339	11	8 606	18 625	6.9	2.1	0.15
Lisière	28 466	21 263	23	15 887	19 113	12.6	6.8	0.009 *
Clairière	247	1 521	0	362	2 231	0.3	0	0.99
Haie ou cordon boisé	2 684	4 758	2	1 763	2 339	1.4	1.1	0.3
Route	446	896	0	743	1 022	0.6	2.1	0.15
Bétonné	616	655	0.5	556	638	0.4	0.2	0.66
Chemin en gravier	733	825	0.6	518	758	0.4	1.7	0.19
Zone récréative	153	572	0.1	411	2 535	0.3	1.8	0.18
Bâtiment	280	1 321	0	13 276	24 749	10.6	14.8	< 0.001 *

^a variables binaires testées avec le test exact de Fischer et présentées ici en pour-cent,

^b variables continues testées avec le test de Kruskal-Wallis

* différences significatives après correction de Bonferroni

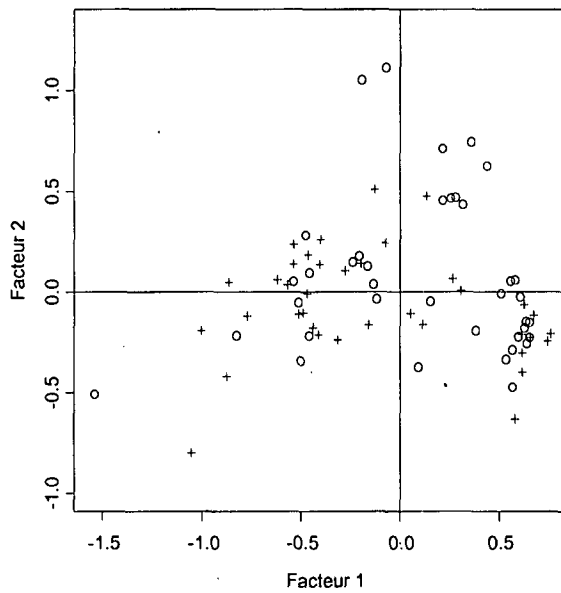


Fig. 11: Projection des sites de nidification (+) et de ceux choisis au hasard (o) sur le premier (absorbant 29.2 % de la variance) et second axe (11.7 %) de l'analyse en composantes principales pour les variables du macrohabitat.

Tabl. 18: Variables significatives de l'analyse discriminante pas à pas testant les variables du macrohabitat ($n = 38$) entre les sites de nidification et ceux choisis au hasard.

Pas	Variables	λ de Wilks	P
1	Surface de bâtiments	0.88	< 0.002
2	Surface de lisières	0.83	< 0.001
3	Surface de haies ou cordons boisés	0.76	< 0.001

4.5.4. Relation entre les variables

Une matrice de corrélation a permis de tester le lien entre les variables. En effet, deux variables continues sont apparues importantes uniquement dans l'analyse discriminante: la distance d'un point d'eau et la surface de haies ou cordons boisés. Par contre, cinq variables continues significatives dans l'analyse une à une des variables ont été trouvées de moindre importance dans l'analyse discriminante (Tabl. 19). Il s'agit de la frondaison, du taux de conifères, de la distance d'un terrain ouvert, de la surface d'eau et de celle de zones boisées. Trois sont corrélées avec des variables discriminantes: la frondaison, la distance d'un terrain ouvert, et la surface boisée. Le taux de conifères et la surface d'eau ne sont que faiblement corrélées avec les variables discriminantes.

Tabl. 19: Matrice de corrélation entre les variables de l'habitat discriminantes (horizontales) et les variables significativement différentes uniquement quand elles sont analysées séparément (verticales).

Microhabitat			
	Distance d'un bâtiment	Hauteur de l'arbre porteur du nid	Distance d'un point d'eau
Frondaison	0.27	0.38*	0.2
Taux de conifères	0.12	-0.21	0.13
Distance d'un terrain ouvert	0.1	0.37*	0.01
Macrohabitat			
	Surface de bâtiments	Surface de lisières	Surface de haies ou cordons boisés
Surface d'eau	0.15	-0.05	-0.05
Surface boisée	-0.28	0.82*	-0.42*

* Coefficient de corrélation > 0.3 ou < -0.3

4.5.5. Relation entre les structures de l'habitat et le nombre de jeunes

Dans le but de rechercher si l'habitat influence le succès de la reproduction, j'ai calculé le coefficient de corrélation de Spearman entre le nombre de jeunes à l'envol et les variables continues de l'habitat. Aucune relation significative n'a été trouvée avec les variables du micro- et du macrohabitat ($P > 0.05$).

4.6. INFLUENCE DE LA CHOUETTE HULOTTE

Afin de tester l'influence de la Chouette hulotte sur la sélection du site de nidification et sur le nombre de jeunes Moyens-ducs à l'envol, j'ai considéré 12 sites de nidification de Hulottes répertoriés par le GBRO. Parmi ces sites, huit sont compris dans le périmètre d'étude et quatre sont situés en bordure (Fig. 12). La distance moyenne Hulotte - Moyen-duc est de 2 450 m (SD = 1 371). Elle n'est pas significativement différente de la distance moyenne Hulotte - site choisi au hasard (3 000 m, SD = 1 579; K-W: $\chi^2 = 3.0$, $P = 0.05$).

L'influence de la Chouette hulotte sur le nombre de jeunes Moyens-ducs envolés a été évaluée. Ainsi, la distance Hulotte - Moyen-duc n'est pas significativement corrélée avec le nombre de jeunes hiboux envolés ($r_s = 0.06$, $P = 0.74$).

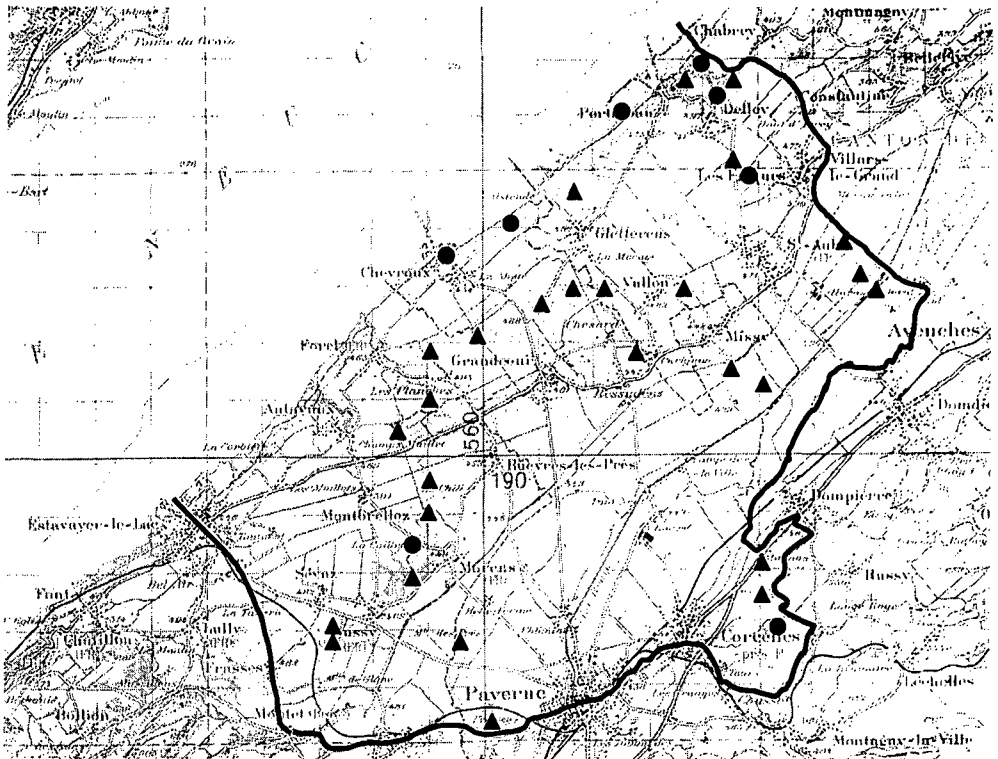


Fig. 12: Localisation des couples de Chouettes hulottes (points) dans la zone d'étude et présents au minimum durant deux années et de ceux de Moyens-ducs recensés en 1993 (triangles).

(Reproduit avec l'autorisation de l'Office fédéral de topographie du 5.5.1999).

5. UTILISATION DES PERCHOIRS DIURNES

5.1. POINTAGES JOURNALIERS

Un total de 1 836 pointages journaliers ont été effectués de juillet 1993 à décembre 1996. Une moyenne de 153 (SD = 59.8) pointages par mois ont été effectués sur une moyenne de 6.5 (SD = 2) individus différents.

5.2. REGROUPEMENT

Sur l'ensemble de l'année, les hiboux se sont le plus souvent regroupés en dortoir (40.9 % des pointages). Je les ai trouvés 33.1 % du temps seuls et 26 % en couple (Fig. 13).

Il se sont perchés seuls principalement de juin à septembre (75.5 % des pointages durant ces mois, $n = 392$), c'est-à-dire durant la fin de la période de reproduction et la période post-nuptiale. En effet, suite à l'échec de la nidification, les hiboux ont montré une tendance à rester seuls en juin-juillet. Ils se sont regroupés progressivement d'août à novembre. D'octobre à février, 76.7 % ($n = 756$) des pointages journaliers ont été effectués sur des individus regroupés en dortoirs. De mars à mai, la plupart des hiboux se sont tenus en couple (59 % des pointages, $n = 688$).

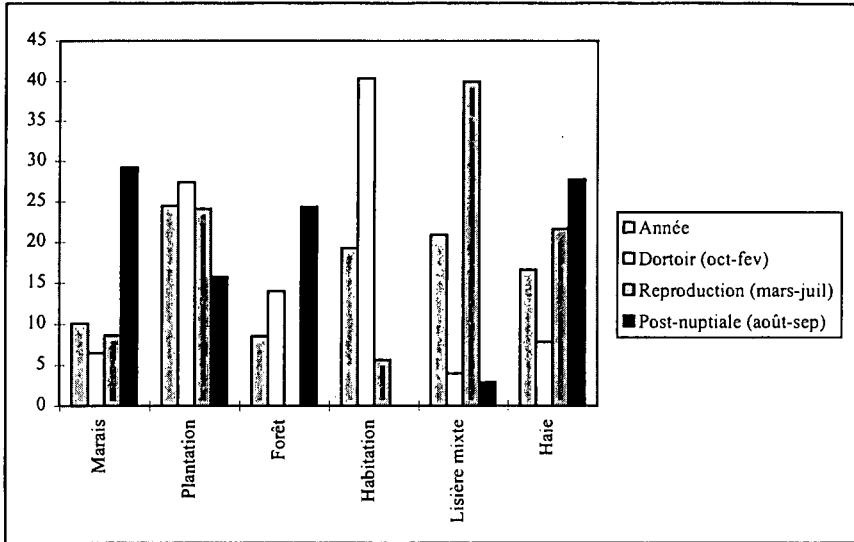


Fig. 13: Pourcentage du temps par mois passé de jour seul, en couple, ou regroupés en dortoir.

5.3. UTILISATION DE L'HABITAT

Parmi les six catégories de milieux, les plantations de conifères en lisière de forêt ont été les plus fréquentées (24.5 % des pointages journaliers) (Fig. 14). Les lisières mixtes (20.9 %), les habitations (19.3 %), les haies (16.6 %), et les marais (10.1 %) l'ont été moyennement. L'habitat le moins utilisé est l'intérieur des forêts (8.6 %).

L'utilisation des milieux a varié selon les trois périodes du cycle annuel du Moyen-duc: reproduction, post-nuptiale, ou regroupement en dortoir ($\chi^2 = 908.8$; $df = 10$; $P = 0.0001$) (Fig. 14, Tabl. 20). Pendant la période de reproduction (de mars à juillet), les Moyens-ducs ont été trouvés principalement le long des lisières mixtes (40 % des pointages à cette période). Les plantations de conifères et les haies sont également bien représentées (24.1 % et 21.7 % respectivement), alors que l'intérieur des forêts n'a jamais été utilisé. Durant la période post-nuptiale (d'août à septembre), les marais, les haies et l'intérieur des forêts sont les refuges principaux (respectivement 29.2 %, 27.8 % et 24.4 % des pointages journaliers). Seuls les endroits habités n'ont pas servi de perchoir

diurne. Les regroupements en dortoirs (d'octobre à février) ont été trouvés dans chacun des six milieux, mais les plus fréquentés sont ceux proches des habitations (40.3 % des pointages journaliers) avec un maximum de 20 hiboux, ainsi que les plantations de conifères (27.4 % des pointages) où deux à huit hiboux ont été dénombrés. Durant la même période, 6.5 % des pointages ont été effectués dans les marais où j'ai compté jusqu'à 15 individus. Deux dortoirs de quatre hiboux se situent à l'intérieur des forêts à 100 et 150 m de la lisière (14 % des pointages).

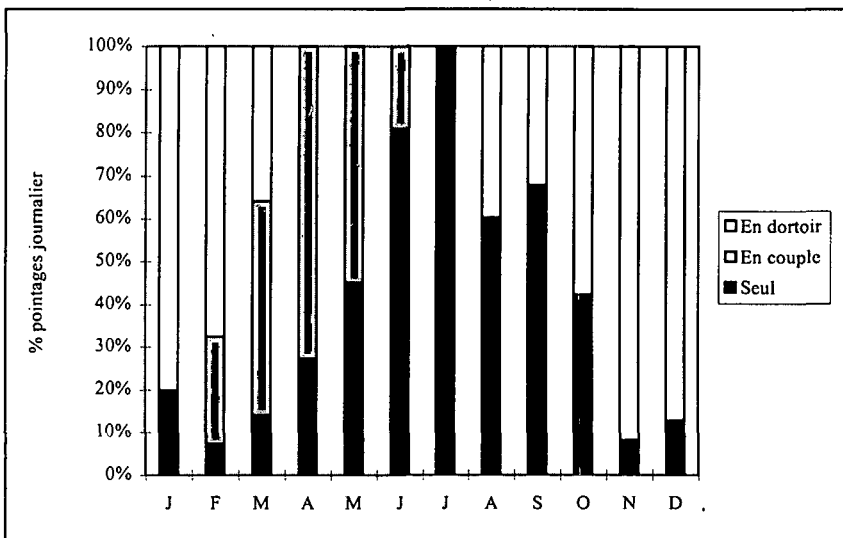


Fig. 14: Différents milieux utilisés comme perchoirs diurnes (%) sur l'ensemble de l'année et durant les trois périodes: regroupement en dortoir, reproduction, post-nuptiale.

Tabl. 20: Pointages journaliers enregistrés dans les différents milieux selon les périodes du cycle annuel du Moyen-duc.

Période	Marais	Plantation de conifères	Forêt	Habitation	Lisière mixte	Haie
Regroupement (oct-fev)	49	207	106	305	30	59
Reproduction (mars-juil)	75	210	0	49	348	189
Post-nuptiale (août-sep)	61	33	51	0	6	58
Total	185	450	157	354	384	306

5.4. FIDELITE AU PERCHOIR DIURNE

Les hiboux ont occupé le même perchoir diurne durant en moyenne 11.5 jours consécutifs. La fidélité au site a varié selon les mois de l'année (Fig. 15). Elle est la plus forte en février (en moyenne 25.4 jours sur le même site), et en août-septembre (21.2 et 25.8 jours respectivement par site et par mois). C'est en juillet que les hiboux ont le plus souvent changé de perchoir diurne (5.5 jours / site). Malgré la forte fidélité en février, ils sont restés plus longtemps sur le même site durant la période post-nuptiale (en moyenne 23.2 jours sur le même site par mois) que durant la période de regroupement (15.8 jours) ou de reproduction (8.5 jours).

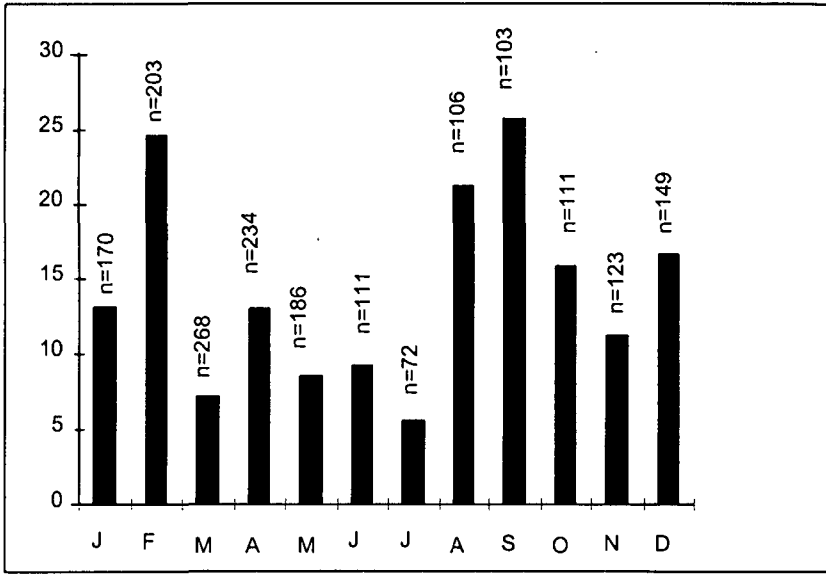


Fig. 15: Estimation de la fidélité au perchoir diurne. (n: pointages journaliers utilisés dans l'analyse).

