

ALAUDA

Revue internationale d'Ornithologie

Nouvelle série

LXXVI

N° 2

2008

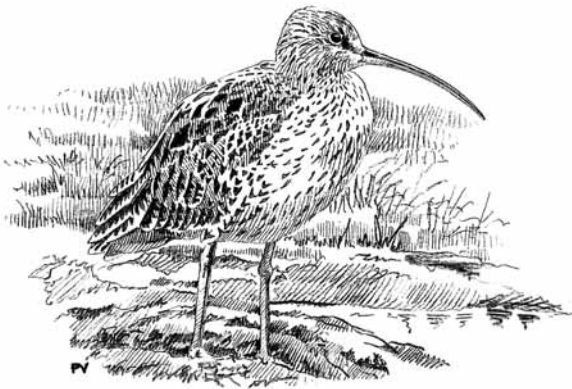
3875

Alauda 76 (2), 2008 : 89-100

RYTHME HIVERNAL D'ALIMENTATION DU COURLIS CENDRÉ *Numenius arquata* DANS CINQ GRANDES BAIES ET ESTUAIRES FRANÇAIS

Alain PONSERO⁽¹⁾, Patrick TRIPLET⁽²⁾, Christophe AULERT⁽³⁾, Emmanuel JOYEUX⁽⁴⁾,
Francis MEUNIER⁽⁴⁾, Rémy PERIN⁽⁵⁾

Winter Foraging Activities of Curlew *Numenius arquata* in five large bays and estuaries in France. Foraging activities of Curlew have been studied in five sites considered as representative of overwintering sites for this species in France. The proportion of foraging birds is strongly linked to the tidal cycle, but is also affected by human activities. During ebbing tide, curlews actively forage on the mud flats, with a maximum intensity 4 and 9 hours after high tide. On the southern sites, where winter temperatures are milder, the maximum proportion of feeding animals decreases through out the winter, while it does not change in the Seine and Somme estuaries. A adjustment of foraging activities to local climatic conditions is



Mots clés : Courlis cendré, Alimentation, Hivernage, Baies et estuaires, France.

Key words: Eurasian Curlew, Feeding, Overwintering, Bays and estuaries, France.

¹⁾ RNN de la baie de Saint-Brieuc, site de l'étoile, 22120 Hillion (aponsero@cabri22.com).

²⁾ RNN de la baie de Somme, 1 place de l'Amiral Courbet, 80100 Abbeville (patrick.triplet1@wanadoo.fr).

³⁾ RNN de l'estuaire de la Seine, Maison de l'estuaire (Observatoireavifaune@wanadoo.fr).

⁴⁾ ONCFS (emmanuel.joyeux@oncfs.gouv.fr) et LPO (francis.meunier@lpo.fr) - RNN de la baie de l'Aiguillon, Ferme de la Prée Mizottière, 85450 Sainte-Radégonde-des-Noyers.

⁵⁾ RNN de Lilleau des Niges, Route du Vieux Port, 17880 Les Portes en Ré (remy.perin@lpo.fr).

INTRODUCTION

Le Courlis cendré *Numenius arquata* présente en France une distribution hivernale essentiellement littorale avec des effectifs tendant à la stabilité au cours de la période 1975-2000, selon MAHÉO & TRIPLET, 2001. Ces auteurs indiquaient qu'il était difficile de décrire les exigences écologiques de l'espèce et préconisaient une enquête du réseau des réserves naturelles estuariennes et littorales afin de mieux analyser le comportement de ce limicole et les facteurs déterminant sa fréquentation des sites. L'étude fut abordée dans un premier temps dans les estuaires de la Somme et de la Seine, selon des méthodes d'investigation communes aux deux sites (TRIPLET *et al.*, 2003 a et b). Des différences importantes furent mises en évidence dans le rythme d'activité des oiseaux : alors que dans l'estuaire de la Somme les courlis consacrent une faible part de la période diurne à l'alimentation, tel n'est pas le cas dans l'estuaire de la Seine où cette activité est très régulière durant la journée et suit le rythme des marées. Une des hypothèses explicatives proposées impliquait la pression de chasse aux limicoles sur les zones intertidales, beaucoup plus élevée dans l'estuaire de la Somme qui contraindrait les oiseaux à rechercher essentiellement leur alimentation de nuit afin d'échapper autant que possible à ce facteur de dérangement. À la différence, dans l'estuaire de la Seine les prélèvements cynégétiques de limicoles sont

devenus pratiquement inexistantes depuis la création d'un secteur sans chasse à proximité du reposoir en février 2002.

De cette hypothèse est né le projet de comparer la situation sur d'autres sites afin de vérifier s'il n'existait pas d'autres stratégies d'exploitation des ressources.

MÉTHODES ET SITES D'ÉTUDE

Méthodes

L'étude s'est déroulée sur la période s'étendant entre le 1^{er} octobre 2004 et le 28 février 2005. Elle nécessitait au minimum l'observation des oiseaux durant deux journées par mois, une lors de marées de mortes-eaux et une lors des marées de vives-eaux. Le dénombrement des courlis était effectué toutes les heures avec détermination du type d'activité, alimentation ou repos. Pour chaque groupe d'oiseaux observés, les individus en alimentation étaient dénombrés. Étaient également notées la hauteur d'eau au moment de l'observation (hauteur d'eau mesurée au niveau zéro de la mer), ainsi que la durée séparant le moment de l'observation et l'heure de la marée haute. Dans la mesure du possible ont été également enregistrés tous les dérangements subis par l'espèce pendant la durée de l'observation. Les observations ont été réalisées avec une longue-vue à une distance suffisante pour que le risque de réaction à la présence d'un observateur soit écarté.

TABLEAU I.—Liste des sites étudiés et de leurs sous unités (zones) prises en compte.
List of studied sites and the mentioned subunits (areas).

