PARAMÈTRES INFLUENÇANT LA RÉPARTITION DES ANATIDÉS ET DE LA FOULQUE MACROULE HIVERNANT SUR LA RÉSERVE NATURELLE NATIONALE DE CAMARGUE

Étude de l'influence de paramètres physico-chimiques et trophiques sur la distribution spatiale d'oiseaux d'eau hivernant

Mémoire de fin d'étude

Dominante d'approfondissement : Gestion des milieux naturels

Pour l'obtention du diplôme Ingénieur d'AgroParisTech

Présenté par : Nicolas MALÈVRE

Année 2019/2020

Illustration de couverture :

Canards Colverts sur la baisse des Aigrettes – Réserve naturelle nationale de Camargue

Source de l'iconographie : Nicolas Malèvre.

MÉMOIRE DE STAGE DE FIN D'ÉTUDE

Présenté par : Nicolas Malèvre

Dans le cadre de la **dominante d'approfondissement : Gestion des milieux naturels**

Stage effectué du : 09 /03/2020 au 09/09/2020

À : Société nationale de protection de la nature – Réserve naturelle nationale de Camargue, La Capelière, C134 route de Fiélouse, 13200 Arles, France
Et
La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

Sur le thème :

Paramètres influençant la répartition des anatidés et de la foulque macroule hivernant sur la réserve naturelle nationale de Camargue

Étude de l'influence de paramètres physico-chimiques et trophiques sur la distribution spatiale d'oiseaux d'eau hivernant.

Eventuellement : rapport confidentiel : ☐ Date d'expiration de confidentialité : ….. /……/…...

Pour l'obtention du :
DIPLÔME D'INGÉNIEUR AGROPARISTECH

Enseignant responsable de stage : François LEBOURGEOIS

Maîtres de stage : Philippe VANDEWALLE et Jocelyn CHAMPAGNON

Soutenu le : 15/10/2020

Résumé

La Réserve naturelle nationale de Camargue se situe en plein cœur du delta du Rhône. Elle est gérée par la Société nationale de protection de la nature dont l'un des objectifs est de conserver de nombreuses espèces patrimoniales et leurs habitats associés. L'accueil de onze espèces d'Anatidés et de la Foulque macroule chaque hiver constituent des enjeux forts pour le gestionnaire. Bien que l'écologie de ces espèces soit très documentée, les connaissances sur les facteurs influençant la répartition de leurs populations au sein de la zone d'étude restent limitées. Cette étude analyse les variations d'effectif de ces douze espèces regroupées en guilde d'après leurs habitudes alimentaires. Le jeu de donnée repose sur 30 années de dénombrement aérien d'oiseaux d'eau, des relevés de niveaux d'eau et de salinité collectés *in-situ* et des variables issues de la télédétection. L'utilisation de modèles linéaires généralisés mixtes permet de tester les variations d'effectif à l'échelle d'un site selon 5 facteurs : le niveau d'eau, la salinité, la superficie en eau, la date de mise en eau et les surfaces de gagnages potentiels accessibles depuis ce site. Les résultats montrent une sensibilité des populations étudiées au fonctionnement hydraulique de la zone d'étude avec des différences, voire des divergences entre les réponses de chaque guilde. Bien que difficile à mettre en place, les solutions pour offrir des conditions favorables à ces populations d'oiseaux passent par la gestion hydraulique de la Réserve naturelle. Elles seraient toutefois à mettre en place au regard des autres enjeux de la zone d'étude. Enfin, cette étude a mis en évidence certains biais inhérents au jeu de données qu'il sera nécessaire de corriger pour analyser la dynamique spatiale et temporelle des Anatidés et de la Foulque macroule à l'échelle de la Camargue complète.

Abstract

The *Réserve naturelle nationale de Camargue* (*RNN Camargue*) is located in the center of the Rhone Delta. It is managed by the *Société nationale de protection de la nature* and one of its main goals is to protect numerous heritage species and their associated habitats. Each year, the wintering of eleven species of *Anatidae* and the Common coot constitutes an important stake for the manager. Although the ecology of these species is well documented, scientific knowledge about the factors influencing the distribution of their populations within the study area are limited. This study analyses the variations in total population for these twelve species grouped into guilds based on their feeding habits. The dataset is based on 30 years of aerial waterbird counts, in-situ water levels, salinity surveys and remote sensing variables. Generalized linear mixed models are used to test population variations on each site according to 5 factors: water level, salinity, water surface area, flooding date and the potential feeding areas accessible from the site. The results show that the studied populations are affected by the hydraulic functioning of the study area, including differences and divergences between the responses of each guild. Although difficult to put in place, solutions to provide favourable conditions for these bird populations require the hydraulic management of the *RNN Camargue*. However, they should be tried as long as they are compatible with the other issues in the study area. Finally, this study has highlighted some biases in the dataset. It will be necessary to correct them to analyse the spatial and temporal dynamics of Anatidae and Common coot for the whole Camargue area.

Engagement de non-plagiat

❶ Principes

- Le plagiat se définit comme l'action d'un individu qui présente comme sien ce qu'il a pris à autrui.
- Le plagiat de tout ou parties de documents existants constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée
- Le plagiat concerne entre autres : des phrases, une partie d'un document, des données, des tableaux, des graphiques, des images et illustrations.
- Le plagiat se situe plus particulièrement à deux niveaux : ne pas citer la provenance du texte que l'on utilise, ce qui revient à le faire passer pour sien de manière passive ; recopier quasi intégralement un texte ou une partie de texte, sans véritable contribution personnelle, même si la source est citée.

❷ Consignes

- Il est rappelé que la rédaction fait partie du travail de création d'un rapport ou d'un mémoire, en conséquence lorsque l'auteur s'appuie sur un document existant, il ne doit pas recopier les parties l'intéressant mais il doit les synthétiser, les rédiger à sa façon dans son propre texte.
- Vous devez systématiquement et correctement citer les sources des textes, parties de textes, images et autres informations reprises sur d'autres documents, trouvés sur quelque support que ce soit, papier ou numérique en particulier sur internet.
- Vous êtes autorisés à reprendre d'un autre document de très courts passages in extenso, mais à la stricte condition de les faire figurer entièrement entre guillemets et bien sûr d'en citer la source.

❸ Sanctions

- En cas de manquement à ces consignes, la direction des études et de la pédagogie ou le correcteur se réservent le droit d'exiger la réécriture du document sans préjuger d'éventuelles sanctions disciplinaires.

❹ Engagement

Je soussigné, Nicolas Malèvre, reconnais avoir lu et m'engage à respecter l'engagement de non-plagiat.

À Saint-Antoine-sur-l'Isle, le 20/09/2020

Signature :

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué directement ou indirectement à ce stage.

David Vallecillo, le seul, l'unique, le plus grand de tous les doctorants. Je veux remercier en premier lieu le collègue avec qui j'ai collaboré pendant six mois. Tu m'as permis de découvrir le monde de la thèse, de la publication scientifique et des analyses statistiques. Enfin je veux remercier l'ami avec qui j'ai partagé des sorties pêches infructueuses, des sessions de kite avec trop de vent puis pas assez, des duos chantant lors du confinement et, le plus important, les repas à l'Estrambord.

Philippe Vandewalle et Jocelyn Champagnon pour avoir permis et encadré ce stage. Vos partages de connaissances m'ont beaucoup enseigné tant sur l'écologie des oiseaux d'eau, que le fonctionnement de la réserve ou le travail de recherche scientifique. Merci Philippe de m'avoir permis de vivre en plein cœur de la réserve, au contact de la Camargue sauvage, entouré d'innombrables espèces au milieu de paysages uniques en France.

Matthieu Guillemain, pour toute ton aide, ton partage de connaissance et de bibliographie et le recule que tu as apporté sur tout le travail effectué.

Anis Guelmami, pour m'avoir conseillé mon travail sur la télédétection et Pierre Defos du Rau et Jean-Yves Mondain-Monval pour m'avoir tant appris sur le monde de la chasse en Camargue.

Je voudrais remercier une nouvelle fois toutes les personnes ci-dessus pour l'énorme travail de relecture que vous avez fourni sur mon rapport et la rapidité avec laquelle vous m'avez envoyé vos retours.

François Lebourgeois pour avoir encadré ce stage et assuré son suivi en cette année particulière.

Tous les collègues à la SNPN et à la TdV pour votre bonne humeur et pour toutes les données que vous m'avez aidé à collecter. Merci également aux différentes personnes des différents organismes qui ont partagé leurs données avec moi.

Pierre, pour les sorties ornithologiques, les danses sur France Gall, les conseils en statistiques à toutes heures du jour ou de la nuit, la bonne humeur que tu apportes et les sessions d'escalades sur morceaux de bois.

Tous les amis de la Tour pour nos soirées inoubliables, nos sessions pêches, pour ce silure de 1,73 m, pour les sessions de jonglages et pour toute la bonne humeur que vous m'avez apporté !

Dany et Mylène pour m'avoir accueilli chez vous lors du confinement et pour l'assistance mécanique apportée à chacune des pannes de ma 205 de collection.

Merci à ma famille d'être venue me voir en Camargue partager des moments de découvertes et pour m'avoir soutenu à chaque moment du stage. Merci également pour le téléobjectif et la paire de jumelles qui ont accompagné chacune de mes découvertes ces derniers mois.

Enfin, merci Océane pour avoir partagé toutes mes joies et mes difficultés. Merci de m'avoir aidé à prendre du recul sur tout le travail que j'ai fait. Merci également pour toute l'aide apportée lorsque je préparais le TOEIC. Merci de m'avoir fait découvrir la Lozère et de me permettre de faire de la photo et de m'avoir soutenu et encouragé à chaque moment.

Table des matières

Résumé ..... .
Abstract ..... .
Remerciements 1
Table des matières 2
Table des figures et tableaux 4
Index alphabétique des sigles 6
Avant-propos 7
1. Contexte et objectif de l'étude 8
1.1. Importance de la Camargue pour les Anatidés et la Foulque macroule 8
1.1.1. Un territoire singulier 8
1.1.2. Une terre d'accueil pour les oiseaux d'eau 10
1.1.3. Une gestion cynégétique vectrice de ressources trophiques 11
1.2. Exploitation spatiale et temporelle de l'espace camarguais 12
1.2.1. L'unité fonctionnelle 12
1.2.2. La remise, où s'installer confortablement 12
1.2.3. Le gagnage, où s'alimenter 13
1.2.4. L'importance des aires protégées 14
1.3. Objectifs du stage 14
1.4. Hypothèses 16
2. Matériels et méthodes 18
2.1. La zone d'étude et les espèces étudiées 18
2.1.1. La zone d'étude 18
2.1.2. Les espèces étudiées 20
2.2. Les données 21
2.2.1. Les effectifs 21
2.2.2. Les données physico-chimiques 21
2.2.3. Les données apportées par la télédétection 23
2.3. Tests statistiques 26
2.3.1. Exploration des données 26
2.3.2. Modèle mathématique et sélection de modèle 29

3. Résultats 30
3.1. Résultats préliminaires : attractivité de la zone d'étude et répartition des effectifs au sein de celle-ci 30
3.2. Guilde A : canards granivores (Pilet, Colvert et Sarcelle d'hiver) 33
3.3. Guilde B : Oie cendrée 34
3.4. Guilde C : canards plongeurs (fuligules Morillon et Milouin) 34
3.5. Guilde D : Cygne tuberculé 35
3.6. Guilde E : Foulque macroule 36
3.7. Guilde F : canards herbivores (Siffleurs et Chipeaux) 37
3.8. Guilde G : Nette rousse 38
3.9. Guilde H : canard Souchet 39
4. Discussion et implications pour la gestion 40
4.1. Facteurs responsables de la répartition des effectifs 40
4.1.1. L'effet de la superficie en eau 40
4.1.2. L'effet de la salinité moyenne saisonnière 40
4.1.1. Le mois de mise en eau 42
4.1.2. Un effet contrasté des niveaux d'eau selon les guildes 44
4.1.3. L'effet des gagnages potentiels accessibles hors de la zone d'étude 45
4.1.4. L'effet des effectifs totaux camarguais 47
4.2. Prise de recule sur les échelles spatiales et temporelles 47
4.3. Quelles implications pour la gestion de la Réserve naturelle nationale de Camargue ? 48
Conclusion 50
Références bibliographiques 51
Liste des contacts 57
Glossaire 57
Annexes 59
Annexe 1 : Itinéraire emprunter lors des survols de la Camargue pour les dénombrements aériens des oiseaux d'eau 60
Annexe 2 : regroupement de site et attribution d'une station de mesure de niveau d'eau par regroupement 61
Annexe 3 : types d'occupations du sol favorables à chaque régime alimentaire (granivore, herbivore, zoophage et omnivore) 62
Annexe 4 : Courbes de réponse du modèle final de chaque guilde. Les graphiques grisés correspondent à des variables du modèle non significatives 63

Table des figures et tableaux

Figure 1 : Localisation et délimitation de la réserve de biosphère de Camargue. 8
Figure 2 : Localisation des différents sites de la zone d'étude..... 19
Figure 3 : Observateurs impliqués dans le dénombrement aérien des oiseaux d'eau en Camargue et leur période d'exercice. 21
Figure 4 : Localisation des stations de mesures des paramètres physico-chimiques de la zone d'étude et bathymétrie des étangs. 22
Figure 5 : Succession chronologique des différents satellites de télédétection utilisés. 23
Figure 6 : Définition d'une saison hydrique n et d'une saison de comptage n (n étant l'année civile n comprise entre 1975 et 2019). 24
Figure 7 : Algorithme de calcul des surfaces de gagnages potentiels en eau à une date t par site. 25
Figure 8 : Répartition des données de comptage 27
Figure 9 : Distribution du ratio de l'effectif total de la zone d'étude sur l'effectif total de Camargue (effectif camarguais) par espèce entre les saisons 1989 et 2019. 31
Figure 10 : Cartographie des effectifs moyens par guilde et par polygone ainsi que les superficies moyennes en eau (en ha) sur la zone d'étude. 32
Figure 11 : Salinité saisonnière moyenne (en g/L, courbes noires) et effectifs saisonniers moyens cumulés des espèces (histogrammes colorés) des canards plongeurs, des Foulque macroule, des canards herbivores et des Nettes rousses. 41
Figure 12 : Nombre d'occurrences des mois de mise en eau sur la période d'étude. 43
Figure 13 : Surface en eau (en ha) en fonction du niveau d'eau (en m NGF) pour le site de Mornès, une baisse, et le site du Vaccarès Sud, un étang. 44
Figure 14 : Cartographie des superficies moyennes de gagnages potentiels accessibles 46

Tableau 1: Présentation des tendances observées à différentes échelles pour douze espèces d'Anatidés et une espèce de Rallidé hivernant en Camargue 10
Tableau 2 : Les onze espèces d'Anatidés et l'espèce de rallidé (la Foulque macroule) étudiées ainsi que leur regroupement en guildes selon leur régime alimentaire et leur mode d'alimentation. 20
Tableau 3 : Synthèse des variables intégrées utilisées pour la modélisation..... 28
Tableau 4 : Sélection des meilleurs modèles (en gras) des canards granivores (Anas acuta, Anas crecca et Anas platyrhynchos – guilde A) 33
Tableau 5 : Résultat de la modélisation des effectifs des canards granivores (Anas acuta, Anas crecca et Anas platyrhynchos – guilde A) par l'approche du modèle moyen 33
Tableau 6 : Sélection des meilleurs modèles (en gras) des canards plongeurs (Aythya ferina et Aythya_fuligula – guilde C)..... 34
Tableau 7 : Résultat de la modélisation des effectifs des canards plongeurs (Aythya ferina et Aythya_fuligula – guilde C) par l'approche du modèle moyen 35
Tableau 8 : Sélection des meilleurs modèles (en gras) du Cygne tuberculé (Cygnus olor – guilde D). 35
Tableau 9 : Résultat de la modélisation des effectifs du Cygne tuberculé (Cygnus olor – guilde D) par l'approche du modèle moyen 36

Tableau 10 : Sélection des meilleurs modèles (en gras) de la Foulque macroule (Fulica atra – guilde E) 36
Tableau 11 : Résultat de la modélisation des effectifs de la Foulque macroule (Fulica atra – guilde E) par l'approche du modèle moyen 37
Tableau 12 : Sélection des meilleurs modèles (en gras) des canards herbivores (Mareca penelope et Mareca strepera – guilde F). 37
Tableau 13 : Résultat de la modélisation des effectifs des canards herbivores (Mareca penelope et Mareca strepera – guilde F) l'approche du modèle moyen 38
Tableau 14 : Sélection des meilleurs modèles (en gras) de la Nette rousse (Netta rufina – guilde G) 38
Tableau 15 : Résultat de la modélisation des effectifs de la Nette rousse (Netta rufina – guilde G). .. 38
Tableau 16 : Sélection des meilleurs modèles (en gras) du canard Souchet (Spatula clypeata – guilde H)..... 39
Tableau 17 : Résultat de la modélisation des effectifs du canard Souchet (Spatula clypeata – guilde H) par l'approche du modèle moye 39

Index alphabétique des sigles

CD13 : Conseil départemental des Bouches-du-Rhône

CL : Conservatoire du littoral

CNRS : Centre national de la recherche scientifique

GLMm : modèles linéaires mixtes généralisés

NGF : Nivellement général de la France

OFB : Office français de la biodiversité

OT : Observation de la terre

PNRC : Parc naturel régional de Camargue

RNN Camargue : Réserve naturelle nationale de Camargue

SMCG : Syndicat mixte de la Camargue gardoise

SNPN : Société nationale de protection de la nature

TdV: Tour du Valat

WIW : Water in wetlands

Avant-propos

Ce stage de fin d'étude a été réalisé au sein de deux structures d'accueil : la Société nationale de protection de la nature (SNPN), gestionnaire de la Réserve naturelle nationale de Camargue, et l'institut de recherche sur les zones humides méditerranéennes la Tour du Valat.

L'histoire de la SNPN commence en 1854 lors de la fondation de la Société impériale zoologique d'acclimatation par le Professeur Isidore Geoffroy Saint-Hilaire. Ses tous premiers objectifs étaient d'aider à l'introduction, l'acclimatation et la domestication d'animaux ainsi que de travailler sur la sélection de races nouvellement introduites ou domestiquées. Très rapidement, les membres de cette société prirent le parti de dénoncer la surexploitation des ressources naturelles et militaient pour la protection d'animaux considérés comme « utiles ». Peu à peu elle abandonne son but premier et se tourne vers la défense et la protection de la nature à l'aide la science. Ainsi elle participe à la mise en protection de nombreuses espèces, d'espace naturelle et fonde de nouvelles associations tel la Ligue de protection des oiseaux en 1912. En 1960, elle décide de changer de nom pour devenir la Société nationale de protection de la nature. La réserve, elle, fut fondée en 1927, sous le nom de réserve zoologique et botanique de Camargue et devient Réserve nationale de Camargue en 1975. Elle abrite 34 espèces de plantes protégées, 269 espèces d'oiseaux d'intérêt patrimonial sur 285 espèces accueillies, 1 576 espèces d'insectes (Cheiron et al., 2016 ; 2019) et elle est composée à 66 % d'habitats prioritaires.

La Capelière, bureaux de la SNPN – RNNC. Photo : SNPN

Luc Hoffmann. Photo : Tour du Valat

La Tour du Valat a été créée en 1954 par Luc Hoffmann, un naturaliste passionné d'ornithologie. Cet institut privé de recherche est une fondation à but non lucratif reconnue d'utilité publique. Elle a également en gestion la Réserve naturel régionale de la Tour du Valat, 2 921 hectares en plein cœur de la Camargue et à proximité immédiate de la RNN Camargue.

Ce stage s'inscrit dans le projet *Dénombrements des oiseaux d'eau, Gestion et Chasse durable en Camargue* financé par la fondation François Sommer. Ce projet combine recherche appliquée en écologie et modes de gestion locaux afin de poser des bases d'une chasse plus durable sur le delta. Ce projet est porté au travers de la thèse de M. David Vallecillo. Son travail s'intéresse à trois axes d'étude : le premier étudie les méthodes de recensement des oiseaux d'eau, le deuxième l'évolution de la distribution spatiotemporelle en Camargue des *Anatidae* pendant les cinquante dernières années et en troisième, la réflexion autour des modes de gestion des territoires et des prélèvements innovants.

1. Contexte et objectif de l'étude

1.1. Importance de la Camargue pour les Anatidés et la Foulque macroule

1.1.1. Un territoire singulier

La Camargue constitue la plus grande zone humide de la France hexagonale. Elle est située dans le delta du Rhône, s'étend sur plus de 170 000 ha, et bénéficie du classement en Réserve de biosphère depuis 1977 (**Figure 1**). Ce milieu est soumis à un climat méditerranéen avec des précipitations à forte variabilité interannuelle allant de 250 à 1 000 mm cumulés sur une année. Ces précipitations ont tendance à se concentrer sur l'automne et à se raréfier en été. Les températures mensuelles moyennes varient de 7°C en février à 25°C en juillet. Les fortes températures et les faibles précipitations, couplées à de forts vents venant majoritairement du nord, occasionnent un important déficit hydrique. Ce dernier est compensé par des apports d'eau issues du drainage des champs alentours, des entrées maritimes et des remontées des nappes phréatiques (Cheiron et al., 2016).

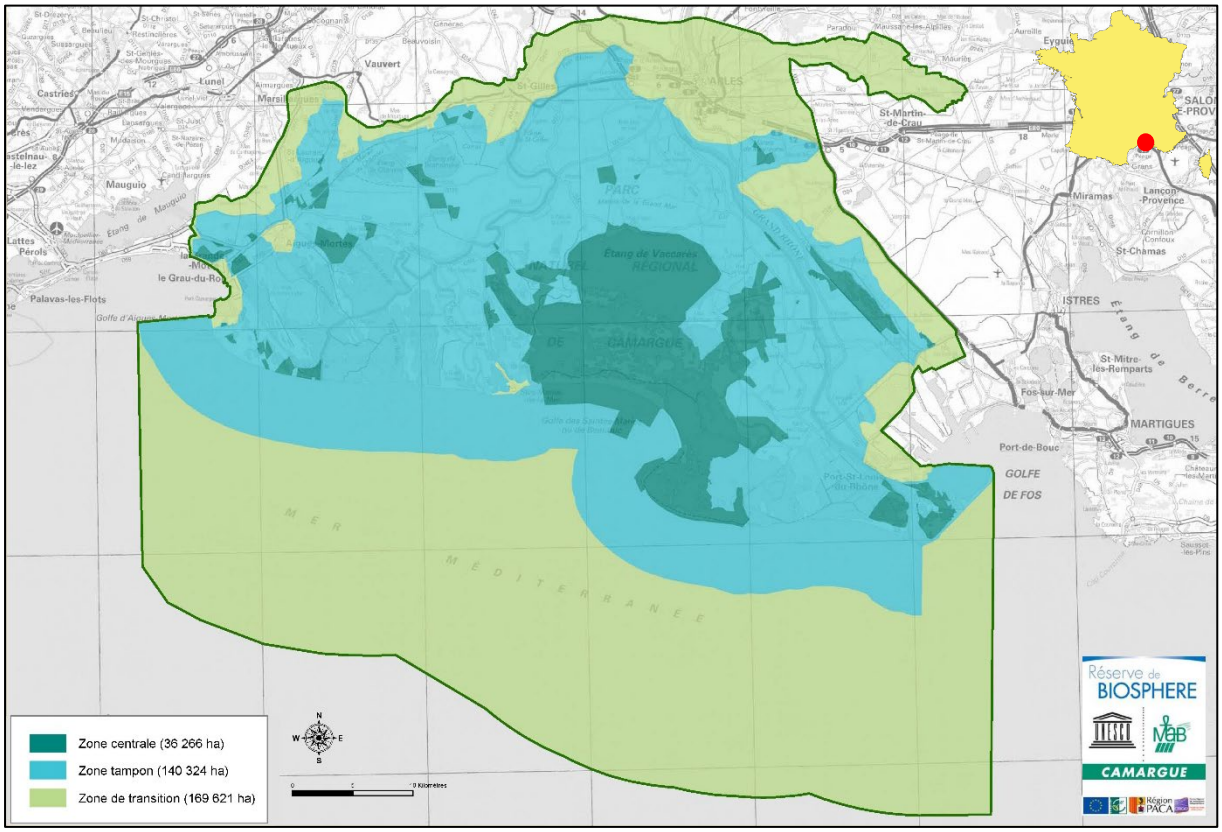


Figure 1 *: Localisation et délimitation de la réserve de biosphère de Camargue. La zone tampon et la zone centrale en bleu foncé et bleu clair font plus de 170 000 ha.*
Source : Parc naturel régional de Camargue.

La mise en culture du delta débute à l'époque romaine. Elle se poursuit au Moyen-Âge avec une forte régression des boisements, la construction des premiers villages et le début de l'endiguement du fleuve. Une partie du bois fut utilisée pour la construction navale. Du XVII^{e} siècle au XIX^{e} siècle

l'aménagement du territoire s'accélère. Le Rhône est endigué sur la totalité de son cours et il y a une forte extension des salins et des bourgs. La première moitié du XX^{e} siècle voit la Camargue fortement s'artificialiser avec une importante maitrise de l'eau (digue, canaux d'irrigation, etc.). L'après-guerre voit l'agriculture s'intensifier mais également les débuts de politiques de conservation du patrimoine paysagé et naturel de la Camargue.

Aujourd'hui, d'un point de vue économique, le territoire s'organise autour de différentes activités. L'agriculture et en particulier l'élevage des célèbres taureaux noirs et chevaux blancs camarguais, ainsi que les cultures de riz, d'oléagineuses, de fruits et du maraichage. Ces activités se situent principalement sur la moitié nord de la Camargue et tout le long du Rhône.

Le second type d'activité correspond à l'exploitation de sel. Les salins, ou salines, sont des bassins où l'eau de mer est concentrée en sel dissous jusqu'à cristallisation par la conjugaison du vent et du soleil. Ces milieux ont une salinité qui dépasse largement celle de la mer. Ces exploitations se trouvent au sud de la Camargue à proximité immédiate de la Méditerranée.

Le tourisme et ses 5 millions de visiteurs annuels (Picon, 2020) constituent un autre secteur économique important dans le delta. Une partie de ce tourisme s'articule autour de la découverte du territoire camarguais, de ses traditions et de son patrimoine naturel avec, entre autres, l'ornithologie.

Une partie de ce patrimoine naturel est géré, protégé et mis en valeur par plusieurs acteurs. On ne compte pas moins de neuf organismes de gestion d'espaces naturels protégés en Camargue. Le premier de ces espaces à avoir été créés est la Réserve naturelle nationale de Camargue en 1927, dont la gestion actuelle vise à retrouver ou conserver un fonctionnement naturel des écosystèmes en mettant en œuvre des programmes de suivis scientifiques tout en répondant à des attentes pédagogiques et culturelles (Cheiron et al., 2016).

Les deux dernières activités importantes en Camargue sont la chasse dont celle du gibier d'eau et la pêche, qu'elle soit de loisir ou professionnelle. Ces activités ajoutent des contraintes supplémentaires quant à la gestion de l'eau en Camargue entre agriculteurs, pêcheurs, chasseurs et gestionnaires de milieux naturels.

C'est vers ou à travers ce territoire unique en France par son fonctionnement, l'importance de ses habitats naturels et ses dimensions, que chaque année des milliers d'oiseaux s'installent pour passer l'hiver.

