

DISTRIBUTION ET HABITAT NOCTURNES COMPARÉS DES CHIPEAUX ET DES FOULQUES HIVERNANT EN CAMARGUE

Laurent ALLOUCHE, Alain DERVIEUX et Alain TAMISIER*

Pendant leur hivernage en Camargue, le Canard Chipeau *Anas strepera* L. (moyenne des effectifs maxima : 8 000 individus en décembre) et la Foulque *Fulica atra* L. (26 000 individus en octobre-novembre), deux espèces d'oiseaux d'eau au régime alimentaire similaire — parties végétatives de plantes aquatiques — présentent durant leur cycle de 24 heures, une organisation spatio-temporelle distincte. La Foulque stationne jour et nuit sur la même localité sur laquelle elle se nourrit essentiellement le jour tandis que le Chipeau, comme la plupart des Anatidés en hivernage (Tamisier, 1985), s'alimente surtout la nuit sur des sites différents de ceux utilisés pendant la journée (Allouche, 1988). Dans leur comportement alimentaire, les chipeaux, canards de surface, ne peuvent prélever de nourriture au-delà de 35-40 cm en dessous de la surface de l'eau. Les foulques au contraire peuvent plonger, quoique préférant se nourrir en surface.

En raison des difficultés inhérentes aux méthodes de travail, les travaux concernant la distribution nocturne des Anatidés et des foulques en hivernage sont très peu nombreux (Tamisier, 1972 ; Campredon, 1981 ; Pirot, 1982 ; Tamisier et Tamisier, 1981 ; Schricke, 1983 ; Asensio *et al.*, 1986 ; Pirot et Pont, 1987). Ces travaux, autant que ceux relatifs aux habitats diurnes (Allouche *et al.*, 1988) s'avèrent pourtant indispensables à la connaissance des exigences de ces espèces pour la définition de leurs stratégies hivernales (Jorde et Owen, 1988) et pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes aquatiques qui les supportent.

Notre objectif est de comparer les modalités de la distribution nocturne des deux espèces choisies et de définir, essentiellement à partir des paramètres du milieu, les critères qui président à cette distribution.

SITES D'ÉTUDE ET MÉTHODES

L'échantillonnage des sites d'étude repose sur une pré-sélection opérée à partir des connaissances antérieures. Les prospections nocturnes déjà réalisées sur l'ensemble des milieux camarguais ont montré que les chipeaux ne se rencontrent la nuit que sur les marais doux (Pirot, *com. pers.*). Par ailleurs, cette espèce utilise

* CEPE/CNRS, route de Mende, F 34033 Montpellier Cedex.

préférentiellement la nuit des sites proches (quelques kilomètres) de ceux qu'elle exploite le jour. Enfin, les foulques occupent la nuit les mêmes sites que ceux utilisés le jour (Allouche, 1988 ; Ganem, 1987).

A partir de ces données, nous avons pris en considération trois paramètres importants qui caractérisent les milieux camarguais :

Régime hydrique. Pour une salinité donnée, le type de régime hydrique conditionne en grande partie la composition spécifique des herbiers aquatiques (Grillas, *in* Battedou, 1987). D'où la distinction en :

- milieu temporaire (> 1 mois d'assec),
- milieu semi-permanent (≤ 1 mois d'assec),
- milieu permanent (pas d'assec).

Dérangement. Chipeaux et foulques étant des espèces-gibier qui subissent une forte pression de chasse en Camargue (Tamisier, 1987), nous avons distingué les milieux bénéficiant d'une forme, statutaire ou non, de protection (milieux non dérangés) et les milieux chassés (dérangés), sachant que ces dérangements induits par la chasse n'ont pas lieu la nuit.

Superficie. La surface des sites, extrêmement variable (0,1 à plusieurs centaines d'hectares) semble pouvoir agir sur leur attractivité pour les oiseaux d'eau (Saint Gérard, 1984 ; Lewis et Garisson, 1984).

Finalement le nombre de localités à prospecter et le périmètre géographique dans lequel ils s'inscrivent ont été volontairement réduits de façon que toutes les visites soient faites en 1 ou 2 nuits.

Les 10 sites choisis (Tab. I) ont une salinité comprise entre 0,22 et 2,96 ‰ de NaCl et sont situés à moins de 2,5 km d'une importante remise de chipeaux (2 000 à 4 000 individus sur le marais du Saint Seren, Réserve de la Tour du Valat). Ils incluent 3 localités qui ont été utilisées par les foulques pendant le jour (Tableau I).

