

Stratégies individuelles d'hivernage chez la bécasse des bois (*Scolopax rusticola*) : compromis énergétiques pour la sélection de l'habitat

Olivier Duriez

► To cite this version:

Olivier Duriez. Stratégies individuelles d'hivernage chez la bécasse des bois (*Scolopax rusticola*) : compromis énergétiques pour la sélection de l'habitat. Ecologie, Environnement. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2003. Français. tel-00003509

HAL Id: tel-00003509

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00003509>

Submitted on 22 Oct 2003

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT de l'UNIVERSITE PARIS VI

Spécialité : ECOLOGIE

Pour obtenir le grade de DOCTEUR

De l'UNIVERSITE PARIS VI

Présentée par Olivier DURIEZ

Stratégies individuelles d'hivernage chez la Bécasse des bois
(*Scolopax rusticola*) : compromis énergétiques pour la sélection de l'habitat



Soutenue le 30 Septembre 2003

Devant le jury composé de Messieurs :

Robert Barbault	(Université Paris VI)	Président
David G. Krementz	(University of Arkansas)	Rapporteur
Charles-André Bost	(CNRS – CEPE)	Rapporteur
John D. Goss-Custard	(CEH Dorset)	Examineur
Jean Clobert	(Université Paris VI)	Directeur de recherche
Yves Ferrand	(ONCFS)	Co-directeur de recherche
Hervé Fritz	(CNRS – CEBC)	Co-directeur de recherche

Remerciements

Cette thèse n'aurait jamais pu voir le jour sans le soutien que j'ai reçu de la part de nombreuses personnes. C'est avec un grand plaisir que je tiens donc à remercier :

- ✦ **Yves Ferrand**, initiateur de cette thèse à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, qui a su me transmettre sa passion pour cet oiseau mystérieux qu'est la Bécasse. Merci pour m'avoir toujours soutenu (morale et financièrement), aussi bien lors du suivi de terrain que lors de l'analyse des données, le tout constamment dans la bonne humeur. On remet ça quand tu veux (en Russie ou aux Açores ? La Bretagne je connais maintenant) !
- ✦ **Jean Clobert**, qui a accepté de superviser cette thèse et m'a fait confiance pour la mener jusqu'au bout. Merci de m'avoir accueilli au Laboratoire d'Ecologie.
- ✦ **Hervé Fritz**, qui a accepté de co-superviser cette thèse en parallèle à ses 72 autres programmes autour de la Terre ! Merci pour toutes ces heures passées à essayer de comprendre ce que pouvaient bien fabriquer ces bécasses... mais toujours dans la décontraction et sur fond de Buddy Guy ! Merci pour les innombrables encouragements, surtout quand le moral était au fond des chaussettes.
- ✦ **Patrick Duncan**, qui m'a permis de passer ma dernière année de ma thèse au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé.
- ✦ **Jean-Marie Boutin**, qui m'a accueilli dans la station ONCFS de Chizé et m'a fait une petite place dans son bureau, entre les couches sédimentaires de courrier et rapports... Merci pour toutes ces discussions intéressantes et sa jovialité.
- ✦ **Charles-André Bost, David G. Krementz, John D. Goss-Custard et Robert Barbault**, qui m'ont fait l'honneur de juger mon travail. Qu'ils soient remerciés pour le temps qu'ils y ont consacré.
- ✦ **François Gossmann, Hervé Jamin, Jean-Pierre Richard, Yannick Besson et Fabrice Conort** de l'ONCFS, champions de la capture de bécasses à Beffou et à Chizé. Merci pour toutes ces heures de quête, et aussi pour les soirées crêpes, la sortie en kayak de mer, la pêche aux ormeaux et toutes les blagues, plus ou moins contrôlées...
- ✦ Un ENORME MERCI aux courageux trackeurs de bécasses et attrapeurs de buzuks qui m'ont secondé sur le terrain : **Frédérique Leroy** pendant l'hiver 2000, **Julie Le Bihan, Jérôme Marie et Cédric Guyot** en 2001 et **Sébastien Descamps, Jean-Luc Chil et Yannick Chaval**, en 2002. Merci également pour la bonne ambiance pendant les saisons de terrain successives (je n'ose même pas imaginer une saison de terrain tout seul). Regardez les gars, on en a tiré quelque chose des heures de tracking nocturne et des prélèvements de buzuks sous la pluie ! C'est grâce à vous !

- ✦ **Françoise Binet**, de la station biologique de Paimpont, avec qui nous avons développé un programme « vers de terre », sans oublier **Gwénaele Eon** et **Valérie Farcy**, qui ont déterminé plus de 41000 vers de terre ! Une collaboration fructueuse qui ne va pas s'arrêter là... Encore quelques articles à écrire ensemble !

- ✦ Les collègues qui m'ont guidé et aidé pour des manip ou des analyses : **Laurence Pas-tout-Lucchini** et **Mathieu Boos** (pour l'initiation à la chambre calorimétrique), **Olivier Chastel** (pour les dosages d'hormones et les connaissances ornithologiques), **Yann Tremblay** (pour le programme d'analyse des énormes fichiers d'activité), **Sonia Said** et **David Pineau** (les rois du SIG ! mais aussi grands connaisseurs de la forêt et du faucon pèlerin), **Eve Corda** (pour les stats et les programmes de sélection d'habitat), **Cyril Eraud** et **Christophe Barbraud** (pour les analyses de survie et tant d'autres choses), **Muriel Richard**, **Danielle Bouret** et **Gilette Luneau** (pour le difficile sexage de bécasses). Merci pour m'avoir fait partager vos connaissances !

- ✦ Toutes les personnes qui m'ont aidé pour la logistique sur le terrain et qui ont fait que tout ce temps passé à Beffou restera un souvenir inoubliable : Merci à **Jean-Claude Fornasier** (pour les discussions passionnées et tous les petits trucs et conseils...) et **Pascal Robisson** (ONF), **Jean-Hervé Rouswal** et le **Conseil Général des Côtes d'Armor**, **Mr et Mme Merrer** (pour le loyer pas cher dans cette petite maison si sympa à l'orée de la forêt), les tellement sympathiques **agriculteurs et éleveurs** de l'Argoat (pour nous avoir permis d'accéder librement à leur terres et champs, que ce soit pour du tracking ou des sondages de buzuks), les **sociétés de chasse** de Loguivy-Plougras, Lohuec et la Chapelle Neuve (pour avoir nous avoir transmis les émetteurs récupérés à la chasse), le **Syndicat des Eaux** de Carhaix (pour l'antenne sur le château d'eau), **Météo France**.

- ✦ Les chercheurs et le personnel de la DER de l'ONCFS : à *Chizé* : **Hervé Lormée** (pour les discussions et le partage de la ligne internet !), **Guy Van Laere**, **Sylvie Forgeart**, **Hervé Bidault** et **Daniel Bertheau**. A *St Benoist* : **Elisabeth Bro** et **Philippe Granval** (pour les nombreuses discussions et relectures), **el' Bidou**, **Pierre Migot**, **François Reitz**, **François Lamarque**, **Pascale Ménard**, **Marie-Solange** et **Philippe Landry**, **Eveline Taran**, **Daniel Rapp**, **Michel Vallance**. *Et ailleurs...* **Matthieu Guillemain** (Yarglââ les relectures), **Jean-Luc Tesson**, **Michel Guénezan**, **Jérôme Letty**, **François Klein** et **Alain Caizergue**.

- ✦ Les chercheurs et le personnel du laboratoire d'Ecologie de l'UPMC : **Françoise Saunier**, **Monique Avnaim** et **Marie-Bernadette Tesson** (pour la gestion efficace de tous les problèmes administratifs compliqués d'une co-tutelle entre plusieurs organismes), **Thierry Boulonier** (pour la manip aux Shetlands et la NZ), **Manuel Massot**, **François Sarrazin**, **Etienne Danchin**.

- ✦ Les chercheurs et le personnel du CEBC : **Vincent Bretagnolle**, **Carole Attié**, **Henri Weimerskirch**, **Xavier Bonnet**, **Frédéric Lagarde**, **Christophe Guinet**, **Yves Cherel**, **Sylvie Houte**, **Thierry Micol**, **Samuel Alleaume**, **André Lacroix**, **Gérard Forestier**, **Guy Merlet**, **Noël** et **Nadine Guillon**, **Jacqueline**, **André Mariani**, **Evelyse Rouby**, **Martine Lacalle**, **Simone Cousson**, **Dominique Besson**, **Christophe Coiffé** et **Micheline Delouzillière**, **Jean-Jacques Ducamp**, **Jean-Luc Aucouturier**

- ✦ **Theunis Piersma** et **Claus Bech** pour avoir relu mes manuscrits, et **Phil Battley**, **Popko Wiersma**, **Susan Jenni-Eiermann**, **Bart Nolet**, **Marcel Klaassen** et **David Krentz** pour avoir échangé des informations utiles.

- ✦ Tous ceux qui font vivre cette base de Chizé, surtout le jeudi soir ! (en vrac) : **Lôran** (courage, bientôt tu écriras aussi les remerciement de ta thèse !), **RV, Sonia, Djé et François** (Musiques au cœur dans la grande cuisine), **Dapi, Marion** et le Gaou, **Pierron** le crooneur, **Mike** (salut les p'tits...), **Netche** ('on a bien rigolé !'), **Didididiane** et ses gateaux, **Muzo** (king of the didg), **Maryline, Aurélie, Agnès et Camille** les 4 jumelles, **Simon, Karine et Nounours, Yannus** (Vive les haricots rouges et les contrôles en slip à Kerguelen), **Céline et le Cha** (Los Pakistanos !), **Pascale et Joe l'Indien, Matt'coin, Gé, Dine, Sebastian** (roi du BBQ), **Maud, Daphné, Sandra, Fred, Papy et Béa** (la coche de loutre !), **Laurence, Johan et Pirlouit, Tim, Alex et Carole, Loic et Véro, Coraline, Stef, Greg, Sophie, Cécile, Frankie, Simon, Børge, Marian, Martine, Christine, Emile, Jenni** ('Whisky or Rhum ?'), **Eric, Jean-Yves, Jacky** (Mais non !), **Pierrick, Sue, Sarrrrrah, Benoit, Marc**, et les générations de **Vats**, sans oublier **Jean Pénel** et ses marsoins ('J'aime l'empire, celui de Napoléon').
- ✦ Pour leur soutien moral : **el'ti'Poiré, Beubeu et Caroline, Nadine et Sylvain, Fifi, Cécile et El Moukthar, Dasso, Yountch, Deudon, Guiporcham...**, **Nico, Albano**, sans oublier la 47^{ème} mission de Kerguelen (**Dam, Pop, Boris, Fatch, Vince, Titus, Joli-Papa, Patrick, Régis Captain Cavern, Anatole, Yann, Hélène, Jojo, Denis, Béla, Jean-Marc** et tous les autres...).
- ✦ Les principales intéressées (pourtant pas volontaires) : **les bécasses...** Pourvu que ce travail contribue à améliorer votre statut de conservation !
- ✦ Enfin, pour leur soutien sans faille, je remercie du fond du coeur **mes grands parents, mes parents**, mes sœurs **Claire et Marie**, mes beaux-frères **Thomas et Yannick, Amaël**, la grande famille Alary : **Gaston et Gi, Manue et Laurent, Hélène et Jean-Christophe, Pauline et Laurent, Frédo, tous les joyeux bambins**, et surtout **Sophie**, qui m'a bravement accompagné par tous les temps, pour toutes sortes de manip (marche forcée dans le froid de nuit, les mains dans la boue à la recherche de buzuks, prise de notes sous la pluie...). Merci de m'avoir toujours encouragé et d'avoir cru en moi (parfois plus que moi),

Je dédie cette thèse à mes parents et à Sophie

L'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage a financé cette thèse, tant au niveau de mon salaire qu'au niveau du matériel.