1.1.2. Une terre d'accueil pour les oiseaux d'eau

Une étude de l'évolution de la biodiversité en Camargue a permis de recenser plus de 1 300 espèces végétales et animales à travers tout le delta (Fraixedas et al., 2019). 132 espèces d'oiseaux sont ainsi recensés, dont de nombreux oiseaux d'eau. En hiver, il est possible d'observer sur les marais et les étangs, au moins 12 espèces de la famille des *Anatidae* (Leach, 1820) et une espèce de la famille des *Rallidae* (Vigors, 1825) parmi tant d'autres (**Tableau 1**).

***Tableau 1**: Présentation des tendances observées à différentes échelles pour douze espèces d'Anatidés et une espèce de Rallidé hivernant en Camargue. Les tendances paléarctiques occidentales sont évaluées de 2003 à 2016, en France de 2000 à 2016 (Gaudard et al., 2017). Les tendances en Camargue sont calculées de 2000 à 2020 (Champagnon, 2020). + : augmentation des effectifs. = : effectifs stables. - : effectifs en diminution. ~ : effectifs fluctuants. Pour la Camargue, le chiffre en parenthèse donne son classement national en termes d'effectif accueilli en janvier 2016 (>10 veut dire hors du top 10). Les espèces dont le nom latin est marqué d'un « • » sont des espèces chassables en France.*

Espèce		**Tendances observées**			**Statut UICN Europe 2015**
Nom latin	**Nom vernaculaire**	**Européen et méditerranéen**	**France**	**Camargue (importance nationale)**	
Anas acuta (Linnaeus, 1758) •	Canard Pilet	~	-	+ (2)	LC
Anas crecca (Linnaeus, 1758) •	Sarcelle d'hiver	~	+	- (1)	LC
Anas platyrhynchos (Linnaeus, 1758) •	Canard Colvert	-	+	- (1)	LC
Anser anser (Linnaeus, 1758) •	Oie cendrée	+	+	~ (1)	LC
Aythya ferina (Linnaeus, 1758) •	Fuligule Milouin	-	+	- (4)	VU
Aythya fuligula (Linnaeus, 1758)	Fuligule Morillon	-	+	- (>10)	LC
Cygnus columbianus bewickii (Yarrel, 1830)	Cygne de Bewick	-	+	= (2)	NE
Cygnus olor (Gmelin, 1803)	Cygne tuberculé	~	+	+ (2)	LC
Mareca penelope (Linnaeus, 1758) •	Canard Siffleur	-	-	= (1)	LC
Mareca strepera (Linnaeus, 1758) •	Canard Chipeau	+	+	= (1)	LC
Netta rufina (Pallas, 1773) •	Nette rousse	+	+	= (1)	LC
Spatula clypeata (Linnaeus, 1758) •	Canard Souchet	~	+	+ (2)	LC
Fulica atra (Linnaeus, 1758) •	Foulque macroule	~	+	= (1)	NT

Les effectifs de ces treize espèces accueillies sur le territoire camarguais sont élevés et confèrent à cette zone humide une place importante au niveau national et européen. Elle accueille chaque hiver une part importante des effectifs nationaux d'oiseaux d'eau (Gaudard et al., 2017). Les tendances des effectifs sont cependant en contradiction avec les tendances nationales mis à part pour le canard Souchet

et le Cygne tuberculé. Une part de ces différences portent sur des baisses d'effectifs en Camargue alors que des maintiens voire des augmentations d'effectifs sont constatés sur le territoire français. Ces différences peuvent s'expliquer par une baisse des arrivées de migrateurs, conséquence d'un déplacement des aires d'hivernage plus au nord (Guillemain et al., 2015). Ce constat est à nuancer pour les canards Siffleurs et les canards Pilets, dont les baisses des effectifs nationaux et européens sont en contradiction avec les tendances en Camargue.

Les variations de ces effectifs en Camargue peuvent s'expliquer par des paramètres propres au territoire. Alain Tamisier, pionnier de la recherche sur l'hivernage des canards et des foulques, notamment en Camargue, a tenté de déterminer si la capacité d'accueil du delta était atteinte. Pour cela il a évalué les stocks de ressources alimentaires disponibles en Camargue afin de déterminer s'ils étaient un facteur limitant la capacité d'accueil du milieu. Il en a conclu que cette ressource n'est pas pleinement exploitée et que la Camargue pourrait accueillir plus d'oiseaux sur ce seul critère (Tamisier, Dehorter, 1999). Par comparaison avec d'autres quartiers d'hiver, il conclut que l'espace disponible semble là aussi démesurément grand en Camargue avec des densités d'oiseaux 10 à 16 fois plus faibles qu'ailleurs. Si les ressources alimentaires et l'espace disponible ne sont pas limitant, d'autres pistes ont été explorées.

1.1.3. Une gestion cynégétique vectrice de ressources trophiques

La Camargue est un espace de chasse important en France, notamment pour la chasse du gibier d'eau (Mondain-Monval, Girard, 2000 ; Schricke, 2000). Celle-ci se pratique le plus souvent sur des marais de chasse. Ce sont des milieux gérés par l'Homme afin d'attirer canards, foulques, oies et autres oiseaux d'eau. Ces marais d'eau douce ou saumâtre sont maintenus artificiellement en eau toute l'année. Un assec volontaire de 1 à 3 mois peut être fait pour minéraliser la matière organique et réaliser des travaux d'entretiens et d'aménagement. Cette gestion favorise la production de biomasse végétale à destination des oiseaux herbivores. Des agrainages sont aussi réalisés en supplément dans certaines propriétés pour attirer les espèces granivores.

La Camargue est un territoire aux multiples modes de gestions et d'usages. Lorsqu'il est décidé de favoriser la présence de certaines espèces il faut veiller à ce que la gestion mise en place ne le soit pas au détriment d'autres espèces tout aussi patrimoniales. Elle requière une compréhension fine des différents enjeux socio-économiques et écologiques pour permettre aux gestionnaires de sites naturels de prendre des décisions d'actions (ou de non-actions) et tendre vers des équilibres au sein des sites gérés mais aussi à l'échelle de tout le delta. L'acquisition de ces connaissances peut s'appuyer sur de nombreux programmes de recherche scientifique tels que l'écologie de la répartition spatiale chez les Anatidés et la Foulque macroule.

1.2. Exploitation spatiale et temporelle de l'espace camarguais

1.2.1. L'unité fonctionnelle

Au-delà des tendances d'effectifs observées au sein de chaque espèce, des travaux ont été menés pour comprendre l'importance de certains facteurs quant à la répartition spatiale et temporelle des populations au sein d'un territoire.

Deux notions de vocabulaire sont importantes concernant la répartition des Anatidés et de la Foulque macroule : la remise et les gagnages. La remise est une surface en eau, généralement étendue et dégagée, utilisée par les oiseaux d'eau pour des activités dites de confort : repos, toilette, etc. Pour les espèces de canards, cela correspond aux étendues d'eau utilisées en journée. Le temps alloué à l'alimentation sur cette remise est généralement faible, aux alentours d'un quart de la journée voire moins.

Les gagnages sont quant à eux des surfaces en eau principalement utilisées pour s'alimenter, souvent plus petites, moins profondes et plus végétalisées. Le temps alloué à l'alimentation est ici d'environ 80 % du temps passé sur les sites (Tamisier, 1972 ; Campredon, 1981 ; Allouche, 1988). Les canards exploitent ces milieux principalement la nuit.

Concernant l'utilisation des remises et des gagnages pour la Foulque macroule et les cygnes, la temporalité est inversée par rapport aux canards. Leur alimentation est principalement diurne et les activités dites de confort se font la nuit.

Les canards passent des remises aux gagnages par des vols crépusculaires : remise et gagnages sont différenciés spatialement (Tamisier, Tamisier, 1981 ; Johnson et al., 2014). L'ensemble constitué d'une remise et d'un ou plusieurs gagnages est appelé l'unité fonctionnelle des oiseaux d'eau considérés. Elle permet à une population donnée de satisfaire ses divers besoins (Tamisier, Tamisier, 1981 ; Tamisier, Dehorter, 1999). Les études menées sur le déplacement des canards évaluent la localisation des gagnages fréquentés dans un rayon de 5 km d'une remise (Guillemain et al., 2008 ; Johnson et al., 2014). Elles montrent également une forte fidélité des individus à leur remise, leurs gagnages et aux trajets empruntés pour se rendre de l'un à l'autre (Tamisier, Tamisier, 1981 ; Guillemain et al., 2002a). Cette fidélité se constate chez la majorité des individus suivis par radiopistage (Guillemain et al., 2002a ; 2010). À une échelle plus petite, cela veut dire qu'une population est majoritairement présente dans une seule unité fonctionnelle.

Quels sont les critères nécessaires à l'établissement d'une remise et de gagnages pour les Anatidés et la Foulque macroule ?

1.2.2. La remise, où s'installer confortablement

En ce qui concerne les remises en Camargue, des travaux ont montré l'importance de la superficie en eau, de la salinité et de la présence d'espaces protégés sur la répartition spatiale diurne des Anatidés migrateurs et de la Foulque macroule (Tamisier, Pradel, 1992 ; Brochet et al., 2009). Les effectifs des populations seront souvent plus élevés sur de grands plans d'eau, alors que la salinité et le dérangement par la chasse semblent avoir un effet négatif sur la plupart de ces effectifs. Le statut de protection des remises conditionne également les effectifs : ils augmentent fortement lors de la mise en réserve de terrains chassés, souvent rapidement après cette mise en réserve. Enfin, la hauteur d'eau d'un site influe

également sur son utilisation pour certaines espèces, que ce soit pour les remises ou les gagnages (Green, Robins, 1993 ; Guillemain, 2000 ; Brochet et al., 2009). Des niveaux d'eau trop élevés peuvent limiter la capacité d'alimentation de la plupart des espèces qui ne plongent pas et ne peuvent atteindre la ressource trophique (Clausen, 2000 ; Guillemain et al., 2002b). En effet, comme expliqué dans le paragraphe précédent, les canards passent une partie minime de leur journée à s'alimenter. Bien que minoritaire en termes de durée, cette phase alimentaire est nécessaire en particulier lors de leur arrivée entre août et octobre et à la fin de leur séjour entre février et mars. Ces alimentations diurnes s'expliquent par l'augmentation des besoins en nourriture pour compenser les fortes pertes énergétiques conséquentes à la migration d'arrivée ou pour préparer celle de départ (Tamisier et al., 1995 ; Guillemain et al., 2005). Ceci est particulièrement vrai pour les espèces herbivores qui ont besoin d'ingurgiter une plus grande quantité de nourriture pour absorber autant d'énergie que les espèces granivores (Van Eerden, 1997).

1.2.3. Le gagnage, où s'alimenter

Un gagnage, lieu d'alimentation, est défini par trois critères portant sur la ressource alimentaire : la qualité, la quantité et l'accessibilité à cette ressource (Smith et al., 1989). La qualité alimentaire des gagnages est directement liée au type d'habitat de ces derniers et aux espèces qui s'y développent. L'étude des habitats utilisés par les oiseaux pour s'alimenter peut se faire indirectement par l'observation du bol alimentaire des individus prélevés à la chasse (Pirot et al., 1984 ; Mouronval et al., 2014). Il en ressort que les milieux doux (moins de 5 $g.L^{-1}$ de sel) sont très utilisés par une majorité des espèces de canards tout au long de la saison. C'est particulièrement vrai en début de saison pour les marais de chasse maintenus artificiellement en eau toute l'année afin de favoriser une forte biomasse végétale. Une partie des individus change de gagnages vers octobre lorsque les milieux naturels (sansouïres, scirpaies, etc.) sont de nouveaux accessibles grâce aux pluies automnales. Ce sont ici des milieux à la salinité variable sans pour autant être sursalés. Pour l'Oie cendrée, avec une alimentation exclusive de *Bolboschoenus maritimus* (Palla, 1905), la scirpaie est le seul habitat constituant ses gagnages en Camargue (Desnouhes et al., 2007). Les milieux cultivés, principalement les rizières, sont également très exploités par les espèces granivores (Sarcelle d'hiver, Colvert, Pilet) en début d'hiver après la moisson, tant qu'ils sont inondés (c.-à-d. accessibles) (Pernollet et al., 2017). Enfin, les milieux saumâtres (une salinité comprise entre 5 et 15 $g.L^{-1}$) sont utilisés par quelques espèces : les canards Siffleur, Pilet et Souchet ainsi que le Fuligule milouin, les deux dernières espèces étant respectivement zoophage et omnivore.

La biomasse disponible de ressources alimentaires sur un gagnage dépend de la salinité, la durée d'assec et la date de mise en eau. L'augmentation de biomasse dans une étendue d'eau est effective au bout de un à deux mois d'inondation du milieu (Leifveld, 1994). La date de mise en eau, en plus de jouer sur la composition spécifique de la végétation immergée, va également jouer sur le développement de la biomasse, avec une décroissance de cette dernière au fur et à mesure que la date de mise en eau est avancée dans la saison (les dates étudiées ici vont de septembre n à mars n+1, n étant l'année civile) (Grillas, Battedou, 1998 ; Grillas et al., 2004). La salinité, au moins sur les milieux doux, va quant à elle avoir un effet sur la biomasse produite et l'effort reproducteur selon l'espèce végétale concernée. En suivant cette évolution de la biomasse et de l'effort reproducteur en fonction de la salinité nous retrouvons le caractère halophile ou non des espèces végétales étudiées (Grillas, 1992). D'autres paramètres influencent négativement la biomasse de la végétation dans les étangs comme la présence de

résidus de produits chimiques ou les traces de métaux lourds (Espel et al., 2019). Enfin, la fluctuation des hauteurs d'eau, en plus d'influencer l'accessibilité physique à la ressource alimentaire, impacte également le développement de la végétation subaquatique (Grillas, 1992 ; Clausen, 2000).

Remises, gagnages, tous ces milieux peuvent se trouver à différents endroits de la Camargue, que ce soit sur des terrains agricoles, des marais de chasse ou dans des aires protégées. Toutefois, ces dernières ont une place privilégiée en ce qui concerne l'accueil des oiseaux d'eau.

1.2.4. L'importance des aires protégées

En journée, les espaces protégés de Camargue accueillent des densités plus importantes d'Anatidés et de Foulques macroules que les espaces chassées (Tamisier, Dehorter, 1999). Sur les espaces naturels protégés en Camargue, ces densités sont de 4 à 8 fois plus grandes pour les canards, et deux fois plus grandes pour les foulques, que dans les zones non protégées. Ces espaces offrent en journée des conditions favorables aux populations étudiées et leur permettent de se remiser en nombre important. Ce sont aussi des espaces utilisés pour se nourrir (Tamisier et al., 1995 ; Guillemain et al., 2002a), les milieux naturels qui les composent abritent des ressources trophiques exploitables par les canards. Si la ressource alimentaire existe sur place, les individus se remisant sur une réserve peuvent rester sur cette dernière pour s'alimenter tel que montrer au lac d' Ichkeul (Tamisier et al., 1995). Ici les populations de canards hivernants trouvent dans la continuité du lac des marais riches en herbiers subaquatiques où ils se nourrissent la nuit. A contrario, si la ressource n'existe pas sur l'aire protégée, ils n'y restent que le jour pour, notamment, se protéger de leurs prédateurs (Tuite et al., 1984 ; Tamisier, Dehorter, 1999 ; Brochet et al., 2009).

1.3. Objectifs du stage

L'exploitation du territoire camarguais par les Anatidés et la Foulque macroule s'articule autour des unités fonctionnelles. Ces unités regroupent des lieux de remises et des lieux de gagnages exploités selon les besoins des espèces. Les aires protégées regroupent une grosse partie des effectifs des populations en journée et les intègrent à leurs objectifs de gestion. Des facteurs qui influencent la répartition diurne des Anatidés et de la Foulque macroule ont été identifiés. Ces premiers facteurs sont les niveaux d'eau, la salinité, la pression de chasse et le statut de protection des marais ou des étangs. Des études se sont également intéressées à la diversité d'habitats utilisés au sein des espèces d'Anatidés hivernant en Camargue et les potentialités alimentaires du delta. Les ressources trophiques vont dépendre du temps d'inondation, des assecs et des dates de mise en eau. Cependant, une certaine plasticité des régimes alimentaires existe et les populations sont capables d'adapter leur alimentation à la ressource disponible (Guillemain et al., 2002b ; Brochet et al., 2012 ; Elmberg et al., 2019). Ces travaux reposent en partie sur des variables qualitatives et gagneraient à être affinés à l'aide de variables quantitatives disponibles par des relevés effectués directement sur le terrain ou obtenues par le biais de la télédétection. De plus, une partie de ces facteurs sont étudiés de façon séparée. Les étudier ensemble permettrait de comprendre la prépondérance de certains par rapport à d'autres dans la répartition des effectifs sur un territoire en réserve depuis presque un siècle et à la gestion porche d'un fonctionnement naturel.

Les enjeux sont divers pour les treize espèces présentées dans le **Tableau 1** : elles constituent une attraction pour l'éco-tourisme et, mis à part les Cygnes, font l'objet de prélèvements cynégétiques. De plus, pour certaines espèces, des tendances négatives de leurs effectifs et leur statut de conservation imposent des enjeux forts de conservation sur la Camargue.

De son côté, la Réserve naturelle nationale de Camargue (RNN Camargue) a pour objectifs de retrouver des fonctionnements aussi naturels que possibles afin de favoriser la biodiversité méditerranéenne. En effet, cette biodiversité, adaptée au climat particulier de la Camargue, tend à disparaitre sur les secteurs trop anthropisés notamment avec une gestion hydraulique très éloignée du cycle naturel. Ainsi, l'accueil d'Anatidés et de Foulques macroules est un enjeu fort pour la Société nationale de protection de la nature, gestionnaire de la Réserve, et coïncide avec l'objectif d'atteinte d'un bon état de conservation de nombreux habitats comme les lagunes, les baisses ou les sansouïres. Tout cela doit être articulé avec une volonté d'accueillir des populations d'oiseaux d'eau diversifiées tout au long de l'année et d'être exemplaire pour le public qui fréquente les lieux (Cheiron, Paix, 2016). Pour cela, les gestionnaires ont besoin de prendre du recul sur leurs choix et de pouvoir anticiper l'évolution des écosystèmes de la Réserve et des espèces hébergées.

Cette étude s'intéresse à l'écologie de douze espèces parmi les treize présentées dans le **Tableau 1**, le Cygne de Bewick étant écarté car très rare en Camargue. Elle vise à comprendre les facteurs naturels et humains qui influencent la répartition spatiale et temporelle des individus de ces espèces au sein de la RNN Camargue. Son gestionnaire pourra utiliser ces résultats lors de ses prises de décisions concernant la gestion des différents milieux de l'espace protégé. Ce travail s'intègre également dans le programme de thèse du doctorant M. David Vallecillo (Tour du Valat et Office français de la biodiversité) sur l'ensemble de la réserve de biosphère de Camargue. Cette thèse porte sur l'évaluation des méthodes de dénombrement, l'étude de l'évolution de la distribution spatiotemporelle et la réflexion concernant les pratiques de gestion des territoires et prélèvements concernant les Anatidés et la Foulque macroule hivernant en Camargue. Les résultats de ce stage de fin d'étude serviront de résultats préliminaires au deuxième volet de cette thèse, et permettront d'orienter les analyses qui seront conduites à l'échelle de la Camargue.

Ce stage va chercher à répondre à la question suivante : comment les paramètres physico-chimiques, trophiques et anthropiques influencent la répartition diurne de douze espèces d'oiseaux d'eau hivernant sur la Réserve naturelle nationale de Camargue ?

1.4. Hypothèses

Pour répondre à la problématique soulevée, ce travail repose sur les cinq hypothèses suivantes :

Hypothèse A : les populations étudiées ont besoin de suffisamment de surface en eau pour constituer différents groupes sociaux au sein d'un même espace et y exercer les différentes activités dites de conforts, sociales, ou alimentaires (Tamisier, Pradel, 1992 ; Tamisier, Dehorter, 1999 ; Brochet et al., 2009). Cette superficie en eau constitue la capacité physique d'accueil du milieu. L'effet attendu serait qu'une augmentation de surface en eau pour un marais ou un étang serait suivie d'une augmentation du nombre d'individus séjournant sur ce même marais ou étang.

Hypothèses B : une remise doit pouvoir fournir des ressources trophiques afin de subvenir aux besoins alimentaires des individus, même en journée. Ceci est d'autant plus vrai pour les canards herbivores qui s'alimentent plus longtemps en journée et la Foulque macroule qui a une alimentation principalement diurne. C'est également vrai pour les autres espèces de canards qui allouent du temps à s'alimenter en journée durant certaines saisons. Le développement de la ressource trophique repose sur plusieurs facteurs dont les principaux sont la salinité et la durée d'inondation. Deux effets sont attendus :

- **Hypothèse B_1 :** les fluctuations de concentration moyenne de sel auraient un impact variable sur les espèces selon leurs préférences alimentaires, avec néanmoins une tendance à la diminution des effectifs dénombrés lorsque la salinité augmente (Brochet et al., 2009).
- **Hypothèse B_2 :** plus les dates de mise en eau sont tardives dans la saison d'hivernage, moins il y aura de ressources alimentaires, un minimum de temps d'inondation étant nécessaire au développement de la végétation hygrophile. Son développement est également plus lent entre décembre et février (Leifveld, 1994 ; Grillas, Battedou, 1998). Ces mises en eau plus tardives entraineraient moins d'individus comptabilisés sur un site à une date t.

Hypothèse C : les individus ont besoin d'accéder physiquement à la ressource alimentaire. Les oiseaux d'eau se nourrissent dans des habitats inondés ou à proximité immédiate de l'eau. Il existe plusieurs modes de prise alimentaire : par plongeon, en immergeant seulement le cou, en culbutant, etc. Toutes les techniques autres que le plongeon nécessitent une hauteur de colonne d'eau relativement faible pour permettre d'accéder à la nourriture. Ainsi la hauteur d'eau peut affecter l'usage ou non d'une remise par ces oiseaux (Green, Robins, 1993 ; Clausen, 2000 ; Guillemain, 2000). En outre, des plans d'eau trop peu profonds sont plus facilement exploitables par des prédateurs terrestres d'oiseaux d'eau. Ainsi les effectifs diurnes d'Anatidés et de Foulque macroule seraient liés aux hauteurs d'eau. L'effet attendu est l'existence d'un optimum de hauteur d'eau pour lequel l'accessibilité à la ressource alimentaire serait maximale et qui permettrait d'augmenter considérablement la capacité d'accueil d'un milieu, et ainsi les tailles de populations présentes sur celui-ci. En-dessous de cette hauteur, les plans d'eau seraient trop petits et pas assez sûrs. Au-dessus de cet optimum, les ressources alimentaires seraient hors d'atteinte pour toutes les espèces ne plongeant pas.

Hypothèse D : remise et gagnages s'articulent entre eux dans une unité fonctionnelle et sont liés par les déplacements crépusculaires des oiseaux. Les effectifs d'une remise seraient influencés par les surfaces de gagnages prospectables dans un rayon de 5 km autour d'elle, en jouant sur la capacité à nourrir plus ou moins d'individus au sein de l'unité fonctionnelle à un instant t. L'effet escompté est qu'une augmentation de cette surface exploitable de gagnages engendrerait une augmentation des

effectifs pouvant stationner le jour sur la remise. Toutefois, le test de cette hypothèse est limité par l'absence de dénombrements nocturnes qui impose de parler de gagnages potentiels.

Hypothèse E : De fortes variations d'effectifs totaux en Camargue peuvent être enregistrées après des évènements climatique importants en Camargue ou à l'échelle européenne, tels que les grosses vagues de froid qui peuvent entraîner des redistributions massives des oiseaux d'eau (Ridgill, Fox, 1990). La prise en compte de ces variations d'effectifs à l'échelle du delta permettrait d'intégrer indirectement ces évènements extérieurs à la Réserve tout en regardant si ces variations influences directement la manière dont se répartissent les Anatidés et la Foulque macroule sur la Réserve. L'effet attendu est une influence positive de l'effectif total d'une espèce en Camargue sur l'effectif de cette même espèce à l'échelle d'un site.

Les cinq hypothèses présentées ci-dessus s'articulent entre-elles et, sauf pour l'hypothèse **E**, sont conditionnées par la présence ou l'absence d'eau en surface. Les hypothèses **A** et **B** supposent un effet indirect et conjoint sur les oiseaux d'eau via le contrôle du développement de ressources trophiques.

2. Matériels et méthodes

2.1. La zone d'étude et les espèces étudiées

2.1.1. La zone d'étude

L'étude a été conduite sur deux entités administratives contigües. En premier lieu, la Réserve naturel nationale de Camargue (RNN Camargue), troisième plus grande réserve de France métropolitaine avec ses 13 232 ha. Le Conservatoire du littoral (CL) en est propriétaire et la gestion est assurée par la Société nationale de protection de la nature (SNPN) depuis 1927. La réserve se compose de l'étang du Vaccarès, grande lagune de 6 314 ha au nord de la réserve et, au sud, de divers baisses et étangs connectés au Vaccarès et à la mer.

En second lieu, à l'ouest de la RNN Camargue se trouvent les terrains appartenant au conseil départemental des bouches du Rhône (CD13) : les étangs des Impériaux et de Malagroy. Ces deux étangs sont connectés à la RNN Camargue à l'est et à la mer au sud, et couvrent une superficie de 2 842 ha. De par leurs interactions hydrologiques avec la RNN Camargue et leur statut de protection, ces terrains ont été inclus dans la zone d'étude. L'ensemble constitue le système Vaccarès.

La zone d'étude s'étend au total sur 16 127 ha. Elle est divisée en 22 sites dont les surfaces varient de 25 ha pour la Capelière à 1 885 ha pour les Impériaux (**Figure 2**). Ce découpage en 22 sites a été réalisé sur la base des polygones utilisés lors des dénombrements aériens fournissant les données de comptages de canards et foulques (voir ci-après). Ces polygones correspondent à des délimitations visuelles de masses d'eau cohérentes et permettent de localiser les effectifs dénombrés lors des suivis. C'est notamment le cas avec l'étang du Vaccarès, redécoupé en six sites distincts de tailles plus modestes. Certains des polygones des dénombrements aériens ont été redécoupés en subdivisions selon les observateurs. Afin de travailler avec toutes les données disponibles, les subdivisions de certains observateurs ont été refusionnées en un seul site et leurs effectifs sommés afin d'obtenir des sites d'étude stables dans le temps.

Désormais le terme de zone d'étude et Réserve seront synonymes et évoquerons l'ensemble de l'association entre la Réserve naturelle nationale de Camargue, l'étang des Impériaux et l'étang de Malagroy. Le terme site sera utilisé pour parler d'une subdivision de la zone d'étude.