Ces 10 sites sont soit des localités entières (surface unitaire inférieure à 4 ha), soit un secteur échantillon réalisé sous forme de transect à l'intérieur d'une localité (surface unitaire supérieure à 4 ha) ; dans ce dernier cas, la dimension du secteur est fixée par la capacité de l'observateur à détecter visuellement les oiseaux. Ces sites sont décrits par 3 paramètres dont les valeurs ont été relevées en octobre, décembre et mars (Fig. 1) :

— L'importance des herbiers aquatiques immergés (Characées et Macrophytes), totale et par espèce, exprimée en pourcentage de recouvrement, indice bien corrélé avec la biomasse (Battedou, 1987).

— Le niveau d'encombrement par la végétation émergente (*Scirpus sp.*, *Typha sp.*, *Paspalum distichum*, *Phragmites australis*, *Eleocharis palustris*), exprimé en pourcentage de recouvrement total (considéré ici comme une mesure du degré d'ouverture du secteur).

— La hauteur moyenne de la colonne d'eau surmontant les herbiers (en cm) dont la valeur permet d'évaluer le degré d'accessibilité de la végétation aquatique aux oiseaux en alimentation.

Les prospections ont été réalisées sur chaque site une fois par mois d'octobre 1986 à mars 1987, pendant la première partie de la nuit (20 h à 2 h du matin environ) selon la procédure préconisée par Pirot (1982), mais uniquement pendant les nuits de pleine lune : les jumelles 8 × 66 ont été préférées aux jumelles (× 1) à intensificateur de lumière. Sur les localités avec secteur échantillon, les cris des

TABLEAU I

Caractéristiques des 10 sites échantillonnés.
Effectifs moyens (et mois de présence) des foulques stationnées le jour sur ces localités (données J. Walmsley).

* Site entièrement prospecté.

	Régime hydrique	Niveau de dérangement	Superficie de la localité (ha)	Superficie du secteur (ha)	Occupation diurne par les foulques
BAISSE SALÉE (BS)	Perm.	Prot.	55,0	3,5	500 (août à mars)
SAINT-SEREN (SS)	Temp.	Prot.	70,0	4,0	550 (oct. à mars)
PETITE CERISIÈRE* (PC)	Temp.	Prot.	0,1	0,1	—
GRANDE CERISIÈRE* (GC)	Temp.	Prot.	3,0	3,0	—
RELONGUE NORD (RN)	Temp.	Prot.	14,0	3,0	150 (déc. à mars)
GARCINE SUD* (GS)	Perm.	Dér.	0,9	0,9	—
GARCINE NORD* (GN)	Perm.	Dér.	2,2	2,2	—
GRENOUILLET (GR)	S. Perm.	Dér.	30,0	4,0	—
LONGUETTE (LO)	S. Perm.	Dér.	12,4	2,5	—
LA BRAUDE (LB)	Temp.	Dér.	43,7	2,5	—

chipeaux et des foulques entendus en dehors du secteur ont été notés. Simultanément à ces observations, les nombres des autres espèces de canards ont été relevés sur chaque localité. Trois sites n'ont pas été prospectés en janvier à cause des conditions climatiques (neige et glace) (Grenouillet, Longuette et La Braude, cf. Tab. I).

Compte tenu de la faiblesse de l'échantillonnage et de la nature des résultats (petit nombre d'individus sur un petit nombre de localités), aucun traitement statistique n'a pu être appliqué. Cette étude est donc essentiellement descriptive.

RÉSULTATS

Densités nocturnes

Sur les différents sites prospectés (Tab. II) la densité d'oiseaux à l'hectare est comprise entre $0,42 \pm 1,02$ et $2,81 \pm 3,67$ pour les chipeaux (valeur exception-