FAÇADE MARITIME	DÉPARTEMENT	SITES	ZONES
Manche	Seine-Maritime	estuaire de Seine	Zone intertidale sud Vasière nord Reposoir
Manche	Somme	baie de Somme	Réserve naturelle
Manche	Côtes d'Armor	baie de Saint-Brieuc	anse d'Yffiniac anse de Morieux
Atlantique	Vendée	baie de l'Aiguillon	Pointe Saint-Clément Saint-Michel
Atlantique	Charente-Maritime	Lilleau des Niges	Fier d'Ars

Les sites d'étude

Dans trois des cinq sites d'étude (TAB. I), plusieurs zones d'observations ont été définies, permettant, pour un même site, d'obtenir plusieurs configurations différentes (durée d'accessibilité aux zones d'alimentation, niveau de dérangement...). Les rythmes d'activité du Courlis cendré ont été suivis dans cinq baies et estuaires

français dont une partie est classée en réserve naturelle nationale : baie de Somme (80), estuaire de Seine (76), baie de Saint-Brieuc (22), baie de l'Aiguillon (17 et 85) et Lilleau des Niges (17). Pour certains de ces sites d'études, plusieurs zones d'observations ont été différenciées à l'intérieur ou à l'extérieur de la réserve naturelle (TAB. I).

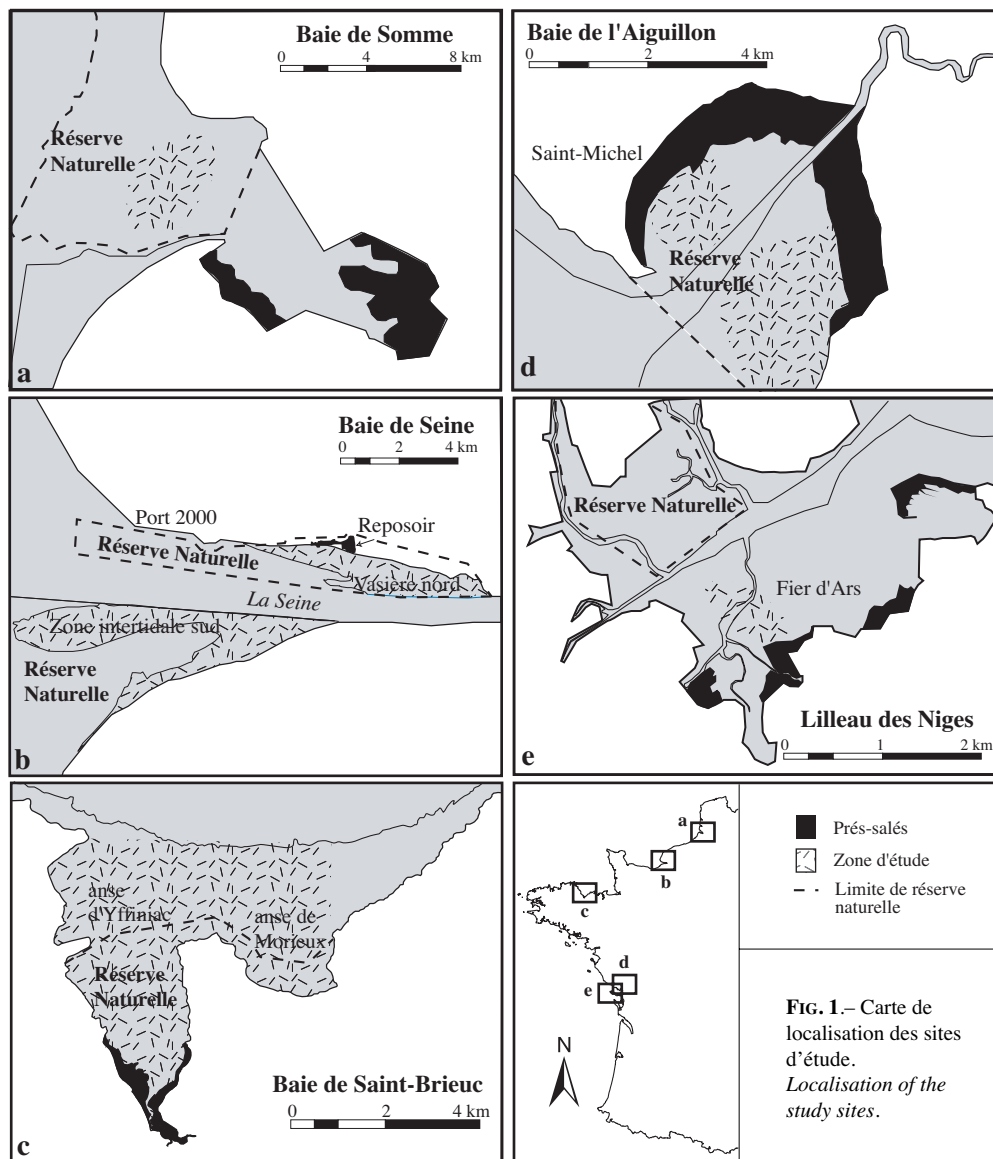


FIG. 1.— Carte de localisation des sites d'étude.
Localisation of the study sites.

• **La baie de Somme (50°15' N, 1°33' E)** est en réalité l'estuaire de la Somme qui ne couvre plus désormais que 7200 ha sur les 20000 ha de sa superficie d'origine d'il y a quelques siècles, avant que les poldérisations successives ne l'amputent (FIG. 1a). Cet estuaire présente une tendance très marquée à l'ensablement responsable d'une progression importante des prés salés (pratiquement 2000 ha en un siècle). Le site change à une vitesse préoccupante et pourrait rapidement perdre ses fonctions d'accueil pour les populations de limicoles.

La réserve naturelle couvre 3000 ha dont la moitié environ dans l'estuaire proprement dit. La chasse contraint les oiseaux à rechercher leur alimentation dans la réserve pendant la journée ou en dehors de celle-ci pendant la nuit. Tel est particulièrement le cas des Courlis cendrés qui se nourrissent essentiellement de *Nereis diversicolor* et d'*Arenicola marina* sur les vasières situées entre le Crotoy et Saint-Valéry-sur-Somme.

• **Estuaire de Seine.**— Situé au débouché du bassin-versant (75000 km²) le plus anthropisé de France (le quart de la population française et une proportion très importante des activités humaines), l'estuaire de la Seine (49°27'N, 0°07'E) est très marqué par les activités humaines : premier complexe pétrochimique, deuxième port de France, infrastructures lourdes et agglomération de plus de 200000 habitants, Le Havre (FIG. 1b). L'estuaire est également un espace de loisirs non négligeable pour les Havrais.