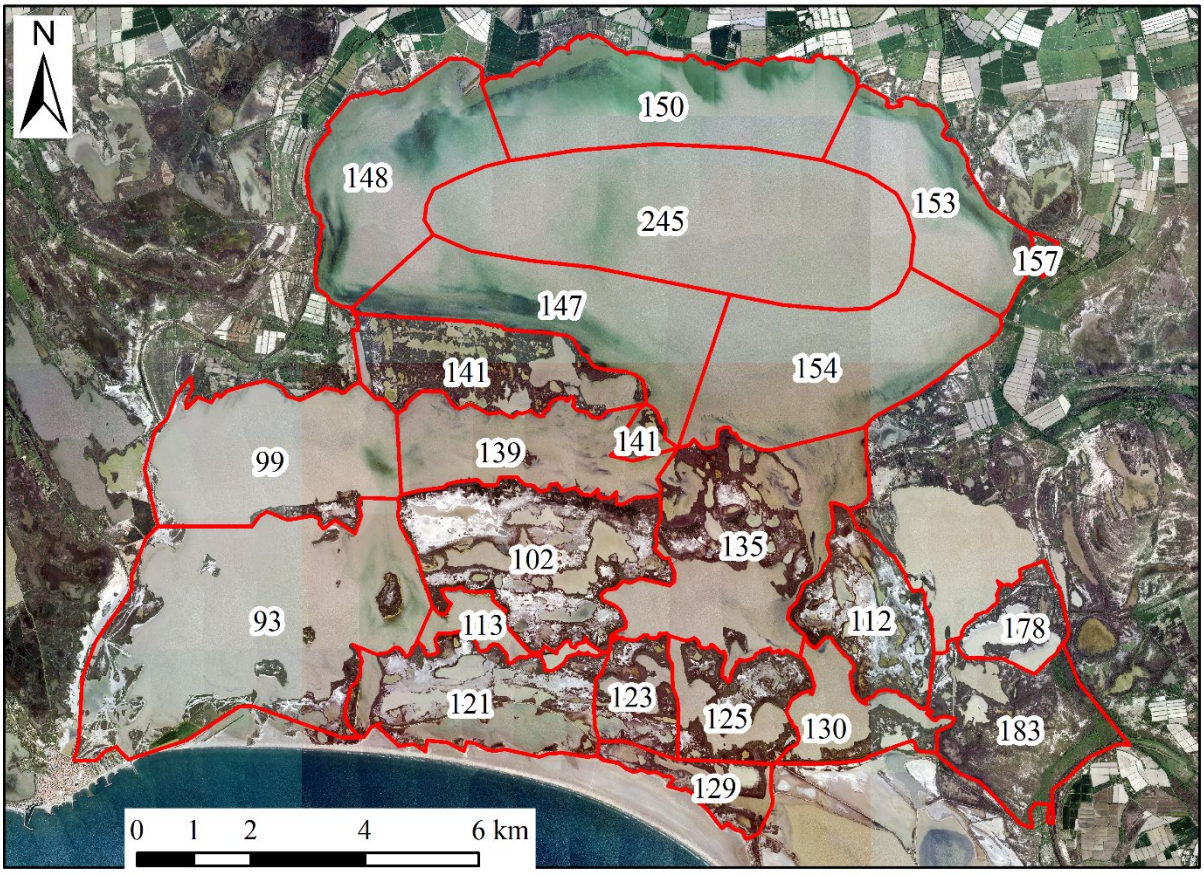


Figure 2 *: Localisation des différents sites de la zone d'étude. À chaque numéro correspond un nom de site :* ***93*** *: Impériaux,* ***99*** *: Malagroy,* ***102*** *: Sud des Bois,* ***135*** *: Lion-Miole, 1er 2e Bois, Fou du Lion,* ***112*** *: Cassieu,* ***113*** *: Gaze d'Escamp,* ***121*** *: La Vigie,* ***123*** *: Le Boulin,* ***125*** *: Marteau-Comtesse-Gazes,* ***129*** *: Tampan,* ***130*** *: Dame et Bras de la Dame ;* ***139*** *: Nord des Bois et Monro,* ***147*** *: Vaccarès Sud et Mornès,* ***148*** *: Vaccarès Ouest,* ***150*** *: Vaccarès Nord,* ***153*** *: Vaccarès Est,* ***154*** *: Vaccarès Sud-Est et Fiélouse,* ***157*** *: La Capelière,* ***178*** *: Salin de Badon,* ***183*** *: Ulmet et Amphise,* ***245*** *: Vaccarès Centre,* ***141*** *: Mornes.*

Auteur : Nicolas Malèvre (Société nationale de protection de la nature et Tour du Valat)

Sources : Tour du Valat ; Institut national géographique

2.1.2. Les espèces étudiées

Parmi les treize espèces présentées dans le **Tableau 1** seules douze d'entre-elles sont étudiées. Le Cygne de Bewick a été écarté du fait de trop faibles effectifs sur la zone d'étude. Les hypothèses **B**, **C** et **D** reposent sur les besoins alimentaires des espèces et sur leur régime alimentaire. Certaines espèces ont été regroupées en guildes en fonction de leur régime alimentaire, de leur période et mode d'alimentation (Olney, 1963 ; Pirot et al., 1984 ; Tamisier, Dehorter, 1999 ; Kear, 2005 ; Brochet et al., 2012 ; Mouronval et al., 2014 ; Svensson et al., 2015). Ces regroupements permettent de limiter le nombre de modèles tout en gardant une cohérence d'analyse vis-à-vis des hypothèses **B**, **C** et **D**. Les guildes sont présentées dans le **Tableau 2** ci-dessous :

Tableau 2 : *Les onze espèces d'Anatidés et l'espèce de rallidé (la Foulque macroule) étudiées ainsi que leur regroupement en guildes selon leur régime alimentaire et leur mode d'alimentation. *seule espèce à se nourrir de rhizomes, elle constitue une guilde à elle seule.*

Espèce (nom latin)	Espèce (nom vernaculaire)	Régime alimentaire	Période d'alimentation	Mode d'alimentation	Guilde
Anas acuta (Linnaeus, 1758)	Canard Pilet	Granivore	Nocturne	Surface	A
Anas crecca (Linnaeus, 1758)	Sarcelle d'hiver	Granivore	Nocturne	Surface	A
Anas platyrhynchos (Linnaeus, 1758)	Canard Colvert	Granivore	Nocturne	Surface	A
Anser anser (Linnaeus, 1758)	Oie cendrée	Herbivore	Crépusculaire	Surface	B*
Aythya ferina (Linnaeus, 1758)	Fuligule Milouin	Omnivore	Nocturne	Plongeon	C
Aythya fuligula (Linnaeus, 1758)	Fuligule Morillon	Omnivore	Nocturne	Plongeon	C
Cygnus olor (Gmelin, 1803)	Cygne tuberculé	Herbivore	Diurne	Surface	D
Fulica atra (Linnaeus, 1758)	Foulque macroule	Herbivore	Diurne	Plongeon	E
Mareca penelope (Linnaeus, 1758)	Canard Siffleur	Herbivore	Nocturne	Surface	F
Mareca strepera (Linnaeus, 1758)	Canard Chipeau	Herbivore	Nocturne	Surface	F
Netta rufina (Pallas, 1773)	Nette rousse	Herbivore	Nocturne	Plongeon	G
Spatula clypeata (Linnaeus, 1758)	Canard Souchet	Zoophage	Nocturne	Surface	H

2.2. Les données

2.2.1. Les effectifs

Les effectifs de chaque population sont obtenus par dénombrement aérien. Chaque année, de septembre de l'année n à mars de l'année n+1, un survol de la Camargue est effectué en avion pour dénombrer les oiseaux d'eau. Ce survol s'effectue au plus proche du 15 du mois, généralement un mardi pour réduire le biais que la chasse du week-end pourrait induire sur la répartition des oiseaux d'eau (Tamisier, Dehorter, 1999). Ce dénombrement est réalisé par un unique observateur capable d'identifier et de dénombrer les oiseaux en vol. Le survol s'effectue sur une même journée et chaque site n'est survolé qu'une seule fois (**Annexe 1**). Le passage de l'avion est fait à basse altitude (environ 100 m) et à une vitesse d'environ 180 km/h afin de faire envoler les oiseaux remisés sur les étangs et de permettre leur identification et leur dénombrement.

Ces données sont fournies par la Tour du Valat (TdV), le Centre national de la recherche scientifique (CNRS), l'Office français de la biodiversité (OFB) et le Syndicat mixte de la Camargue gardoise (SMGC) et s'étendent de septembre 1975 à mars 2020. Seuls trois observateurs se sont succédés depuis le début du suivi initié par Alain Tamisier (**Figure 3**).

Figure 3 *: Observateurs impliqués dans le dénombrement aérien des oiseaux d'eau en Camargue et leur période d'exercice.*

Ce programme a commencé en 1964. Dans le cadre de cette étude, les dix premières années ont été écartées en raison de modifications de protocole (méthodologie, découpage des secteurs de comptages, etc.).

De ces comptages sont issues plusieurs variables :

- les effectifs dénombrés par espèce
- le site de chaque effectif
- le mois du dénombrement
- la saison de comptage du dénombrement
- les effectifs totaux camarguais (hypothèse **E**) correspondant à la somme de tous les effectifs d'une espèce à une date donnée

2.2.2. Les données physico-chimiques

Les données physico-chimiques portent sur la salinité et les niveaux d'eau de chaque site. Elles sont mesurées *in-situ* et fournies par la SNPN. La **Figure 4** localise les 27 stations de relevés de salinité et les 4 stations de mesures de niveau d'eau.

Pour tester l'hypothèse $\mathbf{B_1}$, la salinité est mesurée en $g.L^{-1}$ par des prélèvements d'eau depuis les années 1980. Ces prélèvements ont lieu au minimum une fois par mois sur des points fixes, les stations de mesure. Si un site possède plusieurs stations de mesure, une valeur unique est obtenue par moyenne

de tous les relevés collectés au sein de ce site. Au contraire, si un site ne dispose pas de station de mesure, il se voit attribuer la salinité moyenne de tous les sites mitoyens.

Les niveaux d'eau sont intégrés au modèle pour tester l'hypothèse **C**. Ils sont mesurés automatiquement plusieurs fois par jour par des Thalimèdes en mètre NGF (nivellement général de la France). Plutôt que des niveaux, ce sont en réalité des altitudes de la surface de l'eau qui sont mesurées. Les valeurs sont retournées sous forme de moyenne journalière depuis 1990 sans discontinuité sauf problème d'appareil. Par soucis de simplicité les hauteurs d'eau sont approximées par les altitudes des surfaces d'eau. En effet, les variations d'altitude du fond des étangs restent suffisamment négligeables entre elles, sauf dans le cas du Vaccarès (**Figure 4,** zone violette). À chaque site est associée une station de mesure représentative de son altitude (**Annexe 2**).

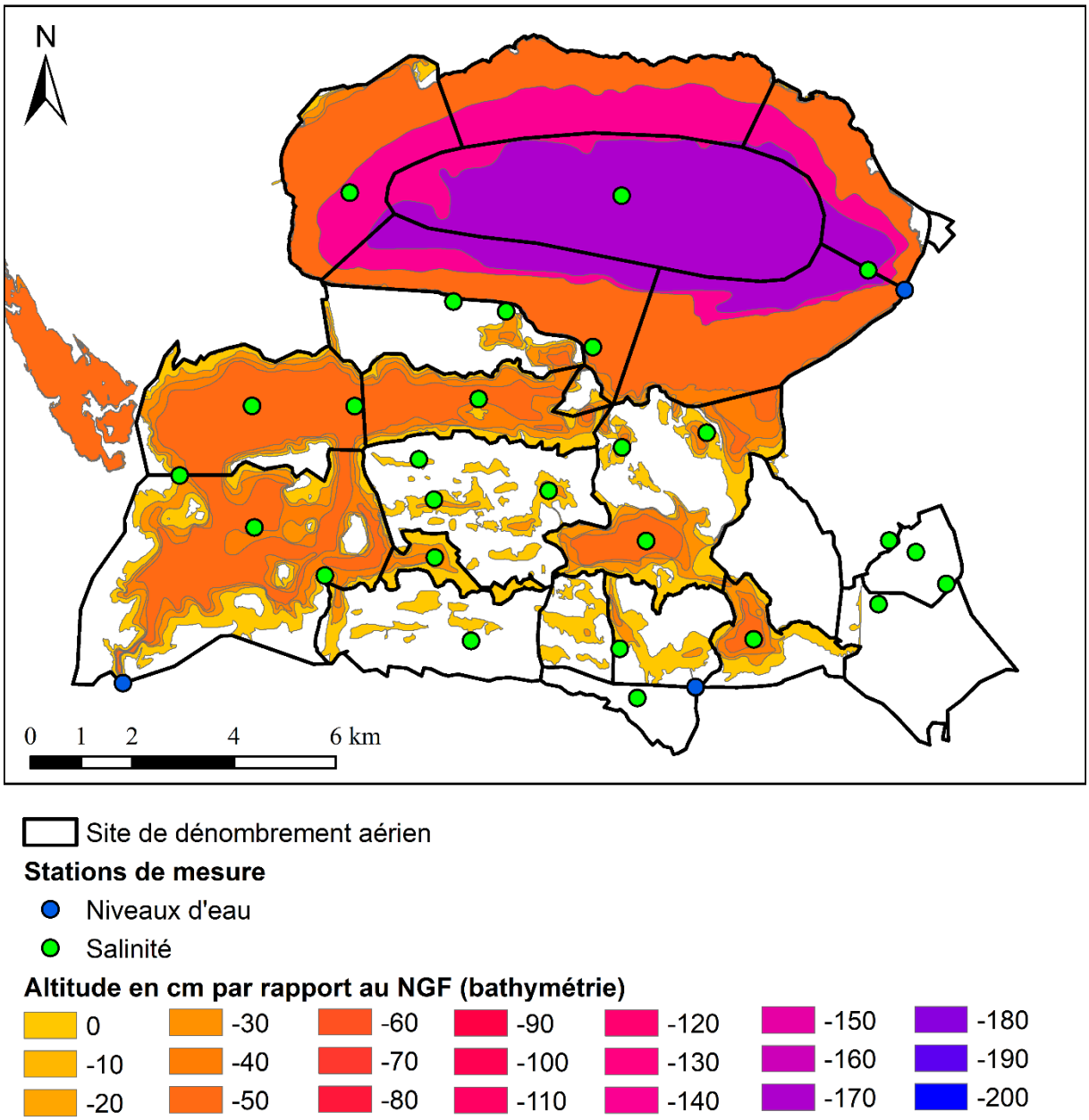


***Figure 4** : Localisation des stations de mesures des paramètres physico-chimiques de la zone d'étude et bathymétrie des étangs. La carte représente l'altitude du fond des étangs en mètre NGF (nivellement général de la France)*
Auteur : Nicolas Malèvre (Société nationale de protection de la nature et Tour du Valat)
Sources : Société nationale de protection de la nature, Tour du Valat, Institut géographique national

2.2.3. Les données apportées par la télédétection

La télédétection est un ensemble de connaissances et techniques utilisées pour déterminer des caractéristiques physiques et biologiques d'objets par mesure à distance sans contact matériel avec ceux-ci (Paul, 1993). Dans l'observation de la terre (OT), celles-ci peuvent être acquises à l'aide de satellite ou de capteurs aéroportés sur des avions ou des drones. Dans ce travail, les informations extraites à partir des images satellites permettent de mesurer les superficies en eau à l'échelle d'un site donné à une date donnée. Ceci grâce, notamment, à l'indice Water in Wetlands (WIW), développé par Lefebvre et al., 2019. Il utilise l'absorption des ondes électromagnétiques dans le proche infrarouge et permet de déterminer s'il y a présence d'eau à la surface ou non. La nouveauté de cet indice est sa capacité relative à détecter la présence d'eau même sous un couvert végétal tel que les roselières. Les images brutes ont été capturées par les satellites Landsat-4/5 TM (30m), Landsat-7 ETM (30m), Landsat-8 OLI (30m) et Sentinel-2A/2B (20m), de 1984 à aujourd'hui (**Figure 5**). L'indice WIW est calculé automatiquement sur l'ensemble des séries chronologiques et est directement téléchargé, sous format raster (avec comme résolution spatiale celle des images brutes d'où il est dérivé), via le site EO-Browser à raison d'un raster par mois depuis avril 1984 jusqu'à février 2020. À cause de problème d'exploitation des images satellitales (présence de nuages ou défauts techniques) la couverture temporelle entre 1984 et 2020 n'est pas complète mais atteint tout de même 52 % avec une nette amélioration depuis 2016. De ces rasters sont extraites trois variables explicatives par site : la superficie en eau, la date de mise en eau et les gagnages potentiels accessibles. Chaque variable est décrite ci-dessous ainsi que son processus d'extraction.

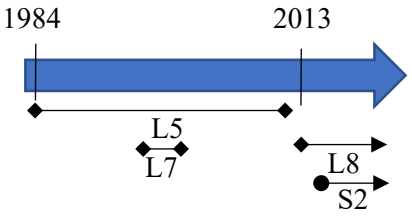


***Figure 5** : Succession chronologique des différents satellites de télédétection utilisés. L5 : satellite Landsat5 ; S2 : satellite Sentinel 2*

La première est la superficie en eau au mois du comptage et permet de tester l'hypothèse **A**. À l'aide du logiciel ArcGIS 10.3, chaque site s'est vu attribuer une superficie d'eau de surface par date de dénombrement aérien.

La seconde correspond aux dates de mise en eau sur une saison hydrique (hypothèse $\mathbf{B_2}$). La **Figure 6** définit les notions de saison hydrique et saison de comptage. Plus généralement, saison hydrique et saison de comptage seront toutes deux nommées saisons sauf si une distinction parait nécessaire.

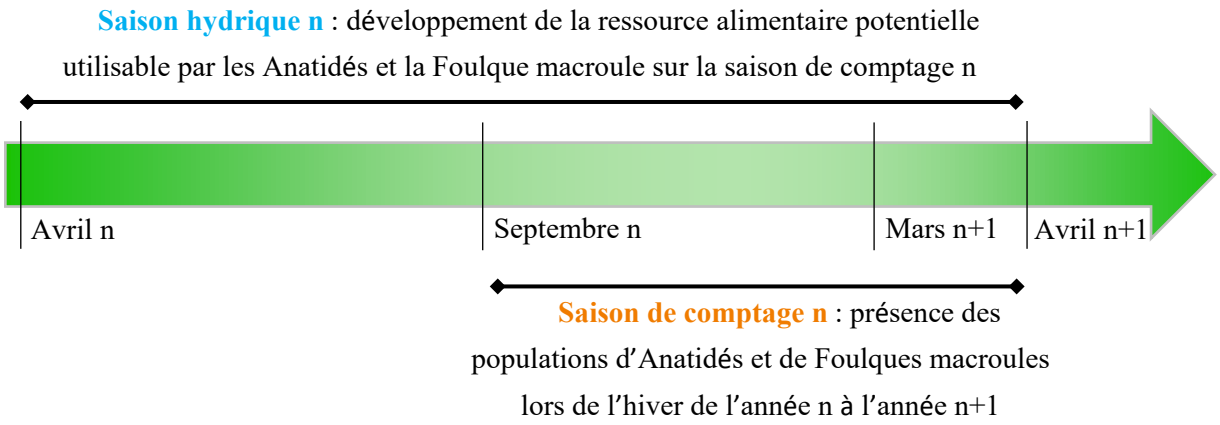


***Figure 6** : Définition d'une saison hydrique n et d'une saison de comptage n (n étant l'année civile n comprise entre 1975 et 2019). Le dégradé de couleur dans la flèche représente la vitesse de développement de la végétation allant de rapide (vert foncé) à lent (vert clair).*

La végétation submergée fournit la majorité de la ressource alimentaire des Anatidés et de la Foulque macroule (Pirot et al., 1984 ; Brochet et al., 2012 ; Mouronval et al., 2014). Cette végétation se développe bien quasiment toute l'année sauf en hiver où ce développement est ralenti mais pas inexistant (Grillas, 1990 ; 1992 ; Leifveld, 1994). L'hypothèse **B** repose sur l'effet de la date de mise en eau sur le développement de la végétation consommée par les espèces suivies. C'est pourquoi ici, une saison hydrique n'est pas définie sur le régime des précipitations mais sur celui du développement de la végétation consommable par les populations suivies l'année n. La date de mise en eau correspond au dernier mois de la saison hydrique pour lequel la majorité du site passe d'un état sec à un état inondé. Le terme employé est mise en eau et fait référence au mois de cette mise en eau. Cette information est dérivée de l'indice WIW (calculé pour chaque date d'acquisition) à l'aide du logiciel R 3. 6. 2. et du package *exactextractr* en 4 étapes *:*

A. Travail à l'échelle du pixel des rasters
    1) À chaque saison hydrique ne sont conservés sur les rasters d'indices WIW que les pixels inondés au moins une fois au cours de cette saison. En effet, les Anatidés et la Foulque macroule ne sont pas présents sur les habitats secs toute l'année.
    2) Pour chaque raster, si un pixel au mois m-1 est sec et au mois m, m+1 et m+2 est en eau alors ce pixel se voit attribuer la valeur m, m étant le numéro du mois dans une année civile (de 1 pour janvier à 12 pour décembre). Si les conditions ne sont pas vérifiées, le pixel se voit attribuer une valeur 0.
    3) Au sein d'une saison hydrique, le mois de mise en eau d'un pixel retenu est le plus avancé dans la saison. Une saison hydrique commence en avril et se termine en mars (**Figure 6**). Ainsi janvier est plus avancé dans la saison que décembre. Le mois retenu peut être nul ce qui correspond à un pixel toujours en eau.
B. Extrapolation à l'échelle du site
    4) Chaque pixel se voit attribuer un mois de mise en eau dans les étapes précédentes. Le résultat obtenu est un raster avec comme valeur de pixel ce mois de mise en eau. La fonction de statistique zonale *exact_extract* (package R *exactextractr*) retourne la valeur majoritaire des pixels contenus dans un site. Chaque site se voit attribuer

par saison un mois de mise en eau. Si la valeur 0 a été retournée au cours de cette étape cela veut dire que le site a toujours été en eau au cours de la saison.

Au final, chaque site possède un mois de mise en eau (équivalent d'une date de mise en eau) entre la saison 1984 et la saison 2019. La précision de cette donnée dépend du nombre de mois d'une saison pour lequel un raster de l'indice WIW est exploitable.

La dernière variable explicative correspond aux surfaces de gagnages potentiellement accessibles autour de chaque site. Ces surfaces de gagnages sont utilisées pour tester l'hypothèse **C**. Le calcul se fait par croisement de couches de gagnages potentiels à l'échelle de la Camargue et des rasters de l'indice WIW (**Figure 7**). Les gagnages potentiels dérivent de données d'occupation du sol fournies par le Parc naturel régional de Camargue (PNRC) et le Syndicat mixte de la Camargue gardoise. La méthodologie pour établir l'occupation du sol ayant varié dans le temps (les classes utilisées), il a été nécessaire de simplifier ces couches d'information. Sur chacune d'entre elles ont été identifiés les différents types d'habitats favorables aux oiseaux d'eau granivores, herbivores ou zoophages pour donner des couches vectorielles de gagnages potentiels (**Annexe 3**). Les zones de remises sur la zone d'étude et aux alentours ont été soustraites de ces couches par la suite. Le croisement des couches de gagnages potentiels et des surfaces inondées (indice WIW) permet d'obtenir les superficies de gagnages potentiels en eau et donc accessibles aux oiseaux d'eau en fonction de leur régime alimentaire pour chaque site dans un rayon de 5 km.

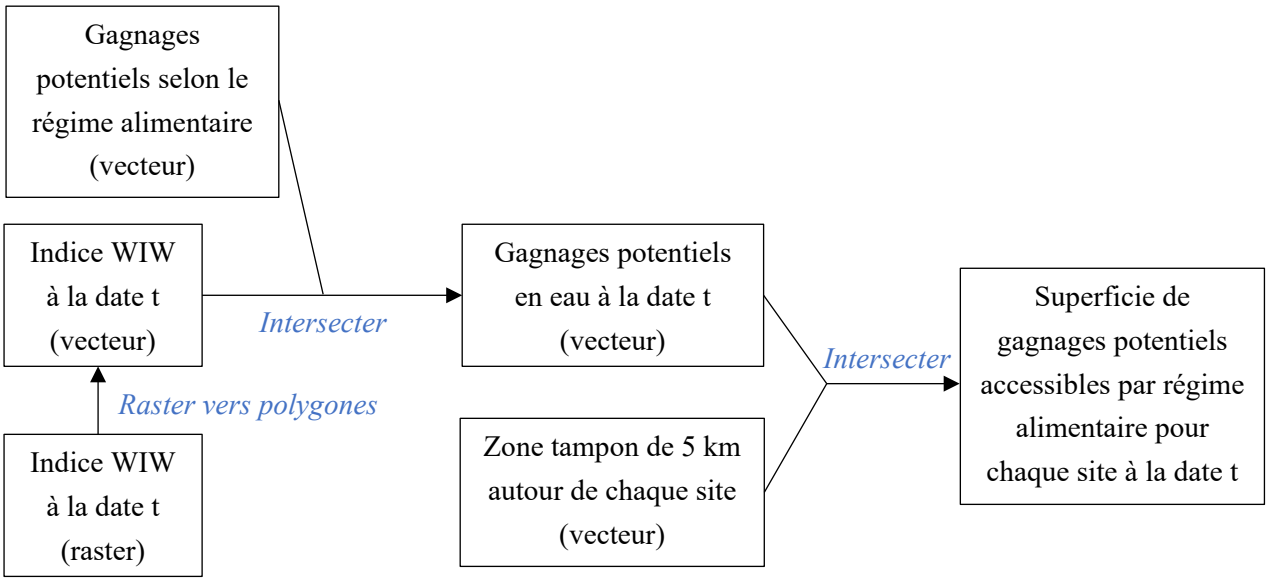


***Figure** 7 : Algorithme de calcul des surfaces de gagnages potentiels en eau à une date t par site. Est indiqué entre parenthèses le type de couche SIG utilisé et en bleu l'outil ArcGIS 10.3 utilisé pour obtenir la couche*

Au final chaque dénombrement dans un site se voit attribuer une superficie de gagnages potentiels accessibles en fonction du régime alimentaire des guildes d'espèces étudiées.

2.3. Tests statistiques

2.3.1. Exploration des données

L'analyse de données de comptage s'est fait à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes (GLMm) (Sirami et al., 2019 ; Gaget et al., 2020). Ces méthodes de modélisation permettent d'intégrer des variables à effets fixes et des variables à effets aléatoires. La modélisation se fait à l'aide du logiciel R et de la fonction *glmmTMB* du package du même nom. Cette fonction permet d'appliquer des méthodes zero-inflated, méthode de modélisation statistique qui permet de corriger un excès de zéro dans les données mais contraint à supprimer toutes observations où l'une des variables explicatives est manquante. Avec la période temporelle couverte par les niveaux d'eau, le jeu de donnée s'étend des **saisons 1989 à 2019**. De plus, aucun survol en avion n'a été fait sur les saisons 2002 et début 2003, elles sont absentes du jeu de données. Le reste de la saison 2003 n'est également pas conservé à cause de données manquantes dans les variables explicatives. Le jeu de données final regroupe **17 584 dénombrements** pour lesquels nous avons toutes les variables explicatives. Ils sont répartis au sein des 22 sites et prennent des valeurs allant de 0 à 24 900 oiseaux par espèce. Ceci correspond à 1 524 dénombrements par espèce, sauf pour l'Oie cendrée qui n'a pas été dénombrée avant janvier 2004. Au vu de la répartition des données de comptage, la variable à expliquer semble répondre à une loi binomiale négative (**Figure 8**). Il y a également 81 % de zéros dans ces effectifs. Cette inflation de zéro peut entrainer des biais sur les estimateurs des GLM (Cameron, Trivedi, 1998). Il est nécessaire de la prendre en compte dans le modèle par la technique dite de zero-inflated. Cette technique corrige, la sur-représentation de zéro par une probabilité de présence-absence (c.-à-d. avoir un effectif différent de zéro ou non). Le modèle repose ensuite sur les probabilités d'avoir un effectif dénombré k sachant que k est différent de zéro à laquelle il ajoute la probabilité de présence-absence précédente.