Sommaire

Avant-propos	8
I. Introduction générale	10
I.1. Modèle d'étude : la Bécasse des bois	11
I.1.1. Biologie de la Bécasse des bois	11
I.1.2. Statut et menaces pesant sur la Bécasse en Europe	17
I.2. Apports de l'écologie comportementale et de l'écophysiologie pour la conservation	22
I.2.1. Marquage individuel	22
I.2.2. Compromis et stratégies adaptatives	23
I.2.3. Contraintes chez les oiseaux en hiver : compromis entre alimentation et prédation	24
I.2.4. Réponses comportementales et stratégies d'hivernage	26
I.2.5. Modèles prédictifs basés sur le comportement	29
I.3. Problématique	31
II. Matériel et méthodes générales	34
II.1. Méthodes de capture et de radio-télémétrie	35
II.2. Sites d'étude	37
II.2.1. Forêt de Chizé	37
II.2.2. Forêt de Beffou	38
III. Contraintes énergétiques	42
III.1. Contexte	43
III.2. Article 1. Low levels of energy expenditures in a nocturnal, forest-dwelling wader, the Eurasian Woodcock <i>Scolopax rusticola</i>	46
III.2.1. Abstract	46
III.2.2. Introduction	46
III.2.3. Methods	48
III.2.4. Results	53
III.2.5. Discussion	56
III.3. Synthèse des principaux résultats	61
III.4. Compléments de résultats : capacités de jeûne	61

IV. Risques inhérents à la sélection de l'habitat	63
IV.1. Contexte	64
IV.2. Compléments méthodologiques concernant la sélection de l'habitat	65
IV.2.1. Sélection du macro-habitat	66
IV.2.2. Domaines vitaux	67
IV.2.3. Abondance des ressources alimentaires	68
IV.3. Article 2. Habitat selection of the Eurasian Woodcock in winter in relation to its main preys: the earthworms	69
IV.3.1. Abstract	69
IV.3.2. Introduction	70
IV.3.3. Materials and methods	72
IV.3.4. Results	79
IV.3.5. Discussion	83
IV.4. Article 3. Additive hunting effects on winter survival rates of Eurasian Woodcock in Western France	90
IV.4.1. Abstract	90
IV.4.2. Introduction	90
IV.4.3. Methods	92
IV.4.4. Results	95
IV.4.5. Discussion	98
IV.4.6. Appendix: population matrix model	102
IV.5. Synthèse des principaux résultats	104
IV.5.1. Sélection de l'habitat	104
IV.5.2. Risques de mortalité et survie	104
IV.6. Compléments de résultats : sélection de l'habitat en période de gel	105
V. Adaptations comportementales	106
V.1. Contexte	107
V.2. Article 4. Spatial use and movements by Eurasian woodcocks wintering in a mixed forest-agriculture landscape, in western France.	109
V.2.1. Abstract	109
V.2.2. Introduction	109
V.2.3. Methods	111
V.2.4. Results	116
V.2.5. Discussion	128

V.3. Article 5. Individual Activity rates in wintering Eurasian Woodcocks: do they reflect a trade-off between starvation and predation risks ? _____	134
V.3.1. Abstract _____	134
V.3.2. Introduction _____	134
V.3.3. Methods _____	136
V.3.4. Results _____	141
V.3.5. Discussion _____	148
V.4. Synthèse des principaux résultats _____	152
V.5. Compléments de résultats : comportement en période de gel et avant la migration	153
 VI. Discussion générale _____	 155
VI.1. Perspectives scientifiques _____	156
VI.1.1. Estimation du métabolisme par les hormones thyroïdiennes _____	156
VI.1.2. Métabolisme d'autres limicoles continentaux _____	157
VI.1.3. Estimation de la dépense énergétique journalière de la Bécasse en hiver _____	159
VI.1.4. Stratégies comportementales individuelles chez la Bécasse _____	164
VI.1.5. Modèles prédictifs basés sur le comportement _____	168
VI.2. Perspectives appliquées : réflexions pour une gestion durable des populations de bécasses _____	170
VI.2.1. Influence de la chasse sur la survie des populations _____	170
VI.2.2. Conservation et aménagements des habitats _____	173
VI.3. Conclusion _____	176
 VII. Bibliographie _____	 177
 VIII. Annexes _____	 197
VIII.1. Annexe 1: Low metabolic rates in the Stone-Curlew <i>Burhinus oedichnemus</i> , a nocturnal continental wader _____	198
VIII.1.1. Abstract _____	198
VIII.1.2. Introduction _____	198
VIII.1.3. Methods _____	199
VIII.1.4. Results _____	201
VIII.1.5. Discussion _____	202
VIII.1.6. Acknowledgements _____	204

VIII.2. Annexe 2 : Protocole utilisé pour la récolte de vers de terre et résultats détaillés _	205
VIII.2.1. Introduction _____	205
VIII.2.2. Methods _____	206
VIII.2.3. Results and discussion _____	210
VIII.3. Annexe 3 : Complément de cartes _____	216
VIII.4. Annexe 4 : Enregistrements d'activité _____	218
VIII.5. Annexe 5 : Résumés des communications orales _____	222
Liste des publications _____	225
Summary _____	227

Avant-propos

Cette thèse est centrée sur une espèce bien particulière : la Bécasse des Bois. Contrairement aux schémas maintenant classiques dans les thèses en écologie, mon but n'était pas d'approfondir une théorie déjà existante ni d'en découvrir une nouvelle, en utilisant pour ce faire un modèle d'étude adéquat. La problématique de ma thèse était au départ très appliquée. Il s'agissait d'élucider certains mécanismes de choix d'habitat et d'utilisation du milieu par une espèce très mal connue. Ce travail était d'autant plus urgent qu'il s'agit d'une espèce gibier dont la pression de chasse tend à augmenter à l'échelle de l'Europe. La thématique de ce travail entre donc dans le cadre de la Biologie de la Conservation. Cependant, il est rapidement apparu au vu des résultats qu'il était possible d'approfondir certains aspects comportementaux et d'utiliser le modèle Bécasse pour illustrer certaines théories de champs variés de la biologie : écologie comportementale et la théorie de l'approvisionnement optimal, écophysiologie, théorie de sélection de l'habitat. Malgré la diversité des questions abordées et des techniques employées pour y répondre, j'ai essayé d'instaurer une logique dans l'enchaînement des différents chapitres.

Afin de mieux répondre aux demandes des gestionnaires et de l'organisme financeur (l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), le plan de l'introduction générale suit un ordre différent de l'ordre académique habituel. En effet, comme c'est le modèle d'étude qui a déterminé les travaux et expériences de cette thèse, il m'a semblé logique de dresser d'abord un état des lieux des connaissances sur la Bécasse des bois pour mieux appréhender le niveau où se situe mon travail et les contraintes techniques liées à cette étude. Ensuite, j'ai fait une synthèse des liens existant entre la biologie de la conservation, l'écologie comportementale et l'éco-physiologie, pour mieux replacer mon travail dans un contexte général de recherche fondamentale. Enfin, dans le paragraphe problématique, j'ai expliqué la démarche générale de mon travail avec l'enchaînement des travaux.

Dans le contexte actuel de la recherche scientifique, il est demandé aux étudiants de valoriser leurs résultats par des articles scientifiques en anglais publiés dans des revues internationales. Cependant le temps passé à l'écriture de ces articles ne peut se faire qu'au détriment de celui passé à écrire le manuscrit de thèse. Il y a donc un compromis à trouver. Aussi j'ai préféré intégrer directement ces articles dans le texte du manuscrit où ils forment des sous-chapitres présentant les résultats, et détailler l'introduction et la conclusion en

français. Chacun des chapitres débute par une description en français du contexte et des méthodes utilisées. Après les articles en anglais, j'ai écrit une synthèse en français des principaux résultats, en les replaçant par rapport aux autres chapitres, et ajouté des résultats complémentaires n'ayant pas trouvé de place dans les articles. Du fait de la durée importante du travail de terrain (plus d'un an au total) et de sa répartition (sur trois hivers), il était difficile de publier des articles au cours des trois premières années de thèse car toutes les données n'étaient pas encore récoltées. En conséquence, les articles ont tous été rédigés lors de la quatrième année de thèse et ne sont donc pas encore publiés. Ils en sont au stade de la soumission aux revues ou en préparation.

Enfin, ce travail a pour ambition de répondre aux exigences scientifiques d'une thèse de doctorat, mais s'adresse également aux gestionnaires de la faune sauvage. Certaines sections concernant des méthodes de récolte de données sur le terrain et des méthodes d'analyse de ces données sont donc décrites en détail.

I. Introduction générale



photo O. Duriez

I.1. Modèle d'étude : la Bécasse des bois

Ce chapitre est une synthèse de plusieurs ouvrages et articles de référence sur la Bécasse des bois : (Cramp & Simmons 1983a ; Fadat 1995 ; Ferrand & Gossmann 1995). Pour ne pas surcharger le texte avec des références redondantes, je ne citerai pas ces références de base.

I.1.1. Biologie de la Bécasse des bois

I.1.1.1. Systématique et aire de répartition

La Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* Linné, 1758) est un limicole appartenant à l'ordre des Charadriiformes et à la famille des Scolopacidae, dont la sous-famille des Scolopacinae est un des seuls taxons strictement forestiers toute l'année. Le genre *Scolopax* comprend sept espèces morphologiquement proches à travers le monde. Les Bécasses d'Indonésie *S. saturata*, d'Anami *S. mira*, des Célèbes *S. celebensis*, des Moluques *S. rochussenii* et de Bukidnon *S. bukidnonensis* ont des aires limitées à certaines îles de l'Est Asiatique. La Bécasse d'Amérique *S. minor* vit dans l'Est du continent Nord-Américain. La Bécasse des bois *S. rusticola* a la plus vaste aire de répartition qui s'étend de l'Ouest de l'Europe jusqu'à l'Extrême Est de la Russie et du Japon. Elle niche dans les régions tempérées et subarctiques et hiverne plus au sud, jusque l'Afrique du Nord, le Moyen Orient, l'Inde et l'Asie du Sud-Est (Fig. I.1).

En Europe, la Bécasse des bois est présente dans tous les pays, excepté l'Islande, et elle est essentiellement migratrice. Les pays de l'Est et du Nord (Allemagne, Pologne, Tchéquie, Slovaquie, Russie, Biélorussie, Ukraine, Pays Baltes, Finlande, Norvège, Suède) accueillent principalement des oiseaux nicheurs en été (Fig. I.1). Les pays du pourtour Méditerranéen (Péninsule Ibérique, Italie, Balkans, Grèce, Turquie, Proche Orient et jusque l'Afrique du Nord) accueillent surtout des oiseaux hivernants. Entre ces deux aires, les pays tempérés (Iles Britanniques, France, Nord de l'Espagne, Suisse, Nord de l'Italie et jusque la Turquie) accueillent des oiseaux toute l'année, en nidification et en hivernage.

Fig I.1 : aire de répartition de la Bécasse des bois en Europe (d'après Snow & Perrins 1998) (en jaune : zone de reproduction stricte ; en bleu : aire d'hivernage stricte ; en vert : zone mixte de reproduction et hivernage)

