

A2152

144071 407



REPARTITION ECOLOGIQUE DES ANATIDES
ET LIMICOLES DE LA ZONE MARITIME
DU SUD DE LA VENDEE

par François SPITZ,

Laboratoire des Petits Vertébrés, INRA, Jouy-en-Josas.

42/5A

REPARTITION ECOLOGIQUE DES ANATIDES
ET LIMICOLES DE LA ZONE MARITIME
DU SUD DE LA VENDEE

par François SPITZ,

Laboratoire des Petits Vertébrés, INRA, Jouy-en-Josas.

Limites de l'étude. Les lignes qui suivent constituent la synthèse d'observations réalisées à intervalles réguliers, tout au long de l'année, depuis octobre 1959. La zone d'observation comprend le littoral vendéen et charentais depuis La Tranche (Vendée) jusqu'à Esnandes (Charente-Maritime) ; elle correspond à un ensemble très homogène centré sur l'Anse de l'Aiguillon (figure 1).

Les observations recueillies comportaient : le recensement par espèce, l'étude de la localisation de chaque espèce pour son alimentation ou pour le repos à haute ou basse mer, les déplacements locaux de chaque espèce, les types de groupements existants. Nous n'avons pas encore abordé les deux études corrélatives que sont l'examen du régime alimentaire et l'évaluation des masses alimentaires disponibles. En résumé, le présent travail se limite à la dynamique (dans l'espace et le temps) des populations d'oiseaux stationnant dans le secteur étudié, le tout vu sous l'angle de la répartition par niches écologiques.

Les espèces traitées sont uniquement celles qui se nourrissent régulièrement sur les plages de sable ou vasières nues découvrant à marée basse. Les oiseaux fréquentant uniquement la pleine eau, ceux qui stationnent sur les plages ou vasières sans se nourrir, enfin ceux fréquentant la zone occupée par la végétation halophile dense, ne sont pas concernés par cette étude, non plus que les piscivores.

Techniques d'étude. Les oiseaux ont été recensés dans le plus d'endroits possibles, à tous les niveaux de la marée, avec des jumelles 12 × 50 ou un télescope de grossissement 30 sur pied ou sur appui. Le relevé topogra-

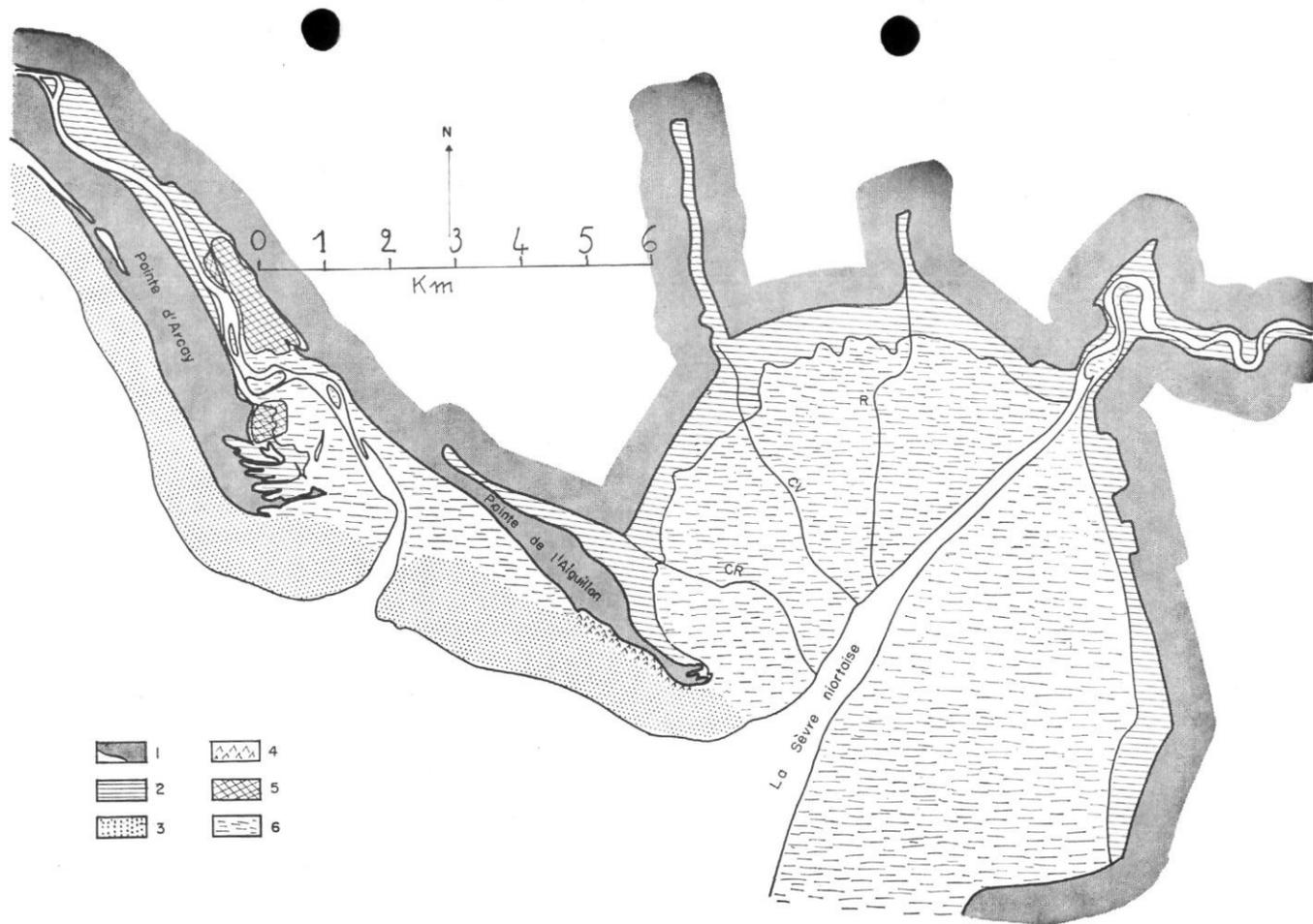


Figure 1. — Schéma géographique de la région étudiée.
1 : zone terrestre ; 2 : prés salés ; 3 : sables médiolittoraux ; 4 : galets ;
5 : parcs à huîtres ; 6 : vases médiolittorales.

prique des observations s'effectuait sur la carte au 25 000^e ou sur photos aériennes de l'IGN.

Cadre topographique. La carte ci-contre montre, de façon schématique, les trois types de biotopes que nous considérerons. Ajoutons ici que les plages de sable représentent aux plus basses mers environ 2 200 ha, les lagunes sableuses 80 ha et les vasières 4 800 ha.

Notre travail a commencé bien avant le début des travaux de construction d'une nouvelle digue de polder dans l'Anse de l'Aiguillon. Nous considérerons donc ci-dessous la situation des oiseaux *avant* ces travaux qui ont déjà légèrement modifié le comportement des limicoles et qui le modifieront beaucoup plus dans les années à venir.

REPARTITION DES OISEAUX

LES BIOTOPES D'ALIMENTATION.

Le problème. — Dans le cadre qui nous occupe, c'est-à-dire une surface soumise au va et vient des marées, l'alimentation des oiseaux est soumise à un rythme très régulier, un peu plus de douze heures séparant deux hautes mers. En effet, les organismes vivant dans le sable ou la vase modifient leurs positions selon ce rythme, les courants rythmés par la marée amènent ou emportent animalcules ou éléments végétaux en suspension. Un rythme plus lent se superpose à celui-là : celui des vives eaux et des mortes eaux qui, plusieurs jours par lunaison, amènent la submersion permanente d'une certaine étendue du substrat et l'émergence permanente d'une autre portion. Ainsi que nous le verrons plus loin, les biotopes situés *effectivement* dans la zone de balancement des eaux de la mer retiennent pour leur nourriture la grande majorité des oiseaux. On peut en déduire que la *capacité de support* de l'environnement à l'égard d'une population *fixe* de limicoles est déterminée par sa surface minimale en période de morte eau : or, il n'est pas hasardeux d'affirmer que chaque mois, pendant quatre ou cinq jours consécutifs, la surface utilisable dans notre secteur représente moins de la moitié du maximum, soit peut-être 500 ha de sable et 2 000 ha de vase. Cette constatation sera pour nous de première importance dans l'appréciation de l'« impact » des oiseaux limicoles sur leur milieu.

Les « niches alimentaires ». Un oiseau limicole en train de se nourrir peut être caractérisé par sa position topographique, en particulier la distance où il est du bord

du flot, et l' « horizon » dans lequel il prélève ses aliments ; en outre, il convient de préciser le substrat (vase ou sable) sur ou dans lequel les proies sont prises. Chaque espèce de limicole a, bien entendu, ses préférences et nous allons d'abord analyser celles-ci.

Nous tenons à souligner dès maintenant que l'ensemble des résultats exposés ci-après ne concerne entièrement que les *hivernants*. Les migrateurs en stationnement provisoire sont loin de manifester toujours les mêmes préférences.

Le tableau 1 est destiné à nous montrer la localisation alimentaire des diverses espèces étudiées. Pour ce faire, nous avons distingué plusieurs catégories dans chacun des deux substrats : sables et vases.

- Vases 1 : vases au bord du flot descendant.
- Vases 2 : vases au bord du flot montant.
- Vases 3 : vases très humectées, où les irrégularités « en creux » sont recouvertes par quelques mm à quelques cm d'eau et les irrégularités « en bosse » par une simple pellicule d'eau.
- Vases 4 : vases humides, simplement recouvertes sur toute leur surface par une mince pellicule d'eau.
- Vases 5 : vases sèches, dont la surface est formée par une croûte sèche plus ou moins épaisse, craquelée ou non.
- Vases 6 : vases submergées sur toute leur surface par au moins 2 ou 3 cm d'eau.
- Vases 7 : berges vaseuses des chenaux ou rigoles, où tous les types de vases se rencontrent sur quelques mètres (la structure de la vase y est d'ailleurs différente de celle des grandes surfaces planes).
- Sables 1 : sables au bord du flot descendant.
- Sables 2 : sables au bord du flot montant.
- Sables 3 : sables très humectés, l'eau d'imbibition atteint la surface du substrat.
- Sables 4 : sables humides, l'eau d'imbibition n'atteint pas la surface, mais les grains sont humides en surface.
- Sables 5 : sables secs en surface.
- Sables 6 : zone supérieure des plages, atteintes par les fortes marées par mauvais temps.

- Sables 7 : cordon de débris poussé par le flot (laisse de mer) pendant la fin du flux ou à marée haute.
- Sables 8 : laisses de mer anciennes, à sec.
- Sables 9 : lagunes sableuses, où tous les types précédents se rencontrent sur de faibles distances, avec en outre des sables submergés en eau tranquille.

Outre cette distinction en surface, il faut encore faire une distinction par « niveaux » ou « horizons » au-dessus ou dans le substrat ; nous considérerons ainsi les aliments prélevés :

- en suspension dans l'eau
- à la surface du substrat
- à faible profondeur (type *Calidris canutus*, donc jusqu'à 3 cm environ)
- à plus forte profondeur (plus de 3 cm)

L'ensemble de la localisation topographique et du niveau de prélèvement des aliments constitue la « niche alimentaire » de l'oiseau.

L'horizon de prélèvement pour chaque espèce est encore imparfaitement connu : je suis très redevable à J. Vielliard qui m'a fait connaître les informations actuellement disponibles, d'après les travaux hollandais (réf. 1).

Dans le tableau 1 nous indiquons pour chaque espèce les types de vases ou sables qui constituent pour elles soit l'optimum, soit des conditions moyennes, soit un biotope accessoire. En outre, nous y notons les niveaux où les aliments sont pris, sans indiquer nettement les préférences, qui nous sont mal connues (les niveaux très accessoires pour l'espèce ne sont pas indiqués) ; les aliments végétaux et les proies animales sont distingués.

Sur les figures 2 et 3, nous essayons de représenter de façon imagée l'occupation des diverses niches alimentaires par les diverses espèces d'oiseaux.