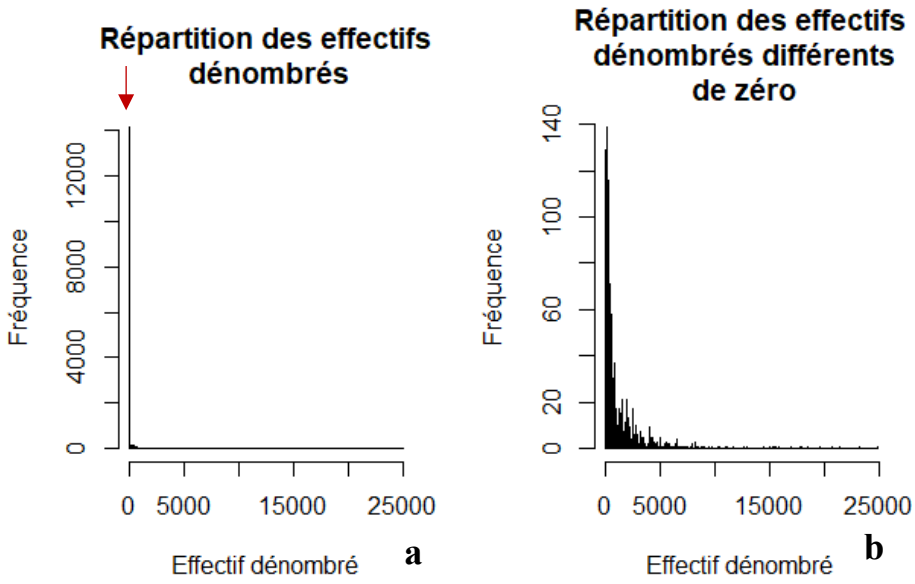


Figure 8 *: Répartition des données de comptage.* ***a*** *: fréquence de tous les effectifs présents dans le jeu de données. La flèche rouge indique la position de la fréquence des zéros.* ***b*** *: fréquence de tous les effectifs différent de zéro présent dans le jeu de données pour permettre une meilleure visualisation de la répartition des données.*

La présence d'autocorrélations temporelles ou spatiales doit également être prise en compte dans les analyses afin de respecter l'hypothèse d'indépendance des observations (Beale et al., 2010 ; Zuur et al., 2010). Des analyses préliminaires ont montré l'existence d'autocorrélations de ces deux types au sein des variables explicatives. Certaines sont faibles, comme pour les effectifs dénombrés, mais d'autres sont très marquées comme pour les salinités saisonnières calculées pour chaque site. L'ajout des variables *Site*, *Mois* et *Saison* en effet aléatoire permet d'intégrer ces autocorrélations spatiales et temporelles dans les analyses. La variable aléatoire *Saison* permet également de s'affranchir d'évènements ponctuels extérieurs à la zone d'étude qui ont pu fortement jouer sur la distribution des espèces étudiées. Ce fut le cas pendant la saison 1993 avec la rupture d'une digue sur le petit Rhône. Cette rupture entraina de forts apports en eau douce dans le Vaccarès engendrant une dessalure brutale et modifiant les herbiers à cet endroit (Vandewalle, 2014). Enfin, l'ajout d'une variable *Effectif camarguais* permet de contrôler l'effet des variations des différents arrivées et départs d'individus en Camargue sur toutes les autres variables explicatives. Ces flux sont provoqués, par exemple, par des évènements climatiques intenses en Camargue ou en Europe.

L'hypothèse **C** prévoit l'existence d'un optimum de niveau d'eau pour lequel les effectifs d'une espèce seraient maximaux. Au-dessous ou au-dessus de cet optimum de niveau d'eau, les effectifs seraient plus faibles. L'introduction d'un terme quadratique sur la variable *Niveau d'eau* permet de tester l'existence d'une telle relation entre la variable explicative et les effectifs dénombrés.

Ensuite, les variables surfaciques sont transformées en logarithme avant d'être intégrées au modèle pour obtenir une distribution plus linéaire des effectifs en fonction de la superficie en eau ou de la superficie des gagnages potentiels accessibles.

Enfin, toutes les variables explicatives quantitatives (*Effectif camarguais*, *Salinité*, *Niveau d'eau*, *Superficie en eau* et *Gagnages potentiels accessibles*), qui sont indépendantes, sont centrées-réduites tout site confondu pour permettre de comparer les effets de l'une à l'autres. Elles sont notées d'un * dans le **Tableau 3** qui synthétise les variables présentes dans la base de données utilisées.

Tableau 3 *: Synthèse des variables intégrées utilisées pour la modélisation. L'étendue temporelle est donnée en saison de comptage, la saison 1998 couvre l'hiver 1998-1999. L'étendue des variables quantitatives est présentée entre crochets. La variable à expliquer est grisée. Les variables notées avec un * sont centrée-réduite sur l'ensemble du jeu de donnée.*

Nom	Catégorie de variable et étendue	Moyen d'extraction de la variable	Source
Effectif	Entier naturel [0 ; 25 000]	Brute	TdV / SMCG / OFB / CNRS
Site	Facteur (22 niveaux)	Brute	Tour du Valat
Mois	Facteur (7 niveaux)	Brute	Tour du Valat
Saison	Facteur (23 niveaux)	Brute	Tour du Valat
Effectif camarguais*	Entier naturel [0 ; 80 872]	Somme	Tour du Valat
Salinité*	Continue [0 ; 71,4] en $g.L^{-1}$	Moyenne annuelle	SNPN
Niveau d'eau*	Continue [-0,31 ; 0,79] m NGF	Interpolation	SNPN
Superficie en eau*	Continue [8,16 ; 16,73] en m²	Brute	Donnée OT
Mise en eau	Facteur (13 niveaux)	Traitement SIG	Donnée OT
Gagnages potentiels accessibles*	Continue [7,11 ; 17,50] en m²	Traitement SIG	Donnée OT

2.3.2. Modèle mathématique et sélection de modèle

Le modèle mathématique appliqué à chaque guilde est le suivant :

$$A_{ima} \sim NegBin\ (\mu_{ima}, \sigma_A^2)$$
$$E(A_{ima}) = \mu_{ima}$$
$$(Eq1) \quad \log(\mu_{ima}) = Niveau\ d'eau_{ima} + Niveau\ d'eau_{ima}^2 + Salinité_{ia} + \log\ (Surface\ en\ eau_{ima}) + \log\ (Gagnages_{ima}) + Mois\ de\ mise\ en\ eau_{ia} + Effectifs\ camarguais_{ma} + Site_{ima} + Mois_m + Saison_a$$
$$Site \sim N(0, \sigma_{Site}^2)$$
$$Mois \sim N(0, \sigma_{Mois}^2)$$
$$Saison \sim N(0, \sigma_{Saison}^2)$$

En premier lieu, tous les GLMm comprenant 0 à 9 variables ont été générés pour chaque guilde à l'aide de la fonction dredge du package MuMIn. Cela représente 255 modèles. La sélection du meilleur modèle s'est effectuée sur la valeur d'AIC (Critère d'information d'Akaike). Le meilleur modèle est celui ayant la plus faible AIC. Cependant, deux modèle dont la différence d'AIC (ΔAIc) est inférieure à 2 unités sont considérés comme équivalents (Burnham, Anderson, 2002). Sur ces critères, si plusieurs modèles sont considérés comme les meilleurs, l'utilisation d'une méthode de modèle moyen (model averaging) permet d'obtenir une pondération des estimations et des erreurs standards de chaque modèle par leur poids d'AIC (Burnham, Anderson, 2002).

Les résultats sont présentés guilde par guilde. Deux tableaux sont communiqués à chaque fois : un résumé de la sélection de modèles puis les résultats obtenus à l'issus de l'approche par modèle-moyen. Les courbes de réponse de chaque modèle final obtenu au cours de ce processus de modélisation se trouvent en **Annexe 4**.

3. Résultats

3.1. Résultats préliminaires : attractivité de la zone d'étude et répartition des effectifs au sein de celle-ci

Une analyse préliminaire a été menée pour regarder quelle est l'importance de la zone d'étude pour l'accueil, en Camargue, des douze espèces étudiées. La **Figure 9** présente le ratio entre les effectifs dénombrés sur la zone d'étude et les effectifs dénombrés sur la Camargue entière par espèce. Ce ratio informe sur le caractère plus ou moins attractif de la réserve par rapport au reste de la Camargue. En imaginant que les oiseaux se répartissent aléatoirement sur la Camargue, ce ratio serait proche de celui de la superficie de la zone d'étude sur la superficie de l'ensemble des secteurs dénombrés, soit 34 %. Si ce ratio est supérieur à 34 %, la zone d'étude est un secteur de remise préférentiel pour une espèce. Si ce ratio est inférieur, l'espèce en question favorise d'autres remises en Camargue. La zone d'étude, entre 1989 et 2019, a accueilli une majorité des canards granivores (guilde A) en hivernage sur la Camargue, principalement avec le Pilet et le Colvert. Même chose pour les canards plongeurs (guilde C) surtout le Morillon. À l'opposé, le Cygne tuberculé (guilde D) se remise ailleurs dans le delta comme le canard Chipeau et la Sarcelle d'hiver. Ainsi, la zone d'étude apparait comme un secteur de remisage plébiscité par certaines espèces et au contraire moins sollicité par d'autre.

La **Figure 10** présente la répartition des effectifs moyens dénombrés par site et par espèce au sein d'une guilde. Première constatation, les effectifs ne se répartissent pas tous de la même manière selon leur guilde d'appartenance. Les Foulques macroules (guilde E) sont majoritairement remisées en grand nombre sur le Vaccarès. Les canards granivores (guilde A) se situent plus sur les zones centrales et sud de la zone d'étude, là encore en grand nombre. Les effectifs moyens des autres guildes sont quant à eux bien plus faibles. Les canards plongeurs (guilde C) se répartissent seulement sur quelques sites au nord avec une forte prédominance sur le site de la Capelière (n° 157) en particulier des fuligules Morillons. Les Cygnes tuberculés (guilde D) représentent de très faibles effectifs et se concentrent au centre de la zone d'étude tout comme la Nette rousse (guilde G). Enfin, les canards herbivores (guilde F) et les canards Souchets (guilde H) représentent une part importante des effectifs d'Anatidés présents sur les sites, tout en n'étant que rarement majoritaires. Leur distribution est assez homogène sur la zone d'étude.

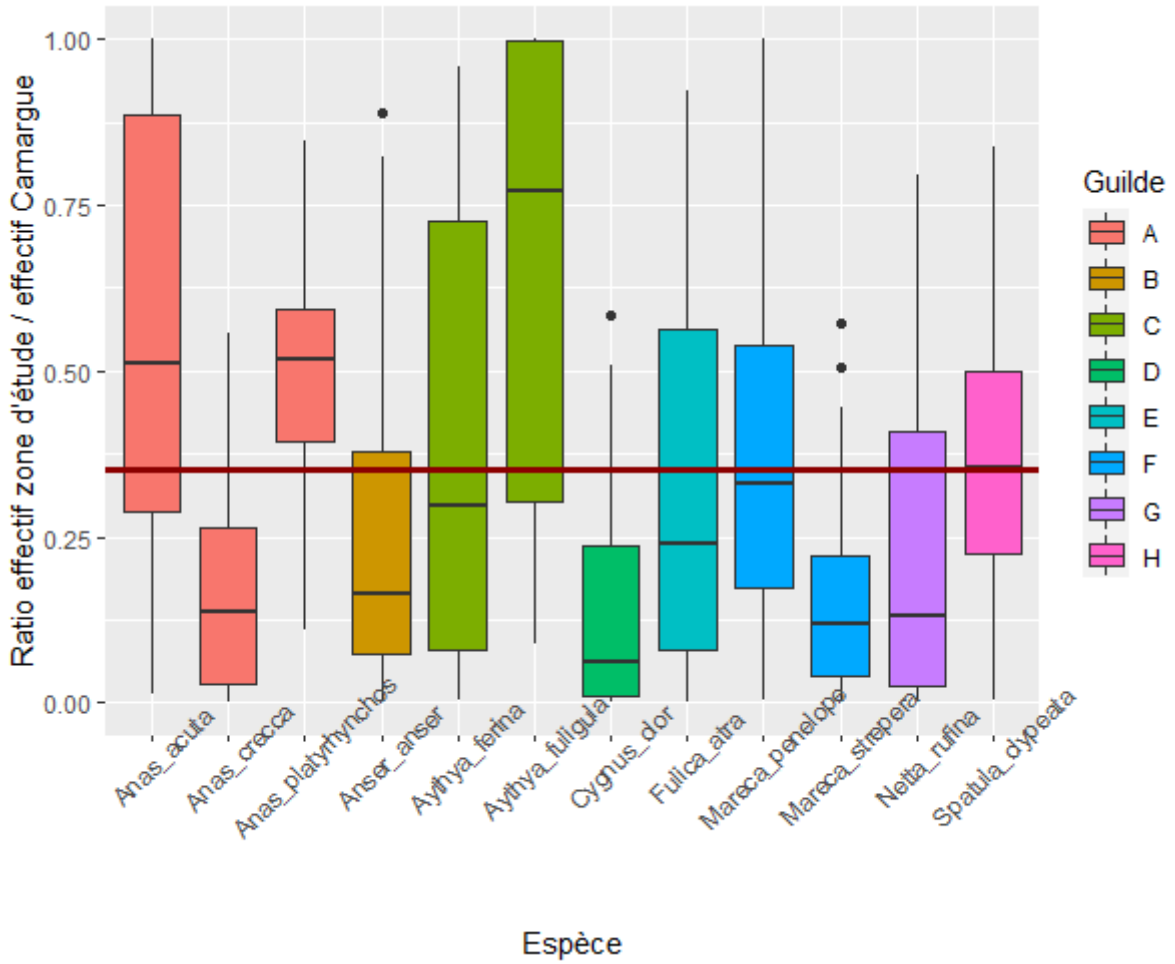


Figure 9 *: Distribution du ratio de l'effectif total de la zone d'étude sur l'effectif total de Camargue (effectif camarguais) par espèce entre les saisons 1989 et 2019. La ligne rouge foncé correspond à la valeur seuil de 0,34. Ce seuil correspond au ratio de la superficie de la zone d'étude sur la superficie de l'ensemble des polygones dénombrés en Camargue.*

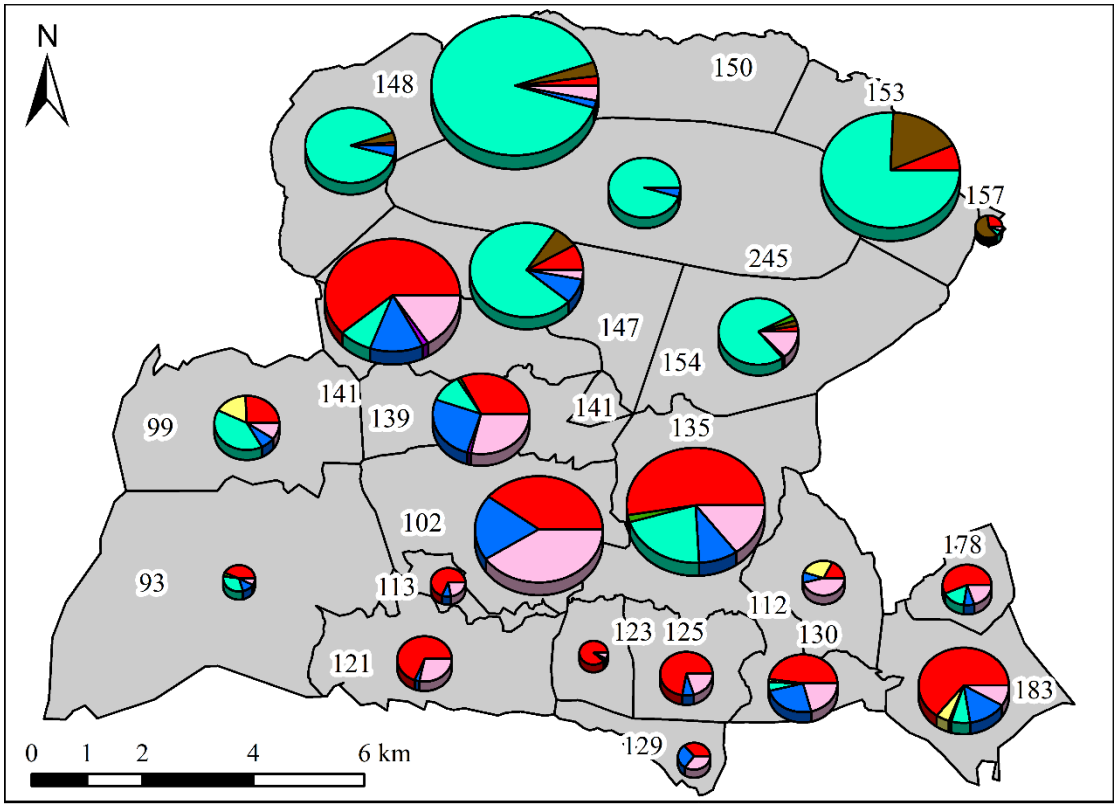


Figure 10 *: Cartographie des effectifs moyens par guilde et par polygone ainsi que les superficies moyennes en eau (en ha) sur la zone d'étude. La taille du diagramme circulaire est proportionnelle à la somme des effectifs moyens de toutes les guildes sur un site. La valeur de référence pour cette taille est 900 individus toutes guildes confondues.*

À chaque numéro correspond un nom de site :

93 *: Impériaux,* ***99*** *: Malagroy,* ***102*** *: Sud des Bois,* ***135*** *: Lion-Miole, 1er 2e Bois, Fou du Lion,* ***112*** *: Cassieu,* ***113*** *: Gaze d'Escamp,* ***121*** *: La Vigie,* ***123*** *: Le Boulin,* ***125*** *: Marteau-Comtesse-Gazes,* ***129*** *: Tampan,* ***130*** *: Dame et Bras de la Dame ;* ***139*** *: Nord des Bois et Monro,* ***147*** *: Vaccarès Sud et Mornès,* ***148*** *: Vaccarès Ouest,* ***150*** *: Vaccarès Nord,* ***153*** *: Vaccarès Est,* ***154*** *: Vaccarès Sud-Est et Fiélouse,* ***157*** *: La Capelière,* ***178*** *: Salin de Badon,* ***183*** *: Ulmet et Amphise,* ***245*** *: Vaccarès Centre,* ***141*** *: Mornes.*

Auteur : Nicolas Malèvre (SNPN-RNN Camargue et Tour du Valat)

Sources : Tour du Valat ; Société nationale de protection de la nature – Réserve naturelle nationale de Camargue

3.2. Guilde A : canards granivores (Pilet, Colvert et Sarcelle d'hiver)

Tableau 4 *: Sélection des meilleurs modèles (en gras) des canards granivores (*Anas acuta*,* Anas crecca *et* Anas platyrhynchos *– guilde A) avec présentation de leur AIC et du différentiel d'AIC (ΔAIC) respectif.*

Ordre	Modèle	AIC	ΔAIC
1	***Mise en eau + Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau + Niveau d'eau²***	**24 406,95**	**0**
2	***Mise en eau + Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau²***	**24 406,97**	**0,027**
3	*Mise en eau + Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité*	24 409,14	2,197

Seul deux modèles sont considérés comme pouvant être le meilleur modèle et sont proches au vu de leur ΔAIC. La seule variable qui diffère entre ces modèles correspond au terme simple du niveau d'eau.

Tableau 5 *: Résultat de la modélisation des effectifs des canards granivores (*Anas acuta*,* Anas crecca *et* Anas platyrhynchos *– guilde A) par l'approche du modèle moyen sur les 2 meilleurs modèles. Les variables bleutées sont considérées comme significatives : leur intervalle de confiance à 95 % exclut zéro. Les valeurs sont arrondies au millième.*

Variables	Estimation	Estimation écart-type	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	5,351	0,290	[4,782 ; 5,919]
Mise en eau en septembre	-0,060	0,149	[-0,351 ; 0,232]
Mise en eau en octobre	0,237	0,121	[0,000 ; 0,475]
Mise en eau en novembre	-0,459	0,145	[-0,742 ; -0,157]
Mise en eau en décembre	-0,935	0,247	[-1,420 ; -0,450]
Mise en eau en janvier	0,334	0,228	[-0,113 ; 0,782]
Mise en eau en février	0,086	0,461	[-0,818 ; 0,990]
Mise en eau en mars	0,910	0,578	[-0,222 ; 2,043]
Effectif camarguais	0,425	0,036	[0,355 ; 0,496]
Superficie en eau	0,325	0,105	[0,119 ; 0,530]
Niveau d'eau	-0,058	0,041	[-0,139 ; 0,022]
Niveau d'eau²	0,043	0,020	[0,003 ; 0,082]
Salinité	-0,114	0,044	[-2,003 ; -0,028]
Gagnages	-0,172	0,061	[-0,291 ; -0,053]

La répartition des effectifs d'une espèce de cette guilde est positivement corrélée aux effectifs totaux de cette espèce à l'échelle de la Camargue, à la superficie en eau et au niveau d'eau au carré. Le coefficient positif estimé pour l'influence du niveau d'eau au carré implique la présence d'une plage de niveau d'eau intermédiaire pour laquelle les effectifs dénombrés sont minimums. Le terme simple n'est pas significatif car son intervalle de confiance est [-0,139 ; 0,022] et ne permet de conclure quant à son influence sur les effectifs d'une espèce de cette guilde sur un site de la zone d'étude.

La salinité et les superficies de gagnages potentiels accessibles ont un effet négatif sur les effectifs dénombrés sur un site. Enfin, une mise en eau tardive dans la saison, en novembre ou en décembre, aura un impact négatif sur la taille des populations d'un site par rapport à une situation de site toujours en eau. Une mise en eau en début de saison, au mois d'octobre, sera plus favorable à la présence de granivore.

3.3. Guilde B : Oie cendrée

Il n'a pas été possible de faire converger de modèle pour l'Oie cendrée. Le suivi de cette espèce a commencé plus tardivement que pour les autres, en janvier 2004 (saison 2003). Dans le jeu de donnée, la présence de l'Oie cendrée sur un site (effectif différent de 0) concerne seulement 33 observations, majoritairement sur des sites toujours en eau (27 fois) et dont leur salinité moyenne saisonnière est comprise entre 6 et 71,40 $g.L^{-1}$. Concernant le niveau d'eau celui-ci a varié entre -0,06 et 0,59 m NGF. Les principaux sites où elles ont été présentes sont Malagroy (14 fois) et Ulmet/Amphise (9 fois). Ces faibles effectifs différents de zéro et cette faible diversité de sites utilisés pour se remiser impliquent une sur-paramétrisation du modèle et empêche la convergence. Il est décidé d'abandonner l'analyse des effectifs de cette guilde faute d'arriver à modéliser l'impact des variables explicatives sur sa répartition au sein de la réserve. Une approche par présence-absence serait peut-être plus adaptée pour cette espèce.

3.4. Guilde C : canards plongeurs (fuligules Morillon et Milouin)

Tableau 6 *: Sélection des meilleurs modèles (en gras) des canards plongeurs (*Aythya ferina *et* Aythya_fuligula *– guilde C) avec présentation de leur AIC et du différentiel d'AIC (ΔAIC) respectif.*

Ordre	Modèle	AIC	ΔAIC
1	***Effectif camarguais + Gagnages***	**1 306,641**	**0**
2	***Effectif camarguais + Gagnages + Salinité + Mise en eau***	**1 306,850**	**0,209**
3	***Effectif camarguais + Salinité***	**1 307,582**	**0,941**
4	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité***	**1 307,869**	**1,228**
5	***Effectif camarguais + Niveau d'eau***	**1 307,915**	**1,274**
6	***Effectif camarguais + Gagnages + Mise en eau***	**1 308,071**	**1,430**
7	***Effectif camarguais + Gagnages + Niveau d'eau***	**1 308,207**	**1,566**
8	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau***	**1 308,303**	**1,662**
9	***Effectif camarguais + Gagnages + Niveau d'eau²***	**1 308,494**	**1,853**
10	***Effectif camarguais + Gagnages + Salinité + Niveau d'eau² + Mise en eau***	**1 308,566**	**1,925**
11	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité + Mise en eau***	**1 308,606**	**1,965**
12	*Effectif camarguais + Gagnages + Salinité + Superficie en eau + Niveau d'eau²*	1 309,252	2,611

La sélection de modèle en fait ressortir 11 considérés comme équivalents au vu de leur ΔAIC inférieur à 2. La variable *effectifs camarguais* ressort dans chaque modèle, suivi des surfaces de

gagnages potentiels accessibles qui apparaissent dans 9 modèles sur 11. Les autres variables sont présentes dans moins de la moitié des meilleurs modèles.

***Tableau 7** : Résultat de la modélisation des effectifs des canards plongeurs (*Aythya ferina *et* Aythya_fuligula *– guilde C) par l'approche du modèle moyen sur les 11 meilleurs modèles. Les variables bleutées sont considérées comme significatives : leur intervalle de confiance à 95 % exclut zéro. Les valeurs sont arrondies au millième.*

Variables	Estimation	Estimation écart-type	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	6,072	0,593	[4,909 ; 7,234]
Effectifs camarguais	0,475	0,102	[0,274 ; 0,675]
Gagnages	-0,284	0,179	[-0,635 ; 0,067]
Mise en eau en septembre	-2,781	1,361	[-5,450 ; -0,113]
Mise en eau en octobre	-1,282	0,633	[-2,523 ; -0,040]
Mise en eau en novembre	-0,746	0,587	[-1,897 ; 0,405]
Salinité	0,607	0,349	[-0,078 ; 1,291]
Superficie en eau	0,129	0,277	[-0,413 ; 0,671]
Niveau d'eau	-0,243	0,226	[-0,685 ; 0,200]
Niveau d'eau²	0,074	0,164	[-0,248 ; 0,397]

L'approche du modèle moyen fait ressortir un effet positif des effectifs camarguais de fuligules sur leur répartition au sein de la zone d'étude. A contrario, une mise en eau aux mois de septembre et octobre aura un effet négatif sur les effectifs en comparaison des situations de sites toujours en eau. Les variables de gagnages, salinité et niveau d'eau sont considérées comme non significatives car leur intervalle de confiance ne permet pas de conclure quant à leur influence positive ou négative sur les effectifs dénombrés de fuligule Morillon ou fuligule Milouin.

3.5. Guilde D : Cygne tuberculé

***Tableau 8** : Sélection des meilleurs modèles (en gras) du Cygne tuberculé (*Cygnus olor *– guilde D) avec présentation de leur AIC et du différentiel d'AIC (ΔAIC) respectif.*

Ordre	Modèle	AIC	ΔAIC
1	***Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau²***	**1 443,433**	**0**
2	***Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau² + Gagnages***	**1 445,195**	**1,762**
3	***Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau² + Effectif camarguais***	**1 445,404**	**1,971**
4	***Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau² + Niveau d'eau***	**1 445,427**	**1,994**
5	*Superficie en eau + Salinité*	1 445,448	2,016

La sélection de modèle fait ressortir 4 candidats potentiels pour la modélisation des effectifs de Cygne tuberculé sur un site de la zone d'étude. La superficie en eau, la salinité moyenne saisonnière et les niveaux d'eaux ressortent dans chaque modèle proposé.

***Tableau 9** : Résultat de la modélisation des effectifs du Cygne tuberculé (*Cygnus olor *– guilde D) par l'approche du modèle moyen sur les 4 meilleurs modèles. Les variables bleutées sont considérées comme significatives : leur intervalle de confiance à 95 % exclut zéro. Les valeurs sont arrondies au millième.*

Variables	Estimation	Estimation écart-type	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	2,460	0,449	[1,579 ; 3,341]
Superficie en eau	0,768	0,334	[0,114 ; 1,423]
Salinité	-0,537	0,233	[-0,994 ; -0,080]
Niveau d'eau	0,0145	0,199	[-0,376 ; 0,405]
Niveau d'eau²	0,174	0,095	[-0,012 ; 0,360]
Gagnages	-0,136	0,278	[-0,681 ; 0,409]
Effectif camarguais	0,055	0,326	[-0,585 ; 0,695]

L'approche par modèle moyen sur les 4 propositions précédentes met en évidence un effet positif de la superficie en eau et un effet négatif de la salinité sur les effectifs dénombrés par site. Le niveau d'eau n'est pas significatif à cause de son intervalle de confiance, [-0,012 ; 0,360], empêchant de conclure sur un effet positif ou négatif alors même qu'il est présent dans les 4 meilleurs modèles. Les autres variables ne sont pas significatives pour la même raison que la variable du niveau d'eau.