5.5. OBSERVATIONS EN DORTOIR

Au total, j'ai répertorié 11 sites de regroupement en dortoirs, huit étant situés dans le périmètre d'étude et trois étant à l'extérieur de la zone mais ayant servi de perchoir à des hiboux équipés d'un émetteur. Le nombre d'individus a varié selon les sites. Neuf dortoirs ont compté de deux à six hiboux et deux respectivement 15 et 20 individus. Ces deux derniers sites, éloignés de 600 m et n'ayant pas été occupés simultanément, ont probablement abrité les mêmes individus.

Une Effraie des clochers *Tyto alba* a été observée durant deux années consécutives dans un dortoir de Moyens-ducs. A un autre emplacement, des pelotes de réjection d'Effraie ont été trouvées à proximité des perchoirs de Moyens-ducs. Les deux sites sont des plantations de conifères en lisière de forêt.

6. COMPORTEMENT NOCTURNE

6.1. NOMBRE DE HIBOUX SUIVIS

Les localisations ont été jugées indépendantes lorsqu'elles sont espacées de 75 minutes, et leur nombre minimal nécessaire à l'analyse des domaines vitaux a été estimé à 15. De ce fait, seuls 14 hiboux ont compté suffisamment de localisations indépendantes (Tabl. 21). Il s'agit de deux femelles, six mâles et six individus de sexe non déterminé. Les analyses portent sur ces individus. Neuf hiboux n'ont pas été suivis suffisamment longtemps pour permettre des analyses, quatre n'ayant jamais été localisés de nuit (H19, H20, H21 et H22).

L'arrêt d'émission peut parfois être expliqué (Tabl. 21). Un hibou a été capturé par un prédateur et j'ai trouvé son émetteur à côté de la plumée. Dans six cas, la mue de la rectrice centrale a provoqué la chute de l'émetteur encore en fonction. Deux hiboux ont été observés après l'arrêt d'émission, que j'ai alors expliqué par la panne de l'émetteur. La perte inexpliquée de contact avec les autres Moyens-ducs est probablement due soit à la panne de l'émetteur, soit à l'émigration des hiboux à l'extérieur de la zone de réception.

Tabl. 21. Périodes de suivi, nombre de localisations par hibou et causes d'arrêt de réception de l'émetteur (M = mâle, F = femelle, ? = sexe non déterminé).

Hibou	Sexe	Période de suivi	Nb total de localisations nocturnes	Nb de localisations indépendantes	Causes d'arrêt de réception
H1	?	02.07.93 - 15.11.93	332	73	Inconnue
H2	?	15.07.93 - 30.08.93	100	20	Inconnue
H3	?	20.10.93 - 30.11.93	46	10	Inconnue
H4	?	04.01.94 - 24.01.94	111	24	Prédation
H5	?	28.02.94 - 25.03.94	50	13	Inconnue
H6	M	13.04.94 - 08.06.94	228	52	Panne ²
H7	M	11.10.94 - 06.04.95	515	117	Mue ¹
H8	F	05.02.95 - 02.05.95	104	37	Mue ¹
H9	M	06.02.95 - 13.07.95	210	80	Inconnue
H10	M	08.02.95 - 20.07.95	219	78	Mue ¹
H11	?	05.03.95 - 29.04.95	32	12	Inconnue
H12	?	03.08.95 - 09.04.96	225	62	Panne ²
H13	?	30.08.95 - 14.09.95	11	4	Inconnue
H14	?	30.08.95 - 02.10.95	70	26	Inconnue
H15	M	23.10.95 - 21.06.95	483	131	Inconnue
H16	F	31.10.95 - 09.06.96	121	45	Inconnue
H17	M	03.12.95 - 18.07.96	275	71	Mue ¹
H18	?	03.12.95 - 12.01.96	28	10	Inconnue
H19	?	04.01.96 - 09.01.96	0	0	Inconnue
H20	?	09.01.96 - 14.01.96	0	0	Mue ¹
H21	?	23.01.96 - 01.02.96	0	0	Mue ¹
H22	?	06.06.96 - 08.06.96	0	0	Inconnue
H23	?	13.08.96 - 20.11.96	233	53	Inconnue
Total			3393	918	
Moyenne			147.5	39.9	
SD			149.5	38.1	

¹ Mue: perte de la rectrice centrale portant l'émetteur

² Panne: fin de la durée de vie de la pile

6.2. DOMAINES VITAUX

6.2.1. Dimension et structure

Selon les deux méthodes d'estimation: 100 % MCP et 95 % kernel, la surface moyenne des domaines vitaux est respectivement de 979.9 ha (SD = 864.2) et de 880.7 ha (SD = 795.3) (Tabl. 22). La différence des résultats obtenus par les deux méthodes n'est pas significative (Test Wilcoxon: $Z = -1.22$, $P = 0.22$). De même, la taille de l'aire nodale obtenue par l'estimateur de kernel 60 % (192.4 ha, SD = 195.2) n'est pas

significativement inférieure à celle obtenue par le 60 % MCP (298.9 ha, SD = 386.9) (test de Wilcoxon: $Z = -0.88$, $P = 0.38$).

La plus grande distance d'un bout à l'autre du domaine vital (100 % MCP) est en moyenne de 5 086.9 m (SD = 2 529.8). Cette valeur élevée est révélatrice de la forme allongée de plusieurs domaines vitaux (Fig. 16). Le plus grand domaine vital a été trouvé pour une femelle suivie dans sa première année depuis l'automne jusqu'au printemps (Fig. 17). Pour chaque hibou, une seule aire nodale a été trouvée, souvent décentrée dans le domaine. Pour neuf, dont six reproducteurs, elle comprend le perchoir diurne. La représentation du domaine vital par l'estimateur de kernel 95 % met en évidence plusieurs zones disjointes.

Tabl. 22: Surfaces des domaines vitaux estimées par les méthodes du polygone convexe minimum 100% et de l'estimateur de kernel 95% et plus grande distance d'une extrémité à l'autre du domaine vital.

Hibou	MCP		kernel		Plus grande distance ^a (m)
	100%	60%	95%	60%	
H1	766	292	624	134	6104
H2	544	93	573	141	5055
H4 ^b	97	38	103	24	1553
H6 ^b	1017	16	573	104	4904
H7	295	88	194	40	3043
H8 ^b	128	1	77	3	1595
H9 ^b	829	338	792	297	6435
H10 ^b	417	155	332	90	3453
H12	1559	484	2040	765	6261
H14 ^b	161	42	268	75	1866
H15 ^b	1629	541	1539	308	7349
H16 ^b	3174	77	2679	155	10048
H17	1916	1445	915	306	7669
H23 ^b	1188	577	1621	251	5882
Moyenne	979.9	298.9	880.7	192.4	5086.9
SD	864.2	386.9	795.3	195.2	2529.8

^aCalculé d'après le 100 % MCP

^bL'aire nodale (60 % MCP) comprend le perchoir diurne

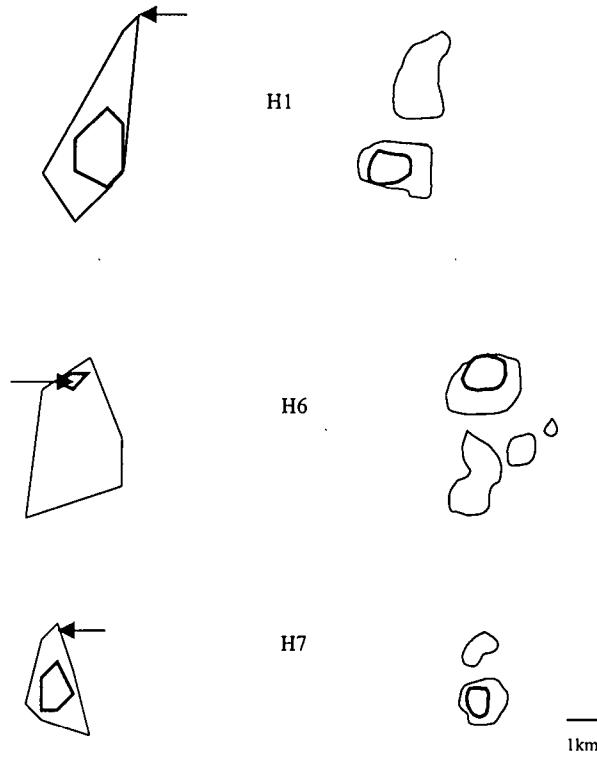


Fig. 16. Représentation des domaines vitaux de trois individus selon les méthodes du MCP (à gauche) et de kernel (à droite).

(——) contour comprenant 100 % (MCP) et 95 % (kernel) des localisations

(——): contour comprenant 60 % des localisations: aire nodale.

(→) localisation des perchoirs diurnes.

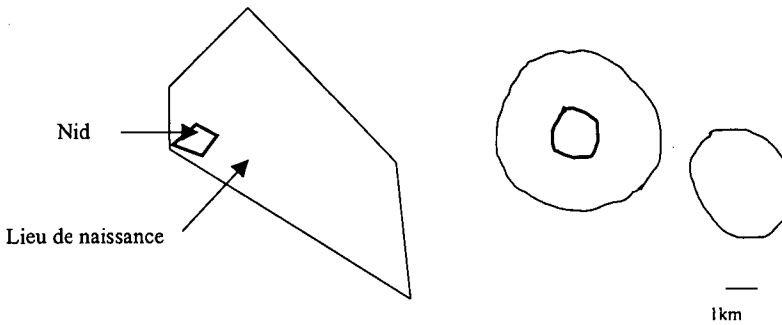


Fig. 17. Représentation du domaine vital (MCP à gauche et kernel à droite) de la jeune femelle H16 suivie d'automne jusqu'à la saison de reproduction.

- (—) contour comprenant 100 % (MCP) et 95 % (kernel) des localisations
- (—) contour comprenant 60 % des localisations: aire nodale.
- (—>) localisation des perchoirs diurnes.

6.2.2. Variations individuelles

D'un hibou à l'autre, les domaines vitaux ont considérablement varié: de 97 à 3 174 ha (100 % MCP). J'ai recherché si la taille des domaines vitaux variait en fonction du nombre de localisations, des périodes du cycle annuel du Moyen-duc, du sexe ou des milieux compris dans le domaine vital.

Leur taille n'est pas significativement corrélée avec le nombre de localisations (100 % MCP: $r_s = 0.38$, $P = 0.18$; 95 % kernel: $r_s = 0.27$, $P = 0.32$).

Je n'ai pas trouvé de différences significatives entre les surfaces des domaines vitaux (100 % MCP) calculés pour les trois périodes marquant le cycle annuel du Moyen-duc (test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0.38$, $df = 2$, $P = 0.83$) (Tabl. 23).

Les femelles ont un domaine vital (100 % MCP) plus petit que les mâles pendant la période de reproduction (test U de Mann-Whitney: $U = 0$, $P = 0.04$). Pendant les autres périodes, les tailles de domaines vitaux varient indépendamment du sexe ($P > 0.05$) (Tabl. 23) (Fig. 18).

J'ai recherché si les tailles des domaines vitaux étaient corrélées avec les proportions des différents habitats contenus dans leurs périmètres. Ainsi, elles sont corrélées

positivement avec les proportions de bâtiments ($r_s = 0.88$, $P < 0.001 / 7$). Aucune autre variable de l'habitat n'influence la taille des domaines vitaux ($P > 0.05 / 7$).

Tabl. 23. Variation de la taille des domaines vitaux (100 % MCP) selon le sexe et la période du cycle annuel du Moyen-duc. (N = nombre de localisations, M = mâle, F = femelle, ? = sexe non déterminé).

	Sexe	Reproduction		Regroupement en dortoir		Post-nuptiale	
		N	100% MCP (ha)	N	100% MCP (ha)	N	100% MCP (ha)
H1	?	18	221	21	386	34	202
H2	?					14	182
H4	?			24	97		
H6	M	52	1017				
H7	M	16	239	101	233		
H8	F	18	24	19	83		
H9	M	71	829				
H10	M	58	417	20	121		
H12	?					52	1075
H14	?					26	161
H15	M	52	1188	79	1258		
H16	F	19	12	26	3174		
H17	M	36	1322	35	1070		
H23	?			16	357	37	1174
Moyenne			585.4		753.2		558.8
SD			509.5		1003.6		517.8

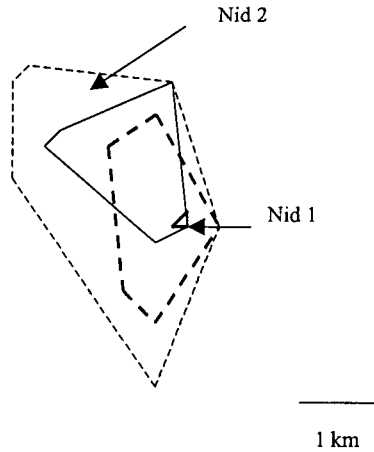


Fig. 18. Représentation des domaines vitaux (MCP) du couple suivi simultanément: la femelle H8 (trait plein) et le mâle H10 (Trait discontinu).

(—) 100 % MCP

(—) 60 % MCP.

Nid 1: nid du couple; Nid 2: nid du territoire occupé par le mâle après l'échec de la première nidification.

6.3. UTILISATION DE L'HABITAT

Pour comprendre comment le Moyen-duc utilise son habitat de chasse, j'ai comparé l'utilisation de chacun des habitats avec leur disponibilité dans le domaine vital et sur la zone d'étude. Ainsi, onze Moyens-ducs ont sélectionné leur habitat de chasse, certains milieux étant préférés, d'autres évités par rapport à leur disponibilité dans le domaine vital (χ^2 d'ajustement, $P < 0.05$ / Nb de catégories d'habitat) et dans la zone d'étude A (χ^2 d'ajustement, $P < 0.05$ / 7) (Tabl. 24).

Tabl. 24. Composition de l'habitat (%) dans les domaines vitaux (DV) (100 % MCP) et pourcentage de localisations télémétriques (LT) dans chaque habitat pour les 14 hiboux suivis et composition de l'habitat dans la zone d'étude A.

	Terrain ouvert		Forêt		Lisière de forêt		Haie		Bosquet		Marais		Bâtiment	
	DV	LT	DV	LT	DV	LT	DV	LT	DV	LT	DV	LT	DV	LT
H1	70.9	32.9 *	4.3	0.0	8.0	39.7 *	0.4	2.7	0.7	1.4	1.1	13.7 *	14.6	9.6
H2 ^a	42.9	55.0	40.6	15.0	10.6	20.0	0.0	10.0	0.0	0.0	--	--	5.9	0.0
H4 ^a	90.0	29.2	2.2	0.0	5.9	0.0	0.4	4.2	1.3	54.1	--	--	0.2	12.5
H6	85.3	46.2 *	1.7	0.0	4.4	51.9 *	0.2	1.9	--	--	--	--	8.4	0.0
H7	78.9	38.5 *	2.4	0.0	2.4	2.6	0.5	9.4 *	1.6	29.9 *	6.7	8.5	7.5	11.1
H8	97.2	2.7 *	--	--	--	--	2.7	40.5 *	0.1	56.8 *	--	--	--	--
H9	84.3	26.3 *	1.6	0.0	7.7	46.2 *	1.1	11.3 *	--	--	0.0	5.0	5.3	11.2
H10	93.6	26.9 *	0.1	0.0	1.6	0.0	3.0	56.4 *	1.1	15.4 *	--	--	0.6	1.3
H12	80.3	54.9 *	4.5	1.6	6.1	24.2 *	0.2	12.9 *	0.2	3.2	0.0	1.6	8.7	1.6
H14 ^a	98.8	65.4	--	--	--	--	0.0	26.9	0.6	7.7	--	--	0.6	0.0
H15	75.7	19.1 *	5.3	0.0 *	7.7	41.2 *	0.2	28.2 *	0.4	9.2 *	0.0	0.8	10.7	1.5
H16	75.9	6.7 *	1.6	4.4	3.5	64.5 *	0.6	22.2 *	0.3	0.0	0.0	0.0	18.1	2.2
H17	76.4	42.2 *	1.3	0.0	4.4	21.1 *	0.1	15.6 *	0.6	2.8	0.5	2.8	16.7	15.5
H23	84.3	43.4 *	2.4	15.1 *	4.7	20.8 *	0.3	11.3 *	0.5	7.5 *	--	--	7.8	1.9
Médiane	82.3	35.7	2.3	0.0	5.3	22.7	0.4	12.1	0.6	7.6	0.3	2.8	7.8	1.9
Zone d'étude	75.9		3.4		5.4		1.0		0.5		4.5		9.3	

^a Hibou ayant utilisé les habitats selon leur disponibilité (χ^2 , $P > 0.05$)

* Valeur non comprise dans l'intervalle de confiance de Bonferroni

6.3.1. Sélection de l'habitat dans les domaines vitaux

Les onze hiboux ayant sélectionné leur habitat de chasse ont évité les terrains ouverts, alors qu'ils ont préféré les zones boisées proches des terrains ouverts: huit hiboux ont sélectionné les lisières de forêt, neuf les haies ou cordons boisés, et cinq les bosquets (Statistiques Z de Bonferroni, $P < 0.05$ / Nb de catégories d'habitat) (Fig. 19). Les forêts ont rarement été utilisées (de 0 à 15.1 % des localisations) (Tabl. 24). Un hibou (H23) a été localisé en forêt significativement plus souvent qu'attendu d'après la disponibilité de ce milieu. Un autre (H15) l'a été significativement moins souvent. Les marais sont compris dans sept domaines vitaux. Deux hiboux (H1 et H9) les ont préférés. Les bâtiments sont évités par trois Moyens-ducs (H15, H16 et H23).