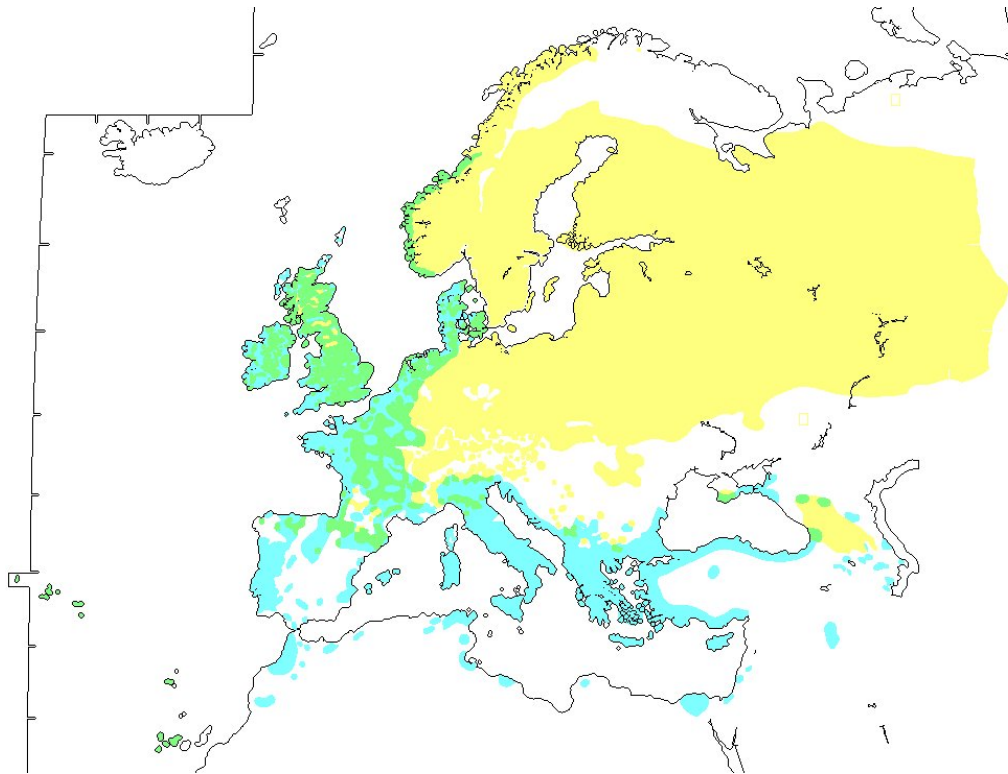
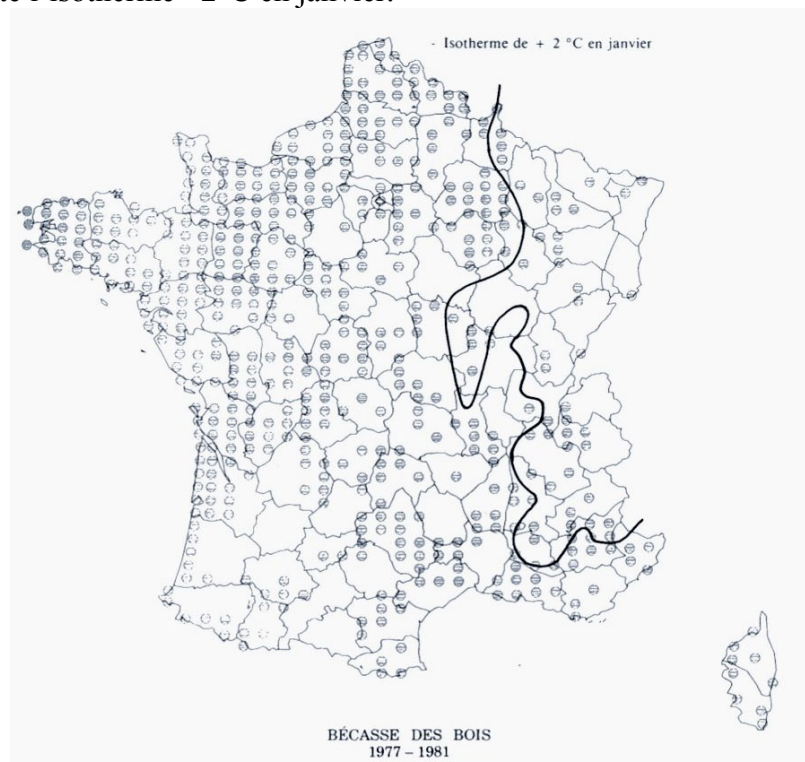


Fig. I.2 : Répartition hivernale de la Bécasse des bois en France (d'après Fadat 1991). La ligne noire représente l'isotherme +2°C en janvier.



En France, la Bécasse des bois niche principalement dans les forêts des plaines du Centre et de l'Est de la France (Bassin Parisien, Champagne, Lorraine, Alsace) ainsi que dans les régions montagneuses (Massif Central, Alpes, Pyrénées) (Ferrand 1995). En hiver, la Bécasse est répartie partout en France mais elle est particulièrement abondante le long des côtes de la Manche et de l'Atlantique (Fig. I.2 ; Fadat 1991).

I.1.1.2. Description

La Bécasse des bois est un oiseau trapu, court sur pattes (Fig. I.3). Sa taille est voisine de celle de la perdrix (masse 300-350 g). Elle mesure 35-38 cm de longueur avec un long bec distinctif de 6,5 à 8 cm. Ses ailes sont larges, arrondies et d'une envergure de 56-65 cm. Le plumage est un mélange de teintes brunes, rousses, grises, noires et blanches. L'homochromie avec le sol forestier est parfaite. Ses yeux situés sur le haut du crâne, lui procurent un champ de vision de 360°. Il n'y pas de dimorphisme sexuel et aucun critère extérieur ne permet de distinguer les sexes. La Bécasse est un oiseau solitaire et très discret, en dehors du vol nuptial du mâle. Dérangée ou inquiète, elle reste tapie au sol, immobile, misant sur son mimétisme, et ne s'envole qu'au dernier moment.

I.1.1.3. Régime alimentaire

Le bec de la Bécasse est adapté à sa nourriture principale : les vers de terre (Lumbricidae). Le bec, très long et droit pour s'enfoncer aisément dans le sol, est doté de cellules sensorielles regroupées dans les corpuscules de Herbst qui lui permettent de repérer ses proies au toucher. La mandibule supérieure, flexible dans le tiers distal, agit comme une pince pour saisir le ver (Fig. I.4).

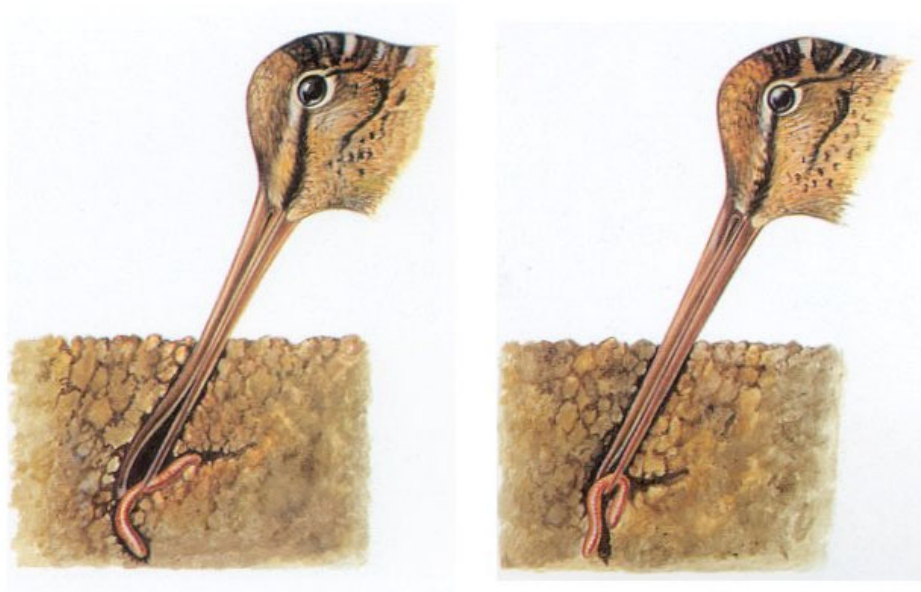
Chez les bécasses hivernant en France, les lombriciens sont présents dans 99 % des estomacs étudiés (Granval 1988b). Les autres taxons représentés sont les insectes adultes (Coléoptères et Dermaptères) et les larves (Coléoptères, Elatérédés et Diptères), les Myriapodes et les Cloportes. Les vers de terre représentent 53 % des proies capturées en journée mais ils apportent 88 % de l'énergie totale contenue dans l'ensemble des proies (Granval 1987). Les vers de terre constituent donc bien l'essentiel de l'alimentation de la Bécasse en hiver, mais l'oiseau se révèle être opportuniste s'il trouve d'autres proies abondantes comme des insectes. Le régime alimentaire dépend aussi de la localité. Les Lombriciens sont présents dans le régime des bécasses partout en France mais les larves d'Elatérédés et les Myriapodes sont surtout présents en zone méditerranéenne et les larves de Diptères et des Forficules dans l'Ouest de la France (Granval 1988a). La saison influe aussi car les insectes sont plus nombreux au début de l'automne. Au printemps et en été, la Bécasse se nourrit surtout de jour en forêt. En

automne et en hiver, elle se nourrit surtout la nuit dans les milieux ouverts tels que les prairies.

Fig. I.3 : Bécasse des bois (dessin © Jonsson 1994).



Fig. I.4 : mouvements du bec formant une pince pour saisir les vers de terre (d'après Ferrand & Gossmann 1995).



I.1.1.4. Reproduction

La saison de reproduction commence dès la fin de l'hiver. Dans les pays au climat clément comme la France, elle peut commencer en février, avec un maximum de pontes observé vers la fin-mars, et s'étale jusqu'à fin juillet. Plus à l'Est et au Nord, et en altitude, le pic de ponte est retardé et suit la fin des gelées, ainsi la reproduction ne commence-t-elle guère avant fin avril en Russie et en Finlande.

Le biotope de nidification est la forêt caducifoliée ou mixte. Pendant toute la saison de reproduction, le mâle exécute un ballet aérien crépusculaire particulier, la croule, qui consiste en un vol lent, accompagné de cris, au-dessus des zones relativement dégagées de la forêt (clairières, plantations récentes). Un nid sommaire constitué de feuilles mortes est construit sur un sol sec mais toujours à proximité d'une zone au sol relativement humide et mou pour l'alimentation des poussins. La ponte est constituée de 4 œufs. La femelle assure seule la couvaison, qui dure 22 jours, et l'élevage des jeunes, qui dure entre 15 et 20 jours. Les poussins sont nidifuges et sont nourris par la mère dans un premier temps. Les bécasses femelles sont matures et commencent à se reproduire à un an. La longévité maximale connue est de 12 ans.

I.1.1.5. Migrations et hivernage

Bien que certaines populations soient sédentaires, la Bécasse est avant tout un oiseau migrateur. En préparation à la migration post-nuptiale, la mue du plumage s'effectue de la fin juillet à la fin septembre. La mue est bloquée dès le départ en migration. Les adultes ont le temps de muer toutes leurs plumes avant la migration. Par contre, chez les juvéniles, les plumes de couverture ne sont pas nécessairement muées en totalité et les rémiges primaires ne sont pas muées. Cette différence de mue permet une distinction des jeunes et des adultes en hiver sur différents critères de plumage des ailes (Fig. I.5).

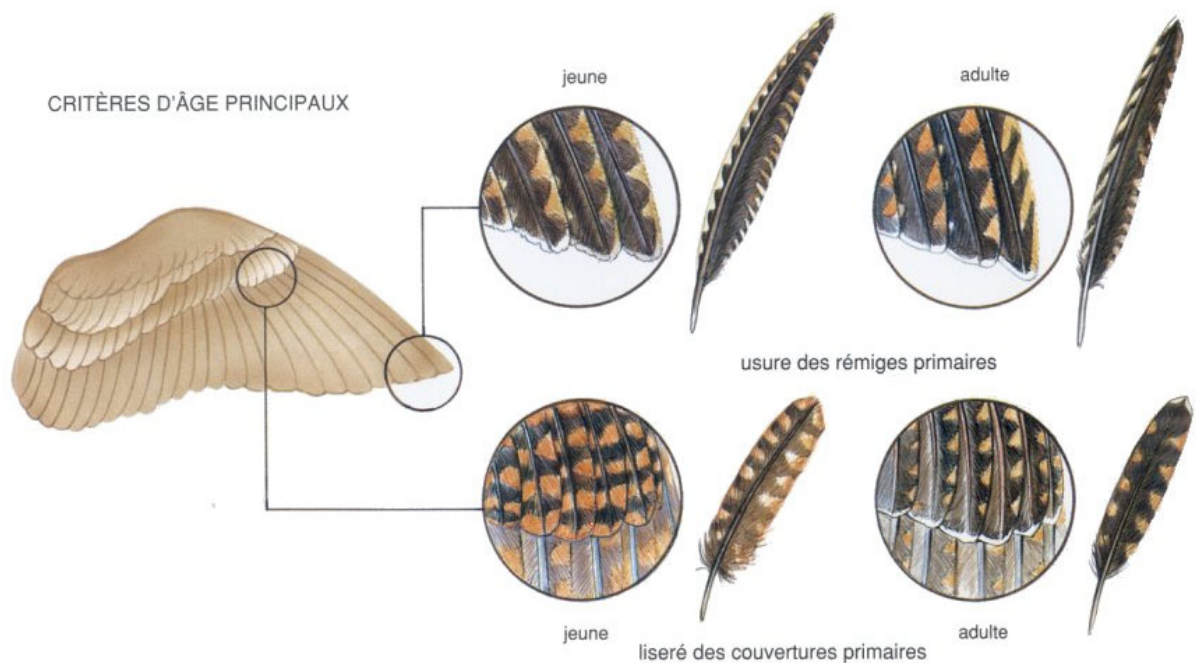
Le phénomène migratoire chez la Bécasse est complexe. La nécessité du départ en migration est liée à l'accessibilité des ressources alimentaires en hiver. Les populations de montagne, d'Europe du Nord et de l'Est, où l'hiver est enneigé et rigoureux, sont obligées d'effectuer de longues migrations. En Europe centrale et moyenne montagne, l'espèce est considérée comme moyen migrateur. Enfin, dans les pays tempérés d'Europe de l'Ouest, les bécasses ne se déplacent quasiment pas, tout au plus gagnent-elles les régions littorales en début d'hiver ou par vague de froid. Un phénomène de migration à "saute-mouton" est observé. Plus l'origine des bécasses est nordique ou orientale, plus leur aire d'hivernage s'étend vers le sud et l'ouest. La limite de l'aire d'hivernage des populations russes ou finlandaises dépasse celle des populations originaires d'Europe moyenne.