Comme la baie de Somme, l'estuaire de la Seine souffre d'un atterrissement important. La dynamique hydrosédimentaire est naturelle pour un estuaire macro-tidal mais est accélérée par les aménagements industrialo-portuaires qui ont eu lieu depuis plus d'un siècle sur ce site (digues du chenal de navigation, estacade du Hode, Pont de Normandie, Port 2000...). Les vasières intertidales sont passées d'une superficie de 800 ha dans les années 1980 à une superficie d'environ 300 ha en 2000. Elles sont par ailleurs progressivement colonisées par le schorre et/ou la roselière. Ce phénomène est une menace pour les limicoles fréquentant le site. Des mesures compensatoires et d'accompagnement des aménagements du Pont de Normandie puis de Port 2000 ont eu pour objectif

de recréer des surfaces de vasières. Les mesures liées au projet Port 2000 ont été achevées en juillet 2005.

• **Baie de Saint-Brieuc.**— Le fond de baie de Saint-Brieuc (48°32' N; 2°40' W), sur la façade nord de la Bretagne, est constitué par l'anse d'Yffiniac et l'anse de Morieux (FIG. 1c) qui s'étendent sur 2600 hectares d'estran sableux dont 1136 ha classés en réserve naturelle nationale depuis 1998 (PONSERO *et al.*, 2003). Le marnage varie de 4 m en mortes-eaux à près de 13 m en vives-eaux (marnage moyen : 6,5 m). Les peuplements benthiques de la baie de Saint-Brieuc présentent une distribution en ceinture selon le gradient granulométrique. Sept peuplements majeurs ont pu être identifiés sur l'ensemble de la baie dont trois en zone intertidale (GROS & HAMON, 1988; LE MAO *et al.*, 2002). Dans la partie supérieure de l'estran, on observe le peuplement de sables fins à *Macoma balthica* et *Nereis diversicolor*. Le peuplement des sables fins à *Tellina tenuis* et *Cerastoderma edule* occupe la majeure partie de la zone intertidale. Le peuplement des sables fins des bas niveaux à *Donax vittatus* et *Magelona* sp. se situe à proximité du zéro de la mer. En fond d'anse d'Yffiniac un pré-salé de 105 hectares assure le lien avec le rivage.

• **Baie de l'Aiguillon.**— Situées sur le littoral atlantique, partagées entre les départements de la Charente-Maritime et de la Vendée par l'estuaire de la Sèvre Niortaise, la baie de l'Aiguillon et les vasières qui bordent la Pointe d'Arçay forment les "Wadden" les plus septentrionaux du bassin aquitain (46°17'N, 1°10'W). La réserve naturelle nationale de la baie de l'Aiguillon s'étend sur environ 4900 hectares (figure FIG. 1d). Son aspect actuel résulte des "endiguages" successifs qui, du Moyen Âge à 1965, ont isolé 95000 hectares de l'ancien golfe des Pictons, créant le Marais Poitevin.

Le schorre, en progression constante, occupe une superficie d'environ 1100 ha tandis que les vasières et chenaux s'étendent sur environ 3800 ha. Le substrat est à dominante vaseuse. Les peuplements benthiques sont dominés par les mollusques (*Scrobicularia plana*, *Macoma balthica*) et les annélides (*Hediste diversicolor*, *Nephtys hombergii*) selon DEGRÉ, 2006.

D'un point de vue ornithologique, la baie de l'Aiguillon ne peut être dissociée de la pointe d'Arçay, en réserve de chasse maritime, accueillant de nombreux limicoles de la baie en reposoir. L'unité Aiguillon – Arçay est un site d'importance internationale pour l'hivernage de nombreuses espèces d'oiseaux d'eau.

• **Le Fier d'Ars (46°13' N, 1°29' W)** vaste baie semi-fermée et située au Nord-Ouest de l'île de Ré occupe une superficie de 700 hectares ceinturés par plus de 1 600 hectares de marais salés ou saumâtres à vocation salicole, ostréicole ou piscicole (FIG. 1e). La réserve naturelle de Lilleau des Niges, créée en 1980, n'occupe qu'une partie (56 hectares de marais et 171 ha de vasières) de cet ensemble écologique. Le substrat du Fier d'Ars est à dominante vaseuse, seule une petite partie est sableuse le long du chenal d'accès au port d'Ars. La vase est noire, fine et souvent profonde, couverte d'algues vertes ou de zostères.

La zone exploitée par les oiseaux lors de leur phase d'alimentation se situe essentiellement en réserve de chasse et de faune sauvage et non en réserve naturelle qui constitue le reposoir principal.

Analyse

Pour chaque groupe d'oiseaux observés, le pourcentage d'oiseaux en alimentation est compté. On note également la hauteur d'eau au moment de l'observation, ainsi que la durée séparant le moment de l'observation et l'heure de la marée haute.

S'agissant d'évaluer le pourcentage d'oiseaux en alimentation en fonction de la hauteur d'eau et de comparer les situations observées sur les cinq sites, ou entre les différentes zones au sein des sites, la dispersion des données est analysée par la fonction de lissage "Lowess", ou par un programme de régression polynomiale locale (TUKEY, 1977, CLEVELAND, 1981). Les calculs et les graphiques sont réalisés avec le logiciel R (IHAKA & GENTLEMAN, 1996).

Les paramètres de lissages sont communs à toutes les analyses.

RÉSULTATS

Effectifs concernés

Avec 3944 oiseaux, les effectifs cumulés en janvier 2005 sur les cinq sites cumulés représentent 22 % de l'effectif national du Courlis cendré hivernant en France (MAHÉO, 2005). La baie de Somme et l'île de Ré accueillent chacun plus de 6 % de l'effectif national (FIG. 2).

Les effectifs de la baie de Somme oscillent généralement autour de 1000 oiseaux en janvier mais ont présenté des pics à plus de 3000 oiseaux à la faveur d'une série d'hivers froids (1996-1997).

Dans l'estuaire de la Seine, un seul afflux hivernal a été noté au cours de l'hiver 1987. Les effectifs récents sont proches de 700 oiseaux. Le dénombrement de 2005 fournit l'effectif le plus faible jamais enregistré sur le site (202 oiseaux).

Les effectifs hivernant en baie de Saint-Brieuc ont eu tendance à diminuer de 1990 à 1996 puis à augmenter (PONSERO *et al.*, 2003). Les effectifs moyens hivernant de 1990 à 2005 sont de 400 ± 69 individus. Au cours de l'année, les effectifs fluctuent assez peu. Durant l'hiver 2004-2005 quand le suivi comportemental a été réalisé, l'effectif moyen a été de 473 ± 135 oiseaux.