Les mêmes analyses ont été effectuées afin de caractériser l'utilisation de l'habitat par les Moyens-ducs lors du vol. Ainsi, en ne considérant que les localisations en vol, la

sélection des milieux est semblable aux préférences observées avec toutes les localisations. Cependant, la différence entre l'utilisation de l'habitat et sa disponibilité sur le terrain n'est pas toujours significative, le nombre de localisations en vol étant parfois faible. Ainsi, sept individus ont sélectionné leur terrain de chasse en vol (χ^2 d'ajustement, $P < 0.05$ / Nb de catégories d'habitat) (Fig. 20). Cinq ont évité les terrains ouverts, et trois ont préféré les zones boisées proches des terrains ouverts (Statistiques Z de Bonferroni, $P < 0.05$ / Nb de catégories d'habitat).

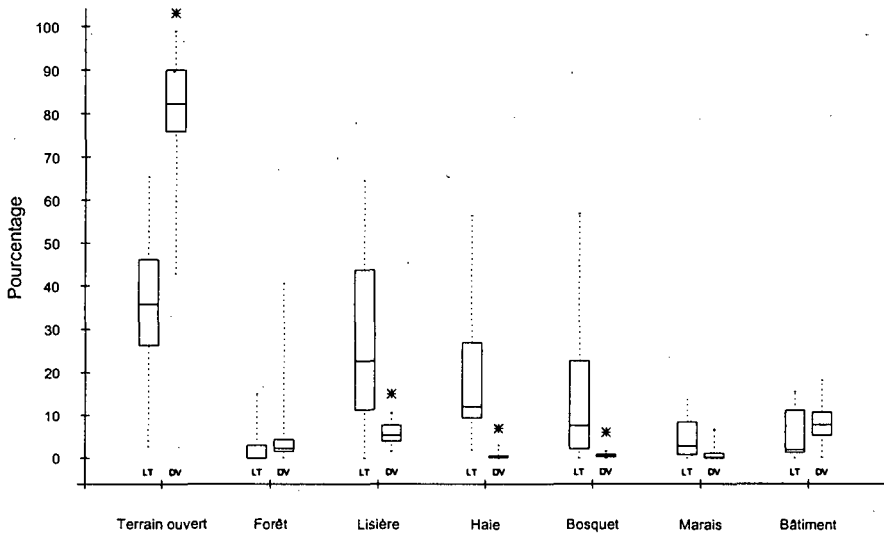


Fig. 19: Utilisation de l'habitat estimée en comparant les pourcentages de localisations effectuées sur 14 Moyens-ducs (LT: boxplot) avec la disponibilité de l'habitat dans les domaines vitaux (DV: boxplot).

* Différence significative par le test de χ^2 pour au moins cinq individus.

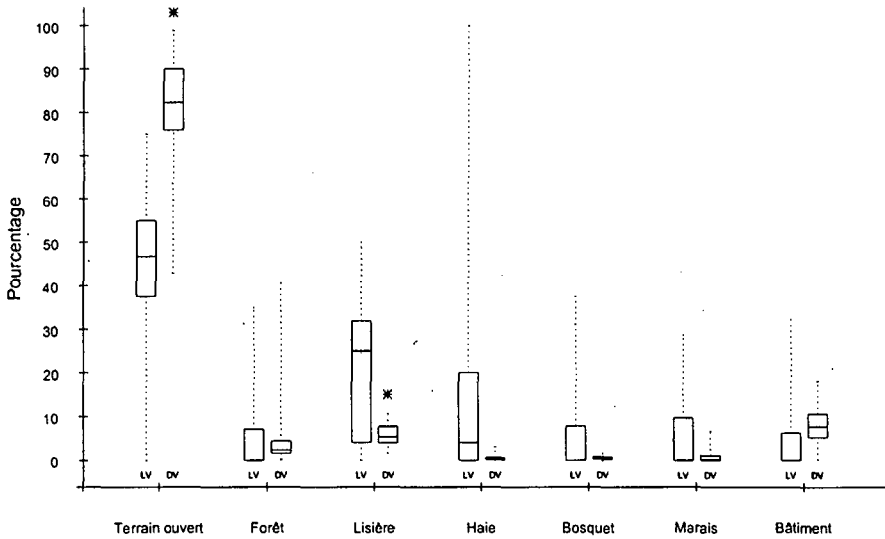


Fig. 20: Utilisation de l'habitat lors du vol estimée en comparant les pourcentages de localisations en vol effectuées sur 14 Moyens-ducs (LV: boxplot) avec la disponibilité de l'habitat dans les domaines vitaux (DV: boxplot).

* Différence significative pour au moins trois individus.

6.3.2. Sélection de l'habitat dans la zone d'étude

La sélection de l'habitat dans la zone d'étude est similaire aux observations dans les domaines vitaux. En effet, les onze hiboux ont évité les terrains ouverts, alors qu'ils ont préféré les zones boisées proches des terrains ouverts: huit hiboux ont sélectionné les lisières de forêt, neuf les haies ou cordons boisés, et cinq les bosquets (Statistiques Z de Bonferroni, $P < 0.05 / 7$).

En ne considérant que les localisations en vol, la sélection des milieux est également semblable aux préférences observées par rapport aux disponibilités dans les domaines vitaux. Sept individus ont sélectionné leur terrain de chasse en vol (χ^2 d'ajustement, $P < 0.05 / 7$). Trois ont évité les terrains ouverts, et quatre ont préféré les zones boisées proches des terrains ouverts (Statistiques Z de Bonferroni, $P < 0.05 / 7$).

6.4. ACTIVITE

6.4.1. Période d'activité nocturne

L'activité nocturne a commencé en moyenne 38 mn (SD = 17) après le coucher du soleil et s'est terminée 53 mn (SD = 33) avant le lever. A chaque saison, les corrélations entre les heures de début d'activité et de coucher du soleil sont significatives (Tabl. 25). Excepté en hiver, la relation est également significativement positive entre les heures de fin d'activité et de lever du soleil.

Tabl. 25. Intervalles de temps et corrélations. de Spearman entre la période d'activité nocturne et l'éphéméride du soleil. Caractères gras: relation significative.

	Printemps	Été	Automne	Hiver	Toute l'année
Intervalle moyen entre le début de l'activité et le coucher du soleil	32 mn	41 mn	38 mn	44 mn	38 mn
SD	14 mn	17 mn	11 mn	26 mn	17
r_s	0.91	0.94	0.95	0.64	0.98
P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.005	<0.001
Intervalle moyen entre la fin de l'activité et le lever du soleil	47 mn	51 mn	48 mn	70 mn	53 mn
SD	30 mn	19 mn	34 mn	46 mn	33 mn
r_s	0.84	0.77	0.65	-0.22	0.9
P	<0.001	<0.001	<0.005	>0.05	<0.001

6.4.2. Périodes de vol

Vingt-huit pour-cent des localisations nocturnes ont été enregistrées en vol. Le reste du temps, les hiboux ont été perchés. Le schéma du rythme d'activité de vol montre que les Moyens-ducs volent tout au long de la nuit (Fig. 21), avec quelques différences saisonnières. Les périodes de plus faible activité de vol sont caractérisées de période de repos. Au printemps et en été, les hiboux ont été principalement enregistrés en vol du crépuscule à 23h00, et aucune période de repos n'a été enregistrée. En automne, le vol a lieu surtout du crépuscule à 22h00 et de 02h00 à l'aube, avec une période de repos autour de minuit. En hiver, les hiboux ont principalement volé de minuit à 03h00, sans période de repos.

Les conditions météorologiques ont influencé l'activité de vol des Moyens-ducs suivis (Tabl. 26). Les précipitations et le brouillard ont limité l'activité de vol. Le vent l'a réduite au printemps et en été et l'a favorisée en hiver. Au printemps, le vol a été plus fréquent quand la température était plus élevée.

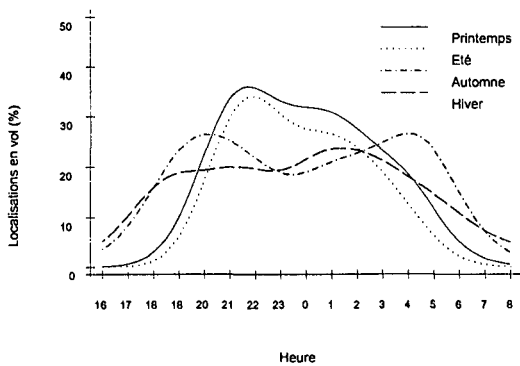


Fig. 21: Périodes d'activité de vol par saison

Tabl. 26. Influence des facteurs météorologiques sur l'activité de vol du Moyen-duc.

	Printemps		Été		Automne		Hiver		Toute l'année	
	N ¹	% ²	N ¹	% ²	N ¹	% ²	N ¹	% ²	N ¹	% ²
Précipitations										
Absence	698	35	605	31	854	28	622	21	2779	29
Présence	141	24	14	50	123	15	115	25	393	22
χ^2	6.2 ($P = 0.01$)		2.3 ($P = 0.1$)		9.4 ($P = 0.002$)		1.2 ($P = 0.3$)		6.8 ($P = 0.009$)	
Vent										
Absence	507	35	457	34	592	26	285	13	1841	29
Présence	332	30	162	23	385	26	452	27	1331	27
χ^2	17.3 ($P = 0.002$)		10.4 ($P = 0.02$)		2.0 ($P = 0.7$)		29.9 ($P < 0.001$)		12.3 ($P = 0.02$)	
Brouillard										
Absence	813	0.33	619	0.32	868	0.28	631	0.24	2931	0.29
Présence	26	0.23	0	0	109	0.13	106	0.08	241	0.12
χ^2	1.2 ($P = 0.3$)		--		11.0 ($P < 0.001$)		14.2 ($P < 0.001$)		34.4 ($P < 0.001$)	
Température										
-9 à 0oC	138	0.27	--	--	80	0.28	450	0.2	668	0.23
1 à 10oC	450	0.27	80	0.25	502	0.25	287	0.23	1319	0.25
11 à 20oC	237	0.49	432	0.32	395	0.28	--	--	1064	0.34
21 à 30oC	14	0.29	107	0.34	--	--	--	--	121	0.33
χ^2	35.3 ($P < 0.001$)		1.9 ($P = 0.4$)		1.2 ($P = 0.5$)		0.7 ($P = 0.4$)		36.5 ($P < 0.001$)	

¹ Nombre total de localisations

² Pourcentage de localisations en vol

CHAPITRE 5 : DISCUSSION

1. CAPTURE ET MARQUAGE

1.1. METHODES DE CAPTURE

Le début du travail a été consacré à la mise au point des techniques de capture, ce qui explique le faible nombre d'adultes capturés à ce moment. L'acquisition d'une meilleure connaissance des habitudes nocturnes de l'espèce m'a permis de poser les pièges dans des emplacements adéquats, ce qui a grandement élevé les chances de captures.

Des deux techniques utilisées avec succès, le bow-net s'est de loin révélé préférable. Une fois capturés, les hiboux ne peuvent pas s'échapper, contrairement à ceux pris dans les filets japonais et italiens, un inconvénient majeur de cette technique. En Italie, le filet a été utilisé avec succès dans les dortoirs hivernaux (Galeotti *et al.* 1997). Leur plus grand taux de capture peut être expliqué par la densité de hiboux supérieure (de 3 à 58 hiboux par site) à celle des dortoirs de ma zone d'étude. Tout comme moi, Wijnandts (1984) a trouvé le filet peu efficace et considère l'utilisation du bal-chatri comme meilleur moyen de capture. Mes essais avec ce type de piège n'ont pas permis de capturer de hiboux.

1.2. BAGUAGE ET REPRISES DE BAGUES

Des 89 oiseaux bagués, seuls cinq ont été repris. Ce faible taux est comparable à celui trouvé dans une étude d'une durée de 20 ans en Allemagne où 6.7 % des 1 235 Moyens-ducs bagués ont été retrouvés (Allenstein 1991).

Les Moyens-ducs ont tous été repris dans un rayon de 30 km du lieu de baguage. J'ai capturé 43 adultes sur une surface de 46 km² et seulement deux étaient déjà bagués. Ce faible taux de recapture indique soit que les hiboux deviennent méfiants, soit qu'ils changent régulièrement de zone. La première hypothèse n'explique pas le peu de reprises

de jeunes bagués au nid, ceux-ci ne connaissant pas le piège. La deuxième expliquerait également le nombre élevé de hiboux perdus lors des suivis télémétriques. Cependant, plusieurs observations indiquent que les individus d'Europe centrale se déplacent rarement à plus d'une cinquantaine de kilomètres (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Allenstein 1991). Les populations d'Europe du nord et de l'est migrent en Europe centrale en automne, mais leur hivernage en Suisse n'a, à ma connaissance, pas été observé. Certains déplacements d'individus bagués en Suisse ont été longs: France, pays de l'ex-URSS, Italie (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980). Des reprises futures apporteront peut-être une meilleure connaissance des déplacements des Moyens-ducs bagués dans la Broye.

Le faible taux de reprises d'oiseaux morts indique soit que le taux de mortalité est faible, soit que les causes de mortalité rendent peu probables la découverte du cadavre. Lors de mes prospections en forêt, j'ai relevé un total de 12 plumées de Moyens-ducs par des rapaces, alors que je n'ai trouvé que deux cadavres sur la route. Il est alors possible que la prédation soit la cause principale de mortalité dans la zone durant la durée de l'étude, ce qui est également le cas en Allemagne (Block & Block 1991). En règle générale, la plupart des reprises de bagues sont effectuées sur les routes (Alenstein 1991). Les chances de retrouver la bague d'individus morts par prédation sont faibles. Illner (1992) relève que la mortalité routière est souvent surestimée par les reprises de bagues. D'après lui, les morts naturelles sont les plus courantes.

1.3. EMETTEURS

Les émetteurs ont été bien acceptés par les hiboux. Leur portée est faible et les hiboux sont souvent sortis du champ de réception. La durée de suivi dépend des déplacements hors de la zone de réception et de la mue pour les émetteurs placés à la queue. Malgré leur système d'attache moins solide, ces derniers se sont révélés plus performants et préférables grâce à leur système de libération lors de la mue. Plusieurs études relèvent la faible influence de l'usage de la télémétrie sur le comportement des rapaces (Kenward 1978, McCrary 1981, Smith *et al.* 1983). Le taux d'échec de la reproduction des individus équipés est comparable à celui des autres nids. Il faut relever que ce taux est élevé mais qu'il est proche de celui observé dans d'autres études qui n'ont

pas utilisé la télémétrie (Block & Block 1991).

1.4. MENSURATIONS, DETERMINATION DU SEXE

Les longueurs d'ailes et les masses sont comparables aux données de la littérature (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985). Les masses sont comprises dans l'intervalle mentionné par Mikkola (1983) qui reporte pourtant une masse moyenne supérieure à mes mesures: 288 g pour les mâles et 327 g pour les femelles, contre respectivement 258 et 278 g dans la Broye. Les poids varient selon la saison (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Wijnandts 1984). J'ai capturé les individus dont le sexe a été déterminé avant la période de reproduction.

Le dimorphisme sexuel du Moyen-duc observé dans la littérature est vérifié dans la présente étude (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985). Bien que la différence ne soit pas significative, j'ai trouvé les femelles plus lourdes que les mâles, et leurs ailes plus longues. Elles ont également présenté une teinte plus foncée. Tout comme Wijnandts (1984) l'avait démontré, la coloration du plumage s'est révélée fiable pour déterminer le sexe. Cependant, en raison du faible échantillon observé durant la période de reproduction, je me suis abstenue de différencier ainsi le sexe des autres individus.

2. ABONDANCE DES PROIES

Dans le but d'évaluer l'abondance des proies, j'ai choisi au hasard deux terrains d'échantillonnage parmi les champs d'herbe de la zone d'étude. Ces champs sont représentatifs de l'ensemble de la zone d'étude et sont contigus aux terrains cultivés. J'ai capturé de zéro à 26 Campagnols des champs par session de piégeage. De plus, lors des sessions, je n'ai observé que peu d'indices de présence de rongeurs tels que crottes fraîches et herbes récemment croquées. Cette abondance est faible et peut être expliquée par la situation des terrains d'échantillonnage dans des zones agricoles. En effet, les Campagnols des champs sont plus nombreux dans les prairies naturelles que dans les cultures (Ryszkowski *et al.* 1973, Newton 1979).

3. REGIME ALIMENTAIRE

3.1. COMPOSITION

Le régime alimentaire du Hibou moyen-duc dans la Basse Broye est semblable à celui en Europe centrale. Il est différent de celui du sud de l'Europe qui est plus diversifié (Araujo *et al.* 1974, Herrera & Hiraldo 1976, Galeotti & Canova 1994).