3.6. Guilde E : Foulque macroule

***Tableau 10** : Sélection des meilleurs modèles (en gras) de la Foulque macroule (*Fulica atra *– guilde E) avec présentation de leur AIC et du différentiel d'AIC (ΔAIC) respectif.*

Ordre	Modèle	AIC	ΔAIC
1	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité***	**6 378,946**	**0**
2	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau***	**6 380,289**	**1,343**
3	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau***	**6 380,342**	**1,396**
4	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau²***	**6 380,913**	**1,967**
5	*Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Niveau d'eau*	6 381,984	3,038

La sélection des meilleurs modèles des effectifs de Foulque macroule fait ressortir 3 variables : l'effectif camarguais, les gagnages potentiels accessibles et la superficie en eau. Le niveau d'eau et la salinité apparaissent aussi mais moins fréquemment.

***Tableau 11** : Résultat de la modélisation des effectifs de la Foulque macroule (*Fulica atra *– guilde E) par l'approche du modèle moyen sur les 4 meilleurs modèles. Les variables bleutées sont considérées comme significatives : leur intervalle de confiance à 95 % exclut zéro. Les valeurs sont arrondies au millième.*

Variables	Estimation	Estimation écart-type	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	6,198	0,266	[5,676 ; 6,720]
Effectif camarguais	0,767	0,106	[0,558 ; 0,976]
Gagnages	-0,339	0,124	[-0,582 ; -0,097]
Superficie en eau	0,853	0,108	[0,641 ; 1,065]
Salinité	-0,305	0,162	[-0,623 ; 0,012]
Niveau d'eau	-0,081	0,105	[-0,287 ; 0,124]
Niveau d'eau²	-0,009	0,051	[-0,110 ; 0,091]

Il existe un effet positif de l'effectif camarguais et de la superficie en eau sur les effectifs de Foulque macroule dénombrés sur un site. D'un autre côté il y a un effet négatif des gagnages potentiels accessibles sur ces mêmes effectifs. La salinité et le niveau d'eau ne sont pas significatifs à cause de leur intervalle de confiance

3.7. Guilde F : canards herbivores (Siffleurs et Chipeaux)

***Tableau 12** : Sélection des meilleurs modèles (en gras) des canards herbivores (*Mareca penelope *et* Mareca strepera *– guilde F) avec présentation de leur AIC et du différentiel d'AIC (ΔAIC) respectif.*

Ordre	Modèle	AIC	ΔAIC
1	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau***	**8 007,097**	**0**
2	***Effectif camarguais + Gagnages***	**8 008,180**	**1,083**
3	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité***	**8 008,180**	**1,083**
4	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Niveau d'eau²***	**8 008,229**	**1,132**
5	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau²***	**8 009,019**	**1,922**
6	***Effectif camarguais + Gagnages + Superficie en eau + Niveau d'eau***	**8 009,088**	**1,991**
7	*Effectif camarguais + Gagnages + Salinité*	8 009,176	2,079

La sélection de modèle pour les espèces de canards herbivores met en concurrence 6 d'entre-eux dont le ΔAIC est inférieur à 2. L'effectif camarguais et les gagnages potentiels accessibles ressortent dans chacun d'entre eux. La superficie en eau apparait dans 5 modèles sur 6. Le niveau d'eau et la salinité sont également ressortis plusieurs fois.

Tableau 13 *: Résultat de la modélisation des effectifs des canards herbivores (*Mareca penelope *et* Mareca strepera *– guilde F) l'approche du modèle moyen sur les 6 meilleurs modèles. Les variables bleutées sont considérées comme significatives : leur intervalle de confiance à 95 % exclut zéro. Les valeurs sont arrondies au millième.*

Variables	Estimation	Estimation écart-type	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	5,333	0,2789e-01	[4,785 ; 5,880]
Effectif camarguais	0,360	0,093	[0,179 ; 0,542]
Gagnages	-0,250	0,112	[-0,467 ; -0,032]
Superficie en eau	0,386	0,222	[-0,050 ; 0,822]
Salinité	-0,085	0,083	[-0,248 ; 0,078]
Niveau d'eau	-0,644	0,068	[-0,139 ; 0,126]
Niveau d'eau²	0,037	0,038	[-0,037 ; 0,112]

L'approche par modèle moyen des 6 meilleurs modèles ne fait ressortir que deux paramètres semblant influencer les effectifs d'espèce de canard herbivore. L'effectif camarguais de Siffleur ou de Chipeau ont un effet positif alors que les gagnages potentiels accessibles ont, eux, un effet négatif. Les autres variables des modèles ci-dessus ne ressortent pas dans le modèle moyen, leur intervalle de confiance ne permet pas de conclure sur leur influence.

3.8. Guilde G : Nette rousse

Tableau 14 *: Sélection des meilleurs modèles (en gras) de la Nette rousse (*Netta rufina *– guilde G) avec présentation de leur AIC et du différentiel d'AIC (ΔAIC) respectif.*

Ordre	Modèle	AIC	ΔAIC
1	***Superficie en eau + Niveau d'eau + Niveau d'eau ²***	**414,486**	**0**
2	*Effectif camarguais + Niveau d'eau + Niveau d'eau ²*	417,628	3,142

La sélection sur l'AIC fait ressortir un seul modèle, il n'y a donc pas besoin de passer par un modèle moyen.

Tableau 15 *: Résultat de la modélisation des effectifs de la Nette rousse (*Netta rufina *– guilde G). Les variables bleutées sont considérées comme significatives : leur intervalle de confiance à 95 % exclut zéro. Les valeurs sont arrondies au millième.*

Variables	Estimation	Estimation écart-type	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	5,938	0,352	[5.248 ; 6.628]
Superficie en eau	-0,531	0,603	[-1,712 ; 0,650]
Niveau d'eau	0,474	0,240	[0,322 ; 0.944]
Niveau d'eau²	-0,864	0,212	[-1.280 ; -0.448]

Il y a un effet quadratique du niveau d'eau avec un optimum. La superficie en eau n'est quant à elle pas conservée au vu de son intervalle de confiance.

3.9. Guilde H : canard Souchet

Tableau 16 *: Sélection des meilleurs modèles (en gras) du canard Souchet (*Spatula clypeata *– guilde H) avec présentation de leur AIC et du différentiel d'AIC (ΔAIC) respectif.*

Ordre	Modèle	AIC	ΔAIC
1	***Effectif camarguais + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau²***	**5 145,640**	**0**
2	***Effectif camarguais + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau² + Mise en eau***	**5 146,588**	**0,948**
3	***Effectif camarguais + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau + Niveau d'eau²***	**5 147,083**	**1,443**
4	***Effectif camarguais + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau² + Gagnages***	**5 147,323**	**1,682**
5	***Effectif camarguais + Superficie en eau + Salinité + Niveau d'eau + Niveau d'eau² + Mise en eau***	**5 147,413**	**1,773**
6	*Effectif camarguais + Superficie en eau + Salinité*	5 147,804	2,164

La sélection de modèle fait ressortir 5 modèles avec comme variables récurrentes l'effectif camarguais de canard Souchet, les superficies en eau, la salinité moyenne saisonnière et les niveaux d'eau.

Tableau 17 *: Résultat de la modélisation des effectifs du canard Souchet (*Spatula clypeata *– guilde H) par l'approche du modèle moyen sur les 5 meilleurs modèles. Les variables bleutées sont considérées comme significatives : leur intervalle de confiance à 95 % exclut zéro. Les valeurs sont arrondies au millième.*

Variables	Estimation	Estimation écart-type	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	5,394	0,235	[4,932 ; 5,856]
Effectif camarguais	0,232	0,839	[6,685 ; 0,396]
Superficie en eau	0,642	0,197	[0,003 ; 1,028]
Salinité	-0,254	0,094	[-0,438 ; -0,069]
Niveau d'eau	-0,090	0,101	[-0,288 ; 0,109]
Niveau d'eau²	0,097	0,048	[0,003 ; 0,192]
Mise en eau en septembre	-0,181	0,326	[-0,820 ; 0,458]
Mise en eau en octobre	0,297	0,241	[-1,754 ; 0,770]
Mise en eau en novembre	0,489	0,321	[-0,140 ; 1,118]
Mise en eau en décembre	-1,794	0,628	[-3,027 ; -0,561]
Mise en eau en janvier	0,477	0,485	[-0,475 ; 1,428]
Mise en eau en février	-0,271	0,749	[-1,740 ; 1,199]
Gagnages	-0,075	0,132	[-0,334 ; 0,184]

L'approche par modèle moyen fait ressortir l'influence de 5 variables. Les effectifs camarguais et les superficies en eau ont un effet positif sur les effectifs. Il y a un effet négatif de la salinité et de la mise en eau au mois de décembre (mise en eau tardive) par rapport à un site toujours en eau. Le coefficient positif estimé pour l'influence du niveau d'eau au carré implique la présence d'une plage de niveau d'eau intermédiaire pour laquelle les effectifs dénombrés sont minimums.

4. Discussion et implications pour la gestion

4.1. Facteurs responsables de la répartition des effectifs

Les résultats varient d'une guilde à une autre mais certaines tendances communes se dégagent : les grandes superficies en eau sont plus favorables aux grands effectifs alors que les fortes salinités leurs sont défavorables. Des mises en eau trop tardives auront pour conséquence de limiter la capacité d'accueil pour un site donné. Enfin, les niveaux d'eau et les gagnages potentiels accessibles donnent des résultats très contrastés d'une guilde d'espèces à l'autre avec certains résultats qui sont à l'encontre des prédictions des hypothèses testées.

4.1.1. L'effet de la superficie en eau

Il existe un effet de la superficie en eau d'un site sur les effectifs pour quatre guildes : les canards granivores, le Cygne tuberculé, la Foulque macroule et le canard Souchet. Cet effet, à chaque fois positif, correspond bien aux résultats présents dans la bibliographie en Camargue ou ailleurs en Europe (Tuite et al., 1984 ; Tamisier, Pradel, 1992 ; Dehorter, Tamisier, 1996 ; Brochet et al., 2009). Cet effet pourrait être expliqué par l'utilisation de grands plans d'eau comme protection contre le risque de prédation. En ce qui concerne les canards plongeurs (guilde C) ou les canards herbivores (guilde F), la superficie en eau est une variable qui est apparue dans tous les meilleurs modèles générés, mais à la suite de l'approche par modèle moyen il est impossible de conclure sur son effet, même si sa tendance semble également positive.

4.1.2. L'effet de la salinité moyenne saisonnière

La salinité moyenne saisonnière a un effet défavorable significatif sur les effectifs de canards granivores, de Cygnes tuberculés et de Souchets. Les canards granivores et le Cygne tuberculé consomment des organes de plantes (les graines et les parties végétatives respectivement) et le développement de la végétation est lié à la salinité de l'eau. Le canard Souchet consomme lui du zooplancton, ressource qui est également conditionnée par la salinité du milieu tant en matière de qualité que de quantité (Bakker, DE Pauw, 1975 ; Schallenberg et al., 2003 ; Sarma et al., 2006). Les canards ayant des besoins de s'alimenter, même un peu en journée, la salinité joue indirectement sur ces effectifs diurnes en influençant le développement de la ressource trophique. Il existe aussi un effet direct de cette salinité sur le taux de survie et la croissance des Anatidés. Ces espèces ne sont pas adaptées pour consommer de l'eau salé et ont besoin d'eau douce pour éviter une intoxication au sel (Barnes, Nudds, 1991 ; Moorman et al., 1991).

Pour les canards herbivores, et la Foulque macroule (également herbivore), un effet de la salinité existe mais l'intervalle de confiance sur l'estimation de cet effet empêche de conclure avec certitude sur cet effet. Néanmoins, il semblerait que celui-ci soit plutôt négatif comme pour les espèces précédentes. La **Figure 11** présente les effectifs saisonniers moyens cumulés de 6 espèces et l'évolution de la salinité moyenne saisonnière. La salinité n'a pas d'effet significatif sur ces 6 espèces. Toutefois, les variations des effectifs et les variations de salinité semblent confirmer l'existence d'un effet de la salinité sur les variations de ces effectifs.

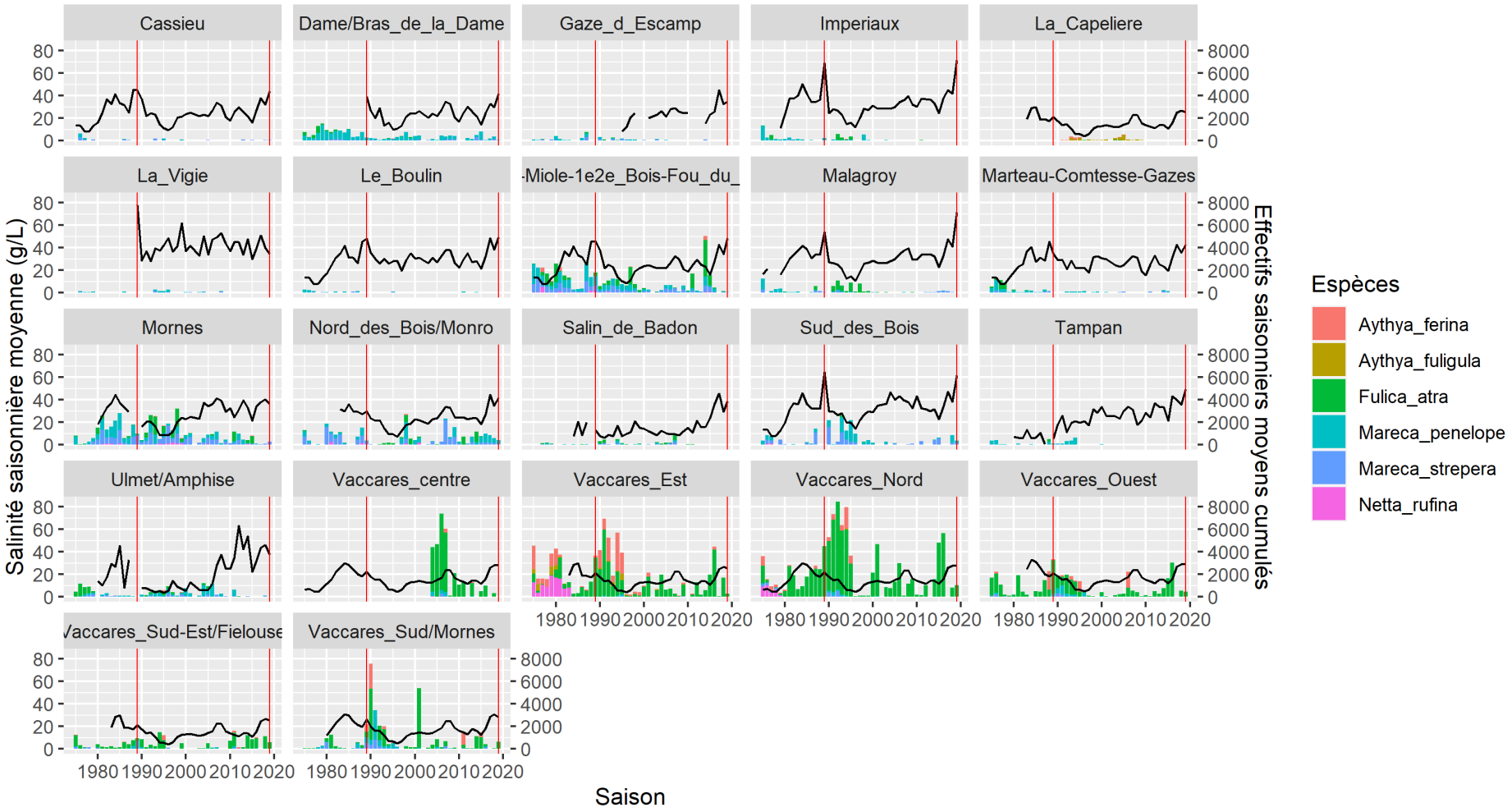


Figure 11 *: Salinité saisonnière moyenne (en g/L, courbes noires) et effectifs saisonniers moyens cumulés des espèces (histogrammes colorés) des canards plongeurs, des Foulque macroule, des canards herbivores et des Nettes rousses. Chaque graphique correspond à un site de la zone d'étude. Les données affichées s'étendent de 1975 à 2020 (en années civiles), la période d'étude (1989 à 2020 en années civiles) est matérialisée entre les deux traits rouges verticaux.*

4.1.1. Le mois de mise en eau

Les résultats des modèles expriment l'effet d'un mois de mise en eau par rapport à une situation où le site serait *Toujours en eau* sur les effectifs d'un site. Les résultats retournent un effet négatif d'une mise en eau à certains mois pour les canards plongeurs et le canard Souchet. Il existe également le même type d'effet négatif pour les canards granivores à l'exception qu'une mise en eau en octobre aura un effet positif sur leurs effectifs toute au long de l'année.

La première explication de cet effet négatif porte sur la capacité d'accueil physique du milieu. Si un site n'est pas en eau à l'arrivée des canards, la surface en eau disponible pour leur permettre de se remiser est faible par rapport à la surface maximale inondable. Outre cette influence de la superficie, il y a également un lien entre les mois de mise en eau et le développement des ressources trophiques d'un site. Ce lien, détaillé ci-après, explique pourquoi une mise en eau trop tardive peut impacter la capacité d'accueil d'un site pour tout le reste de la saison. Pour rappel, une variable aléatoire *Mois* a été ajoutée au modèle ce qui généralise les résultats à tous les mois d'une saison.

Pour les canards plongeurs, cet effet est significatif pour les mois de septembre et octobre et il est deux fois plus important pour septembre. Leur installation sur un site de la zone d'étude est dépendante des mises en eau des mois précédent la saison de comptage. Si un site n'est pas en eau à leur arrivée, mais est inondé en septembre ou octobre, les oiseaux ne s'installent pas sur le secteur et délaissent le site pour le reste de la saison, ayant été contraint d'occuper d'autres remises. Cela traduit une faible mobilité entre remises des individus au cours d'une saison. Pour le canard Souchet une mise en eau en septembre ou en octobre n'impacta pas les effectifs dénombrés le reste de l'année, les oiseaux pouvant s'installer plus tard, une fois la végétation développée. Sa période critique de mise en eau se situe plus tard dans la saison, en décembre. Cette date de mise en eau est concomitante à des mises en eau d'autres secteurs en Camargue plus favorable à leur alimentation (Pirot et al., 1984).

Pour les canards granivores (guilde A), la période critique de mise en eau se situe plus tard dans la saison, entre novembre et décembre. Ces canards ont tendance à se concentrer sur des habitats anthropisés (des terres agricoles) en début de saison de comptage, lorsqu'ils sont inondés et un peu avant ou juste après la moisson, les ressources en graines étant importantes à ce moment-là. Puis, vers novembre ou décembre lorsque ces ressources s'épuisent, ils se répartissent sur des milieux naturels (Pirot et al., 1984 ; Brochet et al., 2012 ; Pernollet et al., 2017). Si la mise en eau, pour les sites de la zone d'étude, se fait sur ces deux derniers mois, le temps nécessaire au développement de la végétation n'est pas atteint et les sites sont dans l'incapacités d'accueillir les mêmes effectifs que s'ils avaient toujours été en eau. Cela pousse ces canards à se remiser ailleurs. Par contre, une mise en eau en octobre favorise une végétation aquatique méditerranéenne. Elle aura le temps de se développer avant le changement de milieux qui s'opère entre novembre et décembre. Cette flore aquatique méditerranéenne s'exprime après des épisodes d'assec (ici naturels) et est adaptée à la dessiccation. Ces adaptations reposent en partie sur la production d'organes de réserve ou de graines (Grillas, 1990 ; Leifveld, 1994 ;

Grillas et al., 2004), les deux étant consommés par les oiseaux granivores. Ainsi, la mise en eau en octobre augmente les ressources trophiques des canards granivores par rapport à des sites toujours en eau.

Selon toute logique, il faudrait s'attendre à ce même type d'effet négatif significatif pour des mises en eau au mois de janvier, février ou mars. L'absence d'un tel résultat peut s'expliquer par la très faible occurrence de ces mois de mise en eau dans le jeu de données (**Figure 12**).

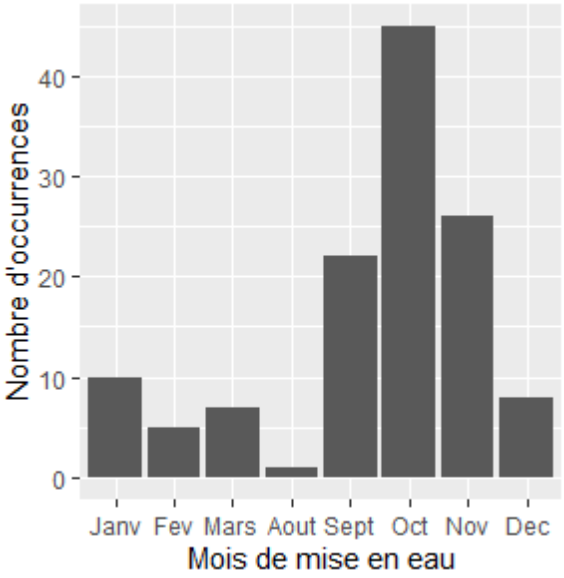


***Figure 12** : Nombre d'occurrences des mois de mise en eau sur la période d'étude. Chaque site se voit attribuer un mois de mise en eau pour une saison. Le cas* Toujours en eau *a été retiré pour faciliter la lecture. Son occurrence est de 382.*

Les autres guildes, dont le régime alimentaire est principalement herbivore, ne semblent pas influencées par le mois de mise en eau. Les parties végétatives de plantes aquatiques se développent en effet rapidement au retour de l'eau, et seraient vite consommables. A contrario, les animaux granivores sont obligés d'attendre que les plantes réalisent leur cycle de reproduction pour avoir accès aux graines pour se nourrir sur le site.

Une limite mérite tout de même d'être soulignée quant à ces résultats. Les mois de mise en eau sont obtenus en comparant différents rasters informant sur l'état sec ou inondé d'un pixel. L'information de mise en eau sera plus précise si le nombre de rasters disponibles pour une saison est important. Le choix a été fait de conserver toutes les dates pour avoir plus de données à analyser (une seule donnée manquante dans une variable supprime l'observation complète de l'analyse), mais ceci conduit à travailler avec certaines données imprécises. Ces données imprécises sont tout de même en nombre limité, une majorité étant calculée avec plus de 5 rasters par saison. Une méthode pour palier à cela serait de combiner les données optiques et radar pour permettre de maximiser l'acquisition de l'information mensuelle des surfaces nécessaires au calcul de cette variable (Muro et al., 2020). Une autre idée serait d'étudier le lien entre les conditions météorologiques et les mois de mise en eau à l'aide des données satellitales disponibles et des relevés de la station météorologique de la Capelière, le bilan hydraulique de la zone d'étude étant quasi exclusivement liée à la météo (Cheiron et al., 2016). Ainsi la mise en eau de chaque site aurait pu être modélisée. Ce travail pourra être fait dans le futur à l'aide l'outil Mar'O'Sel développé à la Tour du Valat (Lefebvre et al., 2018).

4.1.2. Un effet contrasté des niveaux d'eau selon les guildes

L'effet de cette variable n'est significatif que pour trois guildes : les canards granivores (guilde A), les canards Souchets (zoophages, guilde H) et les Nettes rousses (granivore, guilde G). Cet effet est très contrasté d'une guilde à l'autre. Une partie des résultats vont à l'encontre des prédictions émises avec l'hypothèse **C**, selon laquelle il existerait un optimum de niveau d'eau pour lequel les effectifs dénombrés seraient maximaux.

L'estimateur du terme quadratique sur les deux premières guildes est positif. Cela implique des effectifs élevés avec de faibles niveaux d'eau ou de forts niveaux d'eau. Ce résultat, à l'opposé des prédictions, peut s'expliquer par un lien entre les niveaux d'eau et les surfaces inondées dans les sites de baisses et de sansouïres (sites à relativement faible profondeur et au cœur de la zone d'étude). Un tel lien n'existerait pas pour les étangs comme le Vaccarès et les Impériaux, dont la superficie est largement limitée par des berges plus verticales, des digues, des routes ou chemins, etc. (**Figure 13**). En revanche, des niveaux d'eau maximaux sur Mornès, par exemple, offrent plus d'espaces accessibles aux oiseaux d'eau et des niveaux minimaux permettent d'accéder à la ressource trophique des zones inondées. Les niveaux intermédiaires ne permettent pas aux oiseaux d'exploiter de nouvelles surfaces et limitent l'accès à la végétation submergée par une hauteur de colonne d'eau trop importante.

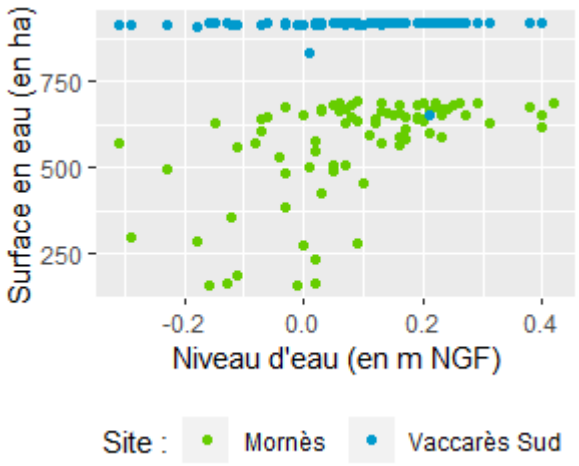


***Figure 13** : Surface en eau (en ha) en fonction du niveau d'eau (en m NGF) pour le site de Mornès, une baisse, et le site du Vaccarès Sud, un étang.*

Le dernier résultat significatif, la présence d'un effet des niveaux d'eau sur les effectifs de Nette rousse, peut surprendre. En effet, le coefficient du terme quadratique est négatif ce qui induit des effectifs maximaux de Nette rousse pour une plage de niveau d'eau intermédiaire. La Nette rousse est capable de plonger, lui permettant d'accéder à la ressource trophique même si les niveaux d'eau sont importants. Toutefois elle s'alimente aussi en surface (Cramp, Simmons, 1977). Ce résultat traduirait une préférence de l'espèce pour ce mode d'alimentation. C'est également, sur d'autres lieux d'hivernage dans le monde, un canard qui alloue plus de temps à s'alimenter en journée que les autres canards plongeurs (Oudihat, Moulaï, 2017). Cette alimentation diurne obligerait la Nette rousse à se remiser sur des sites à la ressource trophique accessible.

Pour les autres guildes, il est impossible de conclure concernant l'effet des niveaux d'eau sur les effectifs des populations sur un site donné. Cet effet était attendu pour chaque guilde restante, sauf pour les canards plongeurs, au vu de leur régime alimentaire et de leur mode d'alimentation. Pour le Cygne tuberculé (guilde D) cette absence peut s'expliquer par les faibles profondeurs de la zone d'étude combinées à la grande taille de l'animal.

Une limite à souligner sur ces résultats : les niveaux utilisés ici sont en réalité des altitudes de la surface de l'eau, altitudes communes à plusieurs sites. Cela a pour effet de gommer les différences entre chaque site. Un niveau d'eau à 0,5 m NGF n'indiquera pas une même hauteur de colonne d'eau entre le centre du Vaccarès et le site de Mornès. Pour compenser ce biais, il faudrait corriger les altitudes de la

surface d'eau par l'altitude moyenne du fond des étangs (**Figure 4**) et ainsi obtenir, par dénombrement, une valeur moyenne de hauteur de colonne d'eau.