LES BIOTOPES DE REPOS.

Il est fréquent que des individus d'une espèce se reposent sur les lieux d'alimentation : c'est même la proportion d'oiseaux au repos qui permet dans une certaine mesure de caractériser l'intensité d'utilisation de la niche alimentaire. Mais le pourcentage d'oiseaux au repos dépend de bien d'autres facteurs ; on remarquera ainsi l'intensité remarquable de l'alimentation des oiseaux qui

TABLEAU I

Espèces	Position topographique			Aliments végétaux		Proies animales capturées			
	Optimale	Moyenne	Accessoire	En suspension	Déposés	En suspension	En surface	A faible profondeur	A grande profondeur
<i>Tadorna tadorna</i>	Vases 4	Vases 3	Vases 6		+		+	+	
<i>Anas acuta</i>	Vases 6	Vases 5	Sables 2	+	+	+	+		
<i>Anas penelope</i>	Vases 6	Vases 3	Vases 4 Sables 2 Sables 7	+	+	+	+		
<i>Haematopus ostralegus</i>	Vases 3 Vases 4 Sables 3 Sables 4	Vases 6	Sables 7				+	+	
<i>Charadrius hiaticula</i>	Sables 4 Sables 5 Sables 9	Vases 5 Sables 6	Vases 2 Vases 4 Sables 3 Sables 7 Sables 8				+		
<i>Charadrius alexandrinus</i> . . .	Sables 5 Sables 6 Sables 9		Sables 7 Sables 8				+		
<i>Charadrius squatarola</i>	Vases 1 Vases 4	Vases 3	Vases 2 Vases 5 Sables 3 Sables 7 Sables 9 Sables				+		
<i>Numenius arquata</i>	Vases 4 Vases 7	Vases 3 Vases 6 Sables 1 Sables 2 Sables 3 Sables 4	Vases 1 Vases 2 Vases 5 Sables 7 Sables 9				+	+	+
<i>Numenius phaeopus</i>	Sables 1 Sables 2	Vases 4 Sables 3 Sables 4	Vases 1 Vases 2 Vases 3 Vases 6 Sables 7 Sables 9				+		+
<i>Limosa limosa</i>	Vases 3	Vases 6							+
<i>Limosa lapponica</i>	Vases 1 Sables 3	Vases 3 Vases 4 Sables 1 Sables 2	Sables 4 Sables 7						+

TABLEAU I (suite)

Espèces	Position topographique			Aliments végétaux		Proies animales capturées			
	Optimale	Moyenne	Accessoire	En suspension	Déposés	En suspension	En surface	A faible profondeur	A grande profondeur
<i>Tringa ochropus</i>	Vases 7						+	+	
<i>Tringa glareolus</i>	Vases 7						+	+	
<i>Tringa hypoleucos</i>	Vases 7	Sables 8	Vases 4 Sables 3 Sables 4				+		
<i>Tringa totanus</i>	Vases 4	Vases 1 Vases 3	Vases 2 Vases 6 Sables 4 Sables 9			+	+	+	(+)
<i>Tringa nebularia</i>	Vases 7	Sables 9	Vases 3 Vases 4 Vases 6 Sables 4			+	+	+	(+)
<i>Tringa erythropus</i>	Vases 1 Vases 3	Vases 4	Vases 6 Vases 7 Sables 9			+	+	+	(+)
<i>Calidris canutus</i>	Vases 1 Vases 3	Vases 4	Sables 1 Sables 2 Sables 3 Sables 4 Sables 7				+	+	
<i>Calidris alpina</i>	Vases 2 Vases 3 Vases 4	Vases 1 Sables 3	Vases 5 Sables 1 Sables 2 Sables 4 Sables 7 Sables 9				+	+	
<i>Calidris alba</i>	Sables 1 Sables 2	Sables 7 Sables 9	Sables 3 Sables 4				+	(+)	
<i>Calidris ferruginea</i>	Vases 2 Vases 3 Vases 4	Vases 1	Sables 1 Sables 2 Sables 3 Sables 4 Sables 7				+	+	
<i>Arenaria interpres</i>	Sables 7	Sables 2	Sables 1				+		
<i>Recurvirostra avosetta</i>	Vases 6		Vases 3			+	(+)	+	

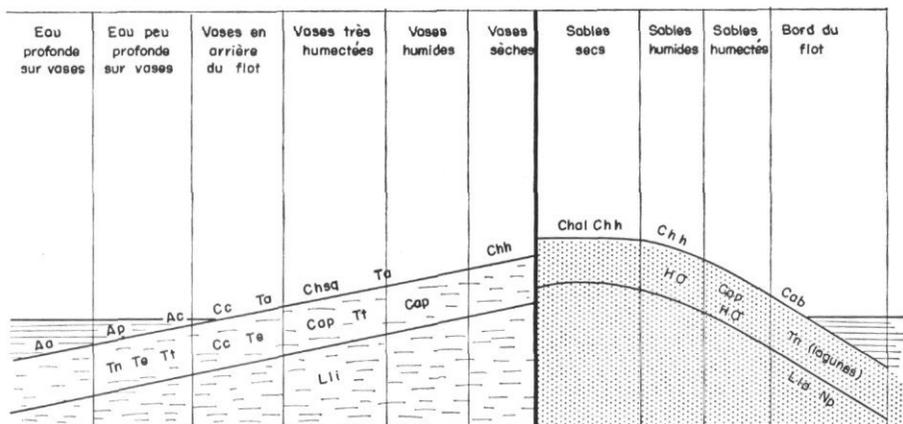


Figure 2. — Schéma de la répartition alimentaire des Limicoles à marée montante.

Signification des abréviations : Aa = *Anas acuta* ; Ap = *Anas penelope* ; Ac = *Anas clypeata* ; Ta = *Tadorna tadorna* ; Ho = *Haematopus ostralegus* ; Ch h = *Charadrius hiaticula* ; Ch al = *Charadrius alexandrinus* ; Ch sq = *Charadrius squatarola* ; Np = *Numenius phaeopus* ; Lli = *Limosa limosa* ; Lla = *Limosa lapponica* ; Tt = *Tringa totanus* ; Tn = *Tringa nebularia* ; Te = *Tringa erythropus* ; Cc = *Calidris canutus* ; Cap = *Calidris alpina* ; Cab = *Calidris alba*.

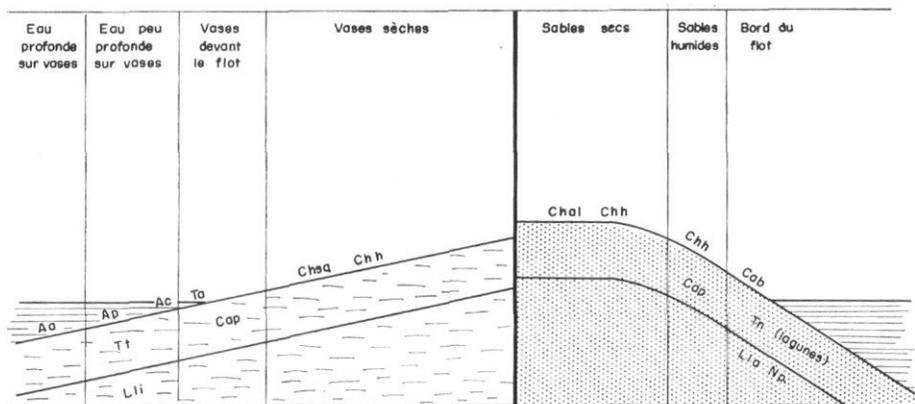


Figure 3. — Schéma de la répartition alimentaire des Limicoles à marée descendante (Mêmes abréviations).

suivent le flot descendant, et qui contraste avec la très faible proportion de « mangeurs » quand ils reviennent devant le flot montant. Mais ceci nous entraîne dans des domaines physiologiques et éthologiques qui ne sont pas de notre propos.

Nous retiendrons simplement que beaucoup d'oiseaux se reposent sur les lieux de nourriture après un certain temps d'alimentation, selon un rythme d'activité qui dépend non seulement des conditions extérieures, mais aussi des caractéristiques propres à l'espèce envisagée.

Tout autre est le problème des lieux occupés par les oiseaux à marée haute et qu'il vaut mieux qualifier de « lieux de refuge » car les limicoles ne peuvent pas toujours s'y reposer !

— *Refuges aux marées hautes de morte-eau.* — Aux plus faibles marées, le bord du flot s'arrête dans l'Anse de l'Aiguillon à distance des premiers îlots de végétation halophile. Dans ce cas, on assiste à un certain groupement des individus de chaque espèce, en général sur l'eau pour les Anatidés et *Recurvirostra avosetta* sur les vases émergées les plus proches du flot pour tous les limicoles, sauf les *Charadrius squatarola*, une partie des *Numenius* et éventuellement les petits *Charadrius* qui se tiennent nettement plus loin du flot. Ceci n'est qu'un schéma moyen, susceptible de fortes variations. Les mortes-eaux permettent les recensements les plus exacts de l'avifaune car aucun déplacement au vol n'a lieu.

— *Refuges aux marées moyennes.* — Le flot atteint la végétation halophile, sans toutefois submerger le substrat où elle pousse. Dans ce cas, certaines vasières nues se trouvent rester émergées, principalement sur les rives gauches des grands chenaux. Les bandes de limicoles se groupent alors sur ces places sèches, formant des amas de plus en plus importants au fur et à mesure que le flot progresse, chassant les oiseaux des refuges secondaires vers les deux refuges principaux (Triaize et Charron). Tous les Limicoles se trouvent sur ces refuges sauf *Recurvirostra avosetta* qui forme des bandes nageant au large, et *Limosa limosa* dont une grande partie des individus gagnent la Pointe d'Arçay dès que le flot approche un tant soit peu (100 à 200 m) de la végétation halophile. Les Anatidés sont eux aussi au large, à la nage.

— *Refuges aux marées hautes de vive-eau.* Les fortes marées hautes recouvrent toutes les places nues qui subsistaient aux marées moyennes. Il faut alors distinguer deux cas :

— ou bien la marée recouvre entièrement le substrat des prés salés : on assiste alors à un départ massif des limicoles des deux refuges principaux vers la Pointe d'Arçay où ils occupent les bancs de sables et certaines plages. On constate cependant qu'une bonne partie des *Numenius* et des *Tringa totanus* reste sur les prés salés inondés, profitant des moindres élévations du substrat ; quelques petites bandes de *Calidris* sp. et *Tringa* sp. font de même, ainsi que les *Philomachus pugnax*, quand il y en a. En des points extrêmement surélevés des refuges principaux, il reste quand même possible aux grandes bandes de *Calidris canutus*, *Charadrius squatarola*, etc..., de subsister à de fortes marées, à condition qu'ils ne subissent aucun dérangement de la part de l'homme ;

— ou bien la marée ne recouvre pas entièrement le substrat des prés salés au niveau des grands refuges, auquel cas la subsistance des grandes bandes dépend surtout des dérangements qu'elles subiront ou ne subiront pas de la part des chasseurs. Même sans dérangement, on aura de toute façon le départ d'une certaine proportion des grandes bandes vers la Pointe d'Arçay.

— *Cas de l'Estuaire du Lay.* Les limicoles des vasières du Lay se regroupent en un point surélevé en bordure des prés salés de la Pointe d'Arçay. Si la mer monte davantage, ils gagnent les bancs de sable.

— *Cas des Limicoles des plages ouvertes.* Aux marées fortes, quand les vagues déferlent à moins de 20 ou 30 mètres de la dune, on constate un regroupement des Limicoles des plages (*Haematopus*, *Arenaria*, petits *Charadrius*) en certains points : bancs externes de la Belle-Henriette, Pointe d'Arçay, et au pied des dunes, là où la ligne de côte change un peu de direction (effet de cap).

— *Comportement particulier aux diverses espèces.* Les oiseaux normalement nageurs (Anatidés, *Recurvirostra*) se tiennent à la nage dès que la mer approche des prés salés. Compte tenu d'observations faites dans d'autres régions, il est probable que ce comportement chez *Recurvirostra* est surtout une conséquence de la chasse.