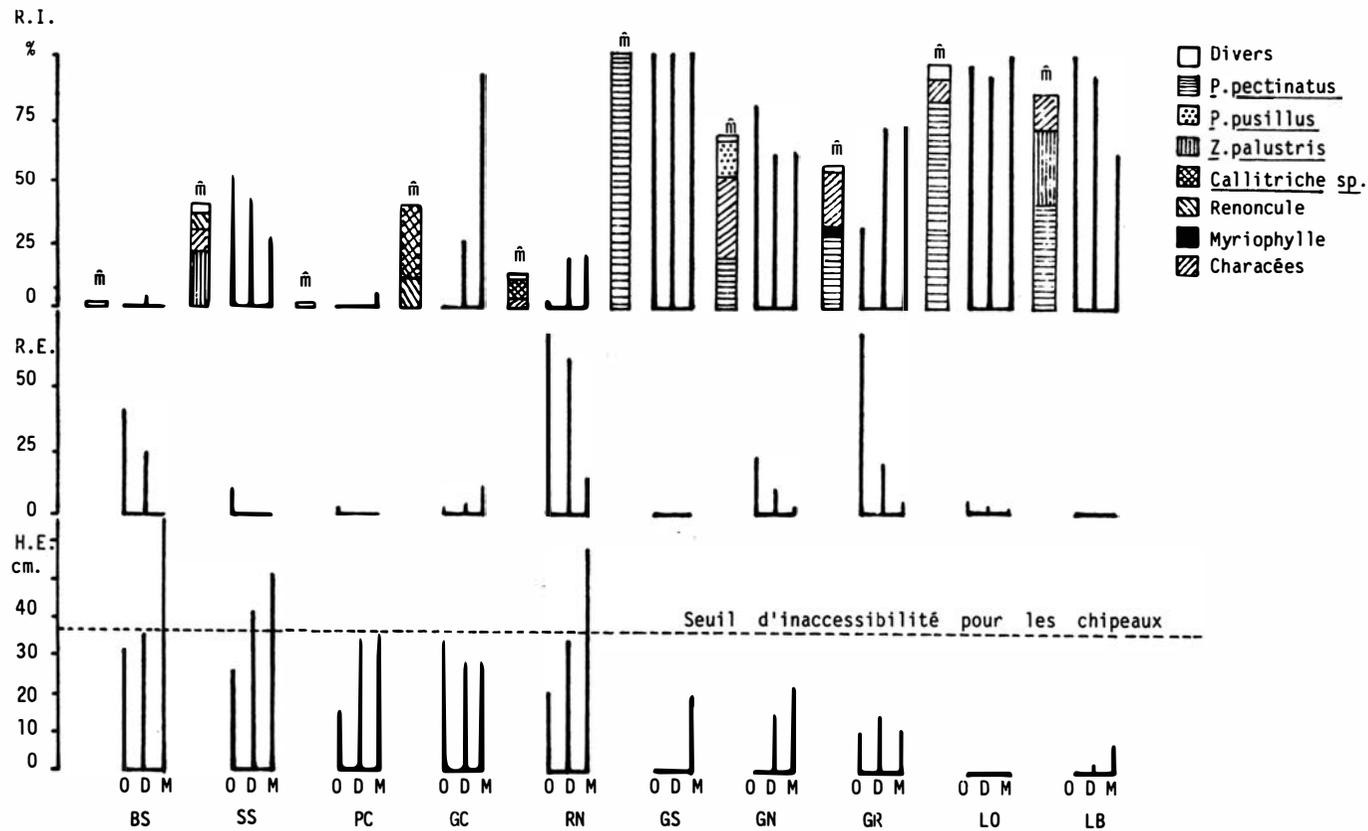


Figure 1. — Composition spécifique et importance du recouvrement de la végétation immergée (R.I.) et émergente (R.E.) sur les 10 secteurs en octobre, décembre et mars 1986-87. Hauteur de la colonne d'eau qui recouvre les herbiers (H.E.)

nelle de décembre exceptée : 20,00) et $0,19 \pm 0,45$ et $7,14 \pm 2,21$ pour les foulques. Ces valeurs diffèrent peu de celles obtenues pour le Souchet *Anas clypeata*, espèce planctonophage ou pour le Colvert *A. platyrhynchos*, espèce granivore (Piro, 1982 ; Piro et Pont, 1987). Elles sont du même ordre de grandeur que celles suggérées pour la Sarcelle d'hiver *A. crecca* (Tamisier, 1972) et le Siffleur *A. penelope*, autre espèce herbivore, malgré le regroupement des individus par quelques dizaines sur certains gagnages (Campredon, 1981). Elles témoignent de l'extrême dispersion des Anatidés (Tab. III) et des foulques sur leurs habitats nocturnes, à l'inverse de leur grégarisme diurne (Tamisier, 1985). Il faut toutefois préciser que les valeurs obtenues pour les foulques sont très vraisemblablement dépendantes de la valeur des effectifs stationnés de jour sur les mêmes sites, et que d'autres localités camarguaises fourniraient probablement des densités plus élevées.

TABLEAU II

(A) Nombre de chipeaux (hachures) et de foulques (diagonale) observés la nuit sur les 10 sites entre octobre et mars.

* Secteur non prospecté.