4.1.3. L'effet des gagnages potentiels accessibles hors de la zone d'étude

Les modèles des canards granivores, herbivores et de la Foulque macroule montrent une diminution de leurs effectifs sur un site lorsque les surfaces de gagnages potentiels accessibles augmentent. Ces résultats vont à l'encontre des prédictions de l'hypothèse **D.** Elles supposent que chaque site de comptage étant une remise, il est associé à différents gagnages prospectables par les Anatidés se nourrissant de principalement la nuit. Ainsi, une augmentation de ces gagnages potentiels augmenterait la capacité d'accueil. Deux explications peuvent être fournies à ces résultats contradictoires.

La première tient dans le processus de collecte de la variable. Les données d'origines correspondent aux occupations du sol fournies par différent organismes à différentes dates. Elles sont discontinues sur la période temporelle (une carte tous les 5 ans). La construction d'un indice a été utilisée pour résoudre ce problème, mais celui-ci peut néanmoins être trop grossier dans ses regroupements. Une utilisation de cartes des habitats ou de la télédétection permettrait peut-être de gagner en précision spatiale et temporelle.

La deuxième explication porte sur un autre biais. L'hypothèse **D** testée ici repose sur le concept d'unité fonctionnelle : les espèces de canards se déplacent en majorité de leur remise vers un petit nombre de gagnages périphériques la nuit pour se nourrir. Ainsi, une soustraction des zones de remise dénombrées en journée avait pour but de conserver les seules superficies utilisées la nuit (les gagnages). Cependant, il aurait certainement été plus pertinent de ne pas soustraire ces surfaces. Elles peuvent constituer des zones de gagnages utilisables de nuit par une proportion d'oiseaux qui s'y remisent le jour (Guillemain et al., 2002a). La zone d'étude abrite d'ailleurs des habitats favorables à l'alimentation des Anatidés : sansouïres, lagunes et marginalement des marais doux (Cheiron et al., 2016). L'effet négatif détecté peut traduire un effet de bordure, les sites en périphérie de la zone d'étude ayant mécaniquement plus de gagnages potentiels accessibles dans leur voisinage que les sites au centre de la zone d'étude. Cette différence entre site est visible sur la **Figure 14**. Mis à part pour les Foulques macroules principalement concentrée sur le Vaccarès (**Figure 10**), les autres espèces se remisent principalement sur des sites centraux (couleurs bleus, **Figure 14**).

Les sites en périphérie de la zone d'étude sont au contact d'activités humaines (tourisme, chasse, agriculture) et il serait intéressant de regarder si ces activités occasionnent un dérangement sur les espèces remisées dans notre zone d'étude. Des recherches se sont intéressées à ces dérangements. L'éco-tourisme pratiqué en Camargue n'a pas ou peu d'impact sur les effectifs d'oiseaux d'eau (Guillemain et al., 2007). Un effet des activités cynégétiques est plus probable. Les zones de chasses sont utilisées par les Anatidés comme gagnages (Pirot et al., 1984 ; Mouronval et al., 2014) et cela dès le début de la saison (Vallecillo et al., 2019) offrant des ressources alimentaires. Ces gagnages peuvent s'articuler avec les remises de la zone d'étude en unités fonctionnelles. De plus, l'activité cynégétique impacte également la distribution spatiale des populations des Anatidés et de la Foulque macroule en les déplaçant vers des zones en réserves (Tamisier, Pradel, 1992 ; Evans, Day, 2002 ; Brochet et al., 2009). Ainsi l'intégration d'une variable qui évalue l'effet, sur les effectifs étudiés, de l'activité cynégétique d'une chasse et de sa distance à un site donné permettrait de comprendre dans quelle mesure cette activité influence la distribution des Anatidés et de la Foulque macroule sur la zone d'étude.

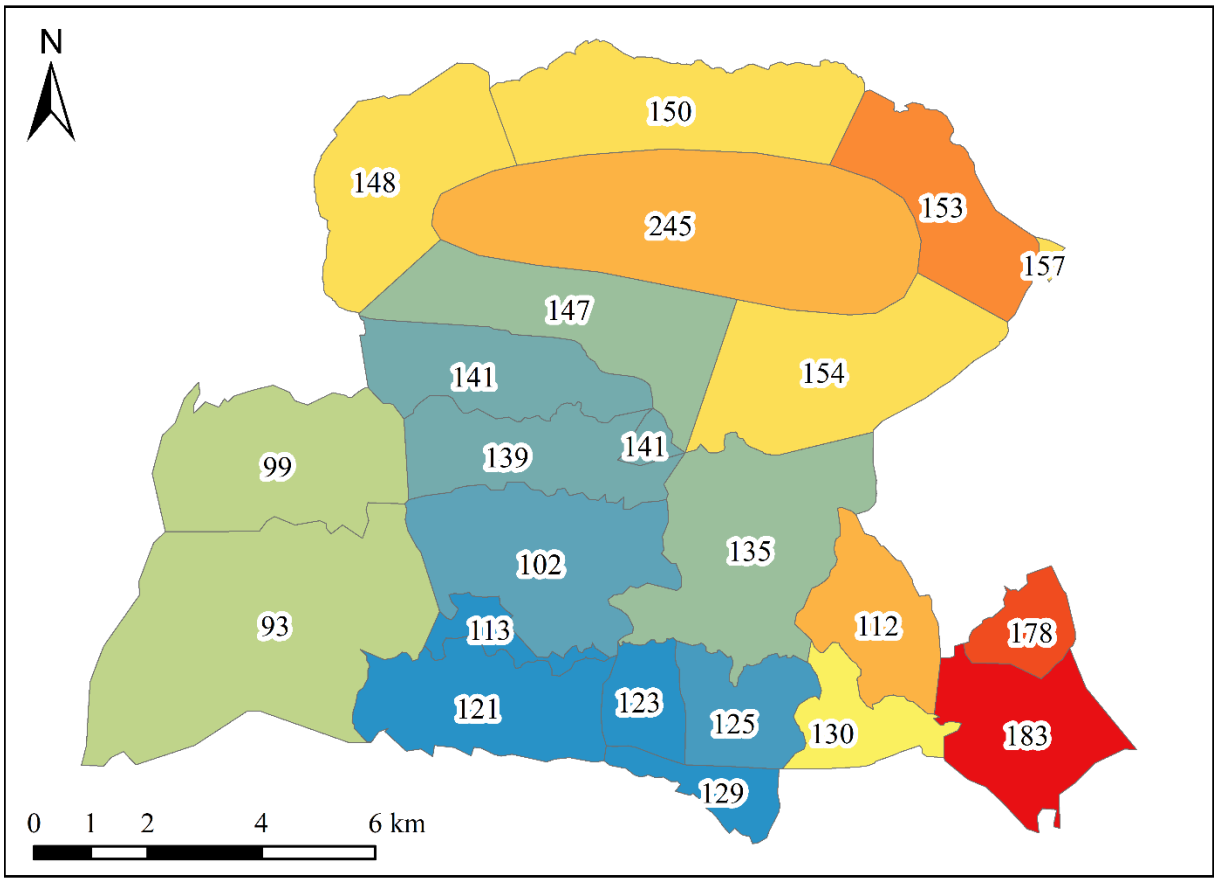


Figure 14 *: Cartographie des superficies moyennes de gagnages potentiels accessibles*
Auteur : Nicolas Malèvre (Société nationale de protection de la nature et Tour du Valat)
Sources : Tour du Valat ; Société nationale de protection de la nature

4.1.4. L'effet des effectifs totaux camarguais

Les effectifs d'Anatidés au sein d'un site, sauf le Cygne tuberculé (guilde D), et de la Foulque macroule sont positivement influencés par leurs effectifs totaux présents en Camargue. Cette variable contrôle l'effet des variations du nombre d'individus, d'une espèce, présent en Camargue sur les autres variables. Ces variations sont provoquées par les flux de migration des espèces entre la Camargue et le reste de leur aire géographique. Pour le Cygne, cette indépendance vis-à-vis de son effectif total en Camargue pourrait s'expliquer par la présence à l'année de populations ailleurs que sur la zone d'étude (Kayser et al., 2003 ; 2008 ; Cheiron et al., 2016) et la capacité de l'espèce à se regrouper sur les sites de meilleurs qualités alimentaires (Owen, Black, 1990 ; Gayet et al., 2013). Les nouveaux individus arrivant en Camargue se répartiraient prioritairement sur les secteurs favorables déjà utilisés et délaisseraient les sites de la zone d'étude (**Figure 9**) dont les ressources trophiques disponibles pour cet espèce semblent se réduire (Cheiron et al., 2019).

4.2. Prise de recule sur les échelles spatiales et temporelles

Les sites de la zone d'étude ont une certaine homogénéité de proche en proche, que ce soit pour la salinité (**Figure 11**), les niveaux d'eau (une même mesure pour plusieurs sites) ou les superficies moyennes de gagnages potentiels accessibles (**Figure 14**). Cette homogénéité se constate d'ailleurs avec une autocorrélation spatiale des variables explicatives. Même en ce qui concerne les mois de mise en eau, les sites sont majoritairement *Toujours en eau* (**Figure 12**). Il faut d'ailleurs rappeler que le découpage des différents sites répond parfois plus à des contraintes liées au protocole de dénombrement qu'à une logique écologique. Ainsi, chaque site étudié n'est pas une remise à part entière mais apparait comme sous-ensemble d'une remise plus grande. Une seule unité fonctionnelle regrouperait, pour les mêmes gagnages, plusieurs sites. De plus, la zone d'étude se compose de différents habitats qui constituent de potentiels gagnages. Au final, plusieurs sites partageraient les mêmes gagnages, augmentant ainsi la superficie des gagnages potentiels accessibles de chaque site étudié.

En ce qui concerne l'échelle temporelle, l'utilisation d'une variable aléatoire *Saison* permet de généraliser les résultats à toute la période d'étude (de la saison 1989 à 2019). Toutefois, cette généralisation masque les variabilités interannuelles. La présence d'une espèce dans un secteur ou l'autre d'une remise est parfois une histoire de compromis. Par exemple, les populations de Foulque macroule lors des fortes inondations de l'hiver 1993-1994, la dessalure brutale du Vaccarès et la disparition des herbiers de zostère sur celui-ci. Pour compenser cette perte de ressource alimentaires, les populations se sont déplacées plus au sud de l'étang, dans des zones où subsistaient des herbiers de zostère (Vandewalle, 2014). L'ajout d'une variable temporelle en effet fixe permettrait de prendre en compte cette variabilité et de comparer différentes périodes entre elles pour mieux retracer l'évolution de la distribution des effectifs sur la zone d'étude.

4.3. Quelles implications pour la gestion de la Réserve naturelle nationale de Camargue ?

Le maintien des espèces étudiées est un enjeu fort de la zone d'étude (Cheiron, Paix, 2016). Les effectifs hivernant de ces espèces rentrent dans les critères Ramsar du delta camarguais. Ces enjeux rejoignent également ceux d'atteinte du bon état de conservation des habitats et de la bonne qualité des eaux.

Les résultats de cette étude indiquent que le principal outil pour favoriser l'accueil des populations d'Anatidés et de Foulques macroules passe par une gestion hydraulique. Elle permet de contrôler les paramètres qui influencent les différentes espèces étudiées tels que les mois de mise en eau, les superficies et également la salinité des sites. Mais le gestionnaire a-t-il les outils pour mettre en place une gestion hydraulique ?

Il lui est difficile de contrôler les apports d'eau qui sont principalement des apports pluviaux. De fortes pluies à l'automne peuvent suffire à mettre en eau un site et lui permettre d'accueillir des effectifs importants d'Anatidés. Par contre, une mise en eau plus tardive risque de compromettre les capacités d'accueil pour la saison. Octobre serait d'ailleurs un mois charnière : si la mise en eau d'un site intervient plus tard, les populations de canards granivores ou de Souchet dénombrées sur celui-ci sont souvent plus faibles que si le site avait toujours été en eau.

Les capacités d'action sur les sorties d'eau du gestionnaire sont également très limitées. Avec l'élévation du niveau marin, l'écoulement des eaux hors de la zone d'étude est entravé par un niveau plus important de la mer Méditerranée. Actuellement, les situations favorables à des sorties d'eau, c'est-à-dire un niveau d'eau des étangs supérieurs à celui de la mer, sont atteintes seulement une vingtaine de jour par an. Actuellement, les pertes d'eau se font en majorité par évaporation ce qui concentre le sel dans les étangs. À cela s'ajoute des entrées maritimes, conséquences d'un maintien de continuité écologique entre la mer et eaux continentales et d'une demande forte des pêcheurs professionnels de maintenir de hauts niveaux d'eau (Cheiron et al., 2019). De la combinaison de ces deux facteurs résulte une augmentation de la salinité des différents sites selon un gradient sud-nord. Cette situation est d'autant plus alarmante qu'avec le changement climatique les périodes de sécheresse s'intensifient, le niveau des mers doit continuer de monter (Pachauri et al., 2015) et qu'une salinité trop importante empêche les populations de canards de se remiser. La limitation des entrées maritimes serait une solution mais elles ne peuvent pas être totalement arrêtées vis-à-vis d'autres problématiques écologiques et socio-économique. Une autre solution serait d'agrandir les exutoires reliant la zone d'étude à la mer pour augmenter le débit d'eau évacuée lorsque les conditions sont réunies.

Une dernière option serait à envisager : celle de reconnecter la zone d'étude au Rhône. Historiquement le delta fonctionnait par des apports massifs d'eau lors des crues du fleuve, crues qui sont maintenant endiguées. Il pourrait être envisagé de reconnecter artificiellement la zone d'étude au Rhône, permettant ainsi d'apporter plus d'eau lors des crues de ce dernier. Cette connexion utiliserait un pompage direct dans le cours d'eau et un acheminement de l'eau par canal. Toutefois, un tel dispositif demanderait un important travail d'ingénierie et de concertation entre les différents acteurs du territoire. Une autre limite concerne également la qualité des eaux du fleuve, si elles sont trop polluées elles pourraient être nocives à certaines espèces vivantes dans le système Vaccarès.

Le changement climatique fait peser d'autres incertitudes quant à l'évolution des effectifs hivernant sur un site. Des phénomènes de migrations précoces au printemps et un déplacement des aires d'hivernage plus au nord (Guillemain et al., 2013) pouvant à termes augmenter ou diminuer les effectifs de canards hivernant en Camargue sur toute ou une partie de la saison. Les effectifs sur un site de la zone d'étude étant liés aux effectifs camarguais, les variations de ces derniers se répercuteront sur les effectifs de la zone d'étude.

Conclusion

La présente étude a mis en évidence l'importance de critères physico-chimiques sur la distribution des effectifs de onze espèces d'Anatidés et de la Foulque macroule hivernant sur les espaces protégés de la Réserve naturelle nationale de Camargue et les étangs des Impériaux et de Malagroy. Toutes les espèces ne sont pas affectées de la même manière selon les facteurs. Néanmoins de grandes tendances se dégagent avec des influences négatives de la salinité et des mises en eau tardives des étangs. Au contraire, de grands plans d'eau seront plus favorables à la constitution de grandes populations. Les populations hivernantes sur la zone d'étude sont liées à l'ensemble des effectifs camarguais. Ce lien suppose que les conséquences possibles du changement climatique sur les effectifs de canards prévues pour l'ensemble de la Camargue se retrouvera également sur la zone d'étude.

Le changement climatique aura également pour conséquence de modifier le bilan hydraulique de la zone d'étude. L'augmentation des sécheresses et l'élévation de la mer risque à termes d'augmenter la salinité des sites. Bien que difficile à mettre en œuvre, une gestion hydraulique permettrait de contrôler cette salinité et les autres facteurs physico-chimiques. Il serait toutefois important de mener cette gestion au regard des autres espèces présentes comme les espèces végétales méditerranéenne ou les poissons migrants entre la mer et la zone d'étude. L'étude des liens de cause à effet entre les paramètres physico-chimiques des étangs, le développement des ressources trophiques et la taille des populations d'oiseaux permettrait d'anticiper les conséquences des différentes gestions hydrauliques favorables aux canards et foulque sur les cortèges floristiques aquatiques. De plus, la mise en exergue de tels liens quantifierait les parts d'effet direct et indirect des facteurs physico-chimiques sur les populations étudiées.

Cette étude s'inscrit également dans un projet de recherche sur l'évolution de la distribution spatiale et temporelle des Anatidés et de la Foulque macroule hivernant sur l'ensemble de la Camargue. Elle a permis de tester une partie du futur jeu de donnée de ce projet sur la distribution de douze espèces sur les treize qui seront étudiées sur l'ensemble de la Camargue. Certaines limites et certains biais ont pu être mis en évidence. Il faudra travailler avec des hauteurs de colonne d'eau en ce qui concerne les niveaux d'eau. Il est également important d'intégrer les sites de dénombrement aérien (les remises) dans les gagnages potentiels accessibles. En ce qui concerne la variable de mise en eau, des données complémentaires peuvent être collectées afin d'en augmenter la précision. Enfin, même s'il elles n'ont été que rapidement évoquées, l'introduction de variables sur le dérangement anthropiques serait un plus, notamment dans les zones chassées.

Références bibliographiques

ALLOUCHE, L., 1988. Stratégies d'hivernage comparées du canard chipeau et de la foulque macroule pour un partage spatio-temporel des milieux humides de Camargue. Doctorat physiologie, biologie des organismes et des populations. Arles : USTL Montpellier.

BAKKER, C. et DE PAUW, N., 1975. Comparison of plankton assemblages of identical salinity rabges in estuarine tidal, and stagnant environments II. Zooplankton. In : Netherlands Journal of Sea Research. 1975. n° 9, p. 145- 165 (21).

BARNES, Gregory G. et NUDDS, Thomas D., 1991. Salt Tolerance in American Black Ducks, Mallards, and Their F1-Hybrids. In : The Auk. 1991. Vol. 108, n° 1, p. 89- 98 (10).

BEALE, Colin M., LENNON, Jack J., YEARSLEY, Jon M., BREWER, Mark J. et ELSTON, David A., 2010. Regression analysis of spatial data. In : Ecology Letters. février 2010. Vol. 13, n° 2, p. 246- 264 (19).

BROCHET, A.-L., GAUTHIER-CLERC, Michel, MATHEVET, R., BÉCHET, A., MONDAIN-MONVAL, J.-Y. et TAMISIER, A., 2009. Marsh management, reserve creation, hunting periods and carrying capacity for wintering ducks and coots. In : Biodiversity and Conservation. 10 janvier 2009. Vol. 18, n° 7, p. 1879- 1894 (18).

BROCHET, A.-L., MOURONVAL, J.-B., AUBRY, P., GAUTHIER-CLERC, M., GREEN, A. J., FRITZ, H. et GUILLEMAIN, M., 2012. Diet and Feeding Habitats of Camargue Dabbling Ducks: What Has Changed Since the 1960s ? In : Waterbirds. décembre 2012. Vol. 35, n° 4, p. 555- 576 (22). DOI 10.1675/063.035.0406.

BURNHAM, K.P. et ANDERSON, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. S.l. : Springer New York.

CAMERON, C.A. et TRIVEDI, P.K., 1998. Regression analysis of count data. Cambridge, UK : Cambridge University Press.

CAMPREDON, P., 1981. Hivernage du canard siffleur Anas penelope L. en Camargue (France). 1. Stationnements et activités. In : Alauda. 1981. n° 49, p. 161- 193 (33).

CHAMPAGNON, J., 2020. Les anatidés en Camargue. In : Tour du Valat [en ligne]. 17 avril 2020. [Consulté le 15 septembre 2020]. Disponible à l'adresse : https://tourduvalat.org/dossier-newsletter/les-anatides-en-camargue/.

CHEIRON, A., BEFELD, S, BRICAULT, B., CHERAIN, Y., DEMI, C., DUBUIS, C., LESCUYER, F., MIGNE, E., MOYNE, L., PORTAS, M., VALLEJO, L. et VANDEWALLE, P., 2019. Rapport d'activité 2018 de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue [en ligne]. Rapport d'activité. Arles. Société Nationale de Protection de la Nature - Réserve Naturelle Nationale de Camargue. [Consulté le 13 mars 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.snpn.com/wp-content/uploads/2019/06/ReserveDeCamargue_Rapport_activite_2018.pdf.

CHEIRON, A., BEFELD, S., BRICAULT, B., CHERAIN, Y., GIBERT, M., PALIARD, V. et VANDEWALLE, P., 2016. 6 : Plan de gestion 2016-2020 de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue ; Diagnostique de la Réserve (A) [en ligne]. Plan de gestion. Arles. Société Nationale de Protection de la Nature - Réserve Naturelle Nationale de Camargue. [Consulté le 13 mars 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.snpn.com/wp-content/uploads/2016/11/PG-2016-2020_A_vf_UL.pdf.

CHEIRON, A. et PAIX, L., 2016. 6 : Plan de gestion 2016-2020 de la Réserve Naturelle Nationale de Camargue ; Gestion de la réserve (B) [en ligne]. Plan de gestion. Arles. Société Nationale de Protection de la Nature - Réserve Naturelle Nationale de Camargue. [Consulté le 13 mars 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.snpn.com/wp-content/uploads/2016/11/PG-2016-2020_B_vf_UL.pdf.

CLAUSEN, P., 2000. Modelling water level influence on habitat choice and food availability

for Zostera feeding brent geese Branta bernicla in non-tidal areas. In : Wildlife Biology. janvier 2000. Vol. 6, n° 1, p. 75- 87 (12). DOI 10.2981/wlb.2000.003.

CRAMP, S. et SIMMONS, K.E.L., 1977. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. 1: Ostrich to ducks. S.l. : Oxford University Press Oxford.

DEHORTER, O. et TAMISIER, A., 1996. Wetland habitat characterisitcs for waterfowl wintering in Camargue, Southern France : implications for conservation. In : Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie). 1996. Vol. 51, p. 161- 172 (12).

DESNOUHES, L., GOURAUD, C., LEPLEY, M., PICHAUD, M., GUILLEMAIN, M. et MESLÉARD, F., 2007. Greylag geese (Anser anser)–Scirpus maritimus relationships in a newly colonised wintering area in the Camargue (France). In : . 2007. Vol. 84, p. 12- 20 (9).

ELMBERG, Johan, ARZEL, Celine, GUNNARSSON, Gunnar, HOLOPAINEN, Sari, NUMMI, Petri, PÖYSÄ, Hannu et SJÖBERG, Kjell, 2019. Population change in breeding boreal waterbirds in a 25-year perspective: What characterises winners and losers? In : Freshwater Biology [en ligne]. 2019. Vol. n/a, n° n/a. [Consulté le 3 janvier 2020]. DOI 10.1111/fwb.13411. Disponible à l'adresse : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/fwb.13411.

ESPEL, Diane, DIEPENS, Noël J., BOUTRON, Olivier, BUFFAN-DUBAU, Evelyne, CHÉRAIN, Yves, COULET, Eric, GRILLAS, Patrick, PROBST, Anne, SILVESTRE, Jérôme et ELGER, Arnaud, 2019. Dynamics of the seagrass Zostera noltei in a shallow Mediterranean lagoon exposed to chemical contamination and other stressors. In : Estuarine, Coastal and Shelf Science. 30 juin 2019. Vol. 222, p. 1-12. DOI 10.1016/j.ecss.2019.03.019.

EVANS, D. M. et DAY, K. R., 2002. Hunting disturbance on a large shallow lake: the effectiveness of waterfowl refuges: Disturbance on large shallow lakes. In : Ibis. 27 février 2002. Vol. 144, n° 1, p. 2- 8 (7). DOI 10.1046/j.0019-1019.2001.00001.x.

FRAIXEDAS, S., GALEWSKI, T., RIBEIRO-LOPES, S., LOH, J., BLONDEL, J., FONTES, H., GRILLAS, P., LAMBRET, P., NICOLAS, D., OLIVIER, A. et GEIJZENDORFFER, I. R., 2019. Estimating biodiversity changes in the Camargue wetlands: An expert knowledge approach. In : PLOS ONE. 24 octobre 2019. Vol. 14(10), p. 1- 18 (18).

GAGET, E., LE VIOL, I., PAVÓN-JORDÁN, D., CAZALIS, V., KERBIRIOU, C., JIGUET, F., POPOFF, N., DAMI, L., MONDAIN-MONVAL, J.Y., DEFOS DU RAU, P., ABDOU, W.A.I., BOZIC, L., DAKKI, M., ENCARNAÇÃO, V.M.F., ERCIYAS-YAVUZ, K., ETAYEB, K.S., MOLINA, B., PETKOV, N., UZUNOVA, D., ZENATELLO, M. et GALEWSKI, T., 2020. Assessing the effectiveness of the Ramsar Convention in preserving wintering waterbirds in the Mediterranean. In : Biological Conservation. mars 2020. Vol. 243, p. 1- 29 (29). DOI 10.1016/j.biocon.2020.108485.

GAUDARD, C., QUAINTENNE, G., DECEUNINCK, B., WARD, A., DRONNEAU, C. et DALLOYAU, S., 2017. Synthèse des dénombrement d'Anatidés et de Foulques hivernant en France à la mi-janvier 2016 [en ligne]. Rochefort. WI, LPO, DEB. [Consulté le 11 août 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.lpo.fr/images/actualites/2017/resultats_comptage_wetlands_2016/synthese_wetlands_2016.pdf.

GAYET, G., MATTHIEU, G., MESLÉARD, F., HERVÉ, F., LAURENCE, C. et JOËL, B., 2013. Annual use of man-made wetlands by the mute swan (Cygnus olor). In : Journal of Environmental Management. mai 2013. Vol. 120, p. 120- 126 (6). DOI 10.1016/j.jenvman.2013.02.017.

GREEN, R.E. et ROBINS, M., 1993. The decline of the ornithological importance of the somerset levels and moors, England and changes in the management of water levels. In : Biological Conservation. 1993. Vol. 66, n° 2, p. 95- 106 (12). DOI 10.1016/0006-3207(93)90140-V.

GRILLAS, P., 1990. Distribution of submerged macrophytes in the Camargue in relation to environmental factors. In : Journal of Vegetation Science. juin 1990. Vol. 1, n° 3, p. 393- 402 (10). DOI 10.2307/3235716.

GRILLAS, P., 1992. Les communautés de macrophytes submergées des marais temporaires oligo-halins de Camargue. Etude expérimentale des causes de la distribution des espèces. Arles : Tour du Valat.

GRILLAS, P. et BATTEDOU, G., 1998. Effects of flooding date on the biomass, species composition and seed production in submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue (S. France). In: Wetlands for the future. McCOMB A.J. & DAVIS J.A. In : . S.l. : Gleneagles Publishing Adelaide. p. 207-218 (12).

GRILLAS, P., GAUTHIER, P., YAVERCOVSKI, N. et PERENNOU, C., 2004. Les mares temporaires méditerranéennes. La Tour du Valat : Station Biologique La Tour du Valat. ISBN 978-2-910368-49-4.

GUILLEMAIN, M., 2000. Le fonctionnement du peuplement de canards des marais de l'Ouest: compromis entre compétition et vigilance dans les stratégies d'alimentation individuelles. Thèse doctorat écologie. S.l. : Université Paris 5.

GUILLEMAIN, M., BLANC, R., LUCAS, C. et LEPLEY, M., 2007. Ecotourism disturbance to wildfowl in protected areas: historical, empirical and experimental approaches in the Camargue, Southern France. In : Biodiversity and Conservation. novembre 2007. Vol. 16, n° 12, p. 3633- 3651 (19). DOI 10.1007/s10531-007-9160-z.