Les effectifs hivernant en baie de l'Aiguillon montrent des fluctuations sur du long terme pour

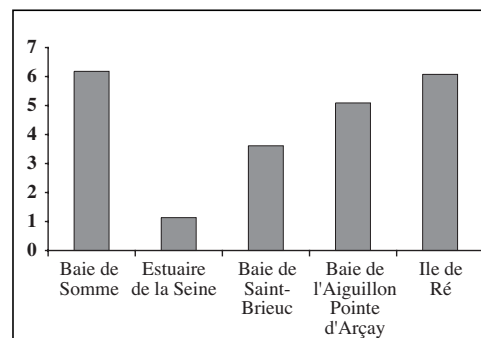
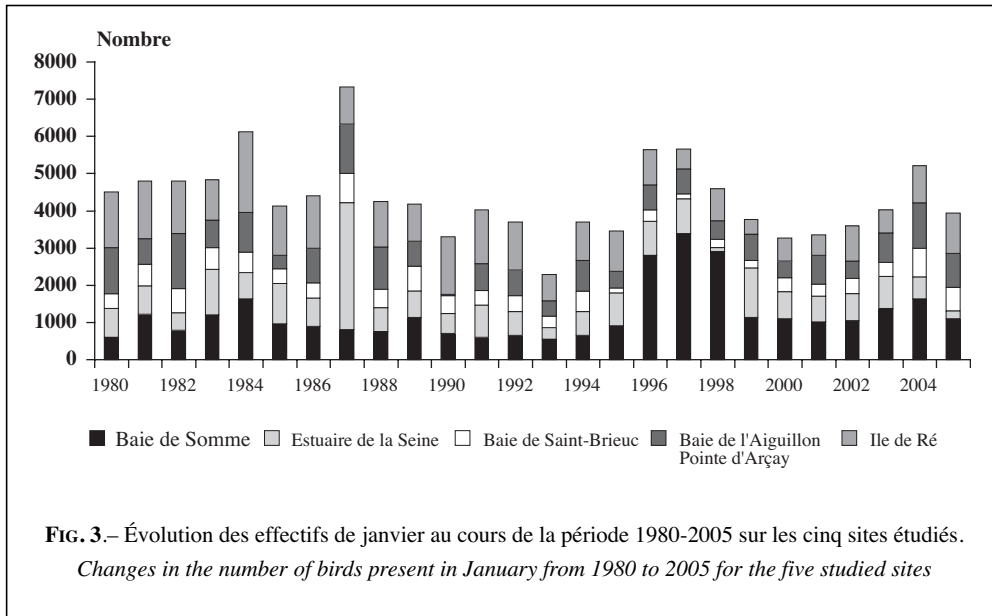


FIG. 2.– Représentation en pourcentage des effectifs locaux pour chacun des sites étudiés en janvier 2005 (pourcentage de l'effectif national total).

Distribution (in percentage) of overwintering population for each of the studied site (% of total French overwintering population).



un effectif moyen de 770 oiseaux. Entre 1998 et 2005, sur la période d'octobre à février, les effectifs moyens de Courlis cendré ont été de 680 ± 220 individus, avec une tendance à l'augmentation. Durant l'hiver 2004-2005, les effectifs moyens ont été de $1\,108 \pm 122$ individus.

Les effectifs hivernants du Courlis cendré sont relativement stables depuis 10 ans sur l'île de Ré (entre 700 et 1000 individus en moyenne dans l'hiver) mais assez fluctuants d'un mois sur l'autre (de 285 en février 2000 à 1898 en novembre 2002 sur les dix dernières années). Les Courlis cendrés sont présents de juillet à mars sur le site avec des effectifs maximaux souvent constatés en début d'automne (septembre, octobre) et en milieu d'hiver (janvier). En 2004-2005, entre 717 et 1084 courlis ont été dénombrés entre octobre et février (FIG. 3).

Comparaison des rythmes d'activité en fonction du niveau de la marée

Le pourcentage d'oiseaux en alimentation est exprimé en fonction de la hauteur d'eau. Les nuages de points sont, pour la plupart des sites, très étalés. Néanmoins trois schémas "types" de tendance peuvent être observés (FIG. 4).

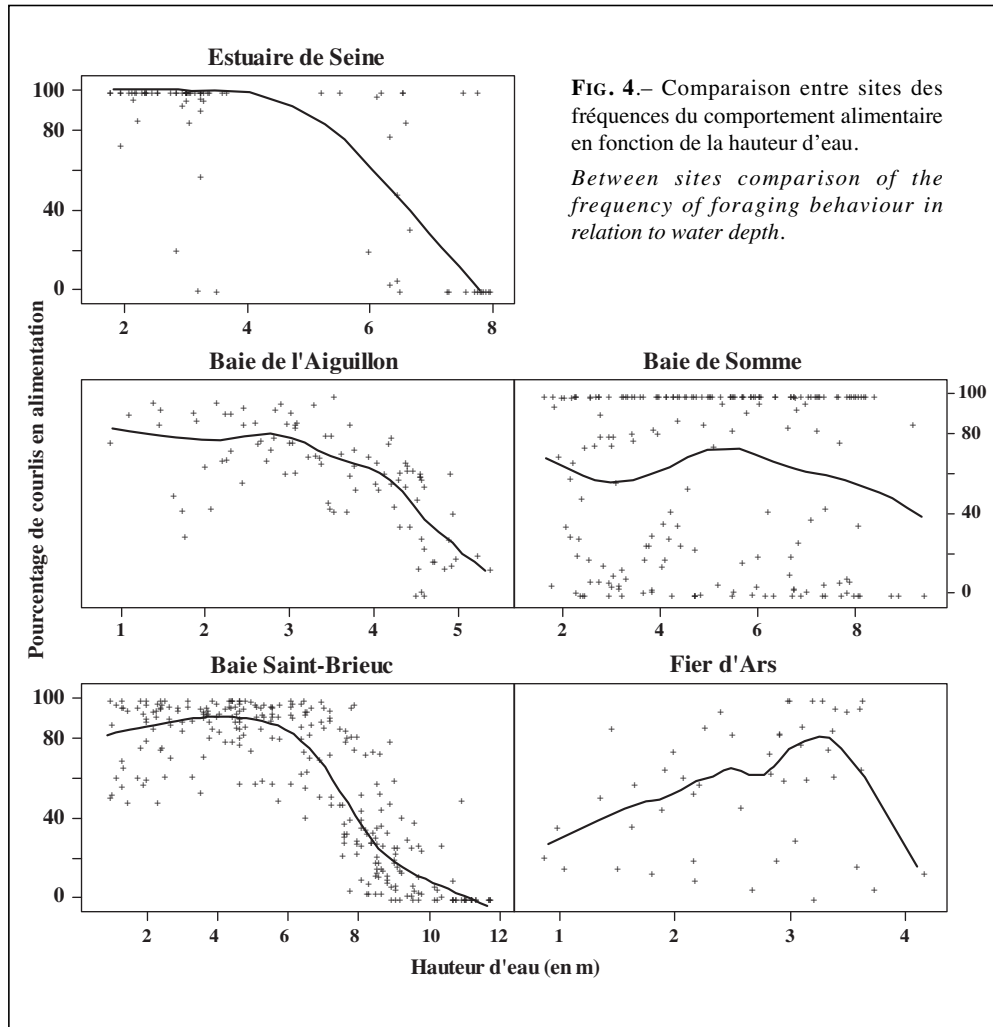
Fréquence des comportements alimentaires en fonction de la hauteur d'eau