(B) Mois pendant lesquels des cris de chipeaux et de foulques ont été entendus à proximité immédiate des secteurs.

	OCT.	NOV.	DEC.	JAN.	FEV.	MARS	CHIPEAUX	FOULQUES
B S	30	30	30	30	15	15		o-j-f-m
S S		10	6		20	30	d-j	o-n-j-f
P C								
G C				2	3	1		
R N		15	3	15	20	30	n-d	d-j-f-m
G S					1			
G N						2		
G R	7	1	80	*	4	33	d	
L O				*				
L B	3		12	*	2			o-n-d-f-m

Sur un même site, on n'observe pas d'évolution régulière alors que pour le Chipeau, les effectifs de la remise la plus proche sont 13 fois plus élevés en novembre qu'en mars. Pour les foulques à la Baisse Salée, les écarts sont d'un facteur 6 entre septembre (maximum) et mars. Sur l'ensemble des localités, les fluctuations d'effectifs observées la nuit ne peuvent pas davantage être considérées comme associées aux variations d'effectifs relevés sur les remises diurnes ; et les plus fortes valeurs de densité en mars sont d'autant plus surprenantes qu'à cette époque, la dispersion nocturne des rares oiseaux présents devrait être accentuée par l'étendue maximale des surfaces en eau. Des résultats analogues ont été obtenus par Pirot (1982). Dans l'état actuel des connaissances, la seule hypothèse partiellement explicative serait que ces fortes densités de fin de saison hivernale correspondent en grande partie à des oiseaux en transit dont les effectifs, dans leur importance comme dans leur dynamique, échappent aux dénombrements mensuels qui ne fournissent qu'une image instantanée du peuplement.

TABLEAU III

Distribution numérique des canards autres que chipeaux sur les 10 sites d'octobre à mars.

Les carrés hachurés indiquent la présence de canards herbivores (siffleurs) ou partiellement herbivores (nettes rousses et milouins) dont les effectifs, inclus dans le total, sont mentionnés à part entre parenthèses.

* Secteurs non prospectés.

	OCT.	NOV.	DEC.	JAN.	FEV.	MARS
B S	2	26	4	17	1	2
S S	7	16	0	12	0	0
P C	0	0	0	0	0	0
G C	2	8	3	10	13	7
R N	0	3	4	60 (40)	0	0
G S	0	0	0	0	1	0
G N	0	4	4	28	5	5
G R	0	60	120 (15)	*	6	60
L O	1	12	12	*	4	2
L B	1	2	20 (10)	*	4	10

Habitats nocturne

CHIPEAU. Le Chipeau est présent régulièrement et en nombre élevé sur un seul des 10 sites, le Grenouillet (Tab. IIA). Secteur échantillon situé sur un marais de chasse de grande superficie, il présente un assez fort recouvrement en plantes émergentes au début de l'hiver. La végétation aquatique abondante (R.I. moyen = $56,7 \pm 23,1$ %) et facilement accessible (hauteur de la colonne d'eau inférieure à 15 cm) est essentiellement composée de *Potamogeton pectinatus* et de Characées (Fig. 1).

Le Chipeau fréquente, pendant certains mois, 4 autres secteurs dont 3 sont protégés (Saint-Seren, Relongues Nord et Grande Cerisière). Ainsi il est seulement présent en novembre au Saint-Seren, secteur échantillon d'un site de grande surface, remise importante et traditionnelle des chipeaux d'octobre à mars (cf. plus haut). Toutefois, la présence d'individus en dehors du secteur échantillon en décembre et janvier (Tab. IIB) atteste de l'exploitation nocturne du site par le Chipeau. L'herbier (Characées, renoucles et *Zannichelia palustris* pour l'essentiel) est passablement important (R.I. moyen = $38,3 \pm 12,6$ %) mais devient inaccessible aux chipeaux à partir de février-mars (hauteur de la colonne d'eau supérieure à 35-40 cm).

Sur la Relongue Nord, milieu relativement fermé (localité d'assez faible surface et secteur fortement encombré de végétation émergente), le Chipeau est observé de novembre à janvier (Tab. IIA). Les plantes aquatiques (Characées et callitriches pour l'essentiel), difficilement accessibles (hauteur de la colonne d'eau : 35 cm en décembre) et peu abondantes ($14,3 \pm 9,8$ %) sont alors en pleine croissance. Comme pour le secteur précédent, les ressources alimentaires deviennent inaccessibles à partir de février-mars (hauteur de la colonne d'eau supérieure à 35-40 cm (Fig. 1).