Les deux *Numenius*, *Limosa lapponica* et *Tringa totanus* se tiennent de préférence sur prés salés inondés (sauf en cas de marée exceptionnelle). Il est alors fréquent de voir une partie des *T. totanus* obligés de nager. Dans l'estuaire du Lay les diguettes de tel ou tel parc à huître favorisent l'installation des plus importants reposoirs de *T. totanus*. Les *Numenius* observés à Arçay viennent surtout des vasières du Lay inférieur. Par contre, une partie

des *L. lapponica* de l'Anse de l'Aiguillon vient à Arçay à chaque marée forte.

Presque tous les *Calidris canutus* et *Charadrius squatarola*, une grande partie des *Calidris alpina* quittent par grandes bandes les reposoirs principaux aux fortes marées ; ils volent vers la Pointe d'Arçay, soit au ras de l'eau, soit entre 50 et 100 m d'altitude s'ils ont à traverser la zone terrestre. Ils se posent à Arçay *au bord de l'eau* sur les bancs de sable ou la plage externe ; si les *Limosa limosa* sont là, ils se posent *au milieu d'elles*, mais s'en écartent ensuite à pied.

Les *Limosa limosa* qui quittent les vasières quand le flot approche des prés salés, comme celles qui, plus rarement, partent après un séjour dans un des reposoirs principaux, s'élèvent aussitôt à grande altitude (200 à 300 m en général) et gagnent directement la Pointe d'Arçay. Elles peuvent s'y poser soit sur les bancs de sable ou au pied des dunes, en compagnie des *Haematopus ostralegus*, soit sur la plage externe abritée, soit au fond de certaines criques où la mer haute forme des sortes de lacs où les *L. limosa* peuvent rester les pieds dans l'eau. Un des traits les plus curieux du comportement de ces oiseaux très méfiants, est d'aller se poser par forte marée au pied des dunes, d'où l'on peut les surprendre à faible distance. Ceci permettait les tableaux de chasse effarants réalisés à Arçay avant la création de la réserve. Dans ces refuges « de plage », elles sont presque toujours en compagnie des *Haematopus* et la similitude de taille et de pattern des parties supérieures fait penser qu'il y a peut-être une attirance d'ordre visuel entre ces deux espèces.

Les limicoles des chenaux vaseux (*Tringa ochropus*, *T. glareola*, *T. nebularia*, *T. hypoleucos*) ne participent que pour une part infime ou nulle aux déplacements des autres limicoles. Chaque marée les voit gagner, soit des prés salés inondés à végétation rase, soit les canaux vaseux en zone terrestre.

Les *Tringa erythropus* suivent à marée haute leurs espèces compagnes : ceux qui se nourrissent avec *Calidris canutus* se déplacent avec leurs bandes vers les grands refuges de l'Anse ou Arçay, ceux qui partagent la table des autres *Tringa* vont sur prés salés ou dans l'intérieur avec eux.

— *Retour sur les lieux de nourriture à marée basse.*
Dès que la mer commence à descendre, les oiseaux des grands refuges de l'Anse se répandent peu à peu le long du flot descendant ou sur les vasières fraîchement émer-

gées. C'est un déversement continu par petits groupes gagnant au vol leur niche alimentaire favorite. Habituellement, les bandes stationnant à Arçay reviennent dans l'Anse alors que la mer a déjà beaucoup baissé et gagnent directement le bord du flot sans stations intermédiaires. Les *Limosa limosa* gagnent l'Anse à haute altitude et descendent verticalement sur leurs lieux de nourriture, en général des vasières situées au moins à 500 m des prés salés, là où le reflux a laissé l'eau stagner (zones sans chenaux d'écoulement). Les bandes de *L. limosa* qui n'arrivent pas les premières se posent souvent au milieu d'une bande déjà en train de s'alimenter.

— *Cas des marées exceptionnellement fortes ; cas particuliers.* Lors des marées exceptionnellement hautes (indices supérieurs à 105-110 suivant les conditions atmosphériques), il peut arriver que les limicoles ne trouvent aucun refuge possible nulle part, soit que des hommes les aient dérangés dans leurs ultimes points de concentration, soit que le mauvais temps rende ceux-ci intenable. On voit alors, pendant une heure ou davantage, d'immenses vols de limicoles tourner en rond au-dessus de la mer.

De petits groupes de *Tringa*, *Calidris* ou *Numenius* viennent même se poser dans l'intérieur, ce qui est exceptionnel en d'autres circonstances (1). Ce comportement de « vol à marée haute » était constant à chaque marée dépassant 80 ou 90, avant la création de la réserve car, dès les premiers coups de fusil à Arçay, les bandes ne se reposaient plus. Quoique la réserve date de 1951, j'ai pu constater entre 1959 et 1963 une évolution vers des poses de plus en plus régulières et abondantes pour toutes les espèces.

LES GROUPEMENTS D'OISEAUX

PHYSIONOMIE DES GROUPEMENTS.

Les limicoles et *Anatidae* qui nous occupent sont rencontrés soit isolés, soit en bandes, dans les diverses circonstances de leur vie « hors reproduction », et surtout :

- pendant leur alimentation ;
- sur les refuges de marée haute.

Les groupements sur les refuges sont presque des « rassemblements forcés » et nous nous intéresserons surtout aux groupements réalisés pendant l'alimentation.

(1) Alors que c'est la règle dans d'autres secteurs, par exemple pour les *Haematopus* de la Baie des Veys (Manche).

— *Dispersion des oiseaux pendant l'alimentation.*
 Pour juger « à l'état pur » de l'arrangement des individus en train de se nourrir, nous considérerons d'abord le cas des grandes vasières uniformes découvertes par la fin de reflux. La figure 4 présente le schéma des dispersions observées alors :

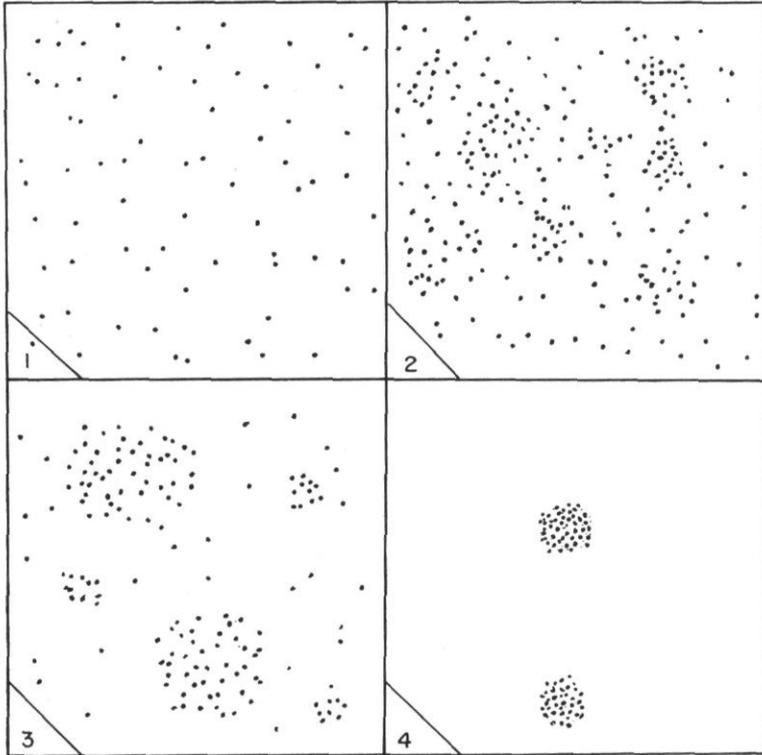


Figure 4. — Les quatre types de dispersion des oiseaux pendant l'alimentation.

Type 1 : *dispersion uniforme.* — Tous les individus sont apparemment distribués au hasard, sans lien apparent entre eux, sur toute la surface étudiée. C'est le cas normal pour *Charadrius squatarola*, le cas limite pour les *Numenius*, *Tringa totanus* et sans doute *T. hypoleucos* quand il fréquente de nuit les plages de sable.

Type 2 : *distribution contagieuse.* — L'ensemble des individus occupe toute la surface mais il y a par endroit des zones où leur densité est plus élevée qu'ailleurs. C'est un cas fréquent pour les *Numenius* et *Tringa totanus*, et

un cas limite pour *Haematopus ostralegus*, *Limosa lapponica* et *Calidris alpina*.

Type 3 : *distribution en amas lâches*. — Les oiseaux qui se nourrissent sont en groupes souvent assez mobiles, individus bien écartés les uns des autres, avec un nombre assez élevé d'isolés ou de petits groupes entre les grands amas. C'est le cas habituel pour *Charadrius hiaticula*, *Calidris alpina* et *Limosa lapponica*, fréquent pour *Haematopus ostralegus*, moins pour *Calidris canutus*.

Type 4 : *distribution en amas denses*. — Les oiseaux forment des groupes assez peu mobiles, les individus très près les uns des autres avec très peu d'isolés entre les groupes, c'est le cas normal pour *Limosa limosa* et *Calidris canutus*.

Les amas des types 3 et 4 sont de forme circulaire sur les grandes surfaces dégagées, mais ils s'allongent parallèlement au bord du flot quand les oiseaux accompagnent le reflux ou précèdent le flux. Le nombre d'individus dans les amas de type 3 est très variable, mais en général faible, de quelques-uns à quelques dizaines, jusqu'à 1 000 pour les petits *Calidris* (1).

Un des faits les plus remarquables quand on compare les amas de type 3 et de type 4 est la diversité qu'on y observe dans la mobilité des individus. Dans un amas de type 4 (surtout ceux de *L. limosa*) les oiseaux sont proches les uns des autres et fouillent la vase en se déplaçant lentement selon des directions à peu près parallèles. A certains moments, la bande s'enlève sur l'aile et va se poser un peu plus loin où l'alimentation recommence. Étant donné l'exploitation intensive réalisée ainsi par les Barges, il est bien possible que l'envol soit déterminé par la diminution de densité des trouvailles. Au contraire, un amas de type 3, tout en gardant toujours sa forme à peu près circulaire et des dimensions constantes, est constitué d'individus très mobiles et se déplaçant en zigzag dans un désordre apparent. Quand ces déplacements individuels complexes se combinent avec deux modes de « chasse » essentiellement différents, comme ceux de *Ch. hiaticula* en bande avec *C. alpina*, on n'en est que plus étonné de voir le groupe conserver des caractéristiques aussi stables. Il y a là un problème éthologique extrêmement excitant.

Autres types : *les dispersions « topographiques »*.
Nous y rangeons :

(1) En baie des Veys les amas d'*Haematopus* atteignent ou dépassent 1 000.

— la disposition des *Calidris alba* se nourrissant le long des vagues,

— celle des *Calidris alpina*, *Arenaria interpres*, etc... exploitant la ceinture de débris rejetés par la mer,

— celle des oiseaux liés à une certaine profondeur d'eau et qui occupent donc les « ceintures » correspondant à cette profondeur : Anatidae, *Recurvirostra*.

— celle des oiseaux (surtout *Numenius arquata* et *Tringa* sp.) qui fréquentent le bord vaseux des chenaux.

— *Groupements à marée haute*. Pratiquement toutes les espèces qui gagnent les refuges de marée haute y forment des groupes très compacts, à peu près immobiles, sauf la progression très lente devant le flot et les vols brefs. Toutefois, on remarque que des petits *Calidris* et les petits *Charadrius* continuent à se nourrir, en groupes moins serrés, les uns au bord de l'eau, les autres sur le sommet des bancs de sable. Les diverses espèces qui se trouvent concentrées sur le cordon de débris à mer haute (*Arenaria*, *Charadrius*, *Calidris*, *Limosa lapponica*) s'y nourrissent également.

ASSOCIATION D'ESPÈCES.