En baie de l'Aiguillon, baie de Saint-Brieuc et estuaire de la Seine, la fréquence des comportements d'alimentation est très élevée (environ 80 % d'oiseaux s'alimentant) pour des hauteurs d'eau faibles (inférieures à 5 ou 6 m), puis diminue rapidement et régulièrement pour les hauteurs d'eau supérieures.

En baie de Somme, le pourcentage d'oiseaux en d'alimentation reste proche de 60 % quelle que soit la hauteur d'eau. Le nuage de points est essentiellement réparti aux deux extrémités du spectre d'alimentation (0 % et 100 %). Dans 65 % des observations, le pourcentage d'oiseaux s'alimentant est soit inférieur à 5 % soit supérieur à 95 %.

Sur le Fier d'Ars, la fréquence des comportements d'alimentation augmente de 30 % à 70 % environ lorsque la hauteur d'eau augmente de 1 à 3 m puis elle a tendance à diminuer pour des hauteurs d'eau comprises entre 3 et 4 m.

La dualité entre d'une part la baie de l'Aiguillon, la baie de Saint-Brieuc et l'estuaire de Seine et d'autre part la baie de Somme et le Fier d'Ars est soulignée si on représente la fréquence

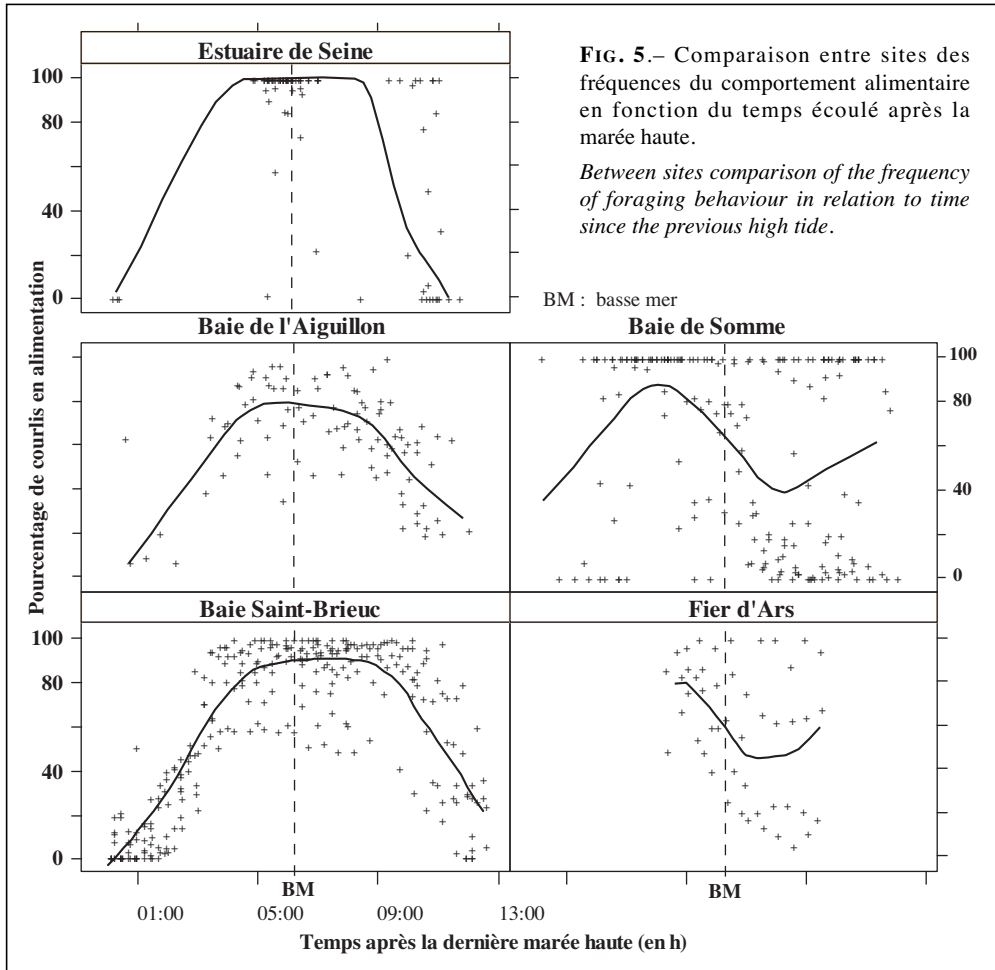


des comportements d'alimentation en fonction du temps écoulé depuis la dernière marée haute (FIG. 5)

En baie de l'Aiguillon (Pointe Saint-Clément), baie de Saint-Brieuc et estuaire de la Seine, à partir de la marée haute, on observe une augmentation régulière de la fréquence du comportement alimentaire durant les cinq heures de la marée descendante, puis le maintien d'une fréquence élevée d'alimentation durant quatre heures environ (avec un pourcentage de 80 à 100 %), suivi d'une baisse régulière du pourcentage

d'oiseaux s'alimentant jusqu'à la marée haute suivante.