L'aire d'hivernage de la Bécasse en Europe est étroite et la majorité des oiseaux du continent se concentre dans les Iles britanniques, le littoral Manche-Atlantique et le pourtour Méditerranéen. En France, les principales aires d'hivernage sont les régions côtières de la Manche et de la Mer du Nord, la Bretagne, l'Aquitaine et les régions forestières méditerranéennes. A la mi-décembre, la majorité des bécasses est fixée à son site d'hivernage. Elles y seront fidèles tout au long de la saison et même durant les saisons à venir, à moins d'être délogées par une vague de froid (Hoodless & Coulson 1994 ; Gossmann & Ferrand 2000 ; Hoodless 2002).

Le rythme de vie de la Bécasse en hivernage s'inverse. Avec une durée des nuits supérieure à celle des jours, la Bécasse devient davantage nocturne. Elle semble peu active la journée en milieu boisé mais à la tombée de la nuit, elle en sort et gagne des milieux ouverts où elle s'alimente. Le vol crépusculaire, rapide et direct, entre les remises diurnes et nocturnes s'appelle la passée.

La migration pré-nuptiale commence dès le mois de février et surtout en mars. Les bécasses semblent suivre le front froid pour s'installer sur les sites de reproduction dès que les conditions d'alimentation sont correctes, c'est-à-dire dès que le sol est dégelé.

Fig. I.5 : différenciation des jeunes et adultes par le plumage de l'aile (d'après Ferrand & Gossmann 1995).



I.1.2. Statut et menaces pesant sur la Bécasse en Europe

I.1.2.1. Chasse et dérangement

La Bécasse est un gibier très prisé par les chasseurs. En Europe, le prélèvement cynégétique est de l'ordre de 3 à 4 millions d'individus par an. 93 % des prélèvements ont lieu en France, en Italie et en Grèce. Lors de la saison de chasse 1998-99, environ 1,17 million de bécasses ont été tuées en France, soit entre 30 et 40 % du tableau européen (Ferrand & Gossmann 2000b). La chasse à la Bécasse se pratique en général en solitaire, à l'aide d'un ou plusieurs chiens dits " d'arrêt " qui ont pour rôle de repérer l'oiseau au sol. En France, la saison de chasse commence en octobre et se termine actuellement le 20 février. La Bécasse est chassée dans la majorité des pays qu'elle traverse au cours de ses migrations automnales. Dans une dizaine de pays d'Europe de l'Est, la Bécasse est aussi chassée au printemps (lorsque les mâles croulent) et on estime à 200 000 les mâles tués à la croule tous les ans en Russie. La Bécasse est donc chassée 9 mois sur 12 en Europe.

L'influence du dérangement sur le comportement de la Bécasse a été peu documenté. Toutefois, il est connu qu'une nichée découverte par des bûcherons ou des ramasseurs de champignons est souvent abandonnée par la femelle (Ferrand & Gossmann 1995). Estopey (2001a) cite le dérangement par une fréquentation excessive en période de reproduction comme une des causes probables du déclin des effectifs nicheurs dans un massif forestier proche de Lausanne.

I.1.2.2. Perte et détérioration des habitats

Les trois types de milieux fréquentés par la Bécasse aux différentes périodes de son cycle de vie subissent des menaces diverses. Les forêts mixtes et boréales qui accueillent la Bécasse en période de reproduction sont de plus en plus exploitées, notamment en Finlande et en Russie (Strakhov *et al.* 1996). Même si les jeunes stades de forêt sont appréciés par la Bécasse, les coupes à blanc pratiquées lui sont en général néfastes, de par l'importante érosion des sols et le retard de la régénération naturelle. Les pluies acides détériorent la qualité des humus, notamment de type mull, car l'activité des vers de terre, sensibles à l'acidité du sol, y est alors réduite.

La surface des forêts d'Europe de l'Ouest, accueillant les plus gros contingents de bécasses en hiver, est globalement en augmentation (Sondag 2003). Toutefois, du fait des nombreuses plantations de résineux depuis les années 1950, ces forêts contiennent une plus grande proportion de conifères qu'autrefois, qui sont en général peu attractifs pour la Bécasse

(Colombet *et al.* 1996). Les pratiques forestières changent également, avec l'abandon des taillis pour les futaies régulières.

La situation des prairies est plus préoccupante car beaucoup de ces habitats ont été convertis en cultures depuis les années 1950 (Pain & Pienkowski 1997 ; Wakeham-Dawson & Smith 2000). Entre 1975 et 1995, 12 % des prairies naturelles et pâtures ont disparu dans neuf pays de la Communauté Européenne (Poiret 2003). Le remplacement de l'élevage en prairie par l'élevage hors-sol et l'utilisation généralisée des engrais azotés, en permettant de transformer les terres traditionnellement les moins fertiles, ont amené les agriculteurs à convertir ces anciennes prairies en cultures ou en forêts (Potter 1997 ; Vickery *et al.* 2001). En Bretagne, zone d'hivernage d'importance majeure pour la Bécasse, alors que la production de viande bovine a augmenté de 47 % entre 1966 et 1996, la surface des prairies naturelles (toujours en herbe) a diminué de 53 % dans le même temps, alors que les surfaces en maïs fourrage sont passées de la quasi-absence à 20 % de la Surface Agricole Utile (Prat *et al.* 1999).

I.1.2.3. Accidents climatiques

La Bécasse des bois est relativement sensible aux aléas climatiques du fait de son mode d'alimentation qui lui impose de pouvoir sonder le sol pour rechercher des vers de terre. Or quand le sol est trop dur, par le fait d'une sécheresse ou du gel, la Bécasse ne peut s'alimenter. Les sécheresses, particulièrement néfastes aux poussins ne pouvant pas encore voler pour rejoindre des zones plus humides, peuvent réduire le succès reproducteur certaines saisons (S. Fokin, comm. pers.). Lors des vagues de froid, les bécasses ont tendance à jeûner plusieurs jours en attendant des conditions plus clémentes (Boos 2000). Si le froid perdure, beaucoup d'oiseaux quittent leur quartier d'hivernage à la recherche de régions moins exposées, notamment sur le littoral (Gossmann & Ferrand 2000). Il arrive que des vagues de froid provoquent une mortalité massive de bécasses, très amaigries par plusieurs jours de jeûne (Robin *et al.* 1999). Tavecchia *et al.* (2002) ont trouvé un effet significatif de la température et des précipitations hivernales sur les taux de survie des bécasses hivernant en France.

I.1.2.4. Statut et tendances démographiques

Le statut de la Bécasse en Europe n'est pas clairement défini. La taille de la population européenne est très difficile à estimer en raison de la discrétion de l'espèce et de sa vaste aire de distribution. Heath *et al.* (2000) considèrent le statut de la Bécasse comme « vulnérable en hiver » et donne une estimation minimale de 2,2 millions de bécasses hivernantes en Europe (ce qui représente le nombre d'oiseaux tués à la chasse) et une fourchette de population reproductrice entre 1,5 et 11 millions d'individus. Une publication plus récente de Wetlands Inter-

national (2002) estime la population européenne à 15 millions d'individus au minimum et considère que la tendance est stable. Toutefois, comme aucun suivi n'est effectué dans de nombreux pays de l'aire de reproduction et/ou d'hivernage, il est plus raisonnable d'affirmer que la taille de la population européenne ne peut pas être estimée de nos jours (Ferrand & Gossmann 2001).

Pourtant, même sans connaître le nombre exact d'individus, il est possible d'estimer des tendances de population. En période de reproduction, les comptages de mâles à la croule (le seul comportement de la Bécasse qui soit "démonstratif") sur des sites tirés au hasard et sur plusieurs années est un bon indicateur des variations de l'effectif nicheur (Ferrand 1993). A l'heure actuelle, cette méthode n'est appliquée qu'en France et en Suisse, depuis le début des années 1990 (Ferrand & Gossmann 2000a ; Estopey 2001b ; Mulhauser 2001). En France, l'indice de croule est demeuré stable jusqu'en 1999 (Ferrand & Gossmann 2000a), mais une légère tendance à la décroissance est observée depuis l'été 2000 (Y. Ferrand, comm. pers.). En Suisse, une tendance à la décroissance semble se dessiner depuis 1995 (Estopey 2001b). Cependant, le suivi des effectifs nicheurs français et suisses ne peut pas être représentatif de l'espèce entière car ces pays n'abritent qu'une faible partie de la population nicheuse. Ce type de suivi est à présent en voie d'extension au reste de l'aire de reproduction de l'espèce (en Russie depuis 1999 et en Grande-Bretagne depuis 2003) (Gossmann *et al.* 2000 ; Iljinsky *et al.* 2000). D'après d'autres suivis de populations d'oiseaux, non-spécifiques à la Bécasse (les équivalents européens des protocoles de points d'écoute pour le Suivi Temporel des Oiseaux Communs en France ; Julliard & Jiguet 2002), les effectifs reproducteurs sont considérés comme déclinants en Grande-Bretagne, et des tendances contradictoires sont trouvées en Allemagne (Ferrand & Gossmann 2001).

Une autre méthode pour déterminer des tendances de population fait appel aux indices cynégétiques d'abondance (ICA) et à l'analyse du ratio jeunes / adultes prélevés à la chasse, pour estimer le succès reproducteur sur le long terme (Fadat 1987). Une comparaison inter-annuelle de ce ratio permet de déceler les grandes tendances démographiques : une baisse de l'âge-ratio jeunes / adultes lors d'une saison reflétant une mauvaise saison de reproduction. La tendance des effectifs hivernants en France serait à la baisse depuis le début des années 1980 (Fadat 1999), mais cette méthode, dépendant beaucoup de la pression de chasse, est relativement biaisée. Les données du réseau de baguage de bécasses de l'ONCFS, notamment le ratio jeunes / adultes et le nombre de contacts visuels par sortie (indices d'abondance nocturne IAN) peuvent aussi servir à déterminer des tendances de population qui seraient moins biaisées que les ICA car l'effort de prospection est connu. Les IAN fluctuent beaucoup d'une

année sur l'autre mais aucune tendance de population ne se dégage. Ce réseau de bagueurs, mis en place en 1984 en France, permet le baguage d'environ 3000 bécasses tous les hivers en France actuellement et est en voie d'extension dans d'autres pays d'Europe, notamment la Russie depuis 1991 (Gossmann *et al.* 2000).

Une troisième manière d'appréhender la dynamique des populations de bécasses est l'analyse des taux de survie à partir des suivis d'individus bagués. Les taux de survie ont été estimés à 0,47 pour les jeunes (moins d'un an) et 0,58 pour les adultes en Grande-Bretagne (Hoodless & Coulson 1994). En revanche, les taux de survie calculés à partir des reprises de bécasses baguées en hiver en France sont bien inférieurs (0,34 pour les jeunes et 0,44 pour les adultes, avec une espérance de vie moyenne de 1,25 années ; Tavecchia *et al.* 2002). Ces faibles taux de survie pourraient être un signe précurseur d'un déclin des populations, comme constaté chez la Bécasse d'Amérique depuis plusieurs décennies (Krementz *et al.* 1994 ; Krementz & Berdeen 1997 ; Pace 2000). La différence importante de survie entre la France et la Grande-Bretagne est probablement due à la pression de chasse bien supérieure en France (voir § suivant). Il est à noter que ces taux de survie n'ont été calculés que sur la base d'oiseaux tués à la chasse, et ne donnent donc une estimation valide que pour la partie chassée de la population de bécasses. Compte-tenu de la fidélité au territoire d'hivernage, la partie non-chassée échappe à la récolte d'information.