Sur les surfaces souvent assez restreintes que le reflux leur offre, les diverses espèces de limicoles sont souvent observées mélangées sans qu'on puisse parler d'autre chose que d'une *juxtaposition écologique* des individus. Aussi employons-nous le terme d'*association* dans le cas où un ou plusieurs individus d'une espèce *associante* se joignent à un ou plusieurs individus d'une espèce *acceptante* et les suivent *constamment* pendant une certaine phase de leur cycle d'activité. Comme pour les groupements d'individus étudiés ci-dessus, nous verrons successivement le cas des *associations alimentaires* et celui des *associations à marée haute*.

Associations alimentaires. Sur la figure 5 sont présentés les résultats de nos observations; la *lettre F* indique que l'espèce associante se joint *fréquemment* à l'espèce acceptante, la *lettre R* que cette jonction est rare. Le *blanc* indique qu'il n'y a pas (ou exceptionnellement) d'association vraie. Dans la ligne diagonale des cases correspondant à une même espèce, le *grisé* indique que l'espèce se nourrit toujours sans associé, la *croix* qu'elle est *presque toujours* trouvée associée à une autre espèce, le *blanc* indique une situation intermédiaire.

Espèces acceptantes

	Ho	Chh	Chal	Chsq	Na	Np	Lli	Lla	To	Tg	Th	Tt	Tn	Te	CC	Cap	Cob	Cf	Ai
Ho																			
Chh			r													F	r	r	F
Chal		F														r			r
Chsq												r	r		F				
Na						F		r											
Np					F		F						r						
Lli																			
Lla			r	F	r														
To								X	F										
Tg								F	X										
Th																			
Tt			r				r						F	F	r	r			
Tn			r									r		r					
Te			r									F	F	X	F				
CC							F									r	r	r	
Cap		F	r				F												F
Cob		r	r																F
Cf		r					r									F	r		r
Ai		r															r		

Espèces associantes

Figure 5. — Tableau des associations entre espèces observées pour les Limicoles. Mêmes abréviations que pour les figures 2 et 3 et en outre : Na = *Numenius arquata* ; To = *Tringa ochropus* ; Tg = *Tringa glareola* ; Th = *Tringa hypoleucos* ; Cf = *Calidris ferruginea* ; Ai = *Arenaria interpres*.

Deux espèces, *Haematopus ostralegus* et *Tringa hypoleucos*, n'ont jamais d'associé constant lorsqu'elles se nourrissent. Deux autres, *Tringa ochropus* et *Tringa glareola* sont presque toujours (mais pas toujours) ensemble. *Tringa erythropus* est à peu près toujours associé pour se nourrir à d'autres espèces : *Charadrius squatarola* sur des vasières très émergées ou certaines plages de sable, *Tringa totanus* ou *nebularia* dans les biotopes favorisés de ces espèces, et *Calidris canutus* sur les grandes vasières humides de l'Anse. C'est surtout en association avec *C. canutus* que l'hivernage a été observé, principalement en 1961-62, quand 100 à plusieurs centaines d'individus ont été présents dans le secteur. Il est rare que les grandes bandes de *Limosa limosa* ne comprennent pas quelques *Calidris* sp., parfois même très nombreux. Les amas lâches mixtes de

Charadrius hiaticula et *Calidris alpina* sont particulièrement intéressants, car malgré la constance de la structure de ces amas, la proportion de chaque espèce varie beaucoup avec le substrat : *C. alpina* est rare ou absent sur le haut des plages de sable, à égalité avec *Ch. hiaticula* sur les sables humides, dominant sur les vases humides (les proportions sont également variables avec la saison, car les dates de migration et l'intensité de l'hivernage ne sont pas les mêmes chez les deux espèces ; les comparaisons ont été faites à dates égales en période de forts effectifs des deux espèces ; avril-mai, septembre-octobre). Des associations assez typiques existent ou non (suivant l'époque et le lieu) entre les deux *Numenius*, entre les *Numenius* et *Limosa lapponica*, entre les deux petits *Charadrius*, entre *Arenaria interpres* et *Calidris alba*, entre *Charadrius squatarola* et divers *Tringa*, entre les petits *Calidris* des vasières (quand il y a d'autres espèces que *C. alpina*). L'association de *Calidris alpina* plus ou moins nombreux aux grandes bandes de *Calidris canutus* est presque constante, mais ces *C. alpina* ne représentent qu'une petite partie du total de l'espèce. L'inverse, c'est-à-dire l'association d'un ou quelques *C. canutus*, à un amas de *C. alpina*, est beaucoup moins fréquent.

Recurvirostra avosetta, même quand elle se nourrit sur vasières émergées, n'a pas d'associés.

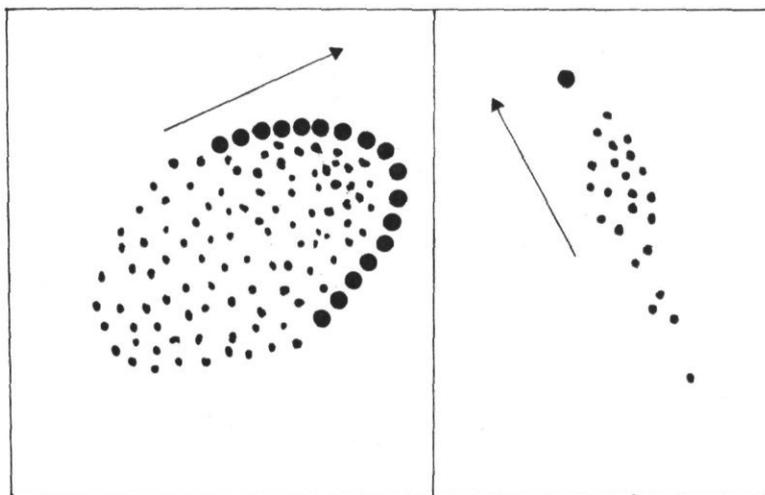


Figure 6. — Disposition en vol chez les Limicoles en déplacement local. — Gros points : *Charadrius squatarola*. — Petits points : *Calidris* sp.

Signalons enfin que *Limosa limosa*, si elle est souvent *acceptante* n'est jamais *associante*, c'est-à-dire qu'on ne constate pas que des isolés ou petits groupes de cette espèce se joignent à d'autres.

Les *Anatidae* se trouvent évidemment plus ou moins associés dans les lieux où nous les observons, mais quand ils se nourrissent dans l'Anse on a une séparation assez nette des espèces, *Anas acuta* étant surtout en eau profonde (20-30 cm), *Anas penelope* en eau peu profonde (0-20 cm), *Tadorna* sur les vases très humectées.

Associations à marée haute. Certains associés alimentaires restent ensemble à marée haute, se suivant dans leurs déplacements au vol, entre autres, vers Arçay : ainsi *Tringa erythropus* ou *C. alpina* avec *C. canutus*, *Limosa lapponica* avec des *Numenius*. D'autres se séparent : quand les vols de *Limosa limosa* quittent l'Anse très longtemps avant la marée haute elles n'entraînent pratiquement aucun des *Calidris* qui les accompagnaient. Par contre, de nouvelles associations se créent, en particulier pour les déplacements en vol ; les plus constantes sont l'association entre *Limosa lapponica* et *Charadrius squatarola* et celle entre les petits *Calidris*, *C. canutus* et *Charadrius squatarola*. *Ch. squatarola*, sur la foi de nos observations, semble être très souvent un *chef de file* à l'envol et pendant le vol, sans qu'il nous soit possible pour l'instant d'attribuer ce fait à ses caractéristiques vocales ou à des stimulus visuels. Ceci est d'autant plus net qu'avant l'envol et après la pose les associations avec cette espèce semblent souvent ne plus exister. La figure 6 schématise des formations en vol très classiques où *Ch. squatarola* intervient.

Sur les lieux de pose à marée haute (grands refuges de l'Anse et Pointe d'Arçay), les groupes compacts ne mélangent pas les espèces au hasard. Les groupes distincts suivants peuvent être en général distingués :

- *Haematopus* ;
- *Limosa limosa* ;
- *Numenius* et *Limosa lapponica* (parfois séparés) ;
- *Calidris canutus* et *Charadrius squatarola* (parfois séparés) ;
- *Tringa totanus* ;
- Un tapis mouvant de petits *Calidris* et petits *Charadrius* occupent une grande partie du substrat libre dans le groupe *Calidris canutus* et à son voisinage. Des densités faibles de ces petites espèces parsèment le haut

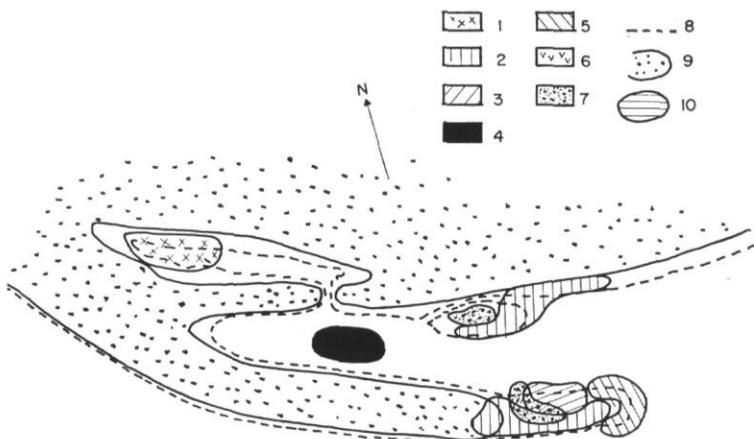


Figure 7. — Disposition des bandes au repos à la Pointe d'Arçay, par marée haute de 116 et vent faible d'ouest. 1 : *Tringa totanus* ; 2 : Petits *Calidris*, et *Charadrius hiaticula* ; 3. *Calidris canutus* ; 4 : *Limosa limosa* ; 5. *Haematopus ostralegus* ; 6 : *Numenius arquata* ; 7 : *Charadrius squatarola* ; 8. Bord du flot ; 9 : Dune littorale et cordons sableux ; 10 : prés salés.

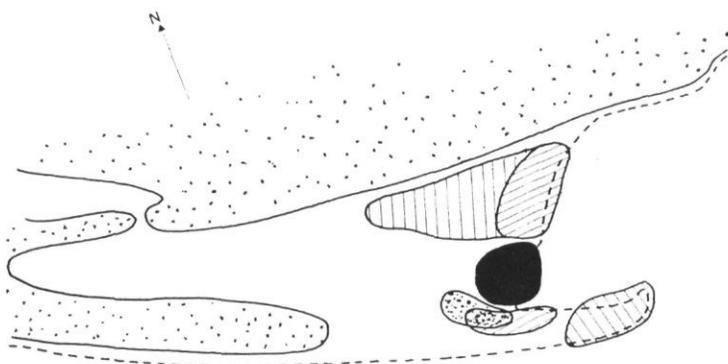


Figure 8. — Bandes à la Pointe d'Arçay par marée haute de 103 et vent de Nord-Ouest. (Même légende que figure 8).

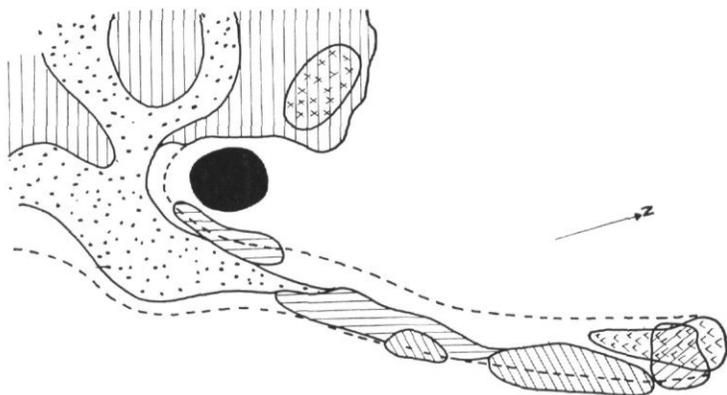


Figure 9. — Bandes à la Pointe d'Arçay par marée haute de 98 et vent de Sud-Ouest. (Même légende que figure 8).