GUILLEMAIN, M., CHAMPAGNON, J., MASSEZ, G., PERNOLLET, C. A., GEORGE, T., MOMERENCY, A. et SIMON, G., 2015. Becoming more sedentary? Changes in recovery positions of Mallard Anas platyrhynchos ringed in the Camargue, France, over the last 50 years. In : Wildfowl. 2015. n° 65, p. 51- 63 (13).

GUILLEMAIN, M., DEHORTER, O., JOHNSON, A. R. et SIMON, G., 2005. A test of the wintering strategy hypothesis with teal (Anas crecca) ringed in the Camargue, southern France. In : Journal of Ornithology. avril 2005. Vol. 146, n° 2, p. 184- 187 (4). DOI 10.1007/s10336-005-0080-y.

GUILLEMAIN, M., DEVINEAU, O., BROCHET, A.-L., FUSTER, J., FRITZ, H., GREEN, A. J. et GAUTHIER-CLERC, M., 2010. What is the spatial unit for a wintering teal Anas crecca? Weekly day roost fidelity inferred from nasal saddles in the Camargue, southern France. In : Wildlife Biology. juin 2010. Vol. 16, n° 2, p. 215- 220 (6). DOI 10.2981/09-042.

GUILLEMAIN, M., FRITZ, H. et DUNCAN, P., 2002a. The importance of protected areas as nocturnal feeding grounds for dabbling ducks wintering in western France. In : Biological Conservation. 2002a. Vol. 103, n° 2, p. 183- 198 (16). DOI 10.1016/S0006-3207(01)00120-3.

GUILLEMAIN, M., FRITZ, H., GUILLON, N. et SIMON, G., 2002b. Ecomorphology and Coexistence in Dabbling Ducks: The Role of Lamellar Density and Body Length in Winter. In : Oikos. 2002b. Vol. 98, n° 3, p. 547- 551 (5).

GUILLEMAIN, M., MONDAIN-MONVAL, J.-Y., WEISSENBACHER, E., BROCHET, A.-L. et OLIVIER, A., 2008. Hunting bag and distance from nearest day-roost in Camargue ducks. In : Wildlife Biology. septembre 2008. Vol. 14, n° 3, p. 379- 385 (7). DOI 10.2981/0909-6396(2008)14[379:HBADFN]2.0.CO;2.

GUILLEMAIN, M., PÖYSÄ, H., FOX, A. D., ARZEL, C., DESSBORN, L., EKROOS, J., GUNNARSSON, G., HOLM, T. E., CHRISTENSEN, T. K., LEHIKOINEN, A., MITCHELL, C., RINTALA, J. et MØLLER, A. P., 2013. Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we need to know? In : Wildlife Biology. décembre 2013. Vol. 19, n° 4, p. 404- 419 (16). DOI 10.2981/12-118.

JOHNSON, W.P., SCHMIDT, P. M. et TAYLOR, D. P., 2014. Foraging flight distances of wintering ducks and geese: a review. In : Avian Conservation and Ecology. 2014. Vol. 9, n° 2, p. 1- 19 (19). DOI 10.5751/ACE-00683-090202.

KAYSER, Y., GAUTHIER-CLERC, M., BÉCHET, A., POULIN, B., MASSEZ, G., CHÉRAIN, Y., PAOLI, J., SADOUL, N., VIALET, E., PAULUS, G., VICENT-MARTIN, N., PILARD, P. et ISENMAN, P., 2008. Compte Rendu ornithologique camarguais pour les années 2001-2006. In : Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie). 2008. Vol. 63, p. 299- 349 (51).

KAYSER, Y., GIRARD, C., MASSEZ, G., CHÉRAIN, Y., COHEZ, D., HAFNER, H., JOHNSON, Alan R., SADOUL, N., TAMISIER, A. et ISENMAN, P., 2003. Compte-rendu ornithologique camarguais pour les années 1995-2000. In : Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie). 2003. Vol. 58, p. 5- 76 (52).

KEAR, J., 2005. Ducks, geese and swans. 1: General chapters. Species accounts (Anhima to Salvadorina). S.l. : Oxford University Press Oxford.

LEFEBVRE, G., DAVRANCHE, A., WILLM, L., CAMPAGNA, J., REDMOND, L., MERLE, C., GUELMAMI, A. et POULIN, B., 2019. Introducing WIW for Detecting the Presence of Water in Wetlands with Landsat and Sentinel Satellites. In : Remote Sensing. 21 septembre 2019. Vol. 11, n° 19, p. 1- 18 (18). DOI 10.3390/rs11192210.

LEFEBVRE, G., GERMAIN, C. et POULAIN, B., 2018. Mar-O-Sel v3 : An interactive tool to promote rational management of Mediterranean marshes under current and future climate conditions. Tour du Valat. In : Mar-O-Sel [en ligne]. 2018. [Consulté le 13 septembre 2020]. Disponible à l'adresse : http://mar-o-sel.net/.

LEIFVELD, W., 1994. A field study on the impact of the hydrological regime on biomass production, species composition and diversity of aquatic macrophytes in oligohaline, temporary flooded marshes in the Camargue (S. France). La Tour du Valat : University of Utrecht.

MONDAIN-MONVAL, J.Y. et GIRARD, O., 2000. Le canard colvert, la sarcelle d'hiver & autres canards de surface. In : Faune sauvage. 2000. n° 251, p. 124- 139 (16).

MOORMAN, A. M., MOORMAN, T. E., BALDASSARRE, G. A. et RICHARD, D. M., 1991. Effects of Saline Water on Growth and Survival of Mottled Duck Ducklings in Louisiana. In : The Journal of Wildlife Management. juillet 1991. Vol. 55, n° 3, p. 471-476 (6). DOI 10.2307/3808977.

MOURONVAL, J.-B., BROCHET, A.-L., AUBRY, P. et GUILLEMAIN, M., 2014. Les anatidés hivernant en Camargue se nourrissent-ils dans les marais aménagés pour la chasse ? In : Faune Sauvage. 2014. n° 303, p. 14- 21 (8).

MURO, J., VAREA, A., STRAUCH, A., GUELMAMI, A., FITOKA, E., THONFELD, F., DIEKKRÜGER, B. et WASKE, B., 2020. Multitemporal optical and radar metrics for wetland mapping at national level in Albania. In : Heliyon. août 2020. Vol. 6, n° 8, p. 1- 9 (9). DOI 10.1016/j.heliyon.2020.e04496.

OLNEY, P. J. S., 1963. THE FOOD AND FEEDING HABITS OF TUFTED DUCK AYTHYA FULIGULA. In : Ibis. 1963. Vol. 105, n° 1, p. 55- 62 (8). DOI 10.1111/j.1474-919X.1963.tb02474.x.

OUDIHAT, K. et MOULAÏ, R., 2017. PHÉNOLOGIE ET BUDGET TEMPS DIURNE EN PÉRIODE HIVERNALE DE LA NETTE ROUSSE (NETTA RUFINA) ET DE L'ÉRISMATURE À TÊTE BLANCHE (OXYURA LEUCOCEPHALA) À DAYET EL FERD (NORD-OUEST ALGÉRIEN). In : Bulletin de la Société zoologique de France. 2017. p. 49- 62 (14).

OWEN, M. et BLACK, J.M., 1990. Waterfowl Ecology. In : Blackie. 1990.

PACHAURI, R. K., MAYER, Leo et INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, 2015. Climate change 2014: synthesis report. Geneva, Switzerland. Intergovernmental Panel on Climate Change.

PAUL, S., 1993. Télédétection. Délégation générale de la langue française. S.l. : s.n. Journal officiel de la République française. ISBN 2-11-072913-9.

PERNOLLET, C.A., CAVALLO, F., SIMPSON, D., GAUTHIER-CLERC, M. et GUILLEMAIN, M., 2017. Seed density and

waterfowl use of rice fields in Camargue, France: Seed Density and Use of Rice Fields by Ducks. In : The Journal of Wildlife Management. janvier 2017. Vol. 81, n° 1, p. 96-111 (6). DOI 10.1002/jwmg.21167.

PICON, B., 2020. L'espace et le temps en Camargue. 4e. S.l. : Actes Sud Arles. Hors collection. ISBN 978-2-330-13332-0.

PIROT, J.Y., CHESSEL, D. et TAMISIER, A., 1984. Exploitation alimentaire des zones humides de Camargue par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit : modélisation spatio-temporelle. In : Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie). 1984. Vol. 39, p. 167- 192 (26).

RIDGILL, S.C. et FOX, A.D., 1990. Cold weather movements of waterfowl in Western Europe. In : IWRB Slimbridge. 1990. n° 13, p. 8.

SARMA, S. S. S., NANDINI, S., MORALES-VENTURA, J., DELGADO-MARTÍNEZ, I. et GONZÁLEZ-VALVERDE, L., 2006. Effects of NaCl salinity on the population dynamics of freshwater zooplankton (rotifers and cladocerans). In : Aquatic Ecology. septembre 2006. Vol. 40, n° 3, p. 349- 360 (12). DOI 10.1007/s10452-006-9039-1.

SCHALLENBERG, M., HALL, Cj. et BURNS, Cw., 2003. Consequences of climate-induced salinity increases on zooplankton abundance and diversity in coastal lakes. In : Marine Ecology Progress Series. 2003. Vol. 251, p. 181- 189 (9). DOI 10.3354/meps251181.

SCHRICKE, V., 2000. Le fuligule miloui & autres canards plongeurs. In : Faune sauvage. 2000. n° 251, p. 140- 149 (10).

SIRAMI, C., GROSS, N., BAILLOD, A. B., BERTRAND, C., CARRIÉ, R., HASS, A., HENCKEL, L., MIGUET, P., VUILLOT, C., ALIGNIER, A., GIRARD, J., BATÁRY, P., CLOUGH, Y., VIOLLE, C., GIRALT, D., BOTA, G., BADENHAUSSER, I., LEFEBVRE, G., GAUFFRE, B., VIALATTE, A., CALATAYUD, F., GIL-TENA, A., TISCHENDORF, L., MITCHELL, S., LINDSAY, K., GEORGES, R., HILAIRE, S., RECASENS, J., SOLÉ-SENAN, X. O., ROBLEÑO, I., BOSCH, J., BARRIENTOS, J. A., RICARTE, A., MARCOS-GARCIA, M. A., MIÑANO, J., MATHEVET, R., GIBON, A., BAUDRY, J., BALENT, G., POULIN, B., BUREL, F., TSCHARNTKE, T., BRETAGNOLLE, V., SIRIWARDENA, G., OUIN, A., BROTONS, L., MARTIN, J.-L. et FAHRIG, L., 2019. Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. In : Proceedings of the National Academy of Sciences. 13 août 2019. Vol. 116, n° 33, p. 16442- 16447 (6). DOI 10.1073/pnas.1906419116.

SMITH, L.M., PEDERSON, R.L. et KAMINSKI, R.M., 1989. Habitat management for migrating and wintering waterfowl in North America. S.l. : Texas Tech University Press Lubbock.

SVENSSON, L., MULLARNEY, K. et ZETTERSTRÖM; D., 2015. Le guide ornitho. S.l. : Delachaux et Niestlé. ISBN 978-2-603-02393-8.

TAMISIER, A., 1972. Rythmes nycthéméraux des sarcelles d'hiver pendant leur hivernage en Camargue. In : Alauda. 1972. n° 40, p. 107- 135 (29).

TAMISIER, A., ALLOUCHE, L., AUBRY, F. et DEHORTER, O., 1995. Wintering strategies and breeding success: hypothesis for a trade-off in some waterfowl species. In : Wildfowl. 1995. n° 46, p. 76- 88 (13).

TAMISIER, A. et DEHORTER, O., 1999. Camargue canards et foulques ; fonctionnement et de venir d'un prestigieux quartier d'hiver. Centre Ornithologique du Gard. Nîmes : Centre Ornithologique du Gard.

TAMISIER, A. et PRADEL, R., 1992. Analyse statistique de l'habitat hivernal diurne du canard siffleur Anas penelope L. en Camargue. Perspectives de gestion. In : Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie). 1992. Vol. 47, p. 135- 150 (16).

TAMISIER, A. et TAMISIER, M.C., 1981. L'EXISTENCE D'UNITES FONCTIONNELLES DEMONTREE CHEZ LES SARCELLES D'HIVER EN CAMARGUE PAR LA BIOTELEMETRIE. In : Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie). 1981. Vol. 35, p. 564- 579 (16).

TUITE, C. H., HANSON, P. R. et OWEN, M., 1984. Some Ecological Factors Affecting Winter Wildfowl Distribution on Inland Waters in England and Wales, and the Influence of Water-Based Recreation. In : The Journal of Applied Ecology. avril 1984. Vol. 21, n° 1, p. 41- 62 (21). DOI 10.2307/2403036.

VALLECILLO, D., DEFOS DU RAU, P., OLIVIER, A., CHAMPAGNON, J., GUILLEMAIN, M., CROCE, N., MASSEZ, G., PETIT, J., BECK, N. et MONDAIN-MONVAL, J.-Y., 2019. Des pistes pour la chasse au gibier d'eau de demain ? In : Faune sauvage. 1 juin 2019. Vol. 323, p. 33- 39 (7).

VAN EERDEN, M.R., 1997. Patchwork. Patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands. Proefschrift en de daarbij behorende stellingen: Rijksuniversiteit Groningen (NLD). S.l. : Ministerie van Verkeer en Waterstaat. Rijkswaterstaat RIZA Lelystad.

VANDEWALLE, P., 2014. Suivi à long terme des anatidés et foulques hivernant sur la réserve de Camargue. In : Le courrier de la nature. 2014. Vol. Spécial Suivis en Camargue, n° 282, p. 42- 49 (8).

ZUUR, A. F., IENO, A. N. et ELPHICK, C. S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: Data exploration. In : Methods in Ecology and Evolution. mars 2010. Vol. 1, n° 1, p. 3- 14 (12). DOI 10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x.

Liste des contacts

Champagnon Jocelyn : champagnon@tourduvalat.org
Guillemain Matthieu : matthieu.guillemain@ofb.gouv.fr
Malèvre Nicolas : nicolas.malevre@laposte.net
Vallecillo David : vallecillo@tourduvalat.org
Vandewalle Philippe : philippe.vandewalle@espaces-naturels.fr

Glossaire

Activité de confort : correspond aux phases de sommeil, de nage et de toilette

Agrainage : pratique cynégétique consistant à apporter des graines sur une zone pour y attirer le gibier

Aire d'hivernage : zone géographique où une espèce passe l'hiver

Anthropique : dû à l'activité humaine

Assec : étang ou marais qui se retrouve en majorité sans eau

Capacité d'accueil : Se rapporte à la quantité maximale d'individus d'une espèce ou d'un groupe d'espèce qui peuvent être hébergés vis-à-vis de leurs différents besoins

Eau douce : salinité inférieure à 5 g/L de sel dans l'eau

Eau salée : salinité supérieure à 15 g/L de sel dans l'eau

Eau saumâtre : salinité comprise entre 5 et 15 g/L de sel dans l'eau

Espace protégé : Espace non chassé

Étang : Grande étendue d'eau douce à salée souvent avec une faible gestion hydraulique

Gagnages potentiels accessibles : ensembles des territoires inondés susceptibles d'être utilisés par les oiseaux d'eau comme gagnages.

Gagnage : lieu où les oiseaux d'eau s'alimentent

Gibier d'eau : animaux sauvages chassés inféodés aux zones humides

Guilde : regroupement d'oiseau d'eau sur des critères d'habitudes alimentaires communes : régime alimentaire, mode de prise alimentaire, période d'alimentation

Marais : étendue d'eau souvent douce souvent avec une forte gestion hydraulique

Mise en eau : changement de statut d'un plan d'eau passant de majoritairement sec (en assec) à majoritairement inondé. Ce changement est naturel dans la zone d'étude.

Observation : dans le jeu de donnée, correspond à l'ensemble comprenant une mesure de la variable à expliquer et une mesure pour toutes les variables explicatives

Oiseaux d'eau : oiseaux inféodés aux milieux aquatiques

Polygone : Territoire délimité utilisé pour les dénombrements aériens sur l'ensemble de la Camargue

Population : Ensemble des individus d'une même espèce présent sur un territoire commun au même moment

Radiopistage : système de suivi à distance

Remise : lieu où les oiseaux d'eau pratiquent des activités de repos ou de confort

Ressources trophiques : Ensemble de la biomasse utilisable par une espèce pour son alimentation

Saison : Saison allant de septembre de l'année n à mars de l'année n+1 inclus (n étant une année

civile). Elle correspond à la présence des populations d'Anatidés et de Foulques macroules en hivernage

Saison de comptage : Saison allant de septembre de l'année n à mars de l'année n+1 inclus (n étant une année civile). Elle correspond à la présence des populations d'Anatidés et de Foulques macroules en hivernage

Saison d'hivernage : Saison allant de septembre de l'année n à mars de l'année n+1 inclus (n étant une année civile). Elle correspond à la présence des populations d'Anatidés et de Foulques macroules en hivernage

Saison hydrique : Saison allant d'avril de l'année n à mars de l'année n+1 inclus (n étant une année civile)

Site : Subdivision de la zone d'étude. Elle correspond à un ou plusieurs polygones

Système Vaccarès : Grand ensemble formé de l'étang du Vaccarès et des différents étangs, baisses et lagunes qui le connectent à la mer

Trophique : Propre à l'alimentation

Unité fonctionnelle : ensemble spatiale constitué d'une remise et de plusieurs gagnages

Zone d'étude : correspond à la Réserve naturelle nationale de Camargue et aux étangs des Impériaux et de Malagroy

Annexes

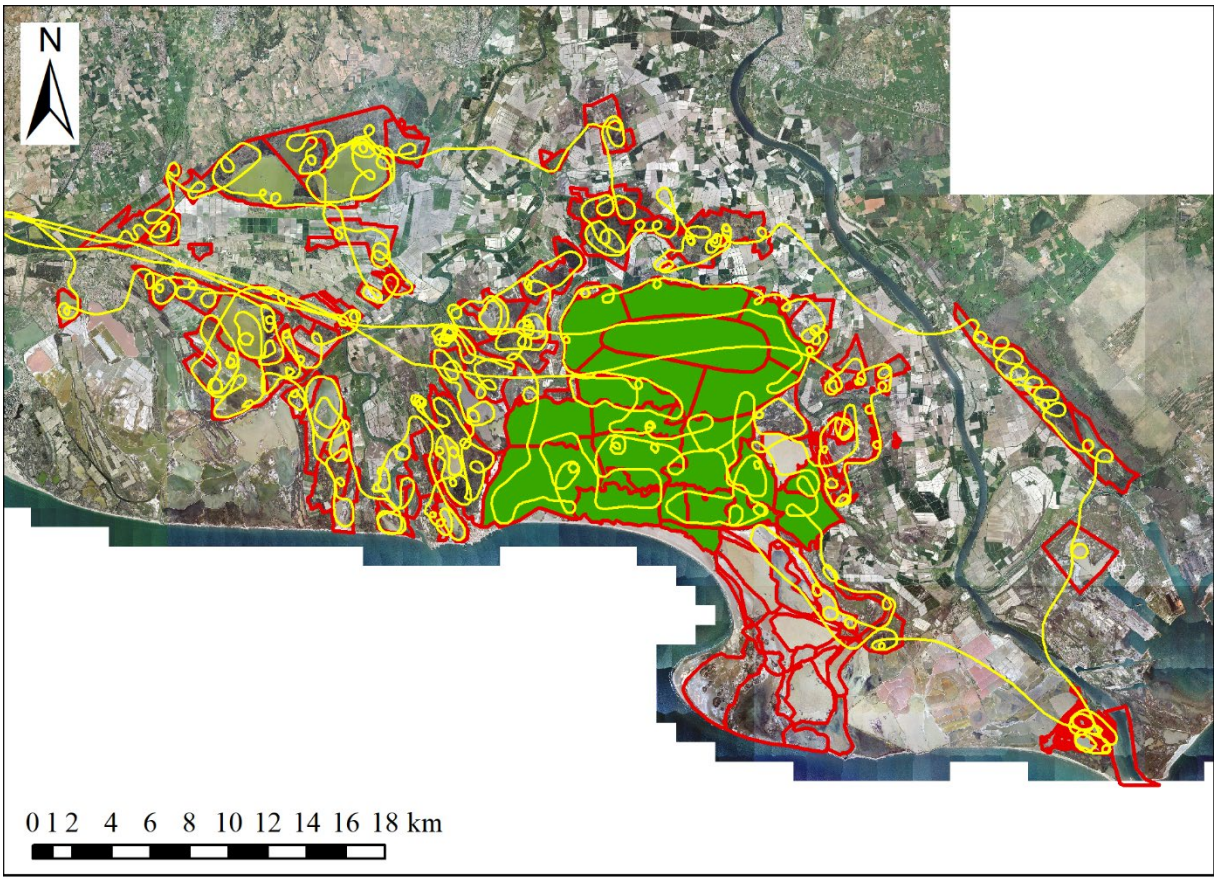
Annexe 1 : Itinéraire emprunter lors des survols de la Camargue pour les dénombrements aériens des oiseaux d'eau 60

Annexe 2 : regroupement de site et attribution d'une station de mesure de niveau d'eau par regroupement 61

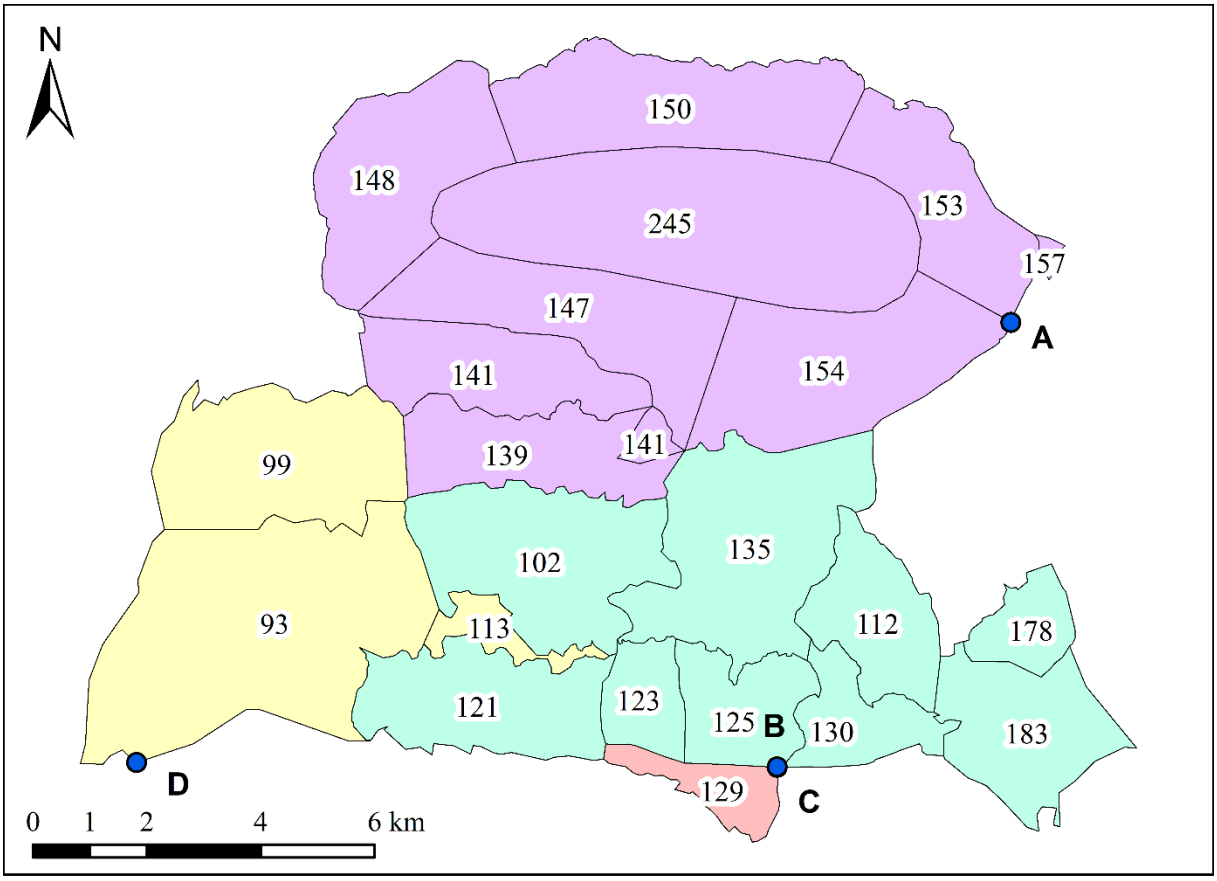
Annexe 3 : types d'occupations du sol favorables à chaque régime alimentaire (granivore, herbivore, zoophage et omnivore) 62

Annexe 4 : Courbes de réponse du modèle final de chaque guilde. Les graphiques grisés correspondent à des variables du modèle non significatives 63

Annexe 1 : Itinéraire emprunter lors des survols de la Camargue pour les dénombrements aériens des oiseaux d'eau



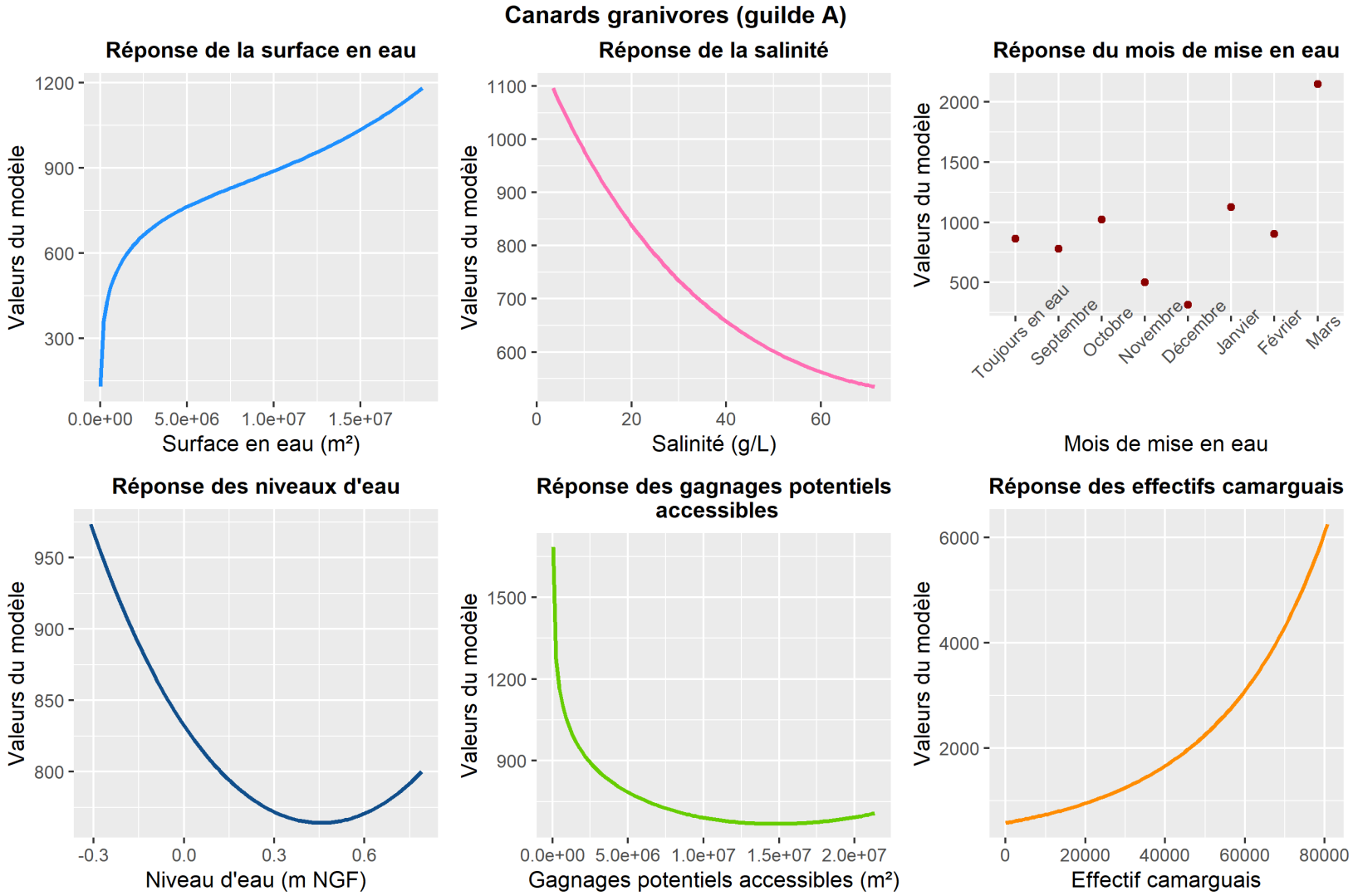
Annexe 2 : regroupement de site et attribution d'une station de mesure de niveau d'eau par regroupement