I.1.2.5. Mesures de gestion et conservation

Les seules mesures de conservation de la Bécasse des bois existant à l'heure actuelle concernent la chasse. La première mesure a été l'interdiction de la chasse à la croule au printemps dans tous les pays de l'Union Européenne, en respect de la Directive 79-409 dite « Oiseaux ». La chasse a été complètement interdite dans six pays européens et la période de chasse a été diminuée dans huit autres pays. Un prélèvement maximal autorisé (PMA) est en vigueur dans sept pays européens et dans plusieurs régions de France et d'Espagne. Toutefois, ce PMA est toujours fixé arbitrairement (par exemple 3 bécasses par jour et 50 par saison et par chasseur en Bretagne) et ne tient pas compte des aléas climatiques qui peuvent affecter le succès reproducteur ou la mortalité. Du reste, aucune estimation fiable du succès reproducteur n'est disponible à ce jour.

Les réserves spécialement destinées à la Bécasse sont extrêmement rares (seulement 3 en France actuellement, toutes en Bretagne : ce sont les forêts de Pont-Calleck, Pleumeur-Bodou et Beffou). Les bécasses sont également protégées dans le réseau de parcs nationaux et réserves naturelles, ainsi que dans les réserves de chasse des ACCA. En outre, les grands massifs

forestiers de l'Est de la France, essentiellement consacrés à la chasse au grand gibier, constituent des zones de protection pour l'espèce. Les réserves sont cependant efficaces pour la protection de l'espèce et Fadat (1995) cite l'exemple de la forêt de Fréau (Finistère) où, après plusieurs années en réserve, la proportion de bécasses adultes tuées à la chasse (une fois celle-ci de nouveau autorisée) était remarquablement élevée. Mais jusqu'à présent, les gestionnaires ne se sont contentés que de limiter la chasse et n'ont pas effectué d'aménagements spécifiques. De plus, toutes les réserves existantes ne protègent que le milieu forestier, et non le milieu agricole environnant, et notamment les prairies où les bécasses passent la moitié de leur temps en hiver.

L'état des connaissances et les mesures de conservation de la Bécasse des bois sont classiques et communs à beaucoup d'autres espèces exploitées. La protection de l'espèce ne peut être que partielle étant donné la méconnaissance de son écologie. Pourtant des exemples récents, utilisant des approches tirées entre autres de l'écologie comportementale et de l'écophysiologie, ont permis une compréhension plus fine des habitudes des espèces, et de ce fait, une meilleure protection et gestion. Par exemple, la connaissance des systèmes sociaux et de la dynamique des populations chez le Chevreuil *Capreolus capreolus* a permis une gestion différenciée en maintenant la chasse ciblée sur les femelles si l'objectif est de réduire les populations, ou sur les mâles si l'objectif est d'augmenter les populations (Andersen *et al.* 1998). De même, la connaissance des différences individuelles dans l'efficacité alimentaire, des interactions sociales et de l'utilisation de l'habitat chez les Huîtriers pies *Haematopus ostralegus* a permis de bâtir des modèles prédisant l'impact des changements d'habitats sur les populations (Goss-Custard 1996). C'est le genre d'approche que je vais développer au cours de ce travail de thèse afin de proposer de nouvelles mesures pour une gestion durable des populations de bécasses hivernant en France.

I.2. Apports de l'écologie comportementale et de l'écophysiologie pour la conservation

Nous avons vu précédemment que les lacunes dans les connaissances de la biologie de la Bécasse en hiver allaient nécessiter l'intégration de plusieurs disciplines. Dans ce chapitre, je vais développer les liens existant entre la biologie de la conservation, l'écologie comportementale et l'écophysiologie. Les apports de l'écologie comportementale sont récents mais relativement nombreux et concernent des théories aussi variées que la théorie d'histoire de vie, les mécanismes de dispersion, les analyses de viabilité de populations, la sélection sexuelle, la théorie de l'approvisionnement optimal (revue dans Caro 1998 et Gosling & Sutherland 2000). Le sujet étant vaste, je vais me restreindre ici aux stratégies d'hivernage chez les oiseaux migrants.

Le principal apport de l'écologie comportementale est une approche quantitative et évolutive à l'histoire naturelle des espèces. L'écologie comportementale s'intéresse davantage au « Pourquoi ? » du comportement plutôt qu'au « Comment ? » (Tinbergen 1963), et se différencie de ce fait de l'éthologie classique et de la neuro-éthologie. L'autre avancée décisive de l'écologie comportementale, c'est de se placer au niveau de l'individu et non plus de la population. En effet, ce sont les individus qui, par leurs comportements et leurs prises de décision, sont soumis à la sélection naturelle, en parvenant ou non à transmettre leurs gènes (Krebs & Davies 1997a).

I.2.1. Marquage individuel

L'écologie comportementale s'intéresse à la signification adaptative des variations individuelles de comportement, de morphologie ou de physiologie. Les chercheurs se sont alors intéressés à tous les moyens possibles pour identifier les individus des populations étudiées (McGregor & Peake 1998). L'identification des individus peut être réalisée par des marques distinctives individuelles visuelles (par exemple les marques sur les ailerons d'orques (Guinet 1988), sur les têtes des mâles d'outardes (Arroyo & Bretagnolle 1999)) ou auditives (par exemple les chants des butors ; Guilbert *et al.* 1994). Cependant pour beaucoup d'espèces, les individus ne sont pas reconnaissables facilement par l'œil humain et les chercheurs sont alors obligés de recourir à des marquages qui peuvent être des mutilations (doigts sectionnés de crapauds ; Stonehouse 1978) ou des objets posés sur l'animal (colliers numérotés chez les chevreuils (Boutin *et al.* 1990), bagues numérotées chez les oiseaux (Wernham *et al.* 2002)). Sur des espèces cryptiques ou à large rayon d'action, la technologie vient au secours des cher-

cheurs grâce à des émetteurs miniaturisés, permettant un repérage par des ondes radio ou par satellite (Kenward 2001).

En terme de conservation, McGregor & Peake (1998) citent trois raisons principales pour utiliser des marquages individuels. La première raison est le comptage précis des populations menacées, ou au moins une validation des méthodes pour estimer correctement ces populations (par exemple, l'identification sonore des mâles de bécasses à la croule a été utile pour déterminer une méthode fiable d'estimation de population ; Ferrand 1989). La deuxième raison est le suivi de l'histoire de la vie de chaque individu, qui pourra être utilisé dans des modèles démographiques de capture-marquage-recapture (Lebreton *et al.* 1992) et/ou des modèles basés sur le comportement (Goss-Custard *et al.* 1995a ; 1995b) en vue de prédire les réponses des populations face aux changements du milieu (voir § I.2.5.). La troisième raison est la détermination de stratégies individuelles au sein de la même population, dont les conséquences peuvent être que tous les individus ne sont pas soumis aux mêmes risques.

I.2.2. Compromis et stratégies adaptatives

Tous les animaux sont obligés de faire de compromis adaptatifs dans chaque activité et entre les activités. De nombreux travaux ont montré que les réponses à ces compromis suivaient les règles d'optimisation, dérivées de concepts économiques et appliquées à l'écologie pour la première fois par MacArthur & Pianka (1966). L'utilisation des modèles d'optimalité était argumentée par le fait que la sélection naturelle favorise les organismes qui assureront la meilleure propagation de leurs gènes pour les générations futures. Le comportement contribue clairement à ces buts ultimes. Les modèles d'optimalité reposent sur trois composantes : 1. une supposition à propos des choix que doit faire l'animal (par exemple le type de proie) ; 2. une supposition de ce qui doit être maximisé (par exemple le taux de gain d'énergie) ; et 3. une supposition des contraintes (par exemple la taille de la bouche ou la vitesse de recherche) (Krebs & Davies 1997b). Ces concepts d'optimalité ainsi que la théorie des jeux ont été intégrés plus tard par Maynard Smith (1982) dans sa définition des stratégies évolutivement stables (*'Evolutionary Stable Strategies'*, ESS). Une stratégie est une ESS si, quand elle est adoptée par la plupart des membres d'une population, elle ne peut pas être remplacée par une quelconque autre stratégie alternative rare. Cette idée a eu une grande influence dans la compréhension des problèmes de communication, systèmes d'appariement, coopération et conflits entre groupes (revue dans Krebs & Davies 1997a). Les concepts d'optimalité ont été appliqués dans de nombreux travaux concernant les stratégies d'hivernage chez les oiseaux, que nous allons détailler à présent.

I.2.3. Contraintes chez les oiseaux en hiver : compromis entre alimentation et prédation

L'hiver est une saison difficile pour la survie d'homéothermes comme les oiseaux. Aux basses températures, induisant un surcoût à la thermorégulation, s'ajoutent des événements climatiques imprévisibles (Biebach 1996). Le métabolisme élevé des oiseaux implique une consommation d'énergie continue et donc un apport continu de nourriture, qui dans le même temps se raréfie ou devient inaccessible (sous la neige). Enfin, pour les oiseaux diurnes (la majorité des espèces), l'hiver s'accompagne d'une réduction de la durée du jour, donc du temps d'alimentation disponible. Pour survivre à de telles conditions, les oiseaux ont adopté différentes stratégies d'hivernage. Certaines espèces sédentaires se sont adaptées pour passer l'hiver en restant sur place, alors que d'autres ont développé des comportements migratoires pour échapper à ces conditions et se rapprocher de l'équateur, où la nourriture est plus facile à trouver et/ou le coût de la thermorégulation est réduit. Mais la migration implique d'autres contraintes (adaptations au vol de longue durée, conditions climatiques, chronologie des migrations ; Berthold 1993 ; Piersma 1994) que je ne détaillerai pas ici.

Les réserves énergétiques jouent un rôle central dans l'hivernage. Elles sont le plus souvent corporelles, et stockées sous forme de graisse (Blem 1990). Toutefois certains oiseaux comme des mésanges préfèrent cacher de la nourriture et la retrouver en temps voulu plutôt que de stocker de la graisse (McNamara *et al.* 1990 ; Hurly 1992). Car stocker de la graisse être une contrainte, particulièrement vis-à-vis de la prédation. Ce compromis entre le risque de mourir de faim et le risque de prédation (*'starvation-predation trade-off'*) a été beaucoup étudié par les écologues du comportement et les éco-physiologistes, tant au niveau théorique, grâce notamment à la programmation stochastique dynamique, qu'au niveau expérimental (Lima 1986 ; Lima & Dill 1990 ; Ludwig & Rowe 1990 ; Cuthill & Houston 1997 ; Pravosudov & Grubb 1997 ; Houston & McNamara 1999). Le bénéfice de stocker des réserves est une sécurité vis-à-vis d'une impossibilité temporaire de s'alimenter (comme un brusque changement de temps) afin de laisser un peu de temps à l'individu pour trouver une nouvelle source de nourriture. Le stockage de graisse est même une nécessité chez certains passereaux dont la capacité à survivre à chaque nuit d'hiver dépend de la quantité de graisse, stockée la veille, qu'il pourra utiliser en compensation des pertes énergétiques dues à la thermorégulation (Houston & McNamara 1993 ; Bednekoff & Houston 1994 ; McNamara *et al.* 1994 ; Cuthill *et al.* 2000 ; Gosler 2002). En règle générale, les oiseaux ont tendance à augmenter leurs réserves si l'abondance des ressources tend à devenir imprévisible (Ekman & Hake 1990 ; Bednekoff *et al.* 1994). L'augmentation des réserves en cas d'imprévisibilité des ressources

a également été trouvée au niveau inter-spécifique chez les espèces se nourrissant au sol (dont la nourriture devient inaccessible en cas de neige) par rapport à celles se nourrissant dans les arbres, ou chez les espèces hivernant à de plus hautes latitudes, donc davantage soumises aux chutes de neige (Rogers 1987 ; Rogers & Smith 1993). A l'inverse, une diminution expérimentale du niveau des réserves énergétiques induit une augmentation de l'activité alimentaire et une diminution des chants pour compenser les pertes énergétiques et minimiser le risque de mortalité par prédation et inanition (Godfrey & Bryant 2000). Etant donnée l'importance des réserves lipidiques pour la survie en hiver, les oiseaux ont développé des stratégies pour les économiser. Comme pour une maison, ces économies d'énergie peuvent provenir d'une meilleure isolation thermique du plumage (par gonflement des plumes emprisonnant plus d'air par exemple), et/ou une baisse du métabolisme, donc de la quantité de carburant utilisé (par exemple les colibris entrent en torpeur nocturne dans l'attente de la journée suivante (Biebach 1996)). Le comportement peut aussi aider à faire des économies d'énergie, avec la recherche de micro-habitats où les pertes de chaleur sont moindres. Ainsi, Thompson & Fritzell (1988a) ont montré que les Gélinites huppées *Bonasia umbellus* pouvaient réduire significativement leurs pertes de chaleur en recherchant des sites de reposoirs abrités du vent, comme les forêts de conifères. De même les pertes de chaleurs sont réduites chez des oiseaux qui se tiennent serrés en bandes par rapport à des individus isolés (Wiersma & Piersma 1994).