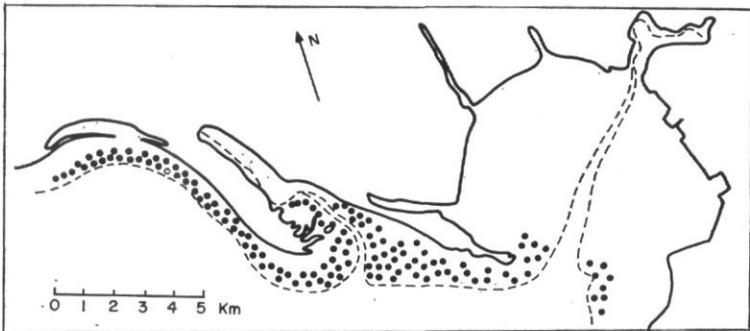
des bancs et des plages. Quant aux *Calidris alba* et *Arenaria*, ils sont alors dans leur grande phase d'alimentation au bord du ressac.

Les figures 7, 8, 9 décrivent des groupements typiques observés sur les bancs de la Pointe d'Arçay dans des conditions distinctes de vent.

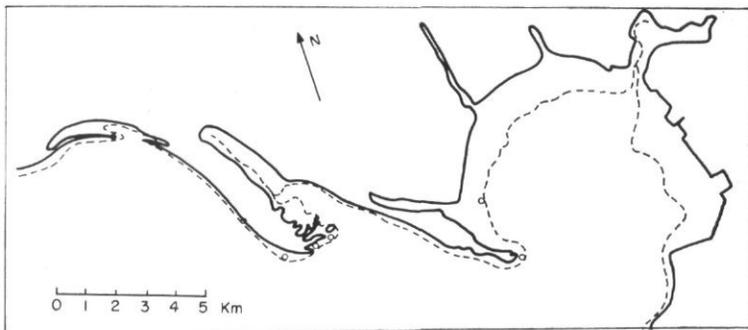
*VUE GENERALE DU CYCLE
DE REPARTITION ECOLOGIQUE
DE CERTAINES ESPECES*

(Le cycle est décrit pour les marées de vive-eau).

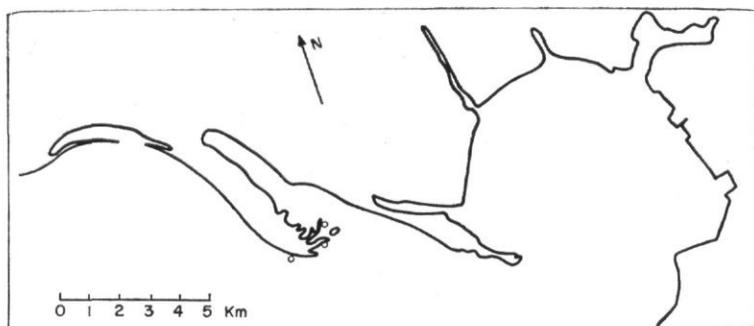
Haematopus ostralegus



1. *Marée basse*. — Les oiseaux se nourrissent principalement au milieu des bouchots à moules de la plage de sable, dans l'estuaire du Lay et autour de la Pointe de l'Aiguillon.

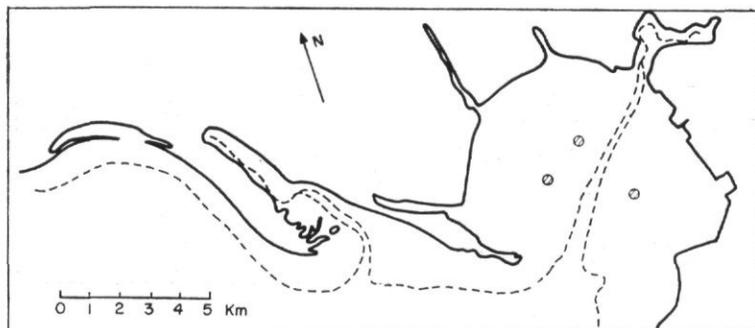


2. *Marée montante*. — Très rapidement les Huitriers cessent de s'alimenter et se mettent au repos en certains points de la côte, parfois dans l'Anse.

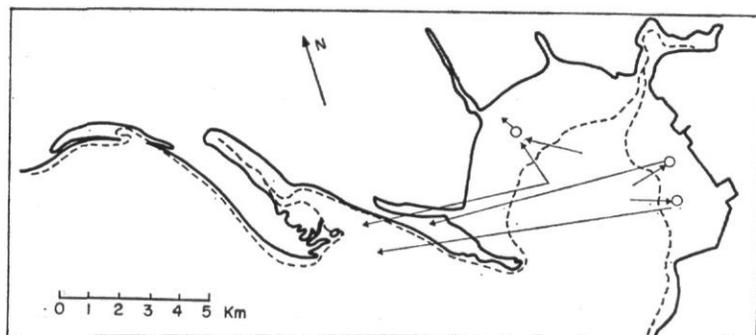


3. *Fortes marées hautes.* — Tous les Huitriers sont regroupés autour de la Pointe d'Arçay.
4. *Marée descendante.* — Les Huitriers regagnent peu à peu leurs biotopes habituels, par petits vols.

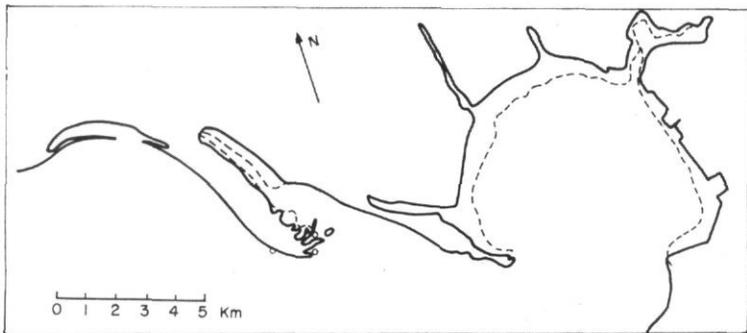
Limosa limosa



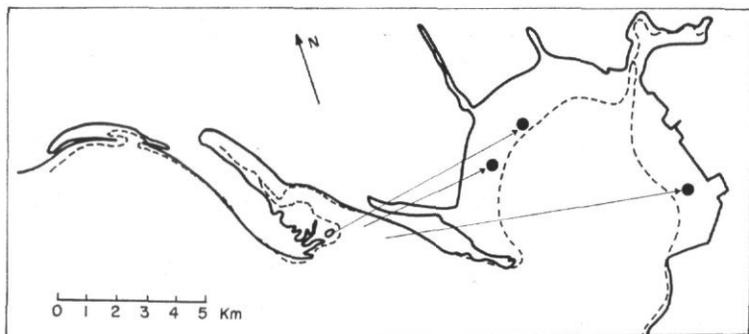
1. *Marée basse.* — Les diverses bandes au nourrissage sont regroupées en quelques très grandes bandes où l'activité alimentaire est plus faible.



2. *Marée montante.* — Les bandes reculent vers la côte par envols successifs, puis l'une après l'autre gagnent la Pointe d'Arçay. Le refuge Traize maintient une grande bande.

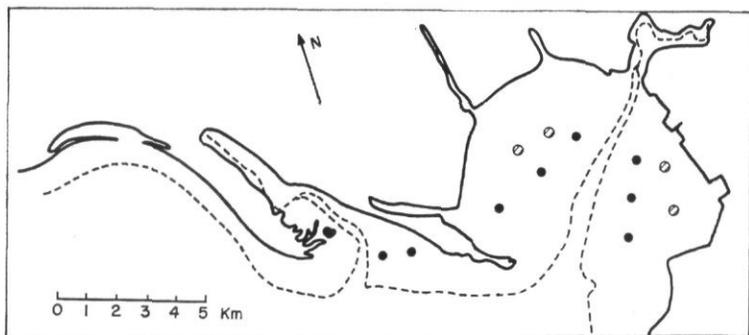


3. *Marée atteignant les prés salés.* — Toutes les bandes sont maintenant regroupées autour de la Pointe d'Arçay et parfois en d'autres points de la côte.

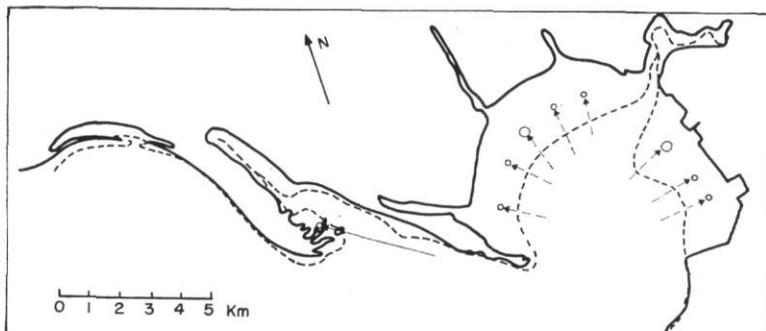


4. *Marée descendante.* — Des groupes successifs de Barges quittent Arçay et vont directement se poser sur les lieux d'alimentation.

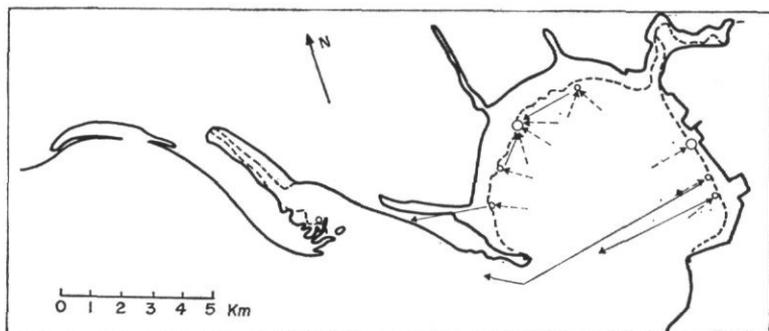
Calidris canutus



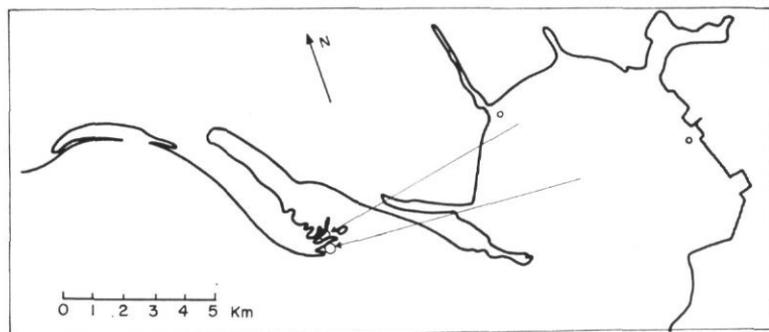
1. *Marée basse.* — Les bandes sont dispersées sur les vasières, pour certaines l'alimentation est encore intense.



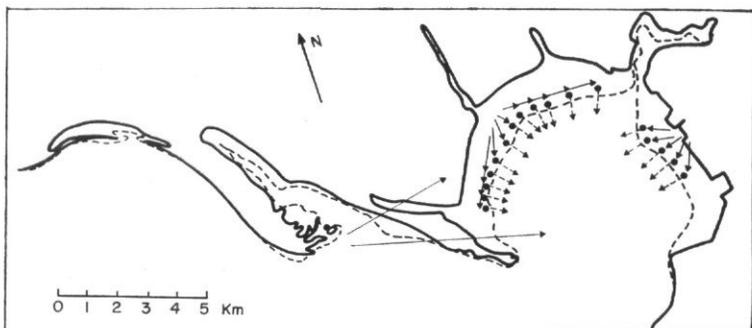
2. *Marée montante.* — Les bandes reculent devant le flot. Parfois le déplacement se fait en vol. Le groupement avec d'autres *Calidris* et *Ch. squatarola* commence à avoir lieu. L'alimentation est faible ou nulle.



3. *Marée atteignant les prés salés.* — Les bandes sont groupées d'abord aux refuges secondaires dont certains sont abandonnés directement pour Arçay, puis aux refuges principaux.