La Grande Cerisière, de faible superficie (3 ha), mise en eau par les pluies d'automne accueille des chipeaux en fin de saison (Tab. IIA). L'herbier (renoucles et callitriches) assez facile d'accès (hauteur de la colonne d'eau 29 cm) présente alors un fort développement.

Enfin La Braude, située sur un marais de chasse, est utilisée sporadiquement et faiblement par le Chipeau (octobre, décembre et février) (Tab. IIA) malgré la très bonne accessibilité d'une végétation immergée abondante (essentiellement Characées, *Zannichelia palustris* et *Potamogeton pectinatus*) et un degré d'ouverture élevé (surface totale de la localité importante et faible recouvrement en plantes émergentes) (Fig. 1, Tab. I). Ici encore, il n'est pas possible de rejeter une présence éventuelle d'individus en dehors de la phase de prospection durant les autres mois (Tab. IIB).

Le Chipeau est enfin totalement absent de 5 secteurs (Baisse Salée, Petite Cerisière, Garcine Sud, Garcine Nord et Longuette, Tab. IIA). La Petite Cerisière, de surface extrêmement réduite (0,1 ha) et la Baisse Salée sont caractérisées par une très faible végétation immergée (R.I. < 3 %) qui peut expliquer l'absence de chipeaux, d'autant que sur la Baisse Salée, l'herbier est inaccessible en fin de saison. Au contraire, les trois autres secteurs présentent durant tout l'hiver des herbiers de potamots importants et très accessibles (Fig. 1). Si la faible superficie de Garcine Sud peut être à l'origine de l'absence d'Anatidés sur cette localité (Tab. III), l'absence de chipeaux sur les 2 autres secteurs est *a priori* plus difficilement explicable. En particulier l'encombrement de plantes émergentes est plutôt faible et les ressources alimentaires sont très accessibles et abondantes

(Fig. 1). De plus, le dérangement (chasse) n'empêche pas la présence d'autres espèces d'Anatidés. On note toutefois l'absence d'espèces à régime totalement ou partiellement herbivore.

FOULQUE. Les foulques sont présentes en grand nombre et avec régularité uniquement sur les secteurs appartenant à des localités qu'elles fréquentent durant le jour : Baisse Salée, Saint-Seren et Relongue Nord (Tab. IIA). Les 3 sites de moyenne et grande surface, situés sur la Réserve de la Tour du Valat, accueillent en effet durant la journée un assez grand nombre d'individus (cf. Tab. I). La Foulque présente une certaine activité nocturne (alimentation et comportements sociaux) essentiellement au cours des 2 derniers mois et ce durant la première partie de la nuit (Allouche, 1988). Sa présence régulière d'octobre à mars sur la Baisse Salée indique qu'elle y trouve des sites favorables au repos. Ces derniers pourraient être caractérisés en particulier par une abondante végétation émergente favorable aux activités de repos (*obs. pers.*, Ganem, 1987). Ces trois secteurs relativement très fréquentés en fin de saison (Tab. IIA) présentent alors une végétation aquatique immergée qui est assez peu abondante (Saint-Seren et Relongue Nord) ou très faible (Baisse Salée), et inaccessible aux chipeaux (hauteur de la colonne d'eau supérieure à 35-40 cm, Fig. 1).

Quelques rares individus sont observés sur 3 sites : Garcine Nord, Garcine Sud et Grande Cerisière, et ce uniquement en fin de saison (Tab. II). Ces localités ont une taille trop réduite (inférieure à 3 ha) pour pouvoir accueillir des oiseaux en hivernage, généralement en groupes importants. En revanche, à partir de février, des foulques issues des grandes troupes pourraient investir ce type de milieu aux ressources alimentaires abondantes pour y nicher (voir Allouche et Tamisier, 1988).

Enfin la Foulque est absente de 4 secteurs : Petite Cerisière, caractérisé par une très faible surface et une végétation aquatique extrêmement peu abondante, et Longuette, La Braude et Grenouillet. Ces 3 derniers sites ne présentent pas *a priori* de caractéristiques physiques ou biotiques pouvant expliquer l'absence de foulques. Mais ils ne sont pas davantage exploités par ces oiseaux le jour, et subissent une pression de chasse élevée.

Chipeaux et foulques ne sont observés ensemble la nuit que sur un seul des 57 relevés (Grande Cerisière en mars) et cela ne concerne qu'un très petit nombre d'individus : 5 chipeaux et 1 Foulque.