Le principal coût à stocker des réserves est l'excès de poids résultant, qui peut affecter les déplacements, et notamment rendre le vol encore plus coûteux (Taylor *et al.* 1982 ; Norberg 1996). La conséquence d'une augmentation de poids est la diminution de l'efficacité de la recherche alimentaire (surtout chez des espèces chassant activement comme les rapaces), et/ou l'augmentation de la vulnérabilité aux prédateurs par une diminution de la manœuvrabilité (Lima 1986 ; Witter & Cuthill 1993). Witter *et al.* (1994) ont montré comment une surcharge pouvait diminuer l'angle de décollage et la manœuvrabilité à travers une course d'obstacles. Maintenir une plus grande masse requiert également plus de nourriture, se traduisant souvent par une plus longue durée d'alimentation, donc une baisse de la vigilance entraînant une augmentation du risque de prédation (Lima 1986). L'exemple suivant illustre parfaitement le compromis entre être gras et échapper à la prédation. La masse moyenne de lipides d'une population de Mésanges charbonnières *Parus major* a augmenté pendant la décennie où son principal prédateur, l'Epervier d'Europe *Accipiter nisus* a disparu, du fait des pesticides, puis la masse de lipides a de nouveau diminué lors de la réapparition du prédateur (Gosler *et al.* 1995). La structure sociale dans un groupe peut aussi avoir des effets sur le compromis entre alimentation et prédation. En effet, les individus dominants, ayant un accès privilégié à

la nourriture, peuvent se permettre de réduire leur masse de lipides par rapport aux individus subordonnés (Ekman & Lilliendahl 1993 ; Witter & Swaddle 1995 ; Gosler 1996). Les prises de décision dans un compromis tel que celui entre alimentation et prédation peuvent être gouvernées par le risque qu'est prêt à prendre chaque individu (*'risk-prone vs. risk averse'* ; Stephens & Krebs 1986). S'il a le choix entre deux habitats dont le plus riche en nourriture est aussi le plus exposé à la prédation, un oiseau avec des réserves importantes aura tendance à choisir l'habitat le plus sûr au détriment du taux d'ingestion, alors qu'un oiseau avec peu de réserves aura tendance à tenter sa chance dans le milieu plus risqué, mais plus payant (Caraco *et al.* 1980 ; Caraco 1981). De ce fait, la gestion des réserves énergétiques et du compromis alimentation / prédation peut influencer sur la sélection de l'habitat chez les oiseaux, dont les conséquences en terme de conservation peuvent être importantes. Ainsi, lors de périodes froides, induisant une forte dépense énergétique, les Chevaliers gambettes *Tringa totanus* préfèrent s'alimenter dans des marais salants plus exposés à la prédation par l'Epervier mais plus riches en nourriture que dans les vasières, plus sûres (Hilton *et al.* 1999).

1.2.4. Réponses comportementales et stratégies d'hivernage

L'étude des stratégies d'approvisionnement permet souvent de mieux comprendre les stratégies d'hivernage et les solutions apportées par les animaux au compromis alimentation / prédation. Plusieurs théories ont été développées pour modéliser les stratégies d'approvisionnement. La théorie de l'approvisionnement optimal (*'optimal foraging theory'*) considère que les individus ayant la meilleure valeur sélective (*'fitness'*) sont ceux qui adoptent les stratégies maximisant à long terme le taux d'ingestion des ressources (Stephens & Krebs 1986). La théorie de l'approvisionnement optimal traite, entre autres, de la répartition spatio-temporelle de l'effort de recherche dans les parcelles de ressources (*'patches'*) (Stephens & Krebs 1986), supposée régie par le théorème de la valeur marginale (Charnov 1976). Le théorème de la valeur marginale prédit qu'un prédateur optimal choisira le temps de résidence dans chaque parcelle de telle manière que le taux d'ingestion espéré au moment où il quitte la parcelle soit au moins égal au taux d'ingestion moyen à long terme dans l'ensemble des autres parcelles. Les prédictions de ce théorème ont pu être vérifiées chez beaucoup d'animaux (par exemple chez les Grues cendrées *Grus grus* (Alonso *et al.* 1995), mais elles peuvent être améliorées en introduisant des paramètres concernant l'état et les contraintes physiologiques des individus et le comportement des prédateurs (Nonacs 2001 ; van Gils *et al.* 2003). Une autre théorie très utilisée est la théorie de la distribution libre idéale (*'Ideal Free Distribution'*, IFD), qui prédit que tous les individus se distribuent dans leur habitat de telle manière qu'ils

puissent maximiser leur fitness, à condition qu'ils soient libres de leurs déplacements, sans coût ajouté (Fretwell & Lucas 1970). La théorie de l'IFD implique que tous les individus aient une connaissance parfaite de la disponibilité alimentaire de tous les habitats et qu'ils soient tous équivalents en terme d'efficacité alimentaire, compétition, etc... Dans la réalité, les individus ne sont jamais idéaux, mais tous différents (Partridge 1976 ; Cresswell 1998 ; Stillman *et al.* 2000). Toutefois, il est possible d'adapter la théorie de l'IFD en incluant une variabilité dans les capacités de compétition et de perception entre les individus (Houston & McNamara 1988 ; Goss-Custard & Sutherland 1997 ; Van der Meer 1997).

L'une des réponses comportementales couramment adoptée par les oiseaux pour résoudre le compromis alimentation / prédation est le grégarisme. Hors de la saison de reproduction, beaucoup d'espèces solitaires deviennent grégaires, jusqu'à se regrouper en bandes dépassant plusieurs dizaines de milliers d'individus comme chez les étourneaux sansonnets *Sturnus vulgaris* (Snow & Perrins 1998). Le principal avantage du groupe est de multiplier le nombre d'yeux guettant les prédateurs, qui a pour conséquence de diminuer le temps de vigilance que doit fournir chaque individu et, de ce fait, augmente le temps disponible à l'alimentation (Lazarus 1978 ; Lima & Dill 1990). Un autre avantage est de diluer dans la masse du groupe la probabilité d'être soi-même la proie choisie par le prédateur (Treisman 1975). Mais ces bénéfices sont contrebalancés par la déplétion de la ressource, définie comme la diminution du stock de ressources par les consommateurs, qui augmente avec la taille du groupe (Sutherland 1996). La déplétion s'applique aussi à des consommateurs isolés, mais à une vitesse inférieure. La déplétion est un processus important pour la compréhension de la distribution et des stratégies alimentaires des individus. Si la ressource est extrêmement abondante par rapport au nombre de consommateurs, la déplétion peut passer inaperçue (Goss-Custard *et al.* 2001). A l'inverse, une expérience en enclos a montré qu'un groupe comprenant trois espèces de limicoles pouvait consommer 86 % du stock de larves de moustiques en 13 jours (Székely & Bamberger 1992). De plus dans un groupe compact, tous les individus n'ont pas accès à des patches de qualité équivalente, car les individus au centre du groupe ne peuvent pas éviter les patches précédemment déplétés. Ainsi, chez les oies, les individus dominants et leur famille sont souvent justement situés vers les bords des groupes (Black *et al.* 1992).

La réponse fonctionnelle décrit l'évolution du taux d'ingestion avec l'augmentation du nombre (ou de la densité) des proies (Holling 1959). En pratique, la réponse fonctionnelle est souvent difficile à mesurer. La première méthode consiste à placer des animaux captifs sur des patches de différentes densités de ressources et de déterminer la quantité de nourriture consommée. La deuxième méthode, la plus utilisée sur le terrain, consiste à mesurer le taux

d'ingestion d'animaux dans différents patches de densité de ressources connues. En règle générale, chez les oiseaux et les limicoles, la réponse fonctionnelle se traduit par une augmentation rapide du taux d'ingestion en parallèle à l'augmentation de la densité des proies, puis par un ralentissement de ce taux d'ingestion jusqu'à atteindre un plateau (revue dans Sutherland 1996). La cause de ce plateau peut être la contrainte du temps de manipulation de l'aliment ('*handling time*' ; e.g. le temps d'ouvrir une moule pour un Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* ; Goss-Custard 1977), le temps de digestion ('*digestive bottleneck*' ; Kersten & Visser 1996b), ou la diminution de disponibilité des proies (les proies les plus accessibles ou les plus rentables énergétiquement sont consommées en premier ; Zwarts *et al.* 1996). La déplétion des sites d'alimentation peut être responsable de changements d'habitats (Vickery *et al.* 1995 ; Nolet *et al.* 2002).

Le gréganisme induit aussi inévitablement des phénomènes d'interférence, définie comme un déclin dans l'utilisation de la ressource résultant du comportement d'un autre individu (Goss-Custard 1980). L'interférence peut être passive (perturbation des proies par les compétiteurs ; Yates *et al.* 2000) ou active (agressions, kleptoparasitisme ; Ens & Goss-Custard 1984). Un autre type d'interférence est la gêne spatiale, ou effet tampon ('*buffer effect*'), quand les animaux en faible densité de population ne se répartissent que dans les meilleurs habitats, alors qu'ils sont contraints d'occuper davantage d'habitats de qualité moindre quand la densité de population augmente (Brown 1969 ; Zwarts 1976 ; Goss-Custard 1977). Le degré d'interférence peut varier en fonction de la disponibilité des ressources (Triplet *et al.* 1999). La réponse aggrégative est la relation, souvent positive, entre la densité de ressources dans différents patches et le nombre de consommateurs (Sutherland 1996). Les mécanismes de déplétion et d'interférence peuvent résulter en une mortalité densité-dépendante par manque de ressources (Sutherland 1996). En effet un nombre trop élevé d'individus dans une aire restreinte va nécessairement provoquer une diminution de la ressource disponible en même temps qu'une augmentation de l'interférence, jusqu'à aboutir à la mort d'une partie de la population par manque de nourriture. La mortalité densité-dépendante et les réponses fonctionnelles et aggrégatives peuvent donc servir dans les projets de conservation pour définir la taille adéquate des zones protégées en rapport avec la population à protéger, pour fournir aux animaux suffisamment de nourriture, en évitant les problèmes de cohabitation dus au surnombre (Pettifor *et al.* 2000b ; Goss-Custard *et al.* 2002).

1.2.5. Modèles prédictifs basés sur le comportement

Les traits démographiques (basés sur les taux de recrutement et de mortalité) ont souvent été utilisés pour élaborer des modèles de gestions de populations (plans de chasse de cervidés par exemple). Mais ces modèles sont déjà très difficiles à estimer dans les conditions actuelles. Qu'en est-il quand les conditions environnementales changent ? Par exemple un modèle démographique basé sur 20 ans de suivi d'oiseaux bagués jusque 1990 prévoyait que les populations de Bernaches nonnettes *Branta leucopsis* nichant au Spitzberg se stabiliseraient autour de 12000 individus, alors qu'elles se situaient autour de 23000 individus en 2000 (Pettifor *et al.* 2000b). Les modèles démographiques n'ont pas pu prévoir les changements rapides de comportement qui ont eu lieu ces dernières années (sur-estimation des effets de la densité-dépendance sur la fécondité et sous-estimation du taux de croissance de nouvelles colonies). L'écologie comportementale a un rôle important à jouer pour fournir des prédictions au niveau des populations, en dérivant des fonctions démographiques dans des nouveaux environnements, à travers l'étude des individus en compétition (Goss-Custard & Sutherland 1997). Cette approche fournit des prédictions valables car les choix faits par les individus sont basés sur des principes de décision, comme l'optimisation, qui sont peu susceptibles de changer dans un nouvel environnement, même si les choix exacts faits par les animaux, et donc leurs chances de survivre et se reproduire, eux changent (Goss-Custard & Sutherland 1997).