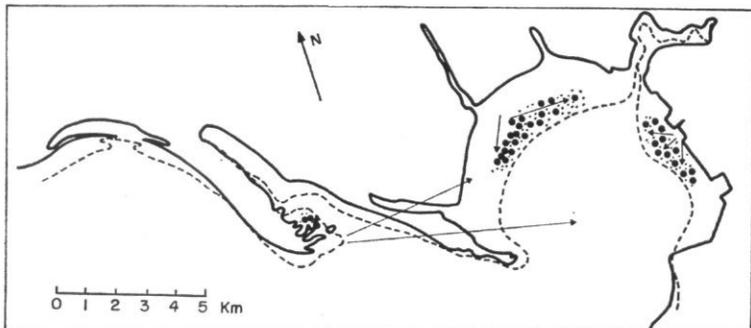
4. *Marées très fortes.* — Presque tous les oiseaux quittent les refuges principaux pour Arçay.



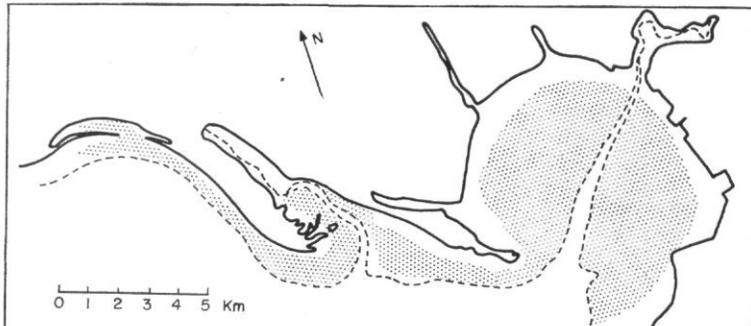
5. *Marée descendante*. — Les oiseaux des refuges de l'Anse gagnent très vite le bord du flot au vol puis le suivent en s'alimentant intensivement. Les oiseaux d'Arçay arrivent un peu plus tard.

Charadrius squatarola et *Calidris alpina*

1. A *marée montante* et *marée haute* le comportement de ces espèces est superposable à celui de *C. canutus* mais *C. alpina* continue à se nourrir activement.



2. *Marée descendante*. — Les individus des refuges principaux commencent à se disperser sur l'ensemble des vasières qui émergent, les *C. alpina* en petits paquets (gros cercles pleins), les *Ch. squatarola* isolément (points).



3. *Marée basse* : Les groupes de *C. alpina* et les *Ch. squatarola* isolés sont répartis sur l'ensemble des substrats humides.

Explication des cartes précédentes :

Les *cercles pleins* indiquent que les oiseaux se nourrissent et les *cercles évidés* les oiseaux qui ne se nourrissent pas. Les *flèches à trait continu* désignent les déplacements au vol et les *flèches à traits en tirets* les déplacements à pied. La ligne sinueuse interrompue représente le bord du flot au moment considéré.

LES EFFECTIFS ET LES BIOMASSES D'OISEAUX

L'étude du problème des biomasses consommantes théoriques d'oiseaux ne pouvait être abordée, dans l'état actuel de nos recherches, pour toutes les espèces et toute la surface considérée précédemment. Nous avons donc restreint nos ambitions au problème particulier des *vasières de l'Anse de l'Aiguillon* et aux espèces suivantes : *Tadorna tadorna*, *Anas acuta*, *Anas penelope*, *Charadrius squatarola*, *Calidris canutus*, *Calidris alpina*, *Limosa limosa*, *Recurvirostra avosetta*. Ces espèces sont les seules pour lesquelles les effectifs nous soient connus à toute époque de l'année. Il faut dire aussi qu'elles représentent une bonne partie de la biomasse totale des oiseaux présents l'hiver : seuls *Numenius arquata* et *Tringa totanus* forment des biomasses importantes que nous n'avons pu étudier en détail au cours de l'année.

Un fait doit être souligné dès maintenant : si les stationnements hivernaux, surtout en janvier-février, sont stables et comparables d'une année à l'autre, les stationnements de migrateurs sont souvent très brefs et très irréguliers en nombre. Par conséquent, les chiffres énoncés ci-dessous n'ont quelque valeur générale que pour la période stable de l'hiver et, à la rigueur, la période d'estivage (juin). Pour les autres périodes ce sont des estimations moyennes : ainsi l'estimation à 50 000 *Calidris alpina* en décembre, alors qu'il y avait le 3-XII-59 à marée basse certainement plus de 100 000 oiseaux de cette espèce dans l'Anse !

Dans les tableaux qui suivent, la première colonne donne, pour chaque mois, l'effectif moyen de l'espèce ou du groupe d'espèces envisagé. La biomasse totale est calculée compte tenu des poids moyens suivants, tirés des données de la littérature : *Charadrius squatarola*, 200 g ; *Limosa limosa* 285 g ; *Calidris canutus* 130 g ; *Calidris alpina* 50 g ; *Recurvirostra avosetta*, 360 g ; *Tadorna tadorna* 1 000 g ; *Anas acuta*, 925 g ; *Anas penelope* 780 g. Bien entendu, l'imprécision de ces chiffres est grande et les résultats obtenus à partir d'eux doivent être considérés comme de simples ordres de grandeur. La colonne « Biomasse consommante théorique » contient des

TABLEAU II
ÉVOLUTION DES EFFECTIFS ET BIOMASSES DES ANATIDAE ET LIMICOLES AU COURS DE L'ANNÉE

Mois	Effectif	Biomasse totale en grammes	Biomasse consom- mante théorique	Biomasse totale par ha		Biomasse consommante théorique par ha	
				Minimale	Maximale	Minimale	Maximale
<i>Charadrius squatarola</i> (poids moyen : 200 g)							
Juin	500	100.000	17.000	22	50	3,8	8,5
Juillet	500	100.000	17.000	22	50	3,8	8,5
Août	1.000	200.000	34.000	44	100	7,6	17
Septembre	6.000	1.200.000	200.000	266	600	46	102
Octobre	5.000	1.000.000	170.000	222	500	38	85
Novembre	3.000	600.000	600.000	133	300	23	51
Décembre	3.000	»	»	»	»	»	»
Janvier	3.000	»	»	»	»	»	»
Février	3.000	»	»	»	»	»	»
Mars	3.000	»	»	»	»	»	»
Avril	5.000	1.000.000	170.000	222	500	38	85
Mai	3.000	600.000	100.000	133	300	23	51
<i>Limosa limosa</i> (poids moyen : 285 g)							
Juin	500	140.000	21.500	31	70	4,8	10,7
Juillet	2.000	570.000	86.000	127	285	19	43
Août	10.000	2.850.000	430.000	633	1.425	95	215
Septembre	15.000	4.300.000	660.000	955	2 150	147	330
Octobre	15.000	»	»	»	»	»	»
Novembre	15.000	»	»	»	»	»	»
Décembre	15.000	»	»	»	»	»	»
Janvier	15.000	»	»	»	»	»	»
Février	15.000	»	»	»	»	»	»
Mars	10.000	2.850.000	430.000	633	1.425	95	215
Avril	2.000	570.000	86.000	127	285	19	43
Mai	500	140.000	21.500	31	70	4,8	10,7
<i>Calidris canutus</i> (poids moyen : 130 g)							
Juin	5.000	650.000	130.000	145	325	29	65
Juillet	5.000	»	»	»	»	»	»
Août	10.000	1.300.000	260.000	290	650	58	130
Septembre	15.000	2.000.000	390.000	445	1.000	87	195
Octobre	20.000	2.600.000	520.000	578	1.300	115	260
Novembre	40.000	5.200.000	1.040.000	1.155	2.600	231	520
Décembre	30.000	4.000.000	780.000	890	2.000	173	360
Janvier	30.000	»	»	»	»	»	»
Février	30.000	»	»	»	»	»	»
Mars	20.000	2.600.000	520.000	578	1.300	115	260
Avril	20.000	»	»	»	»	»	»
Mai	10.000	1.300.000	260.000	290	650	58	130

TABLEAU II (suite)
ÉVOLUTION DES EFFECTIFS ET BIOMASSES DES ANATIDAE ET LIMICOLES AU COURS DE L'ANNÉE

Mois	Effectif	Biomasse totale en grammes	Biomasse consom- mante théorique	Biomasse totale par ha		Biomasse consommante théorique par ha	
				Minimale	Maximale	Minimale	Maximale
<i>Calidris albina</i> (poids moyen : 50 g)							
Juin	5.000	250.000	70.000	56	125	15,5	35
Juillet	5.000	"	"	"	"	"	"
Août	10.000	500.000	140.000	111	250	31	70
Septembre	15.000	750.000	210.000	167	375	46,5	105
Octobre	30.000	1.500.000	420.000	334	750	93	210
Novembre	40.000	2.000.000	560.000	444	1.000	124	280
Décembre	50.000	2.500.000	700.000	555	1.250	155	350
Janvier	30.000	1.500.000	420.000	334	750	93	210
Février	30.000	"	"	"	"	"	"
Mars	40.000	2.000.000	560.000	444	1.000	124	280
Avril	50.000	2.500.000	700.000	555	1.250	155	350
Mai	20.000	1.000.000	280.000	222	500	62	140
<i>Recurvirostra avosetta</i> (poids moyen : 360 g)							
Septembre	1.000	360.000	50.000	80	180	11	25
Octobre	1.000	"	"	"	"	"	"
Novembre	3.000	1.080.000	150.000	240	540	33	75
Décembre	3.000	"	"	"	"	"	"
Janvier	3.000	"	"	"	"	"	"
Février	3.000	"	"	"	"	"	"
Mars	3.000	"	"	"	"	"	"
Avril	1.000	360.000	50.000	80	180	11	25
Total des Carnivores							
1) S'alimentant en surface (<i>Ch sq, Cc, Cal, Ra</i>).							
Juin	10.500	1.000.000	217.000	223	500	48	108
Juillet	10.500	1.000.000	217.000	223	500	48	108
Août	21.000	2.000.000	434.000	446	1.000	96	216
Septembre	37.000	4.310.000	850.000	958	2.155	190	427
Octobre	56.000	5.460.000	1.160.000	1.214	2.730	247	580
Novembre	86.000	8.880.000	1.850.000	1.972	4.440	411	926
Décembre	86.000	8.180.000	1.730.000	1.818	4.090	384	836
Janvier	66.000	7.180.000	1.450.000	1.597	3.590	322	696
Février	66.000	"	"	"	"	"	"
Mars	66.000	6.280.000	330.000	1.395	3.140	295	666
Avril	76.000	6.460.000	1.440.000	1.435	3.230	319	720
Mai	33.000	2.900.000	640.000	645	1.450	143	321
2) S'alimentant en profondeur : voir <i>L. limosa</i> .							