De mes résultats, trois espèces de proies apparaissent importantes dans le régime alimentaire du Moyen-duc: (1) les Campagnols des champs sont de loin les plus importants par items ou biomasse, suivis (2) des mulots. La proportion de ces espèces est comparable à celle de plusieurs autres études du centre de l'Europe: en Suisse (Roulin 1996a), aux Pays-Bas (Wijnandts 1984), en Slovénie (Tome 1991, 1994), en Pologne (Goszczynski 1981, Romanowski 1988), en Allemagne (Block & Block 1990), et en France (Baudvin *et al.* 1991, Lodé 1994). Comme dans la Basse Broye, *M. arvalis* est le plus abondant des mammifères vivant en terrain ouvert dans ces pays. Dans les régions où un autre campagnol du genre *Microtus* domine, les Moyens-ducs s'en nourrissent principalement: le Campagnol agreste en Grande-Bretagne et au sud de la Scandinavie (Hagen 1965, Glue & Hammond 1974, Degn 1976, Källander 1977, Nilsson 1981, Village 1981), *Microtus epiroticus* au nord de la Scandinavie (Korpimäki 1992), et *M. pennsylvanicus* aux Etats-Unis (Marti 1976). (3) La troisième proie, le Campagnol terrestre, est la principale proie alternative, ce qui est en accord avec Deppe (1979), Nilsson (1981) et Tome (1994). Dans la plupart des études, les Campagnols terrestres ont été trouvés en faible proportion dans le régime alimentaire. Leur importance dans la nourriture du Moyen-duc apparaît soit en période de forte abondance, soit lorsque la biomasse est prise en compte, soit quand les variations saisonnières du régime sont considérées dans l'étude. En Suisse, au pied des Alpes, le Campagnol terrestre est la proie principale (Roulin 1996b), il est également le mammifère le plus abondant dans cette région (Meylan & Saucy 1995). Les mêmes observations ont été effectuées au nord de l'Allemagne (Schnurre & März 1963, Schmidt 1974). Nilsson (1981) a trouvé que le Campagnol terrestre est la proie secondaire la plus importante en considérant la biomasse alors qu'il apparaît en troisième position en tenant compte de la proportion des items. Deppe (1979) au nord de l'Allemagne, et Tome (1994) en Slovénie ont trouvé que les Campagnols terrestres sont des proies alternatives importantes pour le Moyen-duc en cas

de régression de la proie principale.

Les oiseaux n'ont pas été trouvés en grand nombre dans le régime. Wijnandts (1984) a montré que les Moyens-ducs les capturent plus souvent dans les habitats urbains. Dans ma zone d'étude, les terrains de chasse des hiboux en campagne expliquent la faible proportion d'oiseaux dans le régime alimentaire.

La proportion de musaraignes trouvées dans le régime alimentaire est très faible comme dans la plupart des études (exceptions: Village 1981, Korpimäki 1992).

Aucun invertébré n'a été trouvé dans le régime. Quelques auteurs ont trouvé les *Lumbricidae* dans les pelotes mais peu fréquemment et en très faible nombre (Glue & Hammond 1974, Village 1981). La méthode de l'analyse des pelotes est peut-être inadéquate pour les mettre en évidence. Dans l'analyse stomacale de Moyens-ducs, Biber & Schmidt (1987) ont trouvé un insecte et quelques pupes de fourmis en plus de 14 vertébrés.

3.2. RELATION AVEC L'ABONDANCE DES PROIES

La composition du régime alimentaire varie d'une saison à l'autre. La proportion de Campagnols des champs est plus élevée en automne et plus faible au printemps. L'abondance de ce rongeur sur le terrain a suivi la même tendance. Cependant, ces deux variations sont faiblement corrélées et de manière non significative. Cela est en accord avec les observations françaises (Lodé 1994) et polonaises (Goszczynski 1981), et permet de classer le Moyen-duc comme un spécialiste de Campagnols des champs qu'il peut chasser dans des colonies isolées (Andersson & Erlinge 1977, Goszczynski 1981, Erlinge *et al.* 1983). Dans d'autres régions, des études montrent une relation positive et significative entre la proportion de Campagnols des champs dans le régime et leur densité (Korpimäki 1992, Tome 1994). La variation saisonnière a été expliquée dans d'autres travaux soit par la densité de la végétation au sol (Nilsson 1981, Lodé 1994), soit par la couverture neigeuse (Tome 1994). Dans ma zone d'étude, la végétation haute au printemps et en été et basse durant les autres saisons permet d'expliquer le peu de Campagnols des champs capturés au printemps, même durant l'année de forte abondance. La neige n'a pas été abondante en hiver durant la durée de l'étude.

4. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

4.1. RELEVES

De 10 à 28 couples ont été entendus sur les 100 km² de la zone d'étude. Cette abondance a varié selon les années mais est conforme aux estimations européennes de 10 à 12 couples / 100 km² (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980). En Suisse, ces valeurs sur 100 km² diffèrent selon les zones (Nötzli & Birrer 1998). Près de Lucerne, la densité de 15 à 35 territoires est semblable à celle observée dans la Basse Broye (Birrer 1993a), alors qu'elle est bien supérieure dans la région d'Aarau avec une concentration de 91 à 111 couples (Fuchs & Schifferli 1981). Elle est de 20 couples sur 70 km² dans l'ouest vaudois (Henrioux & Henrioux 1995). De telles différences régionales sont également reportées pour le reste de l'Europe. En Allemagne, sur une surface de 100 km², l'abondance annuelle moyenne des couples peut varier de 21 (Pessner & Hartung 1989) à 75.6 (Block & Block 1990). En Slovénie, Tome (1997b) estime une densité de 3 à 31 couples / 100 km². En Scandinavie, l'abondance fluctue fortement d'une année à l'autre, entre 0 et 40 nids, selon la disponibilité des proies (Korpimäki 1992).

J'ai obtenu des grandeurs de pontes de deux à six œufs, et une moyenne annuelle de 2.1 à 3.8 œufs par nid réussi. Glue (1977) a observé en Angleterre des pontes de trois à cinq œufs, occasionnellement de deux à six. Il mentionne par contre des pontes rares d'un seul œuf, et sa moyenne de 3.91 œufs est supérieure à mes observations. En Scandinavie, la grandeur des pontes est également supérieure et varie de 3 à 6.3 œufs / nid (Korpimäki 1992). Dans mes estimations de la grandeur des pontes, je considère le nombre d'œufs comme étant la somme des jeunes et des œufs non éclos. Pour limiter le dérangement, je me suis abstenue de visiter le nid pendant l'incubation, la femelle étant particulièrement sensible durant cette période (Mikkola 1983). Cette inspection aurait pu révéler un nombre supérieur d'œufs et peut expliquer la différence avec d'autres études.

La comparaison du nombre de jeunes à l'envol par nichée réussie est plus fiable parce que l'estimation de ce paramètre est plus aisée. J'ai noté des nichées moyennes de deux à 3.8 jeunes selon les années. Birrer (1993a) a relevé une moyenne inférieure de 2.2 jeunes. Il a compté de deux à quatre poussins par nid, alors que dans la Basse Broye jusqu'à six jeunes ont été dénombrés. En Allemagne, 4.5 jeunes sont produits par nichée

réussie (Block & Block 1991). En Scandinavie, les nichées varient fortement avec l'abondance des campagnols et sont de 0 à 3.5 poussins.

Les dates moyennes de ponte ont été situées d'avril à mai, ce qui est relativement tard par rapport aux données européennes qui la situent en mars-avril (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985, Block & Block 1991).

4.2. ECHECS

Le taux élevé d'échecs de la nidification (46.4 % des nids trouvés) observé dans la Broye est semblable aux relevés dans d'autres régions. Tome (1997b) estime à 40 % le taux de nidifications réussies par rapport à celles entreprises. Block & Block (1991) mentionnent que 37.2 % des couples présents sur les territoires de nidification nichent avec succès, et Village (1981) en dénombre 57 %. Tome (1997b) et Village (1981) ont trouvé un taux d'échec supérieur pendant la période d'incubation que durant l'élevage des jeunes au nid. Certains nids m'ayant échappé, principalement en début de reproduction, il est probable que le taux réel d'échec dans la Broye soit supérieur, et principalement pendant l'incubation.

J'ai à plusieurs reprises relevé des cas de prédation au nid ou sur l'adulte. Cette cause d'échec est souvent mentionnée (Marks 1986, Block & Block 1991). En Allemagne, la Buse variable *Buteo buteo* est le principal prédateur des adultes au nid (Block & Block 1991). Un cas a été prouvé dans la région de la Basse Broye. Il s'agit d'un cadavre de Moyen-duc adulte trouvé en 1998 dans une aire de buse (Jeanmonod, comm. pers.). Cependant, lorsque la plumée révèle que le prédateur est un rapace, l'Autour des Palombes *Accipiter gentilis* est le plus souvent accusé mais peu de preuves existent. J'ai suspecté que les mammifères étaient responsables de la disparition de trois pontes et de deux nichées. Le prédateur le plus probable dans ce cas est la Fouine *Martes foina*. La Martre *Martes martes*, sa proche parente, est souvent observée comme prédateur de rapaces (Baudvin *et al.* 1990). Marchesi (1989) a observé un tel fait à une reprise. La Martre est considérée comme rare dans la Basse Broye, alors que la Fouine y vit en abondance.

4.3. VARIATION ANNUELLE

La variation du nombre de couples nicheurs n'a pas suivi la fluctuation de l'abondance des Campagnols des champs. Les premières années d'étude, comprenant l'année de forte abondance de campagnols, les territoires occupés ont été plus nombreux que durant les deux dernières années de faible abondance. Le nombre de nids occupés suit la même évolution, mais cette donnée est probablement sous-estimée, tous les nids n'ayant pas été trouvés. Korpimäki (1992) suggère que dans le nord, où les cycles de campagnols sont très marqués, les Moyens-ducs sont nomades et leur densité varie en accord avec l'abondance de ces rongeurs. Au nord-ouest de l'Europe et au sud de la Suède, où les cycles sont moins marqués, les Moyens-ducs sont sédentaires (Village 1981, Wijnandts 1984, Nilsson 1987). En Europe centrale, mes données sont similaires aux observations du nord-ouest de l'Europe et du sud de la Suède. Comme dans ces zones, le Moyen-duc répond aux changements de Campagnols des champs et le nombre de jeunes à l'envol varie avec l'abondance de cette proie. La grandeur des pontes et la grandeur des nichées réussies varient également dans ce sens mais de façon moins marquée. Le nombre de jeunes à l'envol dépend donc non seulement de la grandeur des pontes (Village 1981, Wijnandts 1984), mais certainement aussi du taux d'échec. En effet, l'année de forte abondance de campagnols, les échecs paraissent moins nombreux. De plus, j'ai trouvé que les pontes sont plus précoces que les années de faible abondance. Les pontes tardives sont souvent des pontes de remplacement (Block & Block 1991), elles peuvent donc révéler l'échec de la première reproduction, et sont plus élevées dans ma zone d'étude en cas de faible abondance de campagnols. Le lien entre les échecs et la variation de l'accessibilité des proies a été expliqué pour la Chouette de l'Oural *Strix uralensis* (Lundberg 1981), et peut expliquer mes observations. Pendant les années de faible abondance, la femelle doit quitter le nid pour de longues périodes, ce qui rend la nichée vulnérable aux prédateurs.

L'année 1993 a été également meilleure pour la reproduction dans la région de Lucerne / CH (Birrer 1993a, b). En 1994, le nombre de nichées a diminué comme dans la Broye (Birrer 1994). De plus, en 1993, le nombre de couples n'a pas été supérieur, contrairement au nombre de jeunes à l'envol (Birrer 1993a, 1994).

4.4. DONNEES DIVERSES

J'ai rarement observé des pontes de remplacement dans la zone. Il est cependant probable qu'elles sont la raison du grand nombre de nichées tardives observées (Block & Block 1991). La seule nichée de remplacement a été observée chez un mâle après l'échec de la première reproduction. Celui-ci s'est éloigné de 1 km 500 du premier lieu de reproduction alors que Block & Block (1991) ont observé qu'en général le mâle reste sur le territoire.

J'ai trouvé une femelle qui a pu se reproduire dans sa première année, fait déjà observé chez le mâle (Marks *et al.* 1994). A ma connaissance, cela n'avait jamais été cité auparavant dans la littérature.

4.5. HABITAT

4.5.1. Occupation des nids et des territoires

Sur 24 nids, un seul a été occupé durant deux années. Cette faible fidélité, souvent observée (Glue 1977, Wodniczak 1990, Marks *et al.* 1994), peut être due à la dégradation des nids de corneilles.

La plupart des territoires ont été occupés durant plusieurs années successives comme c'est généralement le cas (Fuchs & Schifferli 1981, Birrer 1993a), alors que neuf ont été occupés seulement à une reprise. Durant les 20 dernières années, la désertion de plusieurs sites peut être attribuée à l'abattage des arbres (T. Blanc comm. pers.), ce qui oblige les couples à retrouver un territoire favorable.

4.5.2. Micro- et macrohabitat

J'ai trouvé que l'habitat de reproduction du Moyen-duc est différent de celui des sites choisis au hasard. La représentation de l'analyse en composantes principales montre que les variables du microhabitat permettent de mieux séparer les sites de nidification des sites choisis au hasard que les variables du macrohabitat. Cela indique que l'habitat directement à proximité du nid est déterminant pour le choix du site, les milieux aux alentours seraient sélectionnés secondairement.

Un résultat inattendu est le fait que les hiboux évitent la proximité de bâtiments.

Les dérangements humains n'en sont vraisemblablement pas la seule cause. En effet, dans une étude sur les modifications du rythme cardiaque, Reindl (1991) montre que les nicheurs ne réagissent pas aux chemins très fréquentés. Le Moyen-duc pourrait éviter les bâtiments pour réduire les risques de prédation. En effet, la Fouine, qui a été souvent suspectée comme prédateur de Moyens-ducs au nid, habite principalement les bâtiments (Lachat-Feller 1993).

J'ai confirmé que les Moyens-ducs nichent à proximité des terrains ouverts (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985), cependant, j'ai trouvé les nids de préférence dans des zones denses. En effet, les sites de nidification sont situés plus souvent sur un conifère et dans des zones où la densité de conifères est plus élevée et la frondaison plus dense que dans les sites choisis au hasard. De même, à 200 m du nid, les surfaces de zones boisées, particulièrement de lisières et de haies et cordons boisés sont plus étendues que celles à 200 m des sites choisis au hasard. Les zones denses peuvent fournir plus de protection, surtout au début de la saison, en limitant l'accès aux rapaces (Bull *et al.* 1989). L'utilisation de forêts denses par les rapaces pour réduire le risque de prédation est également reportée pour l'Epervier d'Europe *Accipiter nisus* et l'Autour des palombes *A. gentilis* (Selas 1996, 1997). Une raison supplémentaire pour nicher dans des boisements denses peut être le bénéfice thermique (Hunter *et al.* 1995, Grubb *et al.* 1997) qui protège des effets négatifs des conditions météorologiques sur la productivité (Steenhof *et al.* 1997). La plupart des études européennes décrivent l'habitat de reproduction du Moyen-duc proche des terrains ouverts (Glue 1977, Birrer 1993a, Danko *et al.* 1994). La nidification dans une végétation dense a principalement été relevée en Amérique du Nord (Craighead & Craighead 1956, Armstrong 1958, Marti 1974, Bull *et al.* 1989, Marks *et al.* 1994), mais est également reportée en Europe (Block & Block 1990, Fronczak & Dombrowski 1991).

Les nids occupés ont été trouvés plus hauts que les nids choisis au hasard. Cela est également observé aux Etats-Unis (Marks 1986). Les hauteurs de nids observées sont fréquemment observées dans la région de la Basse Broye (Beaud 1993) et en Allemagne (Block & Block 1987), alors que d'autres études les situent souvent à des hauteurs inférieures (< 10 m) (Glue 1977, Marks 1986, Henrioux & Henrioux 1995, Tome 1997b). Un arbre plus haut peut être une protection contre les prédateurs terrestres tels que la Fouine. Il peut également favoriser l'accès au nid pour le hibou nicheur (Moorman & Chapman 1996).

La présence de l'eau a été moindre aux sites de nidification qu'à ceux choisis au

hasard, Marks (1986) a observé une relation négative entre le succès de la reproduction des Moyens-ducs et la distance d'un point d'eau, à cause des Ratons laveurs *Procyon lotor* qui se nourrissent en terrain humide. Comme de tels prédateurs ne vivent pas dans ma zone d'étude (Hausser 1995), l'explication peut être liée aux peu de sites dans les cordons boisés, ces derniers longeant souvent un cours d'eau.

D'après Buchanan *et al.* (1995), les hypothèses qui peuvent expliquer la sélection du site de nidification incluent des facteurs associés au bénéfice thermique, à l'optimisation de la recherche de nourriture, ou à une stratégie anti-prédateur. Mes données sont en accord avec l'hypothèse que les sites de nidification sont sélectionnés en partie par une stratégie anti-prédateur, qui est reportée également aux Etats-Unis (Marks 1986, Bull *et al.* 1989). Comme plusieurs auteurs, j'ai souvent observé que la prédation cause des échecs de reproduction (Marks 1986, Block & Block 1987, Bull *et al.* 1989, Tome 1997b). La réduction des risques de prédation est également un facteur important dans la sélection du site de nidification de la Chouette tachetée *Strix occidentalis* (Buchanan *et al.* 1995) et de l'Epervier d'Europe (Selas 1996, 1997).