CONCLUSION

Les chipeaux et les foulques ont un type de distribution nocturne particulièrement dispersé, leur densité moyenne (quelques individus à l'ha) étant de l'ordre de celle déjà observée sur les autres Anatidés en Camargue. Cette donnée illustre, surtout pour les canards dont l'activité nocturne principale est l'alimentation, l'extrême diffusion de l'impact trophique exercé par ces populations sur l'écosystème aquatique qui les accueille. Elle met en même temps l'accent sur la difficulté de ce type de prospection, rendue déjà ardue par l'obscurité et accentuée par le fait qu'à cette très faible valeur de densité, sont associées des variations parfois considérables et éphémères.

Ces mêmes variations de densité ne sont généralement pas synchrones aux variations des valeurs des paramètres du milieu mesurés. Et le nombre total de relevés est faible. Il s'ensuit une diminution du pouvoir discriminant de ces variables qui ne s'expriment que dans les cas extrêmes et pour certaines d'entre

elles seulement. Ainsi le Chipeau et la Foulque ne sont pas observés sur des localités de très faible surface : Garcine Sud (0,9 ha) et surtout Petite Cerisière (0,1 ha). Le Chipeau est absent des secteurs où les ressources alimentaires sont quasi inexistantes (Petite Cerisière et Baisse Salée) ou inaccessibles (Baisse Salée, Relongue Nord et Saint-Seren en fin de saison).

Toutefois plusieurs constatations majeures apparaissent. On note en premier lieu l'existence d'une séparation spatiale quasi totale entre les deux espèces. La Foulque, très attachée aux sites qu'elle exploite le jour, les utilise seule la nuit. Il est vrai que d'octobre à janvier, les activités et donc les exigences nocturnes des deux espèces diffèrent notablement : la Foulque cherche des sites favorables au repos, le Chipeau des sites favorables à l'alimentation, mais à partir de février, alors que les 2 espèces ont une activité alimentaire nocturne (partielle ou totale), la Foulque qui peut plonger fréquente essentiellement les milieux où la végétation est inaccessible au Chipeau.

Cette séparation spatiale hivernale est donc induite successivement par des différences d'exigences et d'aptitudes comportementales à l'alimentation. En termes d'habitats nocturnes, la Foulque semble ajouter seulement à son habitat diurne, et pour des raisons probables de sécurité, la présence d'une végétation émergente sur au moins certaines bordures. Pour le Chipeau, l'habitat nocturne est avant tout caractérisé par les ressources alimentaires. La pression de dérangement, qui est diurne, n'intervient pas sur la fréquentation nocturne des milieux, même en cas de forte pression de chasse.

On remarque toutefois que le Chipeau, comme les autres Anatidés herbivores, semble délaisser les secteurs riches en herbiers denses, matures et très accessibles (Garcine Nord et Longuette), fréquentés d'ailleurs par les espèces non herbivores, au profit de milieux où la végétation, quoique plus difficile d'accès (c'est-à-dire plus profonde) est en pleine croissance (Relongue Nord et Grande Cerisière). Cela pourrait être lié à une meilleure qualité nutritive du matériel végétal jeune qui est à la fois plus riche en nutriments et plus pauvre en constituants indigestes que les végétaux matures (Milton, 1979 ; Raupp et Denno, 1983 ; Robbins, 1983). On sait en effet que les Anseriformes herbivores choisissent les plantes qu'ils consomment non seulement en fonction de leur abondance (Paulus, 1982) mais aussi de leur teneur en nutriments (Owen, 1975 ; Buchsbaum *et al.*, 1981) et de leur digestibilité (Boudewijn, 1984).

Connaissant par ailleurs les préférences alimentaires du Chipeau en Camargue (*P. pectinatus*, *P. pusillus*, *Zannichellia palustris*, Allouche et Tamisier, 1984), on observe que parmi les quatre sites abondamment et fréquemment utilisés, les deux qui le sont le plus contiennent des herbiers de ces espèces. Mais les deux autres semblent en être dépourvus. Enfin, les trois cas d'exploitation commune des sites par les chipeaux et les autres espèces herbivores ont été observés sur les sites préférentiels du Chipeau, et aux mois pendant lesquels l'espèce atteignait ses plus fortes densités. Cela laisse entendre que sur ces sites et à ces dates, les conditions d'alimentation étaient sensiblement plus favorables, et/ou que ces regroupements intra- et interspécifiques répondaient à des facteurs d'ordre social.