En baie de Somme et sur le Fier d'Ars, comme dans le cas précédent, la fréquence du comportement alimentaire croît entre 0 à 5 heures suivant la marée haute. À la différence des autres sites, on n'observe pas de palier à un niveau élevé d'alimentation. La fréquence diminue jusqu'à 7 heures (Fier d'Ars) ou 8 heures (baie de Somme) après la marée haute, pour atteindre un niveau moyen de 50 % environ d'oiseaux en alimentation. Ensuite la fréquence augmente à nouveau.

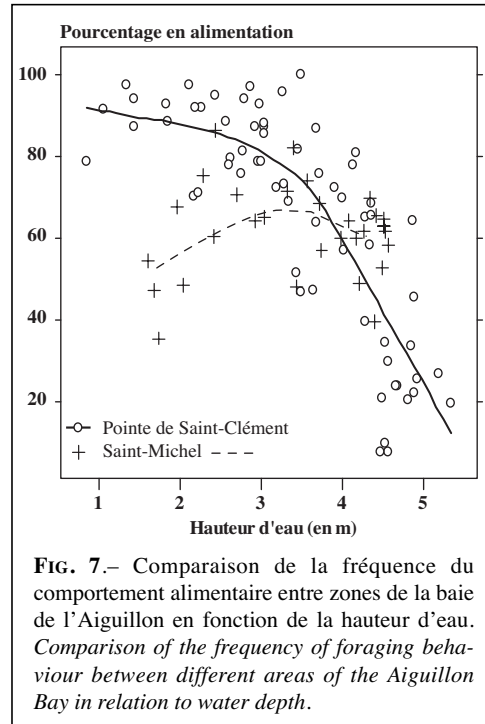
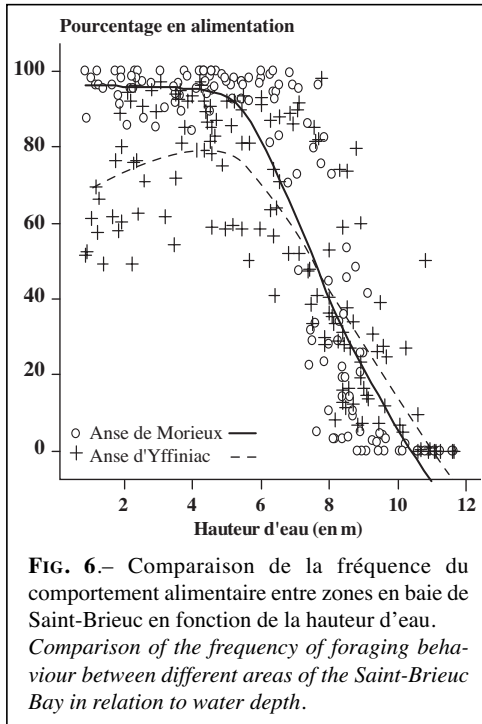


Variation de fréquences du comportement alimentaire au sein d'un même site

Dans la baie de Saint-Brieuc, les courlis fréquentant les deux anses ont le même profil d'activité. Néanmoins dans l'anse d'Yffiniac les fréquences du comportement alimentaire sont significativement plus faibles que dans l'anse de Morieux pour des hauteurs d'eau inférieures à 5 m (ANOVA, $F = 76,042$, $P < 0,001$). Au-delà d'une hauteur d'eau de 8 m la décroissance de la fréquence du comportement alimentaire est plus rapide pour l'anse de Morieux (FIG. 6).

En baie de l'Aiguillon, il est délicat de différencier les deux sous-sites, compte tenu du

faible nombre d'observations effectuées sur le site de Saint-Michel. Cependant ce site semble avoir un profil différent de celui de la Pointe Saint-Clément (FIG. 7). Le profil de Saint-Michel se rapproche de celui de la baie de Somme (sans la remontée notée en baie de Somme), avec un pourcentage relativement constant d'oiseaux s'alimentant (61 ± 11), alors que le site Pointe Saint-Clément se rapproche des profils observés en baie de Saint-Brieuc avec un pourcentage élevé d'oiseaux s'alimentant (83 ± 12) pour des hauteurs d'eau inférieures à 3,5 m. Ensuite la fréquence du comportement alimentaire diminue rapidement.



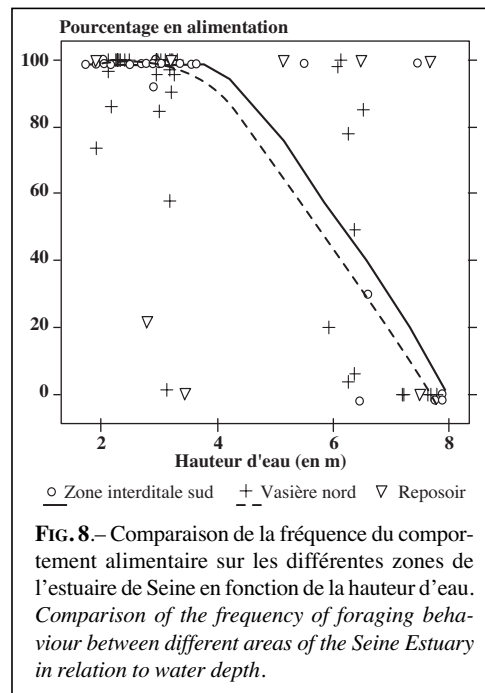
Dans l'estuaire de Seine, comme dans la baie de Saint-Brieuc, les deux sites (vasière nord et sud) ont un profil similaire (FIG. 8). Sur le site reposoir on observe simultanément des groupes où quasiment tous les individus sont soit au repos soit en alimentation.

Rythme d'alimentation en fonction du type de marée

Le pourcentage moyen d'oiseaux en alimentation a tendance à être plus élevé lors des marées de mortes eaux que de vives eaux pour la baie de Saint-Brieuc ($P < 0,05$), la baie de l'Aiguillon ($P = 0,05$), l'estuaire de Seine ($P < 0,01$). À l'inverse, le pourcentage est légèrement supérieur lors des marées de vives eaux pour la baie de Somme (ANOVA, $F = 3,0252$, $P < 0,05$).