4.5.3. Relation entre les structures de l'habitat et le nombre de jeunes

Comme Nilsson (1987), je n'ai pas prouvé que le nombre de jeunes à l'envol est influencé par la structure de l'habitat. Il est probable que les facteurs de l'habitat soient secondaires dans ce cas en comparaison aux fluctuations de Campagnols des champs.

4.6. INFLUENCE DE LA CHOUETTE HULOTTE

Aucune différence significative n'a été trouvée entre la distance séparant les nids de Hulotte et Moyens-ducs et celle séparant les nids de Hulotte et site choisi au hasard. De plus, le nombre de jeunes Hiboux moyens-ducs à l'envol n'a pas changé significativement avec la distance d'un nid de Hulotte. Dans la Basse Broye, les nichoirs à Hulottes sont contrôlés deux fois par année. Seulement un Moyen-duc a été trouvé comme proie durant la durée de la présente étude (B. Ducret comm. pers.). La Hulotte comme prédateur du Moyen-duc ne peut donc pas expliquer la régression de ce dernier. Par contre, en Angleterre (Parslow 1967, Cramp 1985) et en Ecosse (Village 1992), les auteurs ont suggéré que l'établissement de la Hulotte réduit les densités de Moyens-

ducs. Mes résultats ne supportent également pas les recherches suédoises (Nilsson 1984) qui montrent que le succès de reproduction du Moyen-duc s'accroît avec la distance d'un nid de Hulotte.

5. UTILISATION DES PERCHOIRS DIURNES

5.1. REGROUPEMENTS

Les dortoirs hivernaux ont compté de deux à 15 hiboux. De telles concentrations sont couramment observées (Wijnandts 1984, Marks *et al.* 1994, Galeotti *et al.* 1997), mais, dans la région, elles ont été supérieures dans le passé (Blanc 1958). Les hiboux se sont principalement regroupés d'octobre à février. Cependant, certains individus sont restés solitaires durant l'hiver, ce qui a déjà été noté chez le Moyen-duc (Marks *et al.* 1994). Cette période, correspondant aux dortoirs hivernaux définitifs (Wijnandts 1984), succède aux premiers regroupements observés en août-septembre. D'après Wijnandts (1984), ces derniers sont probablement formés par des familles. Des analyses génétiques effectuées sur des Moyens-ducs en Italie n'ont pas pu prouver de parenté à l'intérieur d'un même dortoir en février-mars (Galeotti *et al.* 1997). Des analyses semblables n'ont toutefois pas été effectuées en septembre. La désertion des dortoirs a été effective en mars alors qu'elle est souvent reportée en février déjà (Blanc 1958, Wijnandts 1984). L'absence de période solitaire avant la reproduction est révélatrice de la sédentarité du Moyen-duc dans la Basse Broye, comme c'est généralement le cas en Europe centrale (Wijnandts 1984, Galeotti *et al.* 1997). Les couples se sont séparés suite à l'échec de la reproduction, ce qui explique que la majorité des hiboux sont seuls en juin-juillet. Tel n'aurait certainement pas été le cas si la nidification s'était poursuivie.

5.2. UTILISATION DE L'HABITAT

J'ai principalement trouvé les perchoirs diurnes en lisière de forêt, c'est-à-dire à proximité des champs, le terrain de chasse du Moyen-duc (Getz 1961, Glutz von

Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Bosakowski 1984, Wijnandts 1984, Cramp 1985, Marks *et al.* 1994). Ce choix est certainement lié à l'accessibilité des proies.

De plus, en utilisant principalement les plantations de conifères, les Moyens-ducs ont bénéficié du camouflage procuré par la grande densité du feuillage, stratégie déjà connue chez le Petit-duc maculé *Otus asio* (Duguay *et al.* 1997). Ce milieu est favorable à l'espèce dans la plupart des zones étudiées (Armstrong 1958, Lindberg 1978, Bosakowski 1984, Wijnandts 1984, Yeatman-Berthelot & Jarry 1994, Holt 1997). La protection contre les prédateurs peut alors être un deuxième facteur dans le choix de l'habitat.

Ensuite, selon les périodes, certains milieux ont été plus souvent utilisés que d'autres. Le choix devenant dépendant des besoins saisonniers de l'espèce. Le bénéfice thermique peut devenir un critère important pendant la période des dortoirs. En effet, j'ai trouvé la plupart des dortoirs proches des habitations. Contrairement aux observations dans d'autres régions (März 1965, Stiefel & Stiefel 1970, Bruster 1973, Wijnandts 1984), cette situation ne peut pas être expliquée par une adaptation à l'exploitation des proies, le Moyen-duc n'ayant pas capturé plus de proies liées aux habitations en hiver qu'aux autres saisons. Bosakowski (1984) l'explique par une protection contre le vent et la lumière directe du soleil. L'avantage thermique semble également important pour la sélection du site de dortoir de Hiboux des marais *Asio flammeus* (Kinziger 1997). Ce facteur expliquerait également la présence de dortoirs à l'intérieur des forêts. La sélection du site de nidification loin des habitations a été expliquée par un comportement anti-prédateur à l'égard notamment de la fouine. Cette dernière étant principalement nocturne (Lachat-Feller 1993), ce risque est réduit durant la journée.

La rareté des dérangements semble enfin un facteur important pendant la période post-nuptiale. En effet, les sites choisis, tels que les marais (réserve de la Grande Carrière), bénéficient d'une grande tranquillité. Par contre, les habitations n'ont pas servi de perchoir, et les lisières mixtes rarement. Durant cette même période, les Moyens-ducs sont restés plus fidèles au site. La mue intervenant à ce moment (Wijnandts 1984, Cramp 1985) peut être la raison de ce choix, les oiseaux cherchant à économiser de l'énergie.

5.3. FIDELITE AU PERCHOIR DIURNE

Les Moyens-ducs sont restés en moyenne 11.5 jours consécutifs sur le même site. Ils ont été moins fidèles à leur perchoir diurne en période de reproduction, certainement à cause de l'échec de la nidification. Libéré de l'obligation de se percher à proximité du nid, le Moyen-duc a alors souvent changé de site, réduisant ainsi les risques de prédation (Duguay *et al.* 1997). Tout comme aux Etats-Unis (Bosakowski 1984), j'ai trouvé le Moyen-duc fidèle à son perchoir diurne en période de regroupement.

5.4. RÔLE DES DORTOIRS

L'étude du rôle des dortoirs dans la Basse Broye s'est avérée difficile en raison de leur faible stabilité. Tout d'abord, parmi les 11 sites de dortoirs recensés, trois n'ont été occupés que durant un hiver et un est amené à disparaître. Les causes en sont l'aménagement de propriétés ou de places de loisir et le remaniement parcellaire. Ensuite, plusieurs dortoirs ont été désertés durant la période d'hivernage. Les causes sont vraisemblablement la prédation ou les dérangements tels que les travaux forestiers ou les Corneilles noires *Corvus corone* qui houspillent régulièrement les hiboux à la tombée de la nuit. La stabilité des dortoirs est connue pour changer d'un site à l'autre (Bosakowski 1984, Galeotti *et al.* 1997). Dans la Basse Broye, elle semble fortement influencée par les activités humaines.

A l'heure actuelle, trois hypothèses peuvent expliquer le rôle des dortoirs. Elles sont liées à une recherche facilitée de nourriture distribuée en patch (Richner & Heeb 1995).

La première suggère que les dortoirs servent de centres d'information, le rôle dans la protection contre la prédation étant secondaire (Ward & Zahavi 1973). Les individus moins chanceux dans la recherche de nourriture (les subordonnés) peuvent suivre ceux qui ont réussi (les dominants). Cette hypothèse n'explique pas l'avantage qu'ont les dominants à revenir au dortoir pour apporter l'information.

La deuxième hypothèse appelée hypothèse des deux stratégies suggère d'une part un transfert d'information qui avantage les subordonnés, et d'autre part une protection contre les prédateurs pour les dominants qui obtiennent les positions centrales du dortoir.

Une telle stratégie anti-prédateur serait favorable aux Moyens-ducs, leur promiscuité les rendant vulnérables à la prédation (Ward & Zahavi 1973). Le transfert de l'information a déjà été observé chez le Busard des roseaux *Circus cyaneus* (Bosakowski & Smith 1996). Il pourrait expliquer la présence de l'Effraie des clochers dans un dortoir de Moyens-ducs. En effet, les deux espèces utilisant des terrains de chasse similaires peuvent bénéficier de l'association (Ward & Zahavi 1973, De Bruijn 1994). La présence de l'Effraie dans un dortoir de Moyens-ducs a été reportée à une reprise (Cramp 1985). Celle du Hibou des marais *Asio flammeus* est plus courante, dans les régions où les deux espèces hivernent (März 1965, Marks *et al.* 1994).

La troisième hypothèse suggère que les dortoirs sont des centres de recrutement pour chasser en groupe (Evans 1982, Richner & Heeb 1995). Elle expliquerait les parades au dortoir observées le soir et le matin, cependant, la chasse en groupe n'est pas connue chez le Moyen-duc.

6. COMPORTEMENT NOCTURNE

6.1. NOMBRE DE HIBOUX SUIVIS

Sur 23 hiboux équipés d'un émetteur, seuls 14 ont été suivis suffisamment longtemps pour permettre des analyses. La perte de réception des signaux des émetteurs reste souvent inexpliquée. Cependant, vu leur faible portée et la vitesse élevée de déplacement des Moyens-ducs, il est probable que les hiboux étaient sortis de la zone de réception. Cela démontre les limites de la technique de la télémétrie appliquée sur cette espèce.

6.2. DOMAINES VITAUX

6.2.1. Dimension et structure

La taille des domaines vitaux n'a pas été significativement différente selon la méthode d'estimation. La méthode du polygone convexe minimum 100 % permet de comparer mes résultats avec ceux d'autres études. J'ai estimé la surface moyenne à

979.9 ha, elle est intermédiaire par rapport aux données citées dans la littérature. Aux Pays-Bas, les domaines vitaux moyens estimés à partir de cinq hiboux ont été de 2 025 ha (Wijnandts 1984). En Italie, ils sont de dimensions inférieures: de 2.55 à 949.3 ha (Galeotti *et al.* 1995).

Wijnandts (1984) a mesuré la plus grande distance du perchoir diurne à une extrémité du domaine vital. Son résultat est du même ordre de grandeur que la plus grande distance que j'ai mesurée d'un bout à l'autre du domaine vital.

L'aire nodale a été de 298.9 ha. Cette surface couvre une faible proportion du domaine vital et indique que la plupart de la zone a été faiblement utilisée. De plus, elle n'est pas toujours centrée dans le domaine et la représentation de kernel 95 % met en évidence plusieurs zones. Ces observations montrent que le Moyen-duc n'utilise pas son domaine vital de façon homogène. Les reproducteurs mis à part, l'aire nodale n'a compris le perchoir diurne que dans trois cas, les hiboux ne se perchent donc pas obligatoirement de jour à proximité de leur terrain de chasse habituel. Au contraire, parmi les huit reproducteurs, six ont souvent été localisés près du nid.

6.2.2. Variations individuelles

Une grande différence individuelle a été observée. Elle ne dépend que faiblement du nombre de localisations. La taille des domaines vitaux de rapaces est connue pour être influencée par plusieurs facteurs individuels et environnementaux (Marquiss & Newton 1981, Newton 1986). (1) Quelques unes de mes observations supportent l'hypothèse que la taille des domaines vitaux varie avec le statut de l'oiseau. Pendant la saison de reproduction, les femelles ont occupé des zones réduites à la périphérie du nid, ce qui est en accord avec Craig *et al.* (1988). Le plus grand domaine vital a été mesuré chez une femelle dans sa première année (H16). Son comportement rappelle celui des rapaces en dispersion (Belthoff *et al.* 1993). Ce hibou est retourné à proximité de son lieu de naissance pour se reproduire, ce qui a déjà été observé chez les jeunes individus d'autres espèces (Watson 1986, Walls & Kenward 1995). (2) Une plus grande accessibilité des proies peut induire une baisse de la taille des domaines vitaux (Kenward 1982, Zabel *et al.* 1995, Marzluff *et al.* 1997). Cela pourrait expliquer pourquoi j'ai observé que huit domaines vitaux sont devenus continuellement plus grand. En effet, comme le Moyen-duc traque des populations de Campagnols des champs distribués en patch (Goszczynski 1981), il est forcé d'exploiter de nouveaux terrains de chasse. Malheureusement, j'ai

suivi tardivement les hiboux pendant l'année de pic en 1993 et les données ne peuvent pas montrer de différence avec celles des périodes de faible abondance. (3) La quantité d'habitats appropriés à la chasse du Moyen-duc est connue pour influencer la taille des domaines vitaux des rapaces (Marquiss & Newton 1981, Newton 1986, Babcock 1995, Redpaths 1995). Les surfaces couvertes par les domaines vitaux de Moyens-ducs ont été trouvées positivement corrélées à la quantité de bâtiments. Cela peut être lié à la réduction du risque de prédation tout comme pour la sélection du site de nidification. Aucune autre relation n'a été trouvée entre la surface d'autres milieux et la taille des domaines vitaux. Leur disponibilité variant faiblement selon les domaines vitaux peut en être la raison (Zabel *et al.* 1995).

6.3. UTILISATION DE L'HABITAT

Parmi les hiboux suivis, 11 ont sélectionné leur terrain de chasse par rapport à la disponibilité des différents milieux. Il est intéressant de constater que ces 11 individus ont tous évité les champs dépourvus d'arbres au profit des zones boisées en bordure telles que les lisières de forêts, les haies et les bosquets.

Jusqu'à présent, les études basées sur des observations visuelles et des analyses de régimes alimentaires, avaient démontré que les Moyens-ducs chassaient en terrain ouvert (Getz 1961, Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mikkola 1983, Cramp 1985, Marks *et al.* 1994). Aux Etats-Unis, deux couples nicheurs suivis par radio-pistage, ont souvent utilisé des terrains ouverts buissonnant (Craig *et al.* 1988). Dans ces travaux de référence, les zones ouvertes sont définies comme des zones non boisées. Mes analyses considérant des milieux plus détaillés montrent que le Moyen-duc chasse en milieu semi-ouvert qui rappelle le milieu bocager.

Les résultats obtenus en considérant les proportions des milieux dans les domaines vitaux et dans la zone d'étude sont similaires. Cela est compréhensible puisque la disponibilité des différents milieux est semblable dans les deux analyses.

6.4. ACTIVITE

6.4.1. Période d'activité nocturne

L'activité a été enregistrée après le coucher du soleil et avant le lever, ce qui supporte le comportement essentiellement nocturne du Moyen-duc (Glass 1971, Moritz 1979, Wijnandts 1984, Marks *et al.* 1994). En effet, ce hibou peut localiser sa proie dans l'obscurité totale (Marti 1974). Les vols de jour sont rarement relatés chez l'espèce (Glue & Hammond 1974, Cramp 1985), et peuvent être le cas d'oiseaux dérangés et forcés de quitter leur perchoir diurne (Moritz 1979).

6.4.2. Périodes de vol

Les Moyens-ducs sont la plupart du temps posés lors des pointages nocturnes, ce qui est en accord avec Wijnandts (1984). Ces résultats sont en faveur d'un comportement de chasse à l'affût. Cependant, plusieurs auteurs ont observé des individus chasser au vol (Glue & Hammond 1974, Marks *et al.* 1994). La chasse à l'affût est commune chez les rapaces (Kenward 1982, Watson 1986, Plumpton & Andersen 1997), et peut expliquer la prédominance de l'utilisation des zones boisées par les Moyens-ducs. J'ai observé que l'activité de vol a lieu également plus qu'attendu le long de ces milieux. Suivant ce mode de chasse, le hibou utilise le vol soit suite à une capture depuis un perchoir soit pour changer de place après une tentative de capture (Forbes & Warner 1974).

Au printemps, en été et en hiver, les vols ont été enregistrés tout au long de la nuit, ce qui est en accord avec les recherches de Craig *et al.* (1988). L'activité de vol a varié selon les saisons. La faible pause autour de minuit suggérée dans d'autres études (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Wijnandts 1984) a été enregistrée en automne seulement.

Les conditions météorologiques ont influencé l'activité de vol, alors que, dans une étude sur deux couples nicheurs, elles n'ont pas changé la distance parcourue chaque nuit (Craig *et al.* 1988). Comme Wijnandts (1984), j'ai trouvé que l'activité de vol est réduite en cas de précipitations et de brouillard. Le vent l'a limitée au printemps et en été, et l'a favorisée en hiver. Pendant les saisons chaudes, des vents violents peuvent perturber le vol (Glass 1971). A ce moment de l'année, ils sont souvent de courte durée, alors que pendant l'hiver, les longues périodes de vent peuvent forcer l'oiseau à se déplacer plus souvent ou à chasser en vol.