Des modèles prédictifs pour la conservation peuvent alors être élaborés grâce aux concepts de l'écologie comportementale (Pettifor *et al.* 2000b). Ces modèles prédictifs sont fondés sur les concepts de stratégies évolutivement stables, de théorie des jeux et de distribution libre idéale. Les paramètres de ces modèles sont calculés d'après trois réponses comportementales (les interférences entre individus, la déplétion des ressources et les structures de dominances au sein des groupes), et d'après la physiologie des individus (taux d'ingestion, temps d'alimentation, utilisation des réserves). Le temps de recherche alimentaire dépend du taux d'ingestion, de la valeur énergétique des aliments et des besoins énergétiques. Il est donc nécessaire d'estimer l'ingestion quotidienne que les animaux doivent atteindre pour satisfaire leurs besoins en énergie. Ces besoins en énergie sont déterminés par les coûts de thermorégulation et des différentes activités, ainsi que les coûts et bénéfices à stocker des réserves énergétiques sous forme de graisse. Alors qu'il existe en général de bonnes estimations pour les valeurs énergétiques des aliments et des coûts de thermorégulation (Wiersma & Piersma 1994), les coûts énergétiques des différentes activités (recherche de nourriture, déplacement, interactions agonistiques) chez les animaux en liberté sont plus difficiles à obtenir (Carey 1996 ; Speakman 1997). Un modèle basé sur le comportement doit aussi tenir compte des

différences de taux d'ingestion entre individus, dépendant du statut social. L'approche spatiale est également très importante car le coût du voyage entre les patches n'est pas nul. Chez les oies par exemple, des distances de plusieurs dizaines de kilomètres entre les sites de repos et de nourrissage sont fréquentes, et coûteuses aussi bien en terme d'énergie que de temps (Pettifor *et al.* 2000a). C'est encore plus vrai chez les oiseaux migrateurs qui dépendent de plusieurs sites d'étapes au cours de leurs migrations (Piersma & Baker 2000).

Plusieurs voies de recherche ont tenté de modéliser ces phénomènes, notamment des modèles d'interférence et de déplétion axés sur les pertes d'habitats (Goss-Custard *et al.* 1995c; 1995d) et des modèles de programmation stochastique dynamiques, axés sur les états énergétiques des individus (Clark 1993 ; Houston & McNamara 1999). A présent, des modèles combinant toutes les étapes du cycle de vie (reproduction, migrations et hivernage) des oies ont pu être développés, en intégrant les phénomènes de déplétions des ressources, d'interférence, de structures sociales, des réserves énergétiques et de structure spatiale pour les migrations (Pettifor *et al.* 2000a). Des modèles similaires (Goss-Custard *et al.* 1995a; 1995b; 1995c; 1995d) ont permis non seulement de corrélérer les distributions théoriques et observées d'Huîtriers-pie se nourrissant sur des bancs de moules de densités différentes, mais aussi d'explorer les tendances du nombre d'oiseaux en réponse aux changements de disponibilité des moules. Les modèles basés sur le comportement ont aussi permis de prédire la force de l'interférence chez les Barges rousses *Limosa limosa* et les Barges à queue noire *L. lapponica*, ainsi que chez les Grues cendrées, en évitant les difficultés de longues études de terrain (Stillman *et al.* 2002a; 2002b).

Ces modèles basés sur le comportement peuvent maintenant servir à la biologie de la conservation en prédisant les réponses des populations face à des changements d'habitat (évolution des pratiques de gestion ou pertes d'habitats, changements climatiques ; Goss-Custard *et al.* 1994; 1995c; 1995d) ou des perturbations dues à la chasse ou au dérangement par la présence humaine (Gill & Sutherland 2000 ; West *et al.* 2002). Ils peuvent aussi servir à prédire les conséquences sur l'habitat d'une augmentation de la population (Vickery *et al.* 1995). Toutefois, ils sont difficiles et très longs à élaborer car ils requièrent une grande connaissance des comportements et de la physiologie des espèces concernées, ainsi que de leurs espèces proies (déplétion) et leurs prédateurs. C'est pourquoi ils restent aujourd'hui restreints aux anatidés et limicoles côtiers, dont les taux d'ingestions et la déplétion des proies peuvent être déterminés relativement facilement, tout comme les voies migratoires et les sites d'hivernage (Pettifor *et al.* 2000b).

I.3. Problématique

Au vu de la synthèse du paragraphe I.1., il apparaît que de grosses lacunes subsistent dans les connaissances sur la biologie de la Bécasse de bois. L'application de mesures de gestion et de conservation déjà appliquées à d'autres espèces de limicoles est difficilement envisageable tant la Bécasse des bois est différente, qu'il s'agisse du comportement, de l'habitat ou des menaces (Piersma *et al.* 1996b).

Dans le cadre de ma thèse, je ne me suis intéressé qu'à l'hivernage de la Bécasse des bois en France. L'hivernage est une période critique pour la survie de l'espèce car c'est la période où les effectifs sont le plus concentrés, où la mortalité est la plus forte (de par la chasse et les conditions climatiques), et où les habitats sont les plus sensibles aux détériorations (plus forte densité humaine, modifications des pratiques sylvicoles et agricoles).

La gestion durable d'une espèce passe par la connaissance de multiples aspects de sa biologie. Le premier aspect essentiel est une **connaissance précise des habitats** sélectionnés par l'espèce. L'habitat comprend à la fois le couvert et le paysage où évoluent les animaux, mais aussi leurs ressources alimentaires. Souvent, les animaux ne se cantonnent pas à un seul habitat pour répondre à leurs différents besoins et activités. Ceci est d'autant plus vrai pour les oiseaux dont l'aptitude au vol permet de grandes capacités de mouvements. Pour une espèce chassée comme la Bécasse, cette facilité de mouvements implique que l'oiseau peut, dans ses déplacements, se trouver tour à tour en zone chassée et en zone non chassée. La compréhension des **mouvements entre les différents habitats** est donc un deuxième thème de recherche très important. Une fois les déplacements connus, il est nécessaire d'évaluer les coûts et les bénéfices inhérents à l'utilisation de chaque habitat. Ces coûts et bénéfices sont souvent liés aux **risques de mortalité** par la prédation naturelle ou la chasse, ou liés aux **dépenses énergétiques** (pertes d'énergie du fait des déplacements ou des méthodes de recherche alimentaire, ou gains d'énergie par l'apport de nourriture ou les protections thermiques). Les animaux ont donc à faire des compromis entre toutes ces contraintes et besoins conflictuels. Les individus peuvent répondre différemment à ces compromis et ces réponses comportementales se traduisent par des **stratégies adaptatives individuelles**. Les prises de décision découlant de ces compromis sont souvent différentes selon le moment de la journée. Une étude du **budget-temps** de l'animal est donc souvent aussi nécessaire pour comprendre les prises de décision qui l'amèneront à fréquenter un habitat plus risqué par exemple. De nombreuses études ont montré que les prises de décision étaient liées à l'état des **réserves énergétiques** des indi-

vidus (voir § I.2.2). La difficulté à capturer, et surtout à recapturer, les bécasses nous prive de données sur l'évolution du niveau des réserves énergétiques chez les individus. Cependant, l'évolution de ces réserves est conditionnée par deux paramètres : la **disponibilité en ressources alimentaires** qui détermine les entrées d'énergie dans l'organisme, et le **métabolisme** qui utilise cette énergie. Nous allons donc essayer d'estimer le métabolisme chez la Bécasse sur le terrain, à partir de mesures du métabolisme de base et des coûts de thermorégulation en laboratoire.

Le développement de **l'écologie comportementale** et de **l'écophysiologie** offrent de nouveaux concepts théoriques pour expliquer les causes des comportements. De plus, les récentes avancées de l'électronique ouvrent la voie vers de nouvelles méthodes de suivi des animaux et d'enregistrements de comportements (voir § II et XI). Ainsi, la miniaturisation de l'électronique permet de construire des émetteurs-radio pesant moins de 10 g dont le signal (une fréquence déterminée pour chaque individu) peut être capté jusqu'à plusieurs kilomètres, et peut varier selon le comportement. Les récepteurs récents permettent l'enregistrement continu de ces variations de signaux (et donc de comportement) sur des périodes allant jusqu'à une semaine. Le développement des Systèmes d'Informations Géographiques (SIG) permet de croiser facilement les données environnementales avec la répartition et le comportement des individus suivis.

Au vu des priorités de recherches évoquées plus haut, je vais tenter de répondre aux questions suivantes à travers 5 articles :

1. Quelles sont les **contraintes énergétiques** d'un limicole forestier comme la Bécasse par rapport aux autres limicoles côtiers ?
2. Quels sont précisément les **habitats sélectionnés par les bécasses en hiver**, de jour et de nuit ? Quelle est l'importance des **ressources alimentaires** et du couvert forestier dans cette sélection d'habitat ? Peut-on envisager des mesures **d'aménagement de l'habitat** plus favorables à la Bécasse ?
3. Quels sont les **facteurs de mortalité naturelle** les plus importants (prédation, climat) et les **taux de survie** en hiver varient-ils selon l'habitat utilisé ?
4. Comment se répartissent les **mouvements des bécasses** autour d'un massif forestier en hiver ? Existe-t-il différentes **stratégies d'utilisation du milieu** et quelles seraient leurs conséquences en terme de conservation ?
5. Quel est le **budget-temps** de la Bécasse en hiver ? Existe-t-il des **stratégies individuelles** dans les temps d'alimentation, permettant de répondre différemment aux compromis entre risque de prédation et alimentation ?

La discussion générale sera divisée en deux parties. La première partie discutera des perspectives scientifiques concernant la Bécasse et d'autres espèces de limicoles atypiques et d'espèces difficiles à suivre. La deuxième partie sera une synthèse des résultats pour élaborer une stratégie de gestion durable et de conservation de l'espèce.

II. Matériel et méthodes générales



II.1. Méthodes de capture et de radio-télémétrie

La technique de capture de bécasses la plus efficace en automne et en hiver s'applique de nuit, quand les oiseaux s'alimentent en milieu ouvert (Gossmann *et al.* 1988). Les bagueurs prospectent par équipes de deux. L'un d'eux porte un filet, monté sur un cerceau d'environ 1,5 m de diamètre, et fixé au bout d'une perche longue de 3 ou 4 m. L'autre scrute le terrain à l'aide d'un phare portatif puissant (50 ou 100 W) alimenté par une batterie de 12V. Quand une bécasse est repérée, elle est approchée silencieusement. L'oiseau ébloui reste souvent figé. Arrivé à une distance de 5-6 m, le "perchiste" avance le filet et le laisse tomber sur l'oiseau. Une moyenne de 30 % des oiseaux contactés visuellement sont capturés.

Quand une bécasse était attrapée, elle était placée dans un sac en coton et amenée rapidement à une voiture servant d'abri. L'oiseau était tout d'abord pesé à 5 grammes près avec un peson de 500 g. Ensuite, il était mesuré avec un pied à coulisse ou un réglet (longueur du bec, du tarse, de l'aile pliée, du bréchet et du cubitus). L'émetteur (modèle TW 3, Biotrack®) pesait entre 7 et 12 g, selon la pile et la présence d'un détecteur d'activité, et avait une durée de vie de 6 mois. Lors de la saison 1999-2000, il était fixé sur l'oiseau avec un harnais à deux boucles de type sac à dos (Kenward 1987). Toutefois, du fait de cas de mortalité constatés avec des bécasses ayant le bec coincé dans la boucle supérieure du harnais, une autre méthode d'attachement a été adoptée pour les deux hivers suivants, développée sur la Bécasse d'Amérique (McAuley *et al.* 1993). L'émetteur était collé sur une zone de peau nue du dos de l'oiseau avec une glu spéciale, servant au bétail (résistante à l'humidité et restant souple). Cette méthode d'attachement seule n'étant pas suffisante, un harnais, constitué d'une simple boucle de fil de pêche, passait derrière les ailes et devant les pattes comme une ceinture, empêchant la perte de l'émetteur. Les photos de la fig. II.1 décrivent la pose de l'émetteur. Les plumes du dos recouvraient rapidement l'émetteur. L'oiseau était relâché à proximité du site de capture.

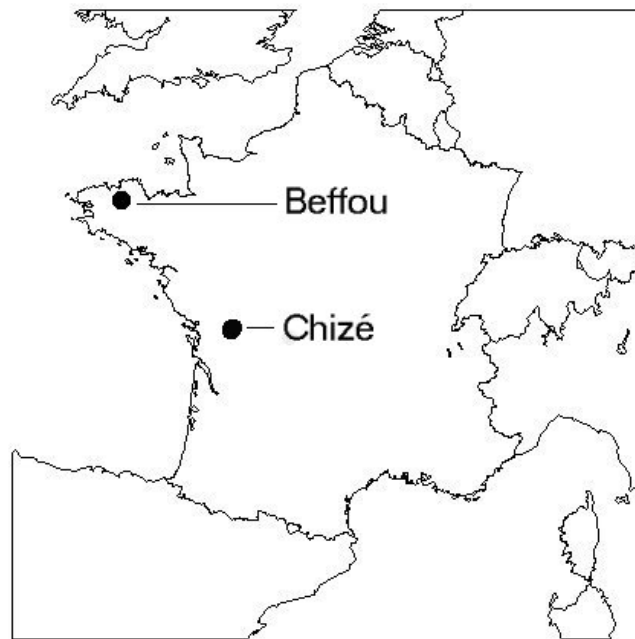
Fig. II.1 : l'émetteur est collé sur le dos de l'oiseau, sur une zone de peau nue existant naturellement (photo du haut). Ensuite, les deux fils du harnais sont passés derrière les ailes et devant les pattes, pour former une ceinture, et certis dans un tube de plomb à l'aide d'une pince (photos du milieu). L'émetteur se trouve vers le centre de gravité de l'oiseau et l'antenne est légèrement surélevée (photo du bas).