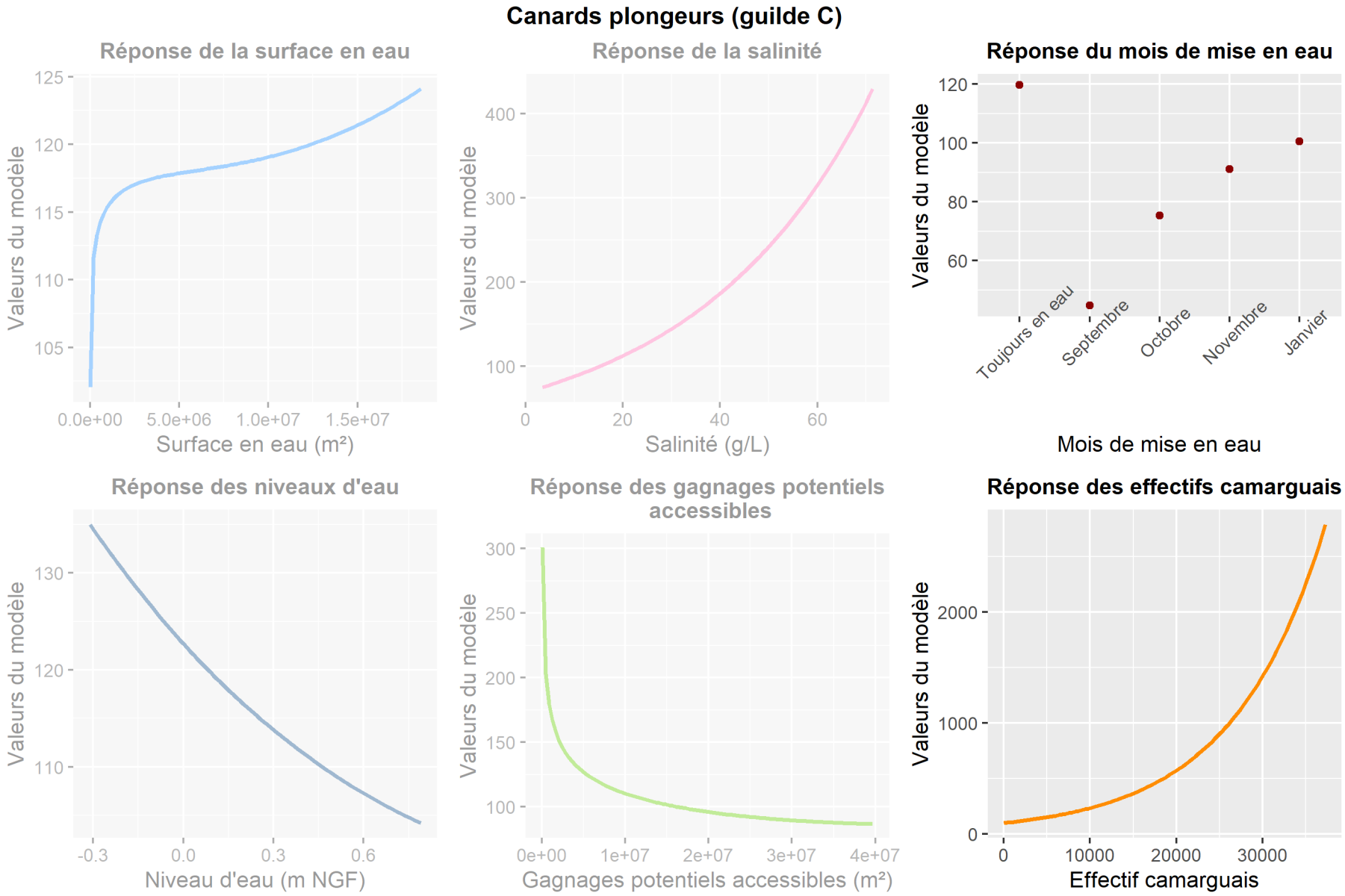


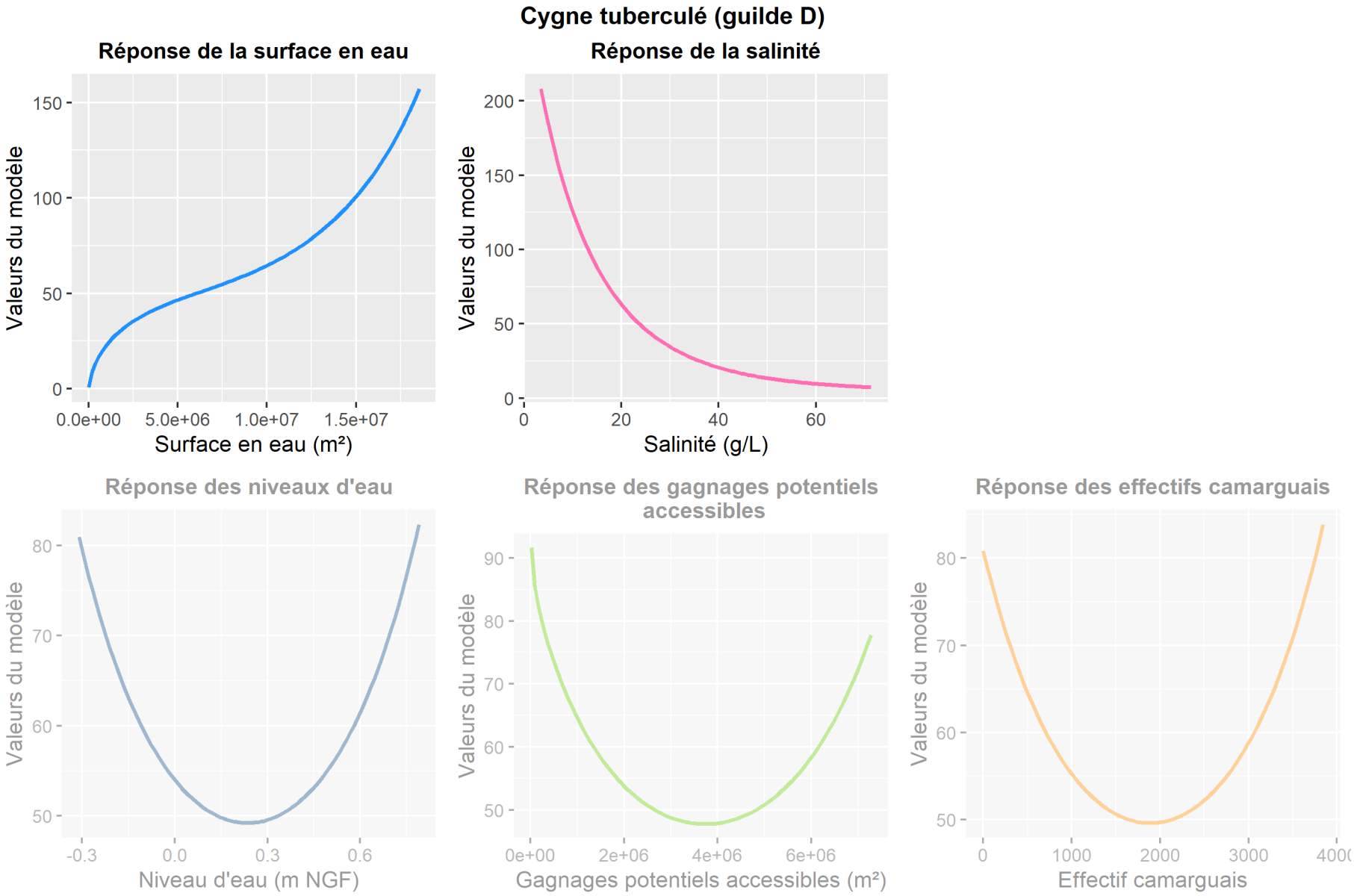
Annexe 3 : types d'occupations du sol favorables à chaque régime alimentaire (granivore, herbivore, zoophage et omnivore)

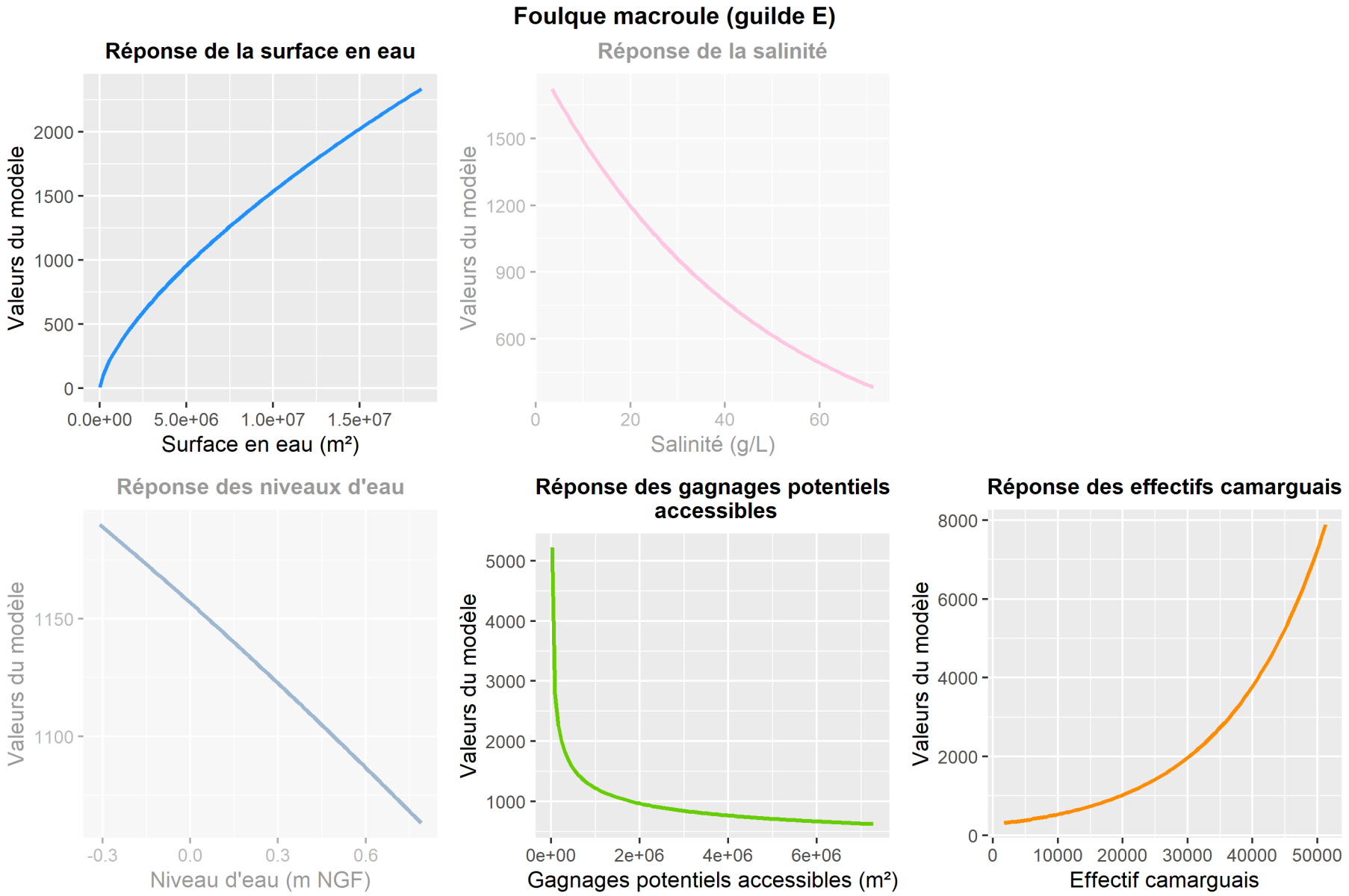
Régime alimentaire	Occupations du sol correspondantes	
Granivore	Etang	Marais
	Jonçais	Rizière
	Lagune	Sansouïre
Herbivore	Bassin ou lagune de préconcentration	Lagune
	Etang	Marais
	Jonçais	
Zoophage	Etang	Marais
	Jonçais	Rizière
	Lagune	
Omnivore	Bassin ou lagune de préconcentration	Marais
	Etang	Rizière
	Jonçais	Sansouïre
	Lagune	

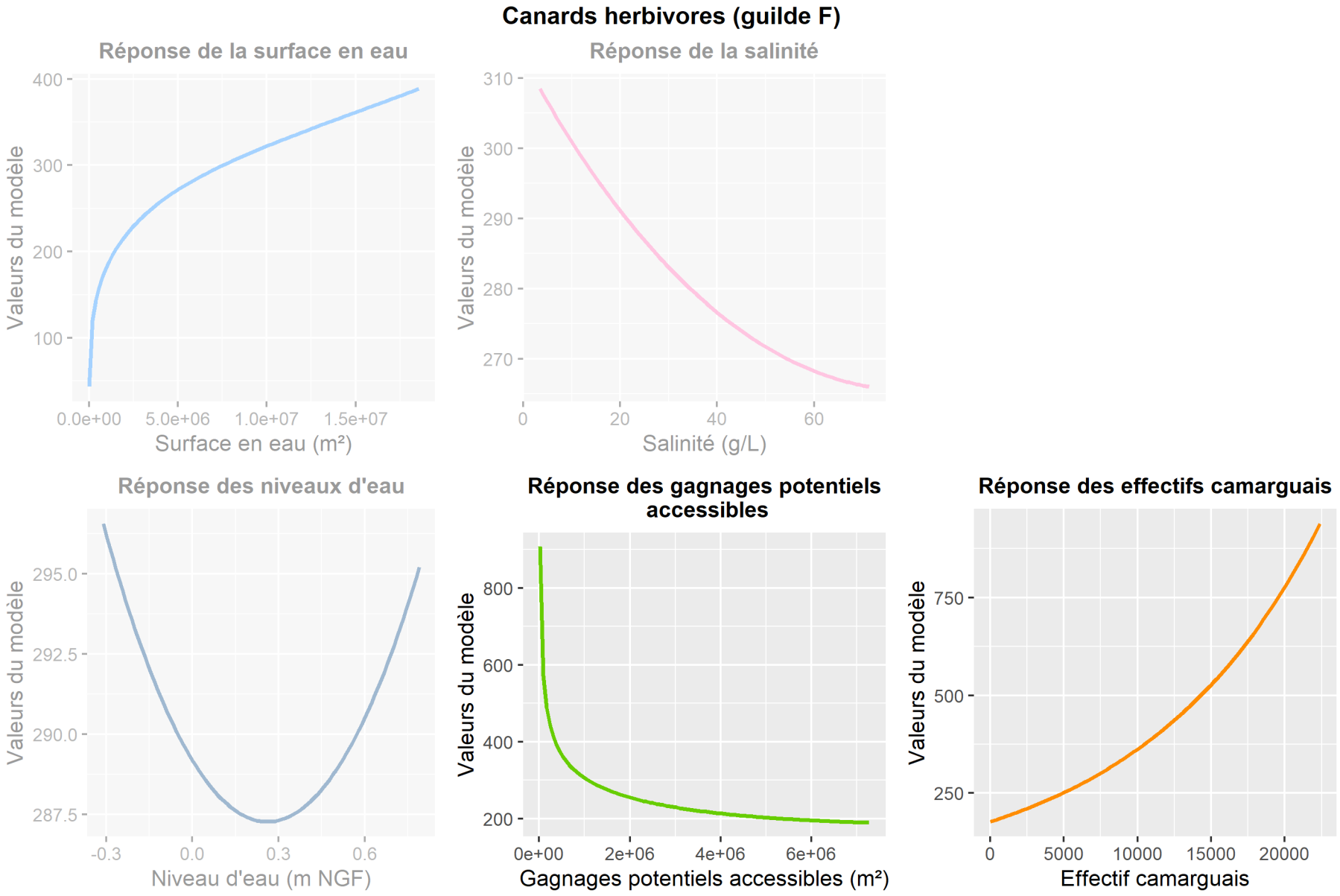
Annexe 4 : Courbes de réponse du modèle final de chaque guilde. Les graphiques grisés correspondent à des variables du modèle non significatives



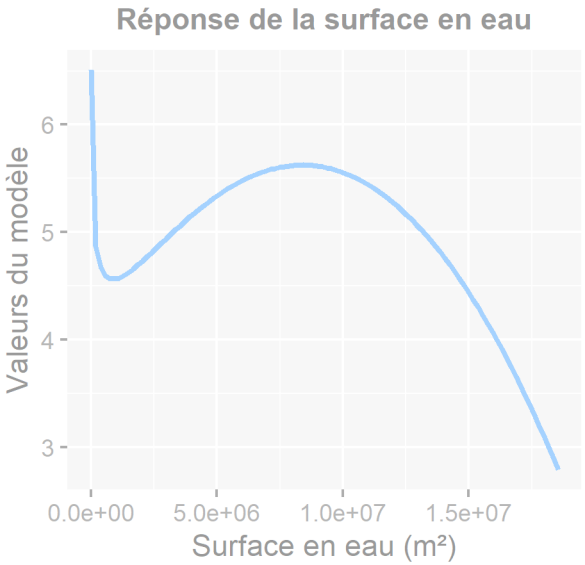

Canards plongeurs (guilde C)
Réponse de la surface en eau
Valeurs du modèle
125
120
115
110
105
0.0e+00
5.0e+06
1.0e+07
1.5e+07
Surface en eau (m²)
Réponse de la salinité
Valeurs du modèle
400
300
200
100
0
20
40
60
Salinité (g/L)
Réponse du mois de mise en eau
Valeurs du modèle
120
100
80
60
Toujours en eau
Septembre
Octobre
Novembre
Janvier
Mois de mise en eau
Réponse des niveaux d'eau
Valeurs du modèle
130
120
110
-0.3
0.0
0.3
0.6
Niveau d'eau (m NGF)
Réponse des gagnages potentiels accessibles
Valeurs du modèle
300
250
200
150
100
0e+00
1e+07
2e+07
3e+07
4e+07
Gagnages potentiels accessibles (m²)
Réponse des effectifs camarguais
Valeurs du modèle
2000
1000
0
0
10000
20000
30000
Effectif camarguais

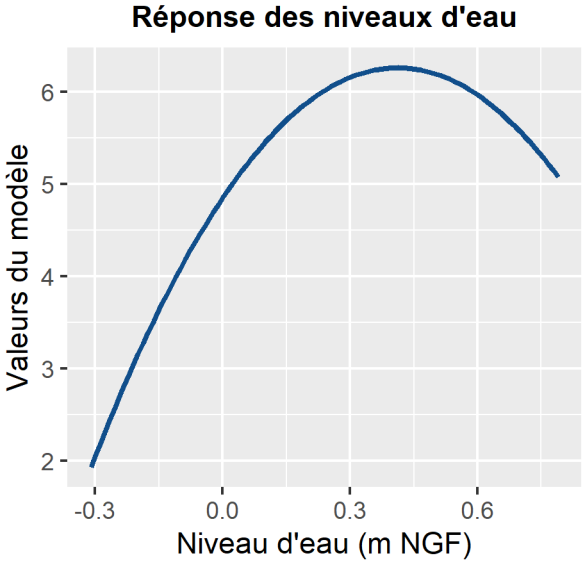

Cygne tuberculé (guilde D)
Réponse de la surface en eau
Valeurs du modèle
150
100
50
0
0.0e+00
5.0e+06
1.0e+07
1.5e+07
Surface en eau (m²)
Réponse de la salinité
Valeurs du modèle
200
150
100
50
0
0
20
40
60
Salinité (g/L)
Réponse des niveaux d'eau
Valeurs du modèle
80
70
60
50
-0.3
0.0
0.3
0.6
Niveau d'eau (m NGF)
Réponse des gagnages potentiels accessibles
Valeurs du modèle
90
80
70
60
50
0e+00
2e+06
4e+06
6e+06
Gagnages potentiels accessibles (m²)
Réponse des effectifs camarguais
Valeurs du modèle
80
70
60
50
0
1000
2000
3000
Effectif camarguais

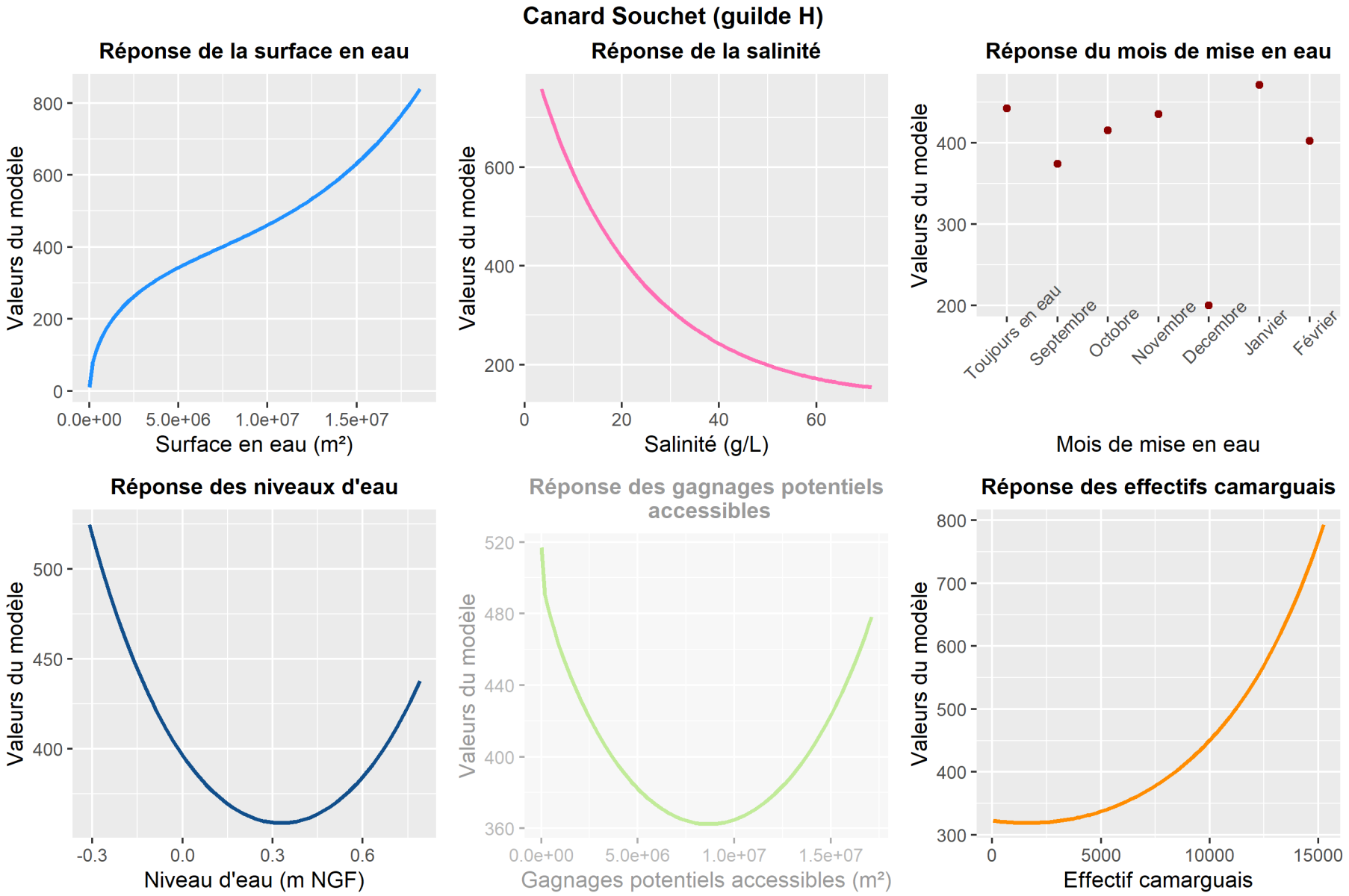

Foulque macroule (guilde E)
Réponse de la surface en eau
Valeurs du modèle
2000
1500
1000
500
0
0.0e+00
5.0e+06
1.0e+07
1.5e+07
Surface en eau (m²)
Réponse de la salinité
Valeurs du modèle
1500
1200
900
600
0
20
40
60
Salinité (g/L)
Réponse des niveaux d'eau
Valeurs du modèle
1150
1100
-0.3
0.0
0.3
0.6
Niveau d'eau (m NGF)
Réponse des gagnages potentiels accessibles
Valeurs du modèle
5000
4000
3000
2000
1000
0e+00
2e+06
4e+06
6e+06
Gagnages potentiels accessibles (m²)
Réponse des effectifs camarguais
Valeurs du modèle
8000
6000
4000
2000
0
0
10000
20000
30000
40000
50000
Effectif camarguais


Canards herbivores (guilde F)
Réponse de la surface en eau
Valeurs du modèle
400
300
200
100
0.0e+00
5.0e+06
1.0e+07
1.5e+07
Surface en eau (m²)
Réponse de la salinité
Valeurs du modèle
310
300
290
280
270
0
20
40
60
Salinité (g/L)
Réponse des niveaux d'eau
Valeurs du modèle
295.0
292.5
290.0
287.5
-0.3
0.0
0.3
0.6
Niveau d'eau (m NGF)
Réponse des gagnages potentiels accessibles
Valeurs du modèle
800
600
400
200
0e+00
2e+06
4e+06
6e+06
Gagnages potentiels accessibles (m²)
Réponse des effectifs camarguais
Valeurs du modèle
750
500
250
0
5000
10000
15000
20000
Effectif camarguais

Nette rousse (guilde G)






Canard Souchet (guilde H)
Réponse de la surface en eau
Valeurs du modèle
800
600
400
200
0
0.0e+00
5.0e+06
1.0e+07
1.5e+07
Surface en eau (m²)
Réponse de la salinité
Valeurs du modèle
600
400
200
0
20
40
60
Salinité (g/L)
Réponse du mois de mise en eau
Valeurs du modèle
400
300
200
Toujours en eau
Septembre
Octobre
Novembre
Decembre
Janvier
Février
Mois de mise en eau
Réponse des niveaux d'eau
Valeurs du modèle
500
450
400
-0.3
0.0
0.3
0.6
Niveau d'eau (m NGF)
Réponse des gagnages potentiels accessibles
Valeurs du modèle
520
480
440
400
360
0.0e+00
5.0e+06
1.0e+07
1.5e+07
Gagnages potentiels accessibles (m²)
Réponse des effectifs camarguais
Valeurs du modèle
800
700
600
500
400
300
0
5000
10000
15000
Effectif camarguais