CHAPITRE 6: SYNTHESE

1. ETUDIER LE MOYEN-DUC ...

L'étude du Moyen-duc dans la Basse Broye s'est heurtée à plusieurs problèmes. (1) Le Moyen-duc dépend du Campagnol des champs, sa proie principale. J'ai eu la chance de suivre la population durant une année de forte abondance de ce rongeur, événement aujourd'hui rare! Cependant, plusieurs années de telles abondances auraient été bénéfiques. (2) La situation élevée des nids dans les arbres a rendu leur découverte difficile et tous n'ont pas été trouvés. Ce problème ne paraissait pourtant pas important dans la littérature. (3) L'usage de la télémétrie sur cette espèce n'est pas courant. Cette technique s'est heurté au problème de la vitesse de déplacement du Moyen-duc et de la faible portée des émetteurs. Plusieurs hiboux ont ainsi été perdus, probablement pour s'être trop éloignés de la zone en l'espace d'un jour seulement.

Malgré ces problèmes, les données sur la biologie de l'espèce ont pu être complétées et certaines exigences ont été mises en évidence. Leur synthèse permet d'émettre des hypothèses sur les causes de régression du Moyen-duc, probablement proches de la réalité. Cependant, et principalement en raison des inconvénients mentionnés, certaines recherches auraient été souhaitables, mais se sont révélées trop longues pour être ajoutées à la présente étude. Elles pourraient faire l'objet d'un projet futur! Ainsi, des piégeages de rongeurs à différents emplacements dans les domaines vitaux auraient permis de tester si les terrains de chasse étaient choisis en fonction de la répartition des proies. De même, la pose de perchoirs dans les champs dépourvus d'arbres aurait permis de connaître si ces terrains jusque là évités seraient alors plus souvent utilisés, une perspective importante pour la protection du hibou.

2. LA COMPOSITION DU REGIME ALIMENTAIRE ET LA REPRODUCTION SONT-ELLES INFLUENCEES PAR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE PROIES ?

Dans leur définition, Andersson et Erlinge (1977) ont classé les rapaces comme généralistes résidents ou spécialistes nomades. Des études plus récentes ont montré que ces deux classifications sont jointes par un gradient de la stratégie alimentaire des rapaces (Erlinge *et al.* 1983, Korpimäki & Nordahl 1989, Jedrzejewski *et al.* 1994).

Plusieurs de mes observations indiquent que le Moyen-duc est un spécialiste de Campagnols des champs dans la région de la Basse Broye. (1) La variation annuelle de l'abondance de ce rongeur n'affecte pas ses habitudes alimentaires. (2) La composition du régime varie selon les saisons mais la consommation de Campagnols des champs n'est que peu réduite au printemps, la faculté du Moyen-duc à se nourrir de proies alternatives étant réduite. (3) Le nombre de jeunes Moyens-ducs à l'envol dépend des Campagnols des champs.

Cependant, dans les régions, où les *Microtus* manquent, le Moyen-duc se nourrit principalement d'autres proies: mulots (Hillis *et al.* 1988), oiseaux (Hartley 1947), Souris grises *Mus musculus* (Delgado *et al.* 1986). Dans la Basse Broye, le Campagnol des champs est le rongeur le plus abondant en terrain ouvert.

D'une manière générale, le Moyen-duc semble spécialisé sur les rongeurs de terrain ouvert, soit le Campagnol des champs dans la région de la Basse Broye. Comme l'indiquent les densités annuelles relativement constantes de couples présents sur leur territoire, l'espèce est sédentaire dans la région.

3. QUELS SONT LES MILIEUX DECISIFS POUR LE CHOIX ET L'UTILISATION DE L'HABITAT ?

3.1. UTILISATION DU TERRAIN AGRICOLE

De jour, j'ai trouvé que le Moyen-duc se perche principalement en lisière, c'est-à-dire proche des terrains ouverts. La nuit, il sélectionne son terrain de chasse par rapport aux disponibilités des différents milieux. L'accessibilité ou l'abondance du Campagnol des champs détermine certainement son choix. Ainsi, il préfère chasser le long des lisières et des haies, alors qu'il évite les champs dépourvus d'arbres. Les observations relatives à son activité de vol indiquent que le Moyen-duc adopte une stratégie de chasse à l'affût depuis un perchoir. L'agriculture intensive et les améliorations foncières ont entraîné l'abattage d'arbres dans les domaines cultivés, limitant les possibilités de chasse. Ces vastes surfaces ne sont de ce fait que partiellement utilisées.

3.2. UN COMPORTEMENT ANTI-PREDATEUR ?

Dans la sélection du site de nidification, le Moyen-duc utilise des milieux qui lui confèrent un bon camouflage. J'ai trouvé les nids de préférence dans des milieux denses et sur des conifères, limitant ainsi la visibilité aux rapaces, principalement en début de saison. Les perchoirs diurnes sont également souvent des conifères. De plus, les sites de nidification sont généralement éloignés des bâtiments, habitat de la Fouine, un prédateur commun dans la région. De même, la surface des domaines vitaux des hiboux suivis par radio-pistage est inversement proportionnelle aux surfaces de bâtiments qui sont un milieu également évité comme terrain de chasse.

L'examen de cadavres indique que la prédation est une cause importante de mortalité. Les reprises de bagues de Moyens-ducs étant rares dans la région, les chocs contre véhicules sont probablement une cause moins courante.

Du fait de ces observations, il paraît logique que le Moyen-duc cherche à éviter les risques de prédation. Chez les rapaces, ce mode de sélection de l'habitat de reproduction est d'ailleurs courant (Buchanan *et al.* 1995, Selas 1996, 1997).

4. CAUSES DE REGRESSION

Mes résultats indiquent que, dans la Basse Broye, le Moyen-duc est spécialiste du Campagnol des champs. Ces derniers sont plus nombreux dans les prairies naturelles que dans les cultures (Ryszkowski *et al.* 1973, Newton 1979). Dans la Broye, pendant les 30 dernières années, les zones de prairies naturelles ont régressé pour atteindre la moitié de la surface qu'elles ont représentée jadis (données de l'Office fédéral de la statistique). Au contraire, les céréales et le maïs ont augmenté. En conséquence, il est probable que les densités de Campagnols des champs aient parallèlement décliné. La spécialisation du Moyen-duc sur une population de rongeurs en régression peut alors en partie expliquer le déclin du Moyen-duc dans la Basse Broye.

Les Moyens-ducs suivis par radio-pistage ont sélectionné leur terrain de chasse. Ils préfèrent les haies, lisières et petits bois qui rappellent un habitat bocager aujourd'hui absent dans la Basse Broye. En effet, comme conséquence de l'agriculture intensive et des remaniements parcellaires, ces milieux ont été fortement réduits. L'intensification de l'agriculture est le facteur le plus souvent relevé dans la raréfaction des espèces d'oiseaux (O'Connor & Shrubbs 1990). Il est également souvent mentionné comme cause probable de régression du Hibou moyen-duc (Illner 1988, Bosakowski *et al.* 1989, Beaud 1993)

La prédation cause l'échec de nombreux nids et est probablement une cause importante de mortalité. Parmi les prédateurs du Moyen-duc, l'Autour des Palombes a fortement augmenté depuis la dernière décennie (Jeanmonod 1993a, Oggier & Bühler 1998). La densité de Buses variables n'a que peu changé (Jeanmonod 1993b), alors que peu d'informations sont disponibles pour la Fouine.

En réponse à la lutte contre la prédation, les sites de nidification sont localisés de préférence dans des lisières denses. Or, ces habitats peuvent manquer de nids de corvidés, dans lesquels niche le Moyen-duc. En effet, lors de la recherche de sites favorables à la reproduction pour l'étude de la sélection des sites de nidification, la plupart des nids choisis au hasard sont le long de cordons boisés. Rares sont les nids trouvés le long de lisières. Le manque de nids dans des endroits préférés par le Moyen-duc a déjà été relevé ailleurs (Glue 1977). Cela peut être particulièrement crucial les années de forte abondance de Campagnols des champs puisque les couples sont plus nombreux et la demande en nids disponibles plus importante (Block & Block 1990).

La Chouette hulotte n'entre probablement pas en compétition avec le Moyen-duc

dans la Basse Broye. En effet, sa proximité n'a pas influencé ni la sélection du site de nidification, ni le nombre de jeunes produits. De plus, ses effectifs nicheurs n'ont pas augmenté (Ducret comm. pers.).

5. MESURES DE PROTECTION

D'après les réflexions précédentes, la protection du Moyen-duc dans la Basse Broye doit commencer par la conservation de l'habitat du Campagnol des champs, soit les prairies naturelles. Les dispositions actuelles au sein de la politique agricole (Ordonnance sur les contributions écologiques: OCEco) favorisent les jachères et prairies extensives, ce qui pourrait permettre au campagnol d'accroître ses effectifs. Ces mesures comprennent également l'implantation d'un réseau de haies et bosquets, milieux utilisés comme terrain de chasse par le Moyen-duc.

La création de nouveaux sites de nidification favorables dépend de la gestion forestière. Je recommanderais de conserver un nombre suffisant d'environ 75 % de conifères le long de la lisière de forêt sur une longueur approximative de 40 m afin de conférer le camouflage nécessaire au Moyen-duc.

Des études antérieures ont montré que les Moyens-ducs utilisent avec succès des nids artificiels (Hartung & Pessner 1986, Garner 1991, Garner & Milne 1997). L'installation de nids artificiels sous forme de corbeilles en osier, où des nids naturels manquent (Holt 1997), est à mon avis la prochaine étape pour le rétablissement du Moyen-duc dans cette zone.

6. CONCLUSION

Les causes de régression ont été déduites d'après les exigences de l'espèce. Cependant, seul l'effet positif des mesures de protection pourrait vérifier ces hypothèses. A la fin de cette thèse, onze corbeilles en osier ont été mises à disposition des nicheurs dans des milieux respectant les exigences de l'espèce. Leur efficacité se révélera à long terme, un beau projet d'avenir !

CHAPITRE 7: RESUME

1. Résumé

Cette étude a été réalisée suite à la régression observée chez le Hibou moyen-duc *Asio otus*. Le travail a consisté à compléter les données sur l'écologie de l'espèce en Suisse dans une région d'agriculture intensive: la Basse Broye. Le but est de préciser ses exigences et de présenter quelques moyens de protection.

Les données ont été récoltées de mars 1992 à décembre 1996. Durant ces cinq années, 43 adultes et 48 jeunes ont été capturés. Sur les 89 hiboux bagués, seuls deux ont été recapturés, deux ont été trouvés morts sur la route, et un a été capturé par un rapace. La cause principale de mortalité est certainement la prédation.

Les variations du régime alimentaire et de la reproduction ont été comparées avec l'abondance du Campagnol des champs *Microtus arvalis*, cette proie représentant 75.2 % des espèces trouvées dans les pelotes de réjection. Ainsi, la variation saisonnière de la composition du régime alimentaire ne peut pas être expliquée par les fluctuations de l'abondance de Campagnols des champs, mais est probablement due aux changements d'accessibilité des proies lorsque la végétation devient élevée. La proie alternative la plus importante est le Campagnol terrestre *Arvicola terrestris*. Ces résultats sont en accord avec les données d'Europe centrale.

Sur les 100 km² de la zone d'étude, de 14 à 28 couples ont été recensés par l'écoute des parades nuptiales. De 10 à 15 nids ont été occupés selon les années. Le nombre de jeunes à l'envol par nichée réussie a varié de 2 à 3.8. C'est en 1993 que les maxima ont été observés, cette année étant également marquée par le pic de concentration de Campagnols des champs. Le nombre de jeunes Moyens-ducs à l'envol est significativement positivement corrélé avec cette abondance, ce qui n'est pas le cas du nombre d'adultes sur les territoires. Ces résultats sont similaires aux observations du nord-ouest de l'Europe et du sud de la Suède.

Dans son comportement de recherche de nourriture et de reproduction, le Moyen-duc agit comme un spécialiste de Campagnols des champs dans la Basse Broye.

L'effet des variables de l'habitat sur la sélection du site de nidification et sur le nombre de jeunes à l'envol a été étudié sur 38 sites. Pour déterminer si le choix du site

dépend de l'habitat, les variables des sites de nidification ont été comparées à celles des sites non occupés sélectionnés au hasard. Les Moyens-ducs ont évité les bâtiments. Ils ont par contre occupé de préférence les lisières de forêt denses, avec une frondaison importante et une forte présence de conifères. Le nombre de jeunes à l'envol n'a pas varié selon l'abondance de différents habitats.

Vingt-trois adultes ont été équipés d'un émetteur puis suivis par radio-pistage. Des résultats suffisants sur 14 d'entre eux permettent d'étudier l'utilisation de l'habitat et les activités de vol. Le domaine vital moyen a été estimé à 980 ha. Les superficies individuelles varient et sont significativement négativement corrélées aux surfaces de bâtiments. Les Moyens-ducs ont sélectionné leur terrain de chasse. Les terrains ouverts sans arbres ont été évités par rapport à leur disponibilité dans les domaines vitaux et dans la zone d'étude. En contre partie, les zones boisées bordant les champs ont été préférées. Cela est en accord avec les résultats sur l'activité de vol qui suggèrent que les Moyens-ducs chassent principalement à l'affût.

Sur les individus équipés d'un émetteur, le choix des perchoirs diurnes et le degré de fidélité sont comparés selon les différentes périodes. A toutes saisons, le choix du perchoir diurne semble dépendre de deux facteurs: l'accessibilité des proies et la protection contre les prédateurs, comme l'indiquent les situations en lisière de forêts mixtes ou dans des plantations de conifères. Cependant, certains milieux sont plus souvent occupés à certaines saisons qu'à d'autres, ce qui est probablement expliqué par les besoins différents du hibou durant ces périodes.

Cette étude démontre l'importance des Campagnols des champs pour la conservation du Hibou moyen-duc dans la plaine de la Basse Broye. Les mesures de protection tiennent donc avant tout compte de la disponibilité de cette proie. De plus, les résultats relatifs à la sélection du site de nidification suggèrent que le Moyen-duc adopte une stratégie anti-prédateur. Ce comportement peut également expliquer la variation de la taille des domaines vitaux et la sélection des perchoirs diurnes. Dans ce sens, je propose de favoriser la reproduction dans des zones camouflées avec la pose éventuelle de nids artificiels dans des emplacements où les nids de corneilles manquent.

2. Summary

This study describes the ecology of the Long-eared Owl *Asio otus* in Switzerland, in an agricultural area. Because of its decline in many areas, the aims of this work were to precise the species requirements and to propose some management tools.

Field work was conducted from March 1992 to December 1996. During this time, 43 adults and 48 youngs were trapped. Among the 89 birds fitted with a leg ring, only two were recaptured, two were found dead on the road, and one was captured by a raptor.

Diet and reproduction variations were compared with the abundance of Common Voles *Microtus arvalis*, which account for 75.2 % of the Long-eared Owl's prey found in pellets. The seasonal variation in the diet composition cannot be explained by the fluctuation of Common Vole abundance but it is likely caused by a change in prey accessibility. Water Voles *Arvicola terrestris* were found to be the most important alternative prey. These results are in accordance with data from central Europe.

Fourteen to 28 breeding pairs were surveyed in the 100 km² study area. From 10 to 15 nests were occupied depending on years. The number of fledglings per successful nest varied from two to 3.8. 1993 was the most productive year, and was also the peak year of Common Voles. The number of fledglings was significantly positively correlated with the abundance of voles, whereas adults abundance was relatively stable. This result is similar to the observations of northwestern Europe and southern Sweden.

Foraging behaviours and reproductive outputs indicate that the Long-eared Owl acts as a Common Vole specialist. Open-field rodents may generally influence these observations in areas where Common Voles miss.

The effect of habitat variables on nest site selection and number of fledglings raised is explored at 38 sites. To assess whether site choice depends on habitat, habitat variables at nest sites are compared with those at random sites. Long-eared Owls avoided buildings. They occupied sites with denser forest edges, greater canopy cover, and with more conifers than random sites. The number of fledglings did not vary with habitat variables.

Twenty-three Long-eared Owls were fitted with a transmitter and were radiotracked. Enough data were collected on 14 of them in order to investigate home-

range use and hunting activity. The average home range size is 980 ha. Individual home ranges are found to vary in size, which is significantly negatively correlated with the amount of inhabited areas. Long-eared Owls select their hunting habitats. They use open fields without trees less than expected according to their availability, whereas they prefer wooded areas bordering on fields. This is in accordance with results on flight activity which suggest that Long-eared Owls hunt mainly from a perch.

Habitat at diurnal roost sites and site fidelity of birds fitted with a transmitter were described among periods. All year round, roost sites might be selected over prey accessibility and limitation of predation risk. Indeed, most of the roosts are along forest edges or in conifer plantations. However, site selection was different among seasons depending on the species requirements.

This study demonstrates the importance of Common Voles for the conservation of the Long-eared Owl in Basse Broye area. So protection measures should take into account the disponibility of the predominant prey. In addition, results on nest-site selection suggest that the Long-eared Owl might select its nesting habitat as part of an antipredator strategy. This behaviour can also explain the home-range size variation and the selection of roost sites. Implications for the conservation of the species thus include the management of breeding sites with possible set-up of artificial nests.