Comparaison du rythme d'alimentation en fonction du mouvement de marée

Dans la quasi-totalité des sites, on observe un pourcentage moyen d'oiseaux en alimentation plus élevé lors des marées descendantes que montantes



TABEAU II.– Analyse de variance du taux d'alimentation des courlis entre la marée descendante et montante en fonction des sites et zones d'observation. Pas de correspondance avec le texte. *Analysis of Variance of Curlew feeding rate between ebbing and flooding tide in relation to sites and observation areas. No relationship with text.*

Sites	Zones	POURCENTAGE D'ALIMENTATION MOYEN		ANOVA	
		Marée descendante	Marée montante	F	p
Baie de Seine		0,89	0,51	19,43	< 0,001
	Zone intertidale sud	0,85	0,66	1,27	ns
	Vasière nord	0,92	0,34	35,27	< 0,001
	Reposoir	0,83	0,60	0,81	ns
Baie de Somme		0,77	0,47	26,2	< 0,001
Baie de Saint-Brieuc	0,6	0,57	0,32	ns	
	Anse d'Yffiniac	0,6	0,52	2,41	ns
	Anse de Morieux	0,6	0,63	0,2	ns
Baie de l'Aiguillon		0,67	0,62	0,99	ns
	Pointe Saint-Clément	0,68	0,64	0,49	ns
	Saint-Michel	0,64	0,6	0,33	ns
Lilleau des Niges	Fier d'Ars	0,72	0,48	9,09	< 0,01

TABEAU III.– Analyse de variance du rythme d'alimentation des courlis à marée basse au cours des différents mois d'hiver.

Analysis of Variance of Curlew feeding rate at high tide during the different winter months.

Sites	Zones	Rythme d'alimentation à marée basse					ANOVA	
		Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	F	p
Estuaire de la Seine		83	97	98	86	95	0,99	ns
Baie de Somme		58	51	60	55	-	2,82	ns
Baie de Saint-Brieuc		-	93	90	85	77	8,59	< 0,01
	Anse d'Yffiniac	-	91	84	74	59	35,22	< 0,01
	Anse de Morieux	-	95	95	96	95	0,7	ns
Baie de l'Aiguillon		86	92	80	75	54	24,46	< 0,01
Lilleau des Niges	Fier d'Ars	90	85	50	65	45	5,28	< 0,05

(TAB. II). Ces différences sont significatives pour trois des cinq sites (Seine, Somme, Fier d'Ars).

Évolution du rythme d'alimentation au cours de l'hiver

Pour les sites régulièrement échantillonnés entre octobre et février, et où pour chaque mois on dispose d'un nombre suffisant d'observations, on peut analyser l'évolution de la fréquence du comportement alimentaire au cours de l'hiver (TAB. III). On observe une diminution progressive du pourcentage maximum d'oiseaux en alimenta-

tion d'octobre à février pour les baies de l'Aiguillon et de Saint-Brieuc ainsi qu'au Fier d'Ars. En baie de Saint-Brieuc, cette diminution n'est observée que pour l'anse d'Yffiniac.

DISCUSSION

Cette étude couvre, en cinq sites, une large portion de la façade Manche-Atlantique française et fournit donc une approche géographique assez large de la variabilité du comportement

alimentaire de l'espèce sur les vasières littorales. Par ailleurs, avec 22 % de l'effectif national représenté dans l'échantillon analysé, on peut considérer qu'elle fournit une image suffisamment représentative de la situation à l'échelle nationale.

L'étude a été conduite durant une saison d'hivernage parmi les hivers doux et peut donc être considérée comme donnant une image moyenne du comportement du Courlis cendré hivernant en France. La situation pourrait être notablement différente en cas de vague de froid.

Elle a très clairement mis en évidence que le comportement alimentaire du Courlis cendré diffère selon les sites. Sur trois d'entre eux (Aiguillon, Saint-Brieuc, Seine), la fréquence du comportement alimentaire est très fortement conditionnée par le cycle des marées, tandis que pour la baie de Somme et l'île de Ré (Fier d'Ars), le lien est moins marqué ou inexistant.

La durée d'accessibilité au site d'alimentation est un élément clé du comportement. Le temps d'accès à la ressource peut dépendre du coefficient de marée. Ainsi on observe que le taux d'oiseaux en alimentation est plus élevé lors des marées de mortes-eaux (période où le temps d'immersion des zones d'alimentation est plus limité). Ce rôle de la marée avait été mis en évidence pour d'autres limicoles (PUTTIK, 1984; QUÉNÉC'H DU, 1994). De même l'atterrissage des sites limite de plus en plus le temps d'inondation. Ainsi pour une même baie ou estuaire on peut observer un comportement différent entre sites. C'est en particulier le cas pour Saint-Brieuc, où l'on observe des écarts significatifs entre l'anse de Morieux et celle d'Yffiniac. Dans l'anse d'Yffiniac les oiseaux disposant de plus de temps pour s'alimenter, le pourcentage maximum d'oiseaux en alimentation ne dépasse pas 90 %. Sur l'anse de Morieux, lorsque la zone est découverte, les oiseaux s'y alimentent quasiment tous (entre 95 et 100 %) car à partir d'une hauteur d'eau supérieure de 5 ou 6 m au-dessus du zéro des cartes marines, les courlis n'ont plus la possibilité de s'alimenter dans cette anse. Sur le Fier d'Ars, compte tenu de l'étroit goulet entre l'intérieur du Fier et la mer libre, les temps d'inondation/exondation à marée haute sont sensiblement les mêmes quel que soit le coefficient de la marée. Dans ce site le rythme d'activité des courlis est donc très peu dépendant de ce facteur.

La pression de chasse aux limicoles (baie de Somme essentiellement) conduit les oiseaux à s'alimenter de nuit (TRIPLET *et al.*, 2003). En baie de l'Aiguillon comme en baie de Saint-Brieuc, la chasse aux limicoles en zone intertidale est assez faible. Les courlis sont donc assez peu exposés, les principaux reposoirs étant situés à l'intérieur de la réserve. Les oiseaux ont donc la possibilité d'exploiter, sur ces sites, la ressource alimentaire au mieux des disponibilités en fonction de la marée. D'autres sources de dérangements de l'activité des courlis peuvent être envisagées. En particulier les activités de pêche à pied au Fier d'Ars qui se pratiquent à marée basse peuvent expliquer l'alimentation irrégulière des courlis constatée à cette période de la marée et le fait que les courlis privilégient une alimentation entre 3 et 5 heures et entre 8 et 10 heures après la marée haute et peut-être également pendant la nuit.