TABLEAU II (suite)
ÉVOLUTION DES EFFECTIFS ET BIOMASSES DES ANATIDAE ET LIMICOLES AU COURS DE L'ANNÉE

Mois	Effectif	Biomasse totale en grammes	Biomasse consom- mante théorique	Biomasse totale par ha		Biomasse consommante théorique par ha	
				Minimale	Maximale	Minimale	Maximale
<i>Anas penelope</i> (poids moyen : 780 g)							
Novembre	1.000	780.000	85.000	173	390	19	42
Décembre	3.000	2.340.000	255.000	520	1.170	57	127
Janvier	3.000	»	»	»	»	»	»
Février	3.000	»	»	»	»	»	»
Mars	1.000	780.000	85.000	173	390	19	42
<i>Anas acuta</i> (poids moyen : 925 g)							
Novembre	1.000	925.000	95.000	203	462	21	47
Décembre	3.000	2.775.000	285.000	608	1.387	63	142
Janvier	7.000	6.875.000	665.000	1.528	3.437	148	332
Février	7.000	6.875.000	665.000	»	»	»	»
Mars	1.000	925.000	95.000	203	462	21	47
<i>Tadorna tadorna</i> (poids moyen : 1.000 g)							
Novembre	200	200.000	20.000	44	100	4	10
Décembre	1.000	1.000.000	100.000	222	500	22	50
Janvier	3.000	3.000.000	300.000	666	1.500	67	150
Février	3.000	3.000.000	»	»	»	»	»
Mars	1.000	1.000.000	100.000	222	500	22	50
<i>Total des omnivores</i>							
Novembre	2.200	1.905.000	200.000	420	952	44	99
Décembre	7.000	6.115.000	640.000	1.350	3.057	142	319
Janvier	13.000	12.215.000	1.220.000	2.714	6.107	272	609
Février	13.000	»	»	»	»	»	»
Mars	3.000	2.705.000	280.000	598	1.352	62	139

nombre obtenus conventionnellement *en multipliant l'effectif de l'espèce par la racine deux-tiers du poids moyen en grammes* : ces nombres sont donc proportionnels en quelque sorte à la « surface totale » de la population de l'espèce envisagée et par conséquent correspondent dans une certaine mesure à la dépense énergétique totale de cette population. Il est certain que de cette façon, on assimile la dépense énergétique à la seule thermorégulation, mais c'est la seule voie que nous ayons pour approcher cet aspect du problème. Les colonnes suivantes indiquent à combien (par hectare) s'élèvent les biomasses réelles ou consommantes théoriques des diverses espèces ou groupes d'espèces dans l'Anse de l'Aiguillon soit en période de morte eau (2 000 ha de vases « alimentaires » d'où les biomasses maximales par hectare) soit en période de vive eau (4 500 ha de vases alimentaires d'où les biomasses minimales par hectare). Il est évident que la surface minimale de 2 000 ha, valable pendant près d'une semaine chaque mois, conditionne l'effectif maximal d'hivernants ou d'estivants pouvant résider. Nous rapporterons donc de préférence les biomasses à cette surface.

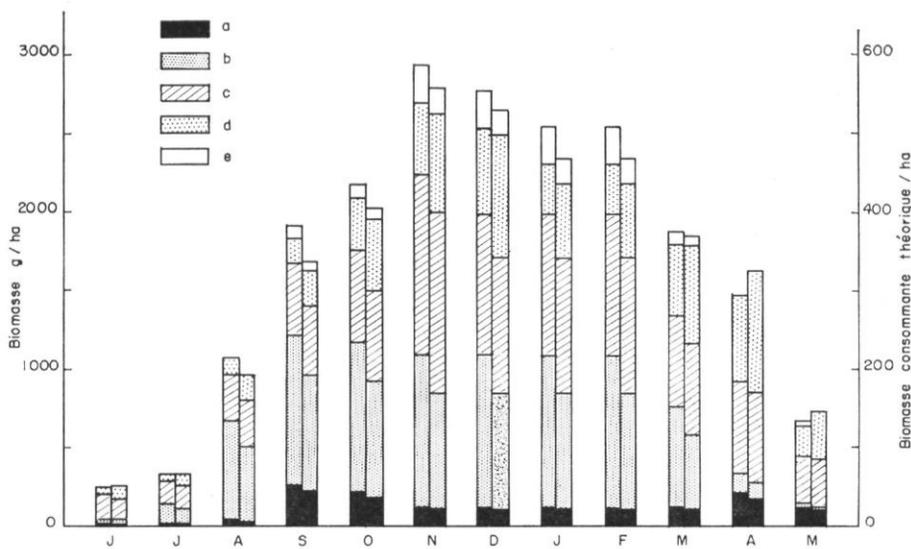


Figure 10. — Part de chaque espèce dans la biomasse de Limicoles présente chaque mois dans l'Anse de l'Aiguillon. Pour chaque mois, la colonne de gauche concerne la biomasse réelle minimale (marée de vive-eau) par hectare, la colonne de droite la biomasse consommante théorique (voir le texte).

a = *Charadrius squatarola* ; b = *Limosa limosa* ; c = *Calidris canutus* ; d = *Calidris alpina* ; e = *Recurvirostra avosetta*.

On voit qu'en définitive, les carnivores représentent des biomasses réelles maximales variant entre 570 g/ha pendant l'estivage (juin) et 6 590 g/ha en novembre, maximum des stationnements de *C. canutus*, avec une longue période (septembre à mars) où les biomasses maximales sont supérieures à 4 000 g/ha, ce qui est dû surtout à la longue présence des *Limosa limosa*. Si l'on considère les biomasses consommantes théoriques de ces mêmes carnivores, on s'aperçoit que la part de la plus petite espèce, *Calidris alpina*, y est très importante à certaines époques (par exemple 47,5 % en avril) alors que sa part dans la biomasse réelle est beaucoup plus faible (37,5 % au même mois). Le graphique de la figure 10 permet de comparer la part respective de diverses espèces.

Si l'on va davantage dans le détail, on peut distinguer les « consommateurs de surface », c'est-à-dire *Ch. squatarola*, *C. canutus* et *alpina* et *R. avosetta* qui prennent leur nourriture au plus à quelques cm de profondeur, et les

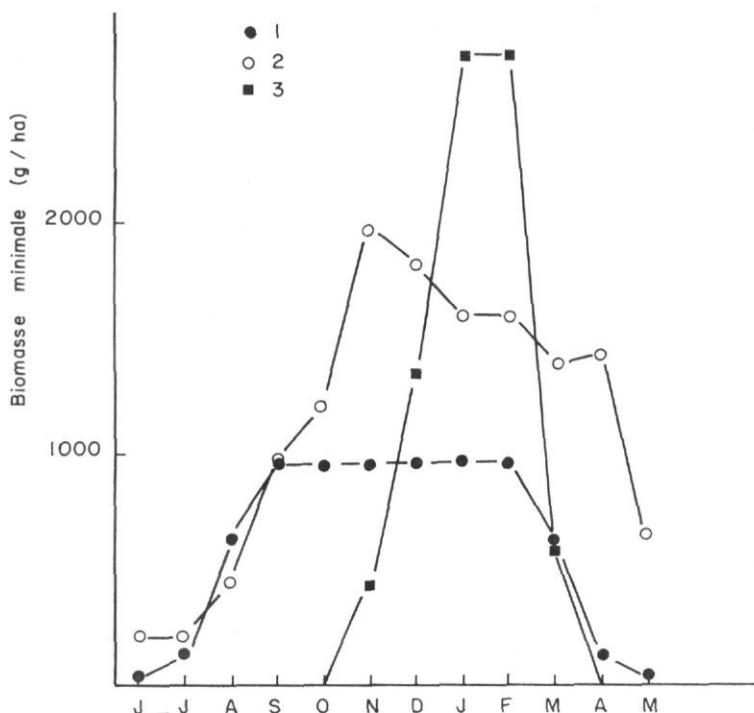


Figure 11. — Evolution au cours de l'année des biomasses réelles minimales par hectare de trois catégories de consommateurs.
1 : Limicoles s'alimentant en profondeur (*Limosa limosa*) ; 2 : Limicoles s'alimentant en surface ; 3 : Omnivores (*Anatidae*).

« consommateurs profonds » comme *Limosa limosa*. Le graphique de la figure 11 montre l'évolution au cours de l'année des biomasses de ces deux types de consommateurs, et permet en outre de les comparer à l'évolution des biomasses des omnivores c'est-à-dire des Anatidae. On voit que si ceux-ci arrivent à former une biomasse par hectare presque aussi importante (6 106 g/ha en morte eau) ils ont un temps de résidence beaucoup plus court que les carnivores.

En allant plus loin encore dans le détail, il est permis d'envisager les différences d'évolution entre les consommateurs de certaines proies particulières. Quoique n'ayant pu faire sur place ni des études de faune et flore des vases, ni des études de contenus stomacaux (1), nous avons quand même eu la chance de lire, au moment de terminer ce travail, le remarquable article de W. Ehlert (réf. 2) sur l'alimentation de trois espèces de Bécasseaux (*C. canutus*, *alpina* et *alba*). En admettant que les résultats obtenus sur les vasières de Mellum soient applicables en Vendée, on pourrait classer *C. canutus* comme « mangeur de petits mollusques » (*Hydrobia* sp. — sans doute *H. ulvae* — pullule dans l'Anse de l'Aiguillon) et *C. alpina* (comme d'ailleurs *R. avosetta*) comme mangeur d'Annélides polychètes. Ehlert cite des chiffres de contenus stomacaux qui indiquent pour *Calidris alpina* une moyenne de 85 *Nereis* par estomac et pour *Calidris canutus* une moyenne de 46 *Hydrobia ulvae* par estomac. En admettant qu'il n'y ait pas accumulation des restes de repas précédents (mandibules de *Nereis* ou coquilles) et que chaque contenu représente l'alimentation pendant une marée basse (ce qui est sans doute loin de la vérité), la population hivernale de *C. canutus* et *C. alpina* (30 000 pour chaque espèce) de l'Anse de l'Aiguillon représente la consommation journalière, en morte eau, de :

$85 \times 2 \times 30\ 000 = 5\ 100\ 000$ *Nereis* pour 2 000 ha
soit environ 0,25/m².

$46 \times 2 \times 30\ 000 = 2\ 760\ 000$ *Hydrobia* pour 2 000 ha
soit environ 0,14/m².

En vive eau, cela représenterait respectivement :

0,11 *Nereis* par m² et par jour.

0,06 *Hydrobia* par m² et par jour.

(1) Nous avons, depuis la rédaction de ce manuscrit, analysé un gésier de *Calidris alpina* et l'avons trouvé entièrement rempli de petits Lamellibranches... ce qui ne préjuge naturellement en rien de l'alimentation habituelle de l'espèce.

Si nous tablons sur une moyenne de :

0,20 *Nereis* par m² et par jour.

0,10 *Hydrobia* par m² et par jour.

on voit que pendant les 60 jours d'hiver qui rassemblent des populations stables maximales de ces deux espèces, la présence de celles-ci amène la consommation d'au moins 12 *Nereis* et 6 *Hydrobia* au m². Seule l'étude des populations locales de ces espèces et de leur productivité permettrait de se faire une idée de l'importance réelle des prélèvements faits par les deux *Calidris*. En outre, au moins en ce qui concerne les *Hydrobia*, le rôle prédateur de *T. tadorna* et des *Anas* est sans doute très important, du fait du nombre et de la taille de ces animaux.

Ceci nous amène à considérer le rôle consommateur des Anatidae. Là encore, faute d'études sur le contenu stomacal nous en sommes réduits à des hypothèses. Un fait est certain en tout cas : l'Anse de l'Aiguillon ne possède pas d'herbiers, et les prés salés ne voient *Anas penelope* et *A. acuta* que par très forte marée (et plutôt de nuit) (1).

On doit en conclure que ces deux *Anas* ont comme aliments végétaux les graines déposées par le flot et provenant, soit des rivières, soit des prés salés, et en outre, des débris de végétaux marins. Des études précises des vases seraient nécessaires pour savoir quelles peuvent être les quantités d'éléments végétaux ainsi disponibles, et quel en est l'apport par an, par jour, etc... Il semble très probable que les deux *Anas*, et surtout *Tadorna tadorna*, au cours de leur résidence permanente dans l'Anse consomment de grandes quantités de petits mollusques (*Hydrobia* ou autres), peut-être au total la même quantité que les *C. canutus* à la même époque, car si la biomasse consommante théorique des anatidés fait presque le double de celle des *C. canutus*, il est possible que les mollusques ne constituent pas plus de la moitié de leur régime. Mais répétons-le, tout ceci ne représente que les hypothèses formulables à partir des seules données sûres que nous ayons : les biomasses réelles des espèces présentes. Il est tout de même suggestif de comparer les résultats concernant les Anatidae de l'Anse de l'Aiguillon avec ceux concernant les mêmes oiseaux dans le Golfe du Morbihan, où Bernaches et Canards exploitent une surface de 2 000 ha environ (voir tableau 3, renseignements numériques fournis par Chaucheprat *et all.*, à l'occasion du recensement des Anatidae hivernant en France).

(1) *Anas crecca* par contre fréquente souvent les prés salés.