CHAPITRE 8 : BIBLIOGRAPHIE

- ALLDREDGE, J. R. & J. T. RATTI (1986). Comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *J. Wildl. Manage.* 50: 157-165.
- ALLENSTEIN, H. (1991). Zählprogramm zu Todesursachen von Waldohreulen (*Asio otus*). *Ornith. Mitteil.* 43: 246-251.
- ANDERSSON, M. & S. ERLINGE (1977). Influence of predation on rodent populations. *Oikos* 29: 591-597.
- ANTONIAZZA, M. (1979). Les oiseaux nicheurs des marais non-boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel. Travail de Licence, Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- ARAUJO, J., J. M. REY, A. LANDIN & A. MORENO (1974). Contribucion al estudio del Buho chico (*Asio otus*) en Espana. *Ardeola* 19: 397-428.
- ARMSTRONG, W. H. (1958). Nesting and food habits of the Long-eared Owl in Michigan. *Michigan State University Museum Publications* 1: 61-96.
- BABCOCK, K. W. (1995). Home range and habitat use of breeding Swainson's Hawks in the Sacramento valley of California. *J. Raptor Res.* 29: 193-197.
- BAUDVIN, H., J. C. GENOT & Y. MULLER (1991). Les rapaces nocturnes. Sang de la terre. Paris.
- BEAUD, M. (1993). Hibou moyen-duc. In Cercle Ornithologique de Fribourg ed.: Atlas des Oiseaux nicheurs du canton de Fribourg et de la Broye vaudoise pp. 158-159. Fribourg.
- BELTHOFF, J. R., E. J. SPARKS & G. RITCHISON (1993). Home ranges of adult and juvenile Eastern Screech-Owls: size, seasonal variation and extent of overlap. *J. Raptor Res.* 27: 8-15.
- BIBER, J. P. & P. SCHMID (1987). Magenanalysen bei Greivögeln (Falconiformes) und Eulen (Strigiformes) aus dem Kanton Bern. *Jahrb. Naturhist. Mus. Bern* 9: 159-173.
- BIRRER, S. (1993a). Bestand und Bruterfolg der Waldohreule *Asio otus* im Luzerner Mittelland, 1989-1992. *Orn. Beob.* 90: 189-200.
- BIRRER, S. (1993b). Waldohreulen Sursee und Umgebung 1993. Rapport annuel. Sempach.
- BIRRER, S. (1994). Waldohreulen Sursee und Umgebung 1994. Rapport annuel. Sempach.
- BLANC, T. (1958). Rassemblements de Hiboux moyens-ducs. *Nos Oiseaux* 24: 322.

- BLOCK, B. & P. BLOCK (1987). Zu einigen den Brutbestand und die Reproduktion der Waldohreule (*Asio otus*) beeinflussenden Faktoren. *Populationsökologie Greifvogel und Eulenarten* 1: 385-398.
- BLOCK, B. & P. BLOCK (1990). Zur Brutbiologie und Oekologie der Waldohreule (*Asio otus*). *Vogel und Umwelt* 6: 29-37.
- BLOCK, B. & P. BLOCK (1991). Nidification et comportement reproducteur du Hibou moyen-duc, *Asio otus*. In Juillard, M. et al. eds: Rapaces nocturnes. Actes du 30e colloque interrégional d'ornithologie Porrentruy (Suisse) pp. 73-82. Nos Oiseaux, Prangins.
- BOSAKOWSKI, T. (1984). Roost selection and behavior of the Long-eared Owl (*Asio otus*) wintering in New Jersey. *Raptor Res.* 18 : 137-142.
- BOSAKOWSKI, T., R. KANE & D. G. SMITH (1989). Decline of the Long-eared Owl in New Jersey. *Wilson Bull.* 101: 481-485.
- BOSAKOWSKI, T. & D. G. SMITH (1996). Group hunting forays of wintering Northern Harriers, *Circus cyaneus*: an adaptation of juveniles ? *The Canadian Field-Naturalist* 110 : 310-313.
- BÄRUNING, C. (1991). Verhaltensweisen von Waldohreulen *Asio otus* am Schlafplatz. *Vogelkundeliche Berichte* 23 : 20-24.
- BRUSTER, K. H. (1973). Brut-, Wintervorkommen und Nahrung der Waldohreule (*Asio otus*) im Hamburger Raum. *Hamb. Avif. Beitr.* 11: 59-83.
- BUB, H. (1991). Bird trapping and bird banding. Cornell Univ. Press; Ithaca, NY U.S.A.
- BUCHANAN, J. B., L. L. IRWIN & E. L. MCCUTCHEN (1995). Within-stand nest site selection by spotted owls in the eastern Washington Cascades. *J. Wildl. Manage.* 59: 301-310.
- BULL, E. L., A. L. WRIGHT, & M. G. HENJUM (1989). Nesting and diet of Long-eared Owls in conifer forests, Oregon. *The Condor* 91: 901-912.
- BURT, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.* 24: 346-352.
- BYERS, C. R., R. K. STEINHORST & P. R. KRAUSMAN (1984). Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 48 : 1050-1053.
- CHALINE, J., H. BAUDVIN, D. JAMMOT & M. C. SAINT-GIRONS (1974). Les proies des rapaces. Doin, Paris.
- CRAIG, E. H., T. H. CRAIG & L. R. POWERS (1988). Activity patterns and home-range use of nesting Long-eared Owls. *Wilson Bull.* 100: 204-213.

- CRAIGHEAD, J. J. & F. C. CRAIGHEAD JR. (1956). Hawks, owls and wildlife. Stackpole Co., Harrisburg, Pennsylvania, USA.
- CRAMP, S. (1985). The Birds of Western Palearctic, vol. IV. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- CUISIN, J. (1988). Le Jean Le Blanc. Bulletin du Centre d'Etudes Ornithologiques de Bourgogne 26 and 27, Dijon, France.
- DANKO, S., T. DIVIS, J. DVORSKA, M. DVORSKY, J. CHAVKO, D. KARASKA, B. KLOUBEC, P. KURKA, H. MATUSIK, L. PESKE, L. SCHRÖPFER & R. VACIK (1994). The state of knowledge of breeding numbers of birds of prey (*Falconiformes*) and owls (*Strigiformes*) in the Czech and Slovak republics as of 1990 and their population trends in 1970-1990. *Buteo* 6: 1-89.
- DE BRUIJN, O. (1994). Population ecology and conservation of the Barn owl *Tyto alba* in farmland habitats in Liemers and Achterhoek (The Netherlands). *Ardea* 82 : 1-109.
- DEGN, H. J. (1976). An analysis of pellets from the Long-eared Owl (*Asio otus* L.) in Funen. *Flora og Fauna* 82: 59-64.
- DELGADO, G., V. QUILIS, A. MARTIN & K. EMMERSON (1986). Alimentacion del Buho chico (*Asio otus*) en la isla de Tenerife y analisis comparativo con la dieta de *Tyto alba*. *Acta vertebrata* 13: 87-93.
- DEPPE, H. J. (1979). Zur Ernährung der Waldohreule (*Asio otus*) auf den nordfriesischen Inseln Föhr und Amrum. *Angewandte Ornithologie* 5: 128-140.
- DIXON, K. R. & J. A. CHAPMAN (1980). Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology* 61: 1040-1044.
- DUGUAY, T. A., G. RITCHISON & J. P. DUGUAY (1997). The winter roosting behavior of eastern Screech-owls in central Kentucky. *J. Raptor Res.* 31 : 260-266.
- ERLINGE, S., G. GÖRANSSON, L. HANSSON, G. HÖGSTEDT, O. LIBERG, I. N. NILSSON, T. NILSSON, T. VON SCHANTZ & M. SYLVEN (1983). Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos* 40: 36-52.
- EVANS, R. M. (1982). Foraging flock recruitment at a black-billed gull colony : implications for the information center hypothesis. *Auk* 99 : 24-30.
- FORBES, J. E. & D. W. WARNER (1974). Behavior of a radio-tagged Saw-Whet Owl. *Auk* 91: 783-795.
- FRONCZAK, J. & A. DOMBROWSKI (1991). Owls *Strigiformes* in an agricultural and forest landscape of South Podlasie Lowland (Eastern Poland). *Acta Ornithologica* 26: 55-61.

- FUCHS, E. & L. SCHIFFERLI (1981). Sommerbestand von Waldkauz *Strix aluco* und Waldohreule *Asio otus* im aargauischen Reusstal. *Orn. Beob.* 78: 87-91.
- GALEOTTI, P. & L. CANOVA (1994). Winter diet of Long-eared Owls (*Asio otus*) in the Po Plain (Northern Italy). *J. Raptor Res.* 28 : 265-268.
- GALEOTTI, P., A. PILASTRO, G. TAVECCHIA, A. BONETTI & L. CONGIU (1997). Genetic similarity in long-eared owl communal winter roosts: a DNA fingerprinting study. *Molec. Ecol.* 6: 429-435.
- GALEOTTI, P., G. TAVECCHIA, A. BONETTI & G. AMATO (1995). Esperienze di radio-tracking sul Gufo comune (*Asio otus*) nella Padania centrale. *Suppl. Ric. Biol. Selvaggina* 23 : 151-155.
- GARNER, D. (1991). A basketful of owls. *BTO News* 172: 13.
- GARNER, D. J. & MILNE, B. S. (1997). A study of the Long-eared Owl *Asio otus* using wicker nesting baskets. *Bird Study* 45: 62-67.
- GÉROUDET, P. (1957). Les Passereaux. Vol III: Des pouillots aux moineaux. Delachaux et Niestlé S. A., Neuchâtel, Paris.
- GÉROUDET, P. (1961). Les Passereaux. Vol I: Du coucou aux corvidés. Delachaux et Niestlé S. A., Neuchâtel, Paris.
- GÉROUDET, P. (1963). Les Passereaux. Vol II: Des mésanges aux fauvettes. Delachaux et Niestlé S. A., Neuchâtel, Paris.
- GETZ, L. L. (1961). Hunting areas of the Long-eared Owl. *Wilson Bull.* 73: 79-82.
- GLASS, M. L. (1971). Some remarks on the evening departure during winter of the Long-eared Owl (*Asio otus*). *Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift* 65: 173-179.
- GLUE, D. E. (1977). Breeding biology of Long-eared Owls. *Br. Birds* 70: 318-331.
- GLUE, D. E. & G. J. HAMMOND (1974). Feeding ecology of the Long-eared Owl in Britain and Ireland. *Br. Birds* 67: 361-367.
- GLUE, D. E. & I. N. NILSSON (1997). Long-eared Owl. In Hagemeyer, E. J. M. & M. J. Blair eds: The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance pp. 416-417. T & A. D. Poyser, London.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1980). Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 9 : Strigiformes. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, Germany.
- GOSZCZYNSKI, J. (1981). Comparative analysis of food of owls in agroecosystems. *Ekologia Polska* 29: 431-439.

- GRATIER M. & L. BARDET (1980). Les sols du plateau vaudois. *Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*.
- GRUBB, T. G., J. L. GANEY & S. R. MASEK (1997). Canopy closure around nest sites of mexican spotted owls in northcentral Arizona. *J. Wildl. Manage.* 61: 336-342.
- HAGEN, Y. (1965). The food, population fluctuations and ecology of the Long-eared Owl (*Asio otus* (L.)) in Norway. *Meddelelser Fra Statens Viltundersoekelser* 2: 3-38.
- HANSSON, L. & H. HENTTONEN (1985). Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 67: 394-402.
- HARRIS, S., W. J. CRESSWELL, P. G. FORDE, W. J. TREWHELLA, T. WOOLLARD & S. WRAY (1990). Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Rev.* 20 (2/3) : 97-123.
- HARTLEY, P. H. T. (1947). The food of the long-eared owl in Iraq. *Ibis* 89: 566-569.
- HARTUNG, B. & K. PESSNER (1986). Nisthilfen für Waldohreulen. *Vögel der Heimat* 56: 70-72.
- HARTUNG, B. & K. PESSNER (1987). Reagiert die Waldohreule auf Klangattrappen ? *Vögel der Heimat* 57 : 98-99.
- HAUSSER, J. (1995). Atlas des mammifères de la Suisse. Birkhäuser, Bâle.
- HENRIOUX, P. & J. D. HENRIOUX (1995). Seize ans d'étude sur les rapaces diurnes et nocturnes dans l'Ouest lémanique (1975-1990). *Nos Oiseaux* 43: 1-26.
- HERRERA, C. M. & F. HIRALDO (1976). Food-niche and trophic relationships among European owls. *Ornis Scand.* 7: 29-41.
- HILLIS, P., J. S. FAIRLEY, C. M. SMAL & P. ARCHER (1988). The diet of the Long-eared Owl in Ireland. *Ir. Birds* 3: 581-588.
- HOLT, D. W. (1997). The Long-eared Owl (*Asio otus*) and forest management: a review of the literature. *J. Raptor Res.* 31: 175-186.
- HUNTER, J. E., R. J. GUTIERREZ & A. B. FRANKLIN (1995). Habitat configuration around spotted owl sites in northwestern California. *The Condor* 97: 684-693.
- ILLNER, H. (1988). Langfristiger Rückgang von Schleiereule *Tyto alba*, Waldohreule *Asio otus*, Steinkauz *Athene noctua* und Waldkauz *Strix aluco* in der Agrarlandschaft Mittelwestfalens 1974-1986. *Vogelwelt* 109: 145-151.

- ILLNER, H. (1992). Road deaths of Westphalian owls: methodological problems, influence of road type and possible effects on population levels. In Galbraith, C. A., I. R. Taylor & S. Percival eds: *The ecology and conservation of European owls* pp. 94-100. Peterborough, Joint Nature Conservation Committee.
- JEANMONOD, J. (1993a). Autour des Palombes. In Cercle Ornithologique de Fribourg ed.: *Atlas des Oiseaux nicheurs du canton de Fribourg et de la Broye vaudoise* pp. 76-77. Fribourg.
- JEANMONOD, J. (1993b). Buse variable. In Cercle Ornithologique de Fribourg ed.: *Atlas des Oiseaux nicheurs du canton de Fribourg et de la Broye vaudoise* pp. 80-81. Fribourg.
- JEDRZEJEWSKI, W., B. JEDRZEJEWSKA, K. ZUB, A. L. RUPRECHT & C. BYSTROWSKI (1994). Resource use by Tawny Owls *Strix aluco* in relation to rodent fluctuations in Bialowieza national Park, Poland. *J. of Avian Biol.* 25: 308-318.
- JUILLARD, M. (1984). La Chouette chevêche. Nos Oiseaux. Prangins.
- KÄLLANDER, H. (1977). Food of the Long-eared Owl *Asio otus* in Sweden. *Ornis Fenn.* 54: 79-84.
- KENWARD, R. E. (1978). Radio transmitters tail-mounted on hawks. *Ornis Scand.* 9: 220-223.
- KENWARD, R. E. (1982). Goshawk hunting behaviour, and range size as a function of food and habitat availability. *J. Anim. Ecol.* 51: 69-80.
- KENWARD, R. E. & K. H. HODDER (1996). Ranges V. An analysis system for biological location data. Institute of Terrestrial Ecology, Wareham, U.K.
- KINZIGER, A. (1997). Winter roost habitat and diet of Short-eared Owls (*Asio flammeus*) in Door County, Wisconsin. *The Passenger Pigeon* 59 : 45-52.
- KORPIMÄKI, E. (1984). Population dynamics of birds of prey in relation to fluctuations in small mammal populations in western Finland. *Ann. Zool. Fennici* 21: 287-293.
- KORPIMÄKI, E. (1987). Dietary shifts, niche relationship and reproductive output of coexisting Kestrels and Long-eared Owls. *Oecologia* 74: 277-285.
- KORPIMÄKI, E. (1992). Diet composition, prey choice, and breeding success of Long-eared Owls : effects of multiannual fluctuations in food abundance. *Can. J. Zool.* 70 : 2373-2381.
- KORPIMÄKI, E. & K. NORRDAHL (1989). Predation of Tengmalm's owls: numerical responses, functional responses and dampening impact on population fluctuations of microtines. *Oikos* 54: 154-164.

- LACHAT-FELLER, N. (1993). Eco-éthologie de la fouine (*Martes foina* Erxleben, 1777) dans le Jura suisse. Thèse, Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- LINDBERG, A. J. (1978). Overwintering and nesting of the Long-eared Owl at Muttontown Park and Preserve, east Norwich, Long Island. *The Kingbird* 28 : 77-83.
- LUNDBERG, A. (1981). Population ecology of the Ural owl *Strix uralensis* in Central Sweden. *Ornis Scand.* 12: 111-119.
- LODÉ, T. (1994). Variations saisonnières de l'alimentation du hibou moyen-duc *Asio otus* en relation avec l'évolution des densités de petits rongeurs. *Alauda* 62: 91-100.
- MACKIN-ROGALSKA, R. & L. NABAGLO (1990). Geographical variation in cyclic periodicity and synchrony in the Common Vole, *Microtus arvalis*. *Oikos* 59: 343-348.
- MARCHESI, P. (1989). Ecologie et comportement de la martre (*Martes martes* L.) dans le Jura suisse. Thèse, Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- MARKS, J. S. (1986). Nest-site characteristics and reproductive success of Long-eared Owls in southwestern Idaho. *Wilson Bull.* 98: 547-560.
- MARKS, J. S., D. L. EVANS & D. W. HOLT (1994). Long-eared Owl (*Asio otus*). In Poole A. & F. Gill eds: The Birds of North America pp. 1-24. Acad. of Nat. Sci., Philadelphia, PA et Am. Ornithol. Union, Washington, DC USA.
- MARQUISS, M. & I. NEWTON (1981). A radio-tracking study of the ranging behaviour and dispersion of European Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *J. Anim. Ecol.* 51: 111-113.
- MARTI, C. D. (1974). Feeding ecology of four sympatric owls. *The Condor* 76: 45-61.
- MARTI, C. D. (1976). A review of prey selection by the Long-eared Owl. *The Condor* 78: 331-336.
- MÄRZ, R. (1965). Zug, Ueberwinterung und Brutverhalten der Waldohreule, *Asio otus*. *Beitr. z. Vogelk.* 10 : 338-348.
- MARZLUFF, J. M., B. A. KIMSEY, L. S. SCHUECK, M. E. MCFADZEN, M. S. VEKASY & J. C. BEDNARZ (1997). The influence of habitat, prey abundance, sex, and breeding success on the ranging behavior of Prairie Falcons. *Condor* 99: 567-584.
- MCCRARY, M. D. (1981). Effects of radio-tagging on the behavior of Red-shouldered Hawks. *North Am. Bird Bander* 6: 138-141.
- MEYLAN, A. (1995). *Microtus arvalis* (Pallas, 1778). In Hausser, J. ed.: Atlas des mammifères de la Suisse pp. 328-333. Birkhäuser, Bâle.
- MEYLAN, A. & F. SAUCY (1995). *Arvicola terrestris* (L., 1758). In Hausser, J. ed.: Atlas des mammifères de la Suisse pp. 303-313. Birkhäuser, Bâle.
- MIKKOLA, H. (1983). Owls of Europe. T. & A. D. Poyser, Calton, U.K.