Cette étude fait également apparaître qu'à l'exception des deux estuaires les plus nordiques (baie de Somme et estuaire de Seine), on observe au cours de l'hiver une évolution des comportements alimentaires avec une diminution du pourcentage d'oiseaux en alimentation en fin d'hiver. Il peut être avancé que la différence de température entre les sites nordiques et les autres (par exemple $6 \pm 3,6$ °C en janvier en baie de Somme contre $8,9 \pm 2,5$ °C à la même période en baie de Saint-Brieuc), augmente les besoins énergétiques des oiseaux les plus nordiques, rendant nécessaire un rythme alimentaire soutenu. Chez l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, par exemple, chaque degré en dessous de 10 °C augmente les besoins de 30 kJ, correspondant à la prise de 1,37 à 1,44 de matière sèche libre de cendres (ZWARTS *et al.*, 1996), ce qui nécessite un temps d'alimentation au moins stable.

Par ailleurs, bien qu'il faille être prudent dans l'interprétation de ces résultats, on peut émettre l'hypothèse que dans les zones les plus tempérées, les premiers mois d'hivernage sont principalement consacrés à l'accumulation de réserves énergétiques, tandis que les mois suivants, le comportement alimentaire assure le maintien de ces réserves. Ce comportement, mis en évidence chez les anatidés en Camargue (voir TAMISIER & DEHORTER, 1999), permettrait aux courlis de gérer au mieux leurs dépenses énergétiques au cours de la saison hivernale.

CONCLUSION

Les différences de comportement alimentaire enregistrées entre les différents sites semblent indiquer une plasticité du Courlis cendré vis-à-vis des conditions physiques et climatiques locales. Cette étude n'a pas permis de mettre en évidence le rôle des activités humaines sur le comportement de l'espèce, mais, à l'image de ce qui a été observé dans les estuaires de la Somme et de la Seine, celles-ci doivent conditionner les périodes d'activité des oiseaux. Une suite à cette étude consisterait à analyser et à comparer l'impact des activités humaines dans et à l'extérieur des réserves naturelles.

REMERCIEMENTS

Cette étude a nécessité de nombreuses heures d'observation sur le terrain et il n'aurait pas été possible de la réaliser sans la participation de nombreux ornithologues, notamment pour la baie de Somme, Nicolas MÉQUIN et Grégory ROLLION, pour la baie de Saint-Brieuc de Justine VIDAL et Jérémy ALLAIN et Hélène GERVAIS en baie de l'Aiguillon. La Maison de l'Estuaire, gestionnaire de la RNN de l'estuaire de la Seine remercie également le Port Autonome du Havre, le Conseil Régional et la Direction Régionale de l'Environnement de Haute-Normandie pour les financements apportés à son fonctionnement. Les auteurs remercient tout particulièrement Pierre YÉSOU pour la relecture critique de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- BONNOT-COURTOIS (C.) & DREAU (A.) 2002.– *Cartographie morpho-sédimentaire de l'estran en baie de Saint-Brieuc*. Labo. Géomorphologie et environnement littoral-DIREN Bretagne, 25 p + annexes.
- CLEVELAND (W. S.) 1981.– *LOWESS: A program for smoothing scatterplots by robust locally weighted regression*. *The American Statistician*, 35: 54.
- DEGRÉ (D.) 2006.– *Réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon: dynamique et structure spatiale de la macrofaune et des limicoles hivernants*. Thèse de l'Université de La Rochelle, 457 p.
- GROS (P.) & HAMON (D.) 1988.– *Typologie biosédimentaire de la baie de Saint-Brieuc (Manche ouest) et estimation de la biomasse des catégories trophiques macrozoobenthiques*. Rapport IFREMER/DERO-EL/88-27: 153 p.
- IHAKA (R.) & GENTLEMAN (R.) 1996.– R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5: 299-314.
- LE MAO (P.), RETIERE (C.) & PLET (M.) 2002.– *Les peuplements benthiques intertidaux de la baie de Saint-Brieuc*. Ifremer-Museum d'Histoire Naturelle-dinard-Diren Bretagne, 23 p + annexes
- MAHÉO (R.), 2005.– *Limicoles séjournant en France*. Wetlands International-Office de la chasse et de la faune Sauvage, convention 2005-2007/ 6281, 47 p.
- MAHÉO (R.) & TRIPLET (P.) 2001.– Le Courlis cendré *Numenius arquata* hivernant en France: évolution des effectifs et modalités d'occupation de l'espace. *Alauda*, 69: 1-8.
- PONSERO (A.), VIDAL (J.) & ALLAIN (J.), 2003.– *Plan de gestion de la réserve naturelle de la baie de Saint-Brieuc - 2004-2008 - Description et évaluation du patrimoine naturel de la baie de Saint-Brieuc - Vol.A., Réserve Naturelle de la baie de Saint-Brieuc*, 98 p.
- PUTTICK (G.M.) 1984.– Foraging and activity patterns in wintering shorebirds. In BURGER (J.) & OLLA (B.L.) (eds) *Shorebirds: Migration and Foraging behaviour. Behavior of marine animals series*, 6: 203-231.
- RAMDINE (G.) & BIENNARD (L.)– 2004, 2005.– *Cartographie de la macrofaune benthique du Fier d'Ars*. Stage de Maîtrise de Biologie des Populations (étude des écosystèmes marins et du littoral). La Rochelle et Brest. 93 et 29 p.
- TAMISIER (A.) & DEHORTER (O.) 1999.– *Camargue, canards et foulques: fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver*. Centre Ornithologique du Gard, ed, 369 p.
- TRIPLET (P.), URBAN (M.), AULERT (C.) & BOUCHET (A.) 2003.– Exploitation des ressources alimentaires par trois espèces de limicoles, l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, le Courlis cendré *Numenius arquata* et le Bécasseau variable *Calidris alpina* dans l'estuaire de la Seine. *Le Cormoran*, 13: 37-42.
- TRIPLET (P.), MÉQUIN (N.), PRÉVOST (A.), ERLINGER (D.) & SUEUR (F.) 2003.– Rythme d'activité diurne de l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, du Courlis cendré *Numenius arquata* et du Bécasseau variable *Calidris alpina* en baie de Somme. *Alauda*, 71: 459-468.
- TUKEY (J. W.) 1977.– *Exploratory Data Analysis*, Reading Massachusetts: Addison-Wesley.
- ZWARTS (L.), ENS (B.J.), GOSS-CUSTARD (J.D.), HULSCHER (J.B.), KERSTEN (M.) 1996.– Why Oystercatcher *Haematopus ostralegus* cannot meet their daily energy requirements in a single low water period. *Ardea*, 84: 269-290.