Dans une étude ultérieure, on s'attachera avec profit d'une part à augmenter de manière très importante l'effort d'échantillonnage en intégrant en particulier un nombre élevé de localités fréquentées durant le jour par les foulques, et d'autre part à prospecter l'ensemble des sites considérés (pas de secteur échantillon). Outre de rendre plus clairs les résultats obtenus, ce dernier point devrait permettre de mieux définir l'habitat nocturne de la Foulque. Enfin, en plus des facteurs

environnementaux envisagés ici, il serait très avantageux de prendre en considération d'autres paramètres tels que la valeur nutritive de la végétation aquatique.

RÉSUMÉ

Des prospections nocturnes réalisées une fois par mois, d'octobre à mars sur 10 sites témoins ont permis de mesurer la densité à l'ha, très faible et très variable, des chipeaux sur leurs terrains d'alimentation ($0,42 \pm 1,02$ à $2,81 \pm 3,67$) et des foulques sur les milieux qu'elles exploitent surtout pour le repos ($0,19 \pm 0,45$ à $7,14 \pm 2,21$). Cette très grande dispersion, analogue à celle déjà observée la nuit pour les autres espèces de canards en Camargue, illustre l'extrême diffusion de l'impact trophique exercé par ces espèces sur leur quartier d'hiver.

Les habitats sont caractérisés par un certain nombre de paramètres environnementaux qui aident à définir les critères de distribution des deux espèces. On observe d'abord un isolement quasi total entre chipeaux et foulques, ces dernières utilisant seules les milieux qu'elles exploitent le jour. Pour les chipeaux, le premier critère de sélection de l'habitat nocturne est l'accessibilité aux ressources alimentaires (colonne d'eau $\leq 35-40$ cm). L'importance et la nature de ces herbiers jouent également un rôle, mais on note une forte attraction par les herbiers en pleine croissance, quoique peu développés et peu accessibles — probablement en raison de leur plus forte valeur nutritive. Les chipeaux peuvent aussi fréquenter des milieux dépourvus des plantes qui caractérisent leur régime alimentaire. Enfin le dérangement dû à la chasse (diurne jusqu'au crépuscule) n'intervient pas dans ce choix d'habitat.

SUMMARY

Monthly night surveys carried out from October to March on 10 sample sites showed low and highly variable nocturnal densities (per ha) of gadwalls on their feeding grounds (0.42 ± 1.02 to 2.81 ± 3.67), as well as for coots on their resting sites (0.19 ± 0.45 to 7.14 ± 2.21). Such a scattered nocturnal dispersal, similar to that of other duck species in the Camargue, makes clear the extremely diffuse trophic impact of these species on their winter quarters.

The nocturnal habitats are described, using a number of environmental parameters which help to identify the factors affecting the distribution of the two species. Gadwall and coot remain almost completely isolated spatially, the latter exploiting exclusively the sites they use during the day. For gadwall, the prime criterion for the selection of their nocturnal habitat is the accessibility of their food resources (aquatic vegetation with a water depth less than 35-40 cm). The nature of the aquatic vegetation is also important, and gadwalls display a strong attraction for growing vegetation, probably because of its relatively high nutritional value, even though it is not very abundant and easily accessible. Gadwall are nevertheless able to make use of nocturnal habitats where their preferred plants are lacking. Finally, disturbance from hunting does not play a role in their nocturnal habitat selection.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à une subvention du Service des Recherches, des Etudes et du Traitement de l'Information sur l'Environnement (SRETIE, Ministère de l'Environnement, Convention 85 207). Nous remercions M. le Professeur L. Euzet qui nous a généreusement ouvert les portes de

son laboratoire (USTL, Montpellier), la Section d'Etudes et de Fabrication des Télécommunications (en particulier M. Barnabé) qui a gracieusement mis à notre disposition le matériel de vision nocturne, Madame M. Dupuy pour l'accès qu'elle nous a accordé sur son domaine de Giraud, P. Grillas pour de fructueuses discussions, L. Hoffmann pour l'autorisation d'accès à la Tour du Valat, J.-Y. Pirot qui nous a aimablement fait part de ses données nocturnes et J. Walmsley pour les données de dénombrement.

Ce travail fait partie d'une thèse de Doctorat soutenue par l'un de nous (L.A.) en avril 1988 devant l'Université de Montpellier.