II.2. Sites d'étude

Deux sites d'études ont été utilisés pour cette thèse (Fig. II.2).

Fig. II.2 : localisation des deux sites d'étude



II.2.1. Forêt de Chizé

Pour l'étude énergétique (article 1), les bécasses ont été capturées autour de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage de Chizé (Deux-Sèvres, 2500 ha), gérée par l'ONCFS et l'ONF. Ce site a été choisi car il abrite une forte population de bécasses hivernantes, mais surtout parce que le CNRS-CEBC, au centre de la forêt, dispose d'une chambre respirométrique pour effectuer les mesures de métabolisme. Il n'existe que très peu de chambres respirométriques en France (Paris, Lyon, Strasbourg) et celle-ci permettait un accès facile aux oiseaux. La forêt de Chizé se trouve à 60 km du littoral Atlantique. Les hivers y sont doux et pluvieux. Beaucoup de bécasses hivernent dans la forêt, surtout du fait qu'elle est pour moitié en réserve de chasse. Toutefois, la forêt de Chizé ne se trouve pas au cœur de l'aire d'hivernage (les effectifs maximums en hiver se trouvant en Bretagne et Normandie) et surtout elle présente des peuplements de hêtres et de chênes sur sols calcaires intermédiaires entre les forêts du Nord de la France et les forêts méridionales. Enfin, les pratiques agricoles autour de la forêt sont principalement céréalières et il ne subsiste pratiquement plus de prairies naturelles, considérées comme des ressources clés pour les bécasses lors des précédentes

études. Une première étude sur l'utilisation et la sélection de l'habitat ne pouvait avoir lieu dans ce contexte si particulier. C'est pourquoi nous avons été amenés à choisir un deuxième site d'étude plus « traditionnel » et correspondant à l'habitat « type » de la Bécasse.

II.2.2. Forêt de Beffou

Le deuxième site d'étude se trouve en Bretagne, dans les Côtes d'Armor (commune de Loguivy-Plougras), au cœur de la plus importante région française d'hivernage pour la Bécasse (Fig. I.2). Il s'agit de la forêt départementale de Beffou (48°30'N, 3°28'W) et son bocage environnant.

II.2.2.1. Contexte général

La région de Beffou est relativement vallonnée, avec de nombreuses collines entrecoupées de vallées. Le point le plus bas se trouve à 180 m d'altitude et le point culminant, le « Pavé », 322 m, se trouve au centre du massif forestier (Fig. II.3). Il s'agit de l'extrémité Est des Monts d'Arrée. Le sous-sol est formé de roches magmatiques basiques (méta-diorites) dont la rareté, au niveau régional, constitue l'originalité de la forêt. Cela se traduit par une diversité floristique importante. Le climat breton est océanique : l'hiver y est pluvieux et venteux, mais avec des températures douces (moyenne 5°C en Janvier, source Météo France).

La forêt départementale de Beffou (615 ha) appartient au Conseil Général des Côtes d'Armor et elle est gérée par l'Office National des Forêts. Pour notre étude axée sur le comportement et la sélection d'habitat, il fallait une forêt en réserve de chasse, pour limiter les pertes dues à la chasse. La chasse à la Bécasse est interdite dans la forêt départementale depuis 1995, mais elle est autorisée dans les bosquets et les haies alentour (Fig. II.3). La répartition des bécasses a délimité la zone d'étude. La superficie de cette zone était de 1726 ha lors de l'hiver 1999-2000 : elle comprenait toute la forêt départementale et le bocage au sud de la forêt, où toutes les bécasses ont été capturées et qu'elles ont continué à utiliser. Les bagueurs de l'ONCFS locaux, H. Jamin et J. P. Richard, n'ont jamais trouvé de bonnes zones de baguage au nord de la forêt. Notre but étant d'en attraper le plus possible dans les plus brefs délais, nous avons concentré notre effort de capture uniquement sur la zone au sud et à l'ouest de la forêt. Lors des deux hivers suivants, les bécasses ont toujours été capturées sur les mêmes sites, mais la superficie de la zone d'étude a été augmentée (1756 ha en 2000-2001 et 1938 ha en 2001-2002) pour suivre les mouvements de plusieurs oiseaux ayant bougé au cours de l'hiver (quatre sont allées au nord de la forêt et une plus au sud) (Fig. II.3).

Fig. II.3 : Carte de la zone d'étude autour de la forêt de Beffou, avec les limites utilisées en 2000 (trait plein) puis en 2001 et 2002 (pointillé). La partie en réserve de chasse figure en vert foncé alors que les bois chassés sont en marron. Les champs sont en blanc et sont séparés par des haies (traits noirs). Les routes sont des doubles traits noirs et les chemins forestiers sont représentés en jaune. Le « Pâvé », point culminant, est matérialisé par le triangle rouge.

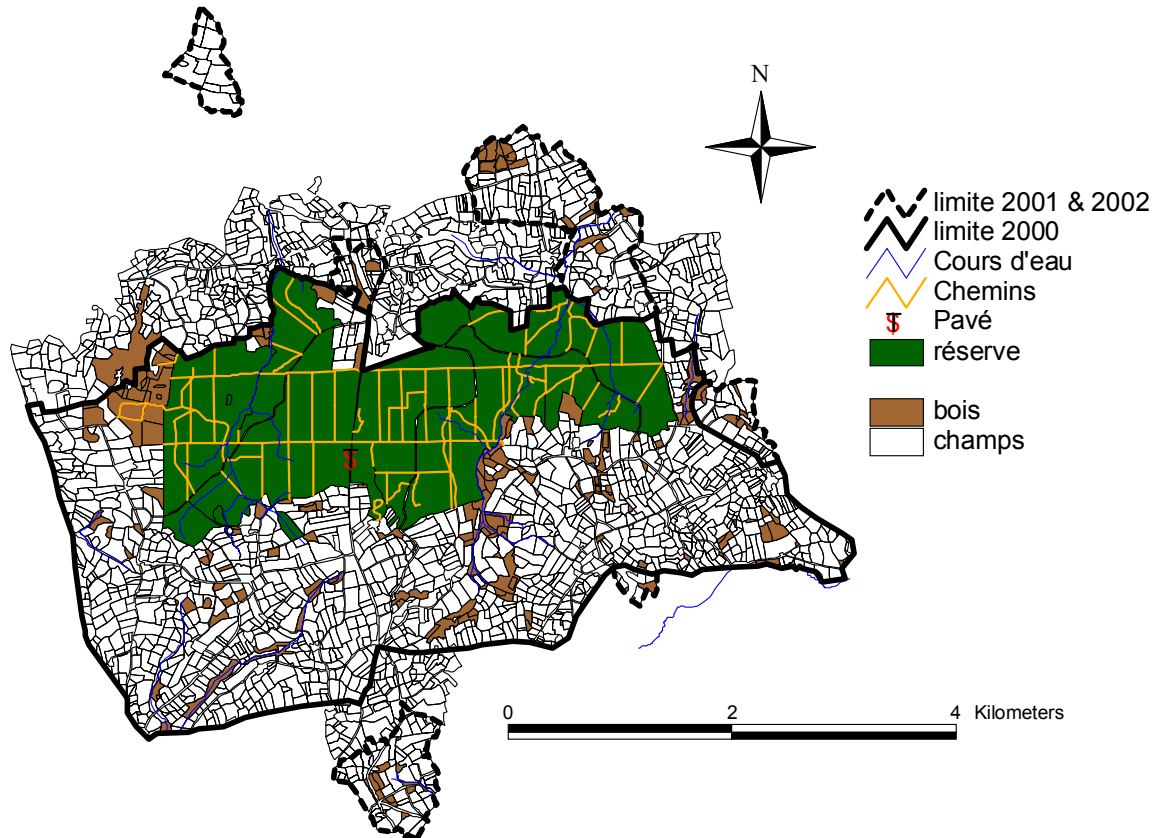
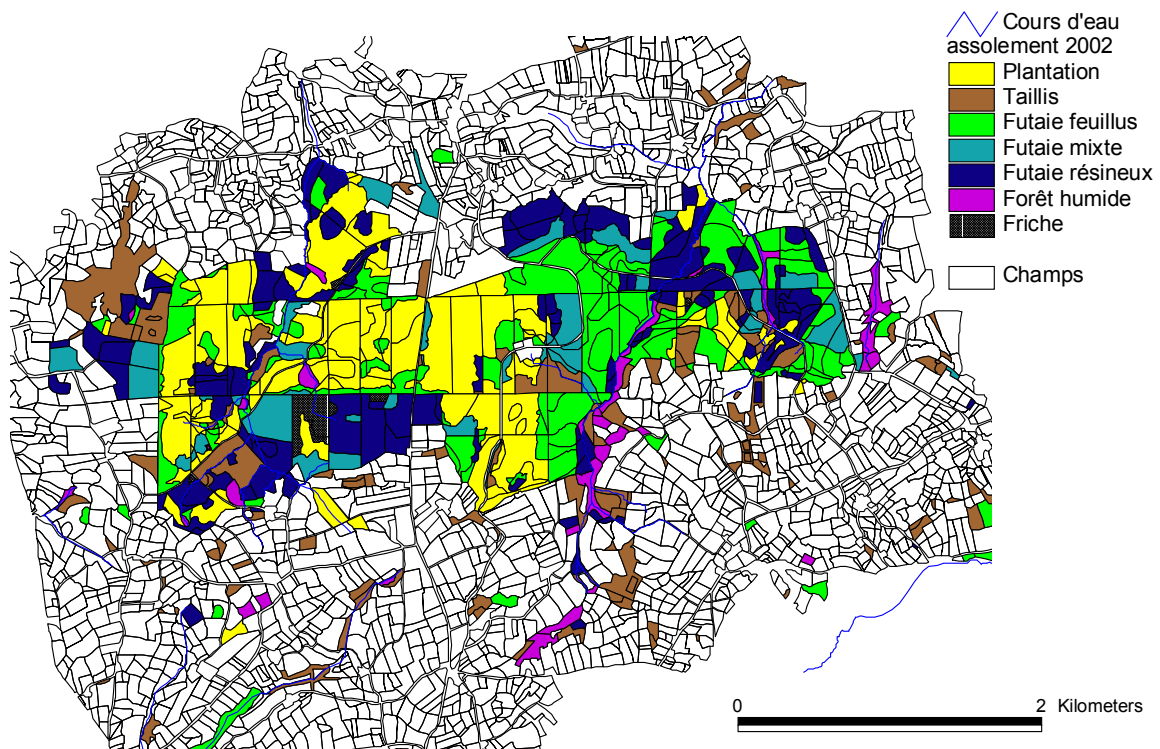


Fig. II.4 : Carte des principaux peuplements forestiers dans la zone d'étude de Beffou.



II.2.2.2. Description du milieu forestier

La forêt bretonne est particulière car les bois et forêts ne représentent que 11% de l'utilisation du territoire contre 27% en moyenne en France (Colombet *et al.* 1996). Toutefois, les arbres sont omniprésents en Bretagne et les haies et les bosquets de moins de 50 ares représentent respectivement 8 et 16 % de la surface boisée en Bretagne (contre 2 % et 4 % respectivement en moyenne en France ; Colombet *et al.* 1996). De même 57 % des forêts privées bretonnes ont une surface inférieure à 10 ha contre 40 % en France. Traditionnellement la forêt bretonne était constituée de taillis et taillis-sous-futaie feuillus, pour la production de bois de chauffage. Depuis le XIXème siècle, des futaies résineuses ont été introduites pour compléter les besoins croissants en bois d'œuvre et représentent 46 % de la surface boisée en Bretagne contre 37 % en France (Colombet *et al.* 1996). Entre 1968 et 1987, 87 % des arbres