- MOHR, C.-O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Naturalist* 37 : 223-249.
- MOORMAN, C. E. & B. R. CHAPMAN (1996). Nest-site selection of red-shouldered and red-tailed hawks in a managed forest. *Wilson Bull.* 108: 357-368.
- MORITZ, D. (1979). Zur Tagesaktivität der Waldohreule (*Asio otus*). *Orn. Mitt.* 6: 137-139.
- NEU, C. W., C. R. BYERS & J. M. PEEK (1974). A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 38 : 541-545.
- NEWTON, I. (1979). Population ecology of raptors. T. & A.-D. Poyser, Berkhamsted.
- NEWTON, I. (1986). The Sparrowhawk. T. & A. Poyser Ltd, Calton, U.K.
- NILSSON, I. N. (1981). Seasonal changes in food of the Long-eared Owl in southern Sweden. *Ornis Scand.* 12: 216-223.
- NILSSON, I. N. (1984). Prey weight, food overlap, and reproductive output of potentially competing Long-eared and Tawny owls. *Ornis Scand.* 15: 176-182.
- NILSSON, I. N. (1987). The relationships between habitat, food and reproductive output in Long-eared Owl *Asio otus* and Tawny Owl *Strix aluco* in southern Sweden. *Acta Reg. Soc. Sci. Litt. Gothoburgensis. Zoologica* 14: 124-130.
- NÖTZLI, F. & S. BIRRER (1998). Hibou moyen-duc. In Schmid, H., R. Luder, B. Naef-Daenzer, R. Graf & N. Zbinden eds: Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse. Distribution des oiseaux nicheurs en Suisse et au Liechtenstein en 1993-1996 pp. 286-287. Station Ornithologique Suisse, Sempach.
- O'CONNOR, R. & M. SHRUBB (1990). Farming and birds. Cambridge University Press, Cambridge.
- OGGIER, P. A. & U. BÜHLER (1998). Autour des Palombes. In Schmid, H., R. Luder, B. Naef-Daenzer, R. Graf & N. Zbinden eds: Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse. Distribution des oiseaux nicheurs en Suisse et au Liechtenstein en 1993-1996 pp. 196-197. Station Ornithologique Suisse, Sempach.
- PARSLOW, J. L. F. (1967). Changes in status among breeding birds in Britain and Ireland. *Br. Birds* 60 (5): 177-202, 261-285.
- PESSNER, K. & B. HARTUNG (1989). Zur Brutbiologie der Waldohreule. *Falke* 36: 194-200, 225-227.
- PLUMPTON, D. L. & D. E. ANDERSEN (1997). Habitat use and time budgeting by wintering Ferruginous Hawks. *Condor* 99: 888-893.

- RACZYNSKI, J & A. L. RUPRECHT (1974). The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta ornithologica* 14 (2) : 25-36.
- RAVUSSIN, P. A. (1980). Hibou moyen-duc. In Schifferli, A, P. G  roudet & R. Winkler eds: Atlas des Oiseaux nicheurs de Suisse pp. 186-187. Sempach.
- REDPATH, S. M. (1994). Censusing Tawny Owls *Strix aluco* by the use of imitation calls. *Bird Study* 41: 192-198.
- REDPATH, S. M. (1995). Impact of habitat fragmentation on activity and hunting behavior in the tawny owl, *Strix aluco*. *Behav. Ecol.* 6: 410-415.
- REINDL, V. (1991). Modifications du rythme cardiaque chez les Hiboux moyens-ducs, *Asio otus*, caus  s par les d  rangements humains. In: M. Juillard *et al.* eds: Actes du 30   Colloque interr  gional d'ornithologie, Porrentruy (Suisse): 2-3-4 novembre 1990 pp. 227-232. Nos Oiseaux, Prangins, Suisse.
- RICE, W. R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- RICHNER, H. & P. HEEB (1995). Communal life : honest signaling and the recruitment center hypothesis. *Behav. Ecol.* 7: 115-118.
- ROMANOWSKI, J. (1988). Trophic ecology of *Asio otus* (L.) and *Athene noctua* (Scop.) in the suburbs of Warsaw. *Pol. Ecol. Studies* 14: 223-234.
- ROULIN, A. (1996a). Alimentation hivernale de la chouette effraie (*Tyto alba*), du hibou moyen-duc (*Asio otus*), du busard Saint-Martin (*Circus cyaneus*) et du faucon cr  cerelle (*Falco tinnunculus*). *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 84 : 19-32.
- ROULIN, A. (1996b). La forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*): une proie dominante chez le Hibou moyen-duc (*Asio otus*). *Nos Oiseaux* 43 : 289-294.
- RYSZKOWSKI, L., J. GOSZCZYNSKI & J. TRUSZKOWSKI (1973). Trophic relationships of the Common vole in cultivated fields. *Acta Theriol.* 18: 125-165.
- SAUCY, F. (1988). Dynamique de population, dispersion, et organisation sociale de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*). Th  se, Universit   de Neuch  tel, Neuch  tel.
- SAS INSTITUTE INC. (1990). SAS user's guide: statistics. Fourth edition. Cary, North Carolina, USA.
- SCHMIDT, E. (1974). Die Ern  hrung der Waldohreule (*Asio otus*) in Europa. *Aquila* 80/81: 221-235.

- SCHNURRE, O. & R. MÄRZ (1962). Beiträge zur Ernährungsbiologie der Amrumer Waldohreule (*Asio otus* L.) sowie zur Kleinsäugerfauna der Nordfriesischen Inseln. *Ornith. Mitteil.* 14: 11-13..
- SELAS, V. (1996). Selection and reuse of nest stands by Sparrowhawks *Accipiter nisus* in relation to natural and manipulated variation in tree density. *J. Avian Biol.* 27: 56-62.
- SELAS, V. (1997). Nest-site selection by four sympatric forest raptors in southern Norway. *J. Raptor Res.* 31: 16-25.
- SMITH, D. G. & R. GILBERT (1981). Backpack radio transmitter attachment success in Screech Owls (*Otus asio*). *North Am. Bird Bander* 6: 142-143.
- SMITH, J. C., M. J. SMITH, B. L. HILLIARD & L. R. POWERS (1983). Trapping techniques, handling methods, and equipment use in biotelemetry study of Long-eared Owls. *North Am. Bird Bander* 8: 46-47.
- SPENCER, W. D. & R. H. BARRETT (1984). An evaluation of the harmonic mean measure for defining carnivore activity areas. *Acta Zool. Fennica* 171: 255-259.
- STEENHOF, K., M. N. KOCHERT & T. L. McDONALD (1997). Interactive effects of prey and weather on golden eagle reproduction. *J. Anim. Ecol.* 66: 350-362.
- STIEFEL, A. & R. STIEFEL (1970). Nahrungsökologische Untersuchungen an Waldohreulenschlafplätzen in städtischen und landwirtschaftlich genutzten Gebieten. *Apus* 2: 148-152.
- SWIHART, R. K. & N. A. SLADE. (1985). Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66: 1176-1184.
- TOME, D. (1991). Diet of the Long-eared Owl *Asio otus* in Yugoslavia. *Ornis Fennica* 68: 114-118.
- TOME, D. (1994). Diet composition of the Long-eared Owl in central Slovenia: seasonal variation in prey use. *J. Raptor Res.* 28: 253-258.
- TOME, D. (1997a). Timing of terrestrial vocal activity of the Long-eared Owl (*Asio otus*) in Slovenia. *Ardeola* 44: 227-228.
- TOME, D. (1997b). Breeding biology of the Long-eared Owl (*Asio otus*) in central Slovenia. *Folia Zoologica* 46: 43-48.
- VILLAGE, A. (1981). The diet and breeding of Long-eared Owls in relation to vole numbers. *Bird Study* 28: 215-224.

- VILLAGE, A. (1992). *Asio* owls and Kestrels in recently-planted and thicket plantations. In Galbraith C. A., I. R. Taylor & S. Percival eds: The ecology and conservation of European owls pp. 11-15. Peterborough, Joint Nature Conservation Committee, (UK Nature Conservation, No5).
- WALLS, S. S. & R. E. KENWARD (1995). Movements of radio-tagged Common Buzzards *Buteo buteo* in their first year. *Ibis* 137: 177-182.
- WARD, P. & A. ZAHAVI (1973). The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food-finding. *Ibis* 115 : 517-534.
- WATSON, J. W. (1986). Range use by wintering Rough-legged Hawks in southeastern Idaho. *Condor* 88: 256-258.
- WIJNANDTS, H. (1984). Ecological energetics of the Long-eared Owl (*Asio otus*). *Ardea* 72: 1-92.
- WHITE, G. C. & R. A. GARROT (1990). Analysis of wildlife Radio-tracking Data. *Academic Press Inc.* San Diego.
- WODNICZAK, H. (1990). Zur Fortpflanzungsbiologie der Waldohreule (*Asio otus*). *Charadrius* 26: 122-123.
- WORTON, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164-168.
- YEATMAN-BERTHELOT, D. & G. JARRY (1994). Nouvel atlas des Oiseaux nicheurs de France. Société Ornithologique de France, Paris.
- ZABEL, C. J., K. MCKELVEY & J. P. WARD JR. (1995). Influence of primary prey on home-range size and habitat-use patterns of northern spotted owls (*Strix occidentalis caurina*). *Can. J. Zool.* 73: 433-439.
- ZBINDEN, N. & BIBER, O. (1989). La situation de l'avifaune en Suisse dans les années 1980. Station ornithologique Suisse. Sempach.

ANNEXES

ANNEXE 1. Pourcentage des proies trouvées dans les pelotes par saison estimé par items et biomasse.

P: printemps, E: été, A: automne, H: hiver.

N = nombre de proies, S = nombre d'échantillons. % N = pourcentage du nombre total de proies, % B = pourcentage de la biomasse totale.

* Différence avec la saison précédente testée avec le test de χ^2 .

	P 1992		E 1992		A 1992		H 1992/93		P 1993		E 1993		A 1993		H 1993/94		P 1994		E 1994	
	N=132	S=2	N=25	S=2	N=62	S=3	N=930	S=4	N=346	S=8	N=65	S=2	N=325	S=2	N=364	S=3	N=108	S=3	N=102	S=2
	% N	% B	% N	% B	% N	% B	% N	% B	% N	% B	% N	% B	% N	% B	% N	% B	% N	% B	% N	% B
Sorex sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Crocifura russula	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.2	1.0	0.4	0.0	0.0
Total musaraignes	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.2	1.0	0.4	0.0	0.0
Clethrionomys glareolus	4.5	5.0	19.2	20.2	1.6	1.7	5.5	6.1	5.1	5.6	0.0	0.0	0.4	0.4	2.2	2.4	1.0	1.1	1.2	1.3
Arvicola terrestris	5.3	9.3	11.5	19.4	9.5	16.2	2.9	5.1	3.5	6.1	15.8	25.5	3.0	5.4	3.0	5.2	3.8	6.7	8.1	14.0
Pitymys subterraneus	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Microtus agrestis	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.8	3.9	2.5	3.5	0.0	0.0	0.4	0.5	7.7	10.5	1.9	2.7	0.0	0.0
Microtus arvalis	75.8	71.4	42.3	38.1	61.9	56.4	64.3	60.8	62.3	58.6	55.3	47.8	84.3	81.6	69.9	65.4	60.0	57.0	70.9	65.6
Apodemus sp.	14.4	14.2	0.0	0.0	23.8	22.7	22.5	22.3	22.2	21.8	10.5	9.5	8.2	8.3	14.2	13.9	31.4	31.3	19.8	19.1
Rattus norvegicus	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Muscardinus avellanarius	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total rongeurs	100.0	100.0	73.1	77.6	96.8	97.0	98.2	98.3	95.6	95.5	81.6	82.8	96.3	96.3	97.0	97.4	98.1	98.7	100.0	100.0
Total oiseaux	0.0	0.0	26.9	22.4	3.2	3.0	1.6	1.6	4.4	4.5	18.4	17.2	3.7	3.7	2.5	2.4	1.0	1.0	0.0	0.0
Difference saisonnière* χ^2	11.8 298.9 2.9 69.2 0.2 13.3 0.4 13.3 0.7 46.6 18.1 618.8 17.6 539.5 3.4 65.8 2.5 39.5																			
P	<0.001 <0.001 <0.001 0.09 <0.001 0.70 <0.001 0.53 <0.001 0.40 <0.001 <0.001 <0.001 0.001 <0.001 0.05 <0.001 0.12 <0.001																			

	A 1994		H 1994/95		P 1995		E 1995		A 1995		H 1995/96		P 1996		E 1996		A 1996		Total	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
	48	3	831	5	69	3	72	2	284	2	1044	4	118	3	21	2	258	2		
	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N
Sorex sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.04	0.02
Crocidura russula	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.8	1.8	18.2	7.6	0.0	0.0	0.15	0.05
Total musaraignes	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.8	1.8	18.2	7.6	0.0	0.0	0.19	0.07
Clethrionomys glareolus	2.1	2.4	1.6	1.8	0.0	0.0	5.9	6.1	0.7	0.8	1.1	1.3	0.0	0.0	9.1	11.1	1.8	2.0	2.55	2.85
Arvicola terrestris	0.0	0.0	2.0	3.5	14.1	22.8	11.8	19.6	0.4	0.6	0.6	1.1	9.5	16.7	0.0	0.0	1.3	2.4	2.67	4.77
Pitymys subterraneus	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.04	0.03
Microtus agrestis	2.1	3.0	1.2	1.7	3.1	4.0	0.0	0.0	0.0	-0.0	0.6	0.9	0.0	0.0	9.1	14.0	2.2	3.1	1.86	2.62
Microtus arvalis	85.4	83.8	76.7	73.8	57.8	50.4	70.6	63.2	84.9	83.9	89.8	88.6	66.7	62.7	54.5	57.3	76.2	73.8	75.16	71.98
Apodemus sp.	6.3	6.4	15.3	15.4	25.0	22.8	11.8	11.0	13.0	13.5	7.5	7.8	19.0	18.8	9.1	10.0	13.7	13.8	15.25	15.30
Rattus norvegicus	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.8	0.02	0.04
Muscardinus avellanarius	2.1	2.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.02	0.02
Total rongeurs	97.9	97.8	96.8	96.3	100.0	100.0	100.0	100.0	98.9	98.9	99.6	99.6	95.2	98.2	81.8	92.4	95.6	96.0	97.57	97.61
Total oiseaux	2.1	2.2	3.1	3.7	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	1.1	0.4	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	4.4	4.0	2.24	2.31
Difference saisonnière* χ^2	3.6	132.4	1.9	60.7	11.5	464.7	0.9	25.1	2.4	134.3	5.3	114.4	11.5	351.7	0.5	2.3	2.6	35.3		
P	0.06	<0.001	0.16	<0.001	<0.001	<0.001	0.34	<0.001	0.12	<0.001	0.02	<0.001	<0.001	<0.001	0.50	1.13	0.10	<0.001		

ANNEXE 2. Espèces d'oiseaux trouvés dans les pelotes

	Items		Biomasse	
	Nombre	%	g	%
Hirondella rustique <i>Hirundo rustica</i>	1	0.93	19	0.63
<i>Turdus</i> sp.	2	1.85	194	6.47
Mésange bleue <i>Parus caeruleus</i>	1	0.93	11	0.37
Mésange charbonnière <i>P. major</i>	3	2.78	54	1.80
<i>Parus</i> sp.	2	1.85	32.6	1.09
Verdier d'Europe <i>Carduelis chloris</i>	2	1.85	54	1.80
Moineau domestique <i>Passer domesticus</i>	22	20.37	660	22.00
Moineau friquet <i>P. montanus</i>	22	20.37	506	16.87
<i>Passer</i> sp.	3	2.78	79.5	2.65
Oiseaux non identifiés	50	46.30	1390	46.33
Total	108	100.00	3000.1	100.00