RÉFÉRENCES

- ALLOUCHE, L. (1988). — *Stratégies d'hivernage comparées du Canard chipeau et de la Foulque pour un partage spatio-temporel de la Camargue*. Thèse, Montpellier.
- ALLOUCHE, L. et TAMISIER, A. (1984). — Feeding convergence of Gadwall, Coot and the other herbivorous waterfowl species wintering in the Camargue. *Wildfowl*, 35 : 135-142.
- ALLOUCHE, L., DERVIEUX, A., LESPINASSE, P. et TAMISIER, A. (1989). — Sélection de l'habitat diurne par 3 espèces d'oiseaux d'eau herbivores hivernant en Camargue. *Acta Oecol., Oecol. Appl.* (sous presse).
- ASENSIO, B., CALATRAVA, M., CANTOS, F.J. et CARRASCAL, L.M. (1986). — Patronos de actividad y uso del espacio por la focha (*Fulica atra*) en un embalse del centro de España durante el otoño : variaciones circadianas y espaciales. *Ardeola*, 33 : 35-46.
- BATTEDOU, G. (1987). — *Marais temporaires de Camargue : étude de l'influence de la date de mise en eau sur les communautés de macrophytes submergées*. Rapp. E.N.I.T.E.F.
- BOUDEWIJN, T. (1984). — The role of digestibility in the selection of spring feeding sites by Brent Geese. *Wildfowl*, 35 : 97-105.
- BUCHSBAUM, R., VALIELA, I. et TEAL, J.M. (1981). — Grazing by Canada Geese and related aspects of the chemistry of salt marsh grasses. *Colonial Waterbirds*, 4 : 126-131.
- CAMPREDON, P. (1981). — Hivernage du canard siffleur *Anas penelope* L. en Camargue (France). *Alauda*, 49 : 161-193 et 272-294.
- GANEM, G. (1987). — *Organisation spatiale de la Foulque macroule au sein d'un marais camarguais*. Rapport de Stage de D.E.A.
- JORDE, D.G. et OWEN, R.B. Jr (1988). — The need for nocturnal activity and energy budgets of waterfowl. *Symposium on the Waterfowl in Winter. Galveston, January 1985*. Minnesota University Press.
- LEWIS, J.C. et GARRISON, R.L. (1984). — *Habitat suitability Index Models : American Black Ducks (wintering)*. Fish and Wildl. Serv./OBS 82/10-68.
- MILTON, K. (1979). — Factors influencing leaf choice by howler monkeys : a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *Amer. Nat.*, 114 : 362-378.
- OWEN, M. (1975). — Cutting and fertilizing grassland for winter goose management. *J. Wildl. Manage.*, 39 : 163-167.
- PAULUS, S.L. (1982). — Feeding ecology of gadwalls in Louisiana in winter. *J. Wildl. Manage.*, 46 : 71-79.
- PIROT, J.Y. (1982). — *Exploitation alimentaire nocturne des grands types de milieux camarguais par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit*. Rapp. CNRS/ONC., 137 pp.
- PIROT, J.-Y. et PONT, D. (1987). — Le Canard Souchet (*Anas clypeata* L.) hivernant en Camargue : alimentation, comportement et dispersion nocturne. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 42 : 59-79.
- RAUPP, J. et DENNO, R.F. (1983). — Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. In *Variable plants and herbivores in Natural and Managed Systems*. Denno, R.F. et McClure, M.S. (Eds), Academic Press Inc. : pp. 91-124.
- ROBBINS, C.T. (1983). — *Wildlife Feeding and Nutrition*. Academic Press. New York.
- SAINT-GÉRAND, T. (1984). — Bilan quantitatif de la distribution écologique des Anatidés et des foulques hivernant en France. *Gibier Faune Sauvage*, 1 : 5-62.

- SCHRICKE, V. (1983). — *Distribution spatio-temporelle des populations d'Anatidés en transit et en hivernage en baie du Mont Saint-Michel en relation avec les activités humaines*. Thèse de 3 cycles, Rennes.
- TAMISIER, A. (1972). — Rythmes nycthémeraux des sarcelles d'hivers pendant leur hivernage en Camargue. *Alauda*, 40 : 107-135 et 235-256.
- TAMISIER, A. (1985). — Some considerations on the social requirements of ducks in winter. *Wildfowl*, 36 : 104-108.
- TAMISIER, A. (1987). — La Camargue, quartier d'hiver et de transit pour les oiseaux d'eau. Perspectives d'avenir pour un site en péril. *Courrier de la Nature*, 109 : 29-37.
- TAMISIER, A. et TAMISIER, M.-C. (1981). — L'existence d'unités fonctionnelles démontrée chez les sarcelles d'hiver en Camargue par la biotéléométrie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35 : 563-579.