TABLEAU 3

Espèce	Effectif (hiver 1963-64)	Biomasse totale en grammes	Biomasse consommante théorique
<i>B. bernicla</i>	5 500	8 000 000	700 000
<i>T. tadorna</i>	150	150 000	15 000
<i>A. penelope</i>	35 000	32 200 000	3 330 000
<i>A. acuta</i>	3 000	2 350 000	255 000
Total	43 650	42 700 000	4 300 000

Ceci représente une biomasse réelle de 21 350 g/ha contre, au maximum, (morte-eau) 6 107 g/ha dans l'Anse de l'Aiguillon ! Mais dans la baie de Sarzeau, centre des Anatidae du Morbihan, les vases supportent d'importants herbiers, ce qui doit permettre aux Bernaches et Canards un régime surtout végétarien et autoriser des biomasses bien plus élevées puisqu'ils jouent là le rôle de consommateurs primaires, et non comme dans l'Anse de l'Aiguillon à la fois celui de consommateurs primaires et secondaires.

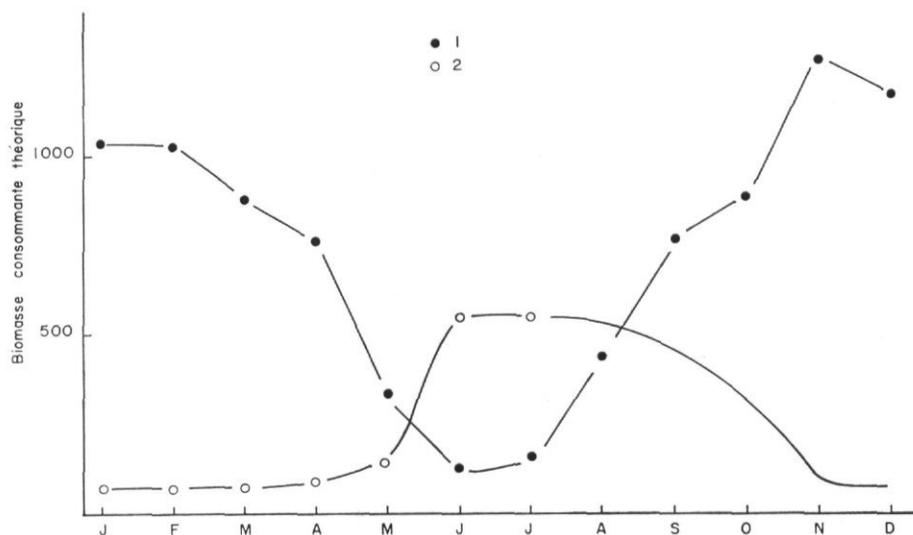


Figure 12. — Evolution comparée, au cours de l'année, des biomasses consommantes par hectare théoriques de Limicoles dans l'Anse de l'Aiguillon (1) et d'oiseaux insectivores d'une forêt riveraine en France (2). (Voir le texte).

D'autres comparaisons sont possibles. Par exemple, on peut remarquer que la biomasse des *consommateurs primaires* du Golfe du Morbihan — et a fortiori de l'Anse de l'Aiguillon — n'est pas énorme comparée à d'autres : par exemple, le Campagnol *Microtus arvalis*, en Vendée précisément, peut maintenir plusieurs mois des densités dépassant 500 individus par ha, soit une biomasse de 10 kg/ha environ, et une biomasse consommante théorique de 3 700/ha bien supérieure aux 2 150/ha des Anatidés du Morbihan. Par contre, la biomasse des *consommateurs secondaires* de l'Anse de l'Aiguillon apparaît comme plus élevée que celle des plus riches faunes d'oiseaux insectivores des régions tempérées. Par exemple, une étude d'Erard, 1959 (réf. 3) dans la Marne, dans un biotope de forêt riveraine très densément habitée par les oiseaux, indique 84 couples d'insectivores pour 8 ha, donnant environ 640 oiseaux au total à la sortie des nids. Ceci nous donne une biomasse réelle par hectare allant d'environ 200 grammes en hiver, puis 430 grammes au printemps jusqu'à 1 630 grammes en été pour diminuer ensuite à l'automne et une biomasse consommante théorique variant de 70/ha, puis 145/ha à 550/ha environ. Les graphiques de la figure 12 nous montrent que, même en ce qui concerne les biomasses consommantes théoriques, les limicoles carnivores de l'Anse de l'Aiguillon donnent des chiffres beaucoup plus élevés par comparaison. Ceci donne une idée, certes très partielle, mais néanmoins suggestive, de l'extraordinaire richesse biologique des vases médiolittorales.

CONCLUSION

Notre travail avait pour but d'étudier la répartition des Anatidae et Limicoles dans l'Anse de l'Aiguillon et ses abords. Il nous a montré :

— que chaque espèce s'alimente dans des conditions précises compte tenu du niveau et des déplacements du flot marin. En outre, les profondeurs où les aliments sont pris varient avec les espèces,

— que les divers individus d'une espèce se dispersent de façon caractéristique pendant leur alimentation,

— que des associations plus ou moins fréquentes existent entre certaines espèces pendant l'alimentation quoiqu'on ne puisse encore en tirer aucune conclusion générale.

La marée haute, pour la majorité des espèces, rend l'alimentation impossible. Elle amène des groupements par-

ticuliers à l'intérieur des espèces et entre espèces, et des déplacements sur l'eau, au sol ou en vol, permettant aux oiseaux de gagner les refuges de marée haute. A ce sujet, on remarque le rôle très important des bancs de sable de la Pointe d'Arçay où peuvent se trouver regroupés dans certains cas 50 000 individus et même plus.

L'étude de l'évolution des effectifs nous a montré que la biomasse réelle des principales espèces carnivores atteint un maximum en novembre décembre, avec près de 6 600 g/ha en période de morte-eau. Les Anatidae, surtout végétariens, ne sont présents que pendant cinq mois et atteignent leur maximum en janvier et février avec plus de 6 100 g/ha en morte-eau. Sachant que pendant l'hiver 1963/64, la biomasse des Anatidae dans le Golfe du Morbihan (Morbihan) a atteint plus de 21 000 g/ha (et qu'elle est parfois supérieure), on voit le rôle important des vases à herbiers dans le maintien des plus fortes populations de *consommateurs primaires*. Ne disposant dans l'Anse de l'Aiguillon que d'apports extérieurs d'éléments végétaux en suspension, les Anatidae y sont représentés à une densité plus faible que dans le Morbihan. Par contre, on peut considérer le maintien pendant 7 ou 8 mois de plus de 4 000 g/ha (2 000 g/ha en vive-eau) de *consommateurs secondaires* comme une performance remarquable dont la valeur devrait pouvoir être comparée à celles d'autres secteurs de vasières (comme nous l'avons fait pour des insectivores forestiers) et dont les répercussions éventuelles sur la microfaune des vases médiolittorales mériteraient d'être étudiées. En tout état de cause, l'incroyable richesse biologique de ces vases médiolittorales nous fait nous demander s'il n'y a pas non-sens, ou manque d'imagination créatrice, à détruire systématiquement les milieux de ce genre, en les isolant de la mer, plutôt que de chercher à en exploiter la valeur réelle dans leurs conditions actuelles ?

En tous cas, un point positif est acquis : l'action extrêmement favorable d'une réserve placée sur les lieux de refuge à marée haute, au moins en ce qui concerne les populations hivernantes. Cela ressort avec évidence, d'une part de l'évolution constatée de 1959 à 1964, d'autre part de l'hivernage de Limicoles beaucoup moins dense constaté dans les meilleurs golfes vaseux de Charente-Maritime qui, eux, ne bénéficient pas d'une telle protection. Toutefois les extraordinaires effectifs constatés certains jours en période de migration, de même que l'extrême richesse en Mollusques et Annélides que nous avons pu observer dans les vases (voir addendum) font penser qu'en période d'hivernage l'Anse de l'Aiguillon pourrait supporter des

nombres d'oiseaux encore plus grands. Cela nécessiterait la mise en réserve d'un vaste secteur comprenant à la fois des vasières et les prés-salés contigus. Sur un plan plus général, il faudrait très rapidement envisager le maintien des dernières zones étendues de vasières vierges qui subsistent dans cette région de l'Ouest, et qui sont déjà peu nombreuses : presque toute l'Anse de l'Aiguillon, une partie de l'Anse d'Yves et la façade maritime du Marais d'Hiers-Brouage. Déjà la construction de nouvelles digues dans l'Anse de l'Aiguillon va réduire les vasières de plusieurs centaines d'hectares. Espérons que les organismes influents, tels que le Conseil Supérieur de la Chasse, à qui nous sommes déjà redevables de la magnifique réserve d'Arçay, s'attèleront très vite à cette tâche de sauvegarde.

A D D E N D U M

Stationnements de Limicoles en migration. — Certaines espèces d'une importance minime en période d'hivernage atteignent des effectifs énormes à l'automne ou au printemps. C'est le cas, par exemple, de *Charadrius hiaticula*, qui laisse quelques centaines d'hivernants ; un reposoir de 15 000 à 20 000 individus de cette espèce a été observé au début d'octobre 1964 (O. Fournier). *Arenaria interpres* et *Calidris alba*, qui en automne (et plus encore en hiver) ne laissent que des individus clairsemés sur les plages, stationnaient également en mai 1964 en nombres énormes dans toutes les zones de vases sèches et dans les prés-salés ras de l'Anse ; on pouvait estimer leurs effectifs sur le front de mer de la seule commune de St-Michel-en-l'Herm, à 1 000 pour la première espèce et 5 000 à 10 000 pour la seconde.

Observations sur la faune des vases. — Nous avons procédé tout dernièrement à quelques comptages de terriers de vers dans des blocs de vase desséchée : il y en a en moyenne plusieurs centaines au m². De même certains secteurs de vasières ont montré des effectifs de plusieurs centaines de Lamellibranches par m².

English Summary

A four-year study was made of the Limicolae and Anatidae present throughout the year in the Anse de l'Aiguillon (Vendée) and neighbourhood, with special reference to feeding grounds and times of feeding (in relation to tides) of each species, movements of individuals and association between species. A census was made each month of most species, enabling biomass to be estimated.

In the first part of the paper, distribution in the study area of the feeding-grounds of each species is des-

cribed (cf. Figs. 2 and 3), evidence is given of interrelationship between individuals, and the four more or less stereotyped patterns of dispersal are described. The high tide movements are especially typical : most species fly 5 to 15 kilometers to the Pointe d'Arçay, where sandbanks remain uncovered even at very high tides and afford resting-places : but species accustomed to swimming such as *Recurvirostra* and the Anatidae remain off-shore in the Anse de l'Aiguillon. In the study of associations (cf. Fig. 6), only evidence of constant association between two or more species was regarded as significant : for example regular association on flight lines to Arçay between *Charadrius squatarola* and certain other species.

Part IV summarises, with supporting maps, the life cycle of the more important species. Part V discusses problems of « biomass » : Table II gives the monthly figures for each species ; Fig. 10 shows the proportion of the total biomass of Limicolae contributed by each species ; Fig. 11 compares the biomass situation of three classes of consumers : secondary-consumers, such as the Limicolae, accounted for a total biomass of 6.590 g/ha in November, which seems to be much higher than the known biomass of some other secondary-consumer species (see Fig. 19). Biomass of primary consumers (Anatidae) is comparatively low : Table III gives the figures for Anatidae wintering in the Golfe du Morbihan, and shows that mudflats with *Zostera* support a much higher biomass of herbivorous species than areas such as the Anse de l'Aiguillon, where they must feed on seeds and plant fragments in mud deposited by rivers and tides.

AUTEURS CITES

Verlag van het vergelijkend onderzoek naar de wijze van voedselzoeken van enige soorten Steltlopers. Publication du « Christelijke Jeugbond van Natuurvrienden », Décembre 1960.

EHLERT, W., 1964. — Zur Ökologie und Biologie der Ernährung einiger Limikolen-Arten. *J. f. Ornithologie*, 105 : 1-53.

ERARD, C., 1959. — Etude de la population d'un petit bois près de Châlons-sur-Marne. *Oiseaux de France*, 9 : 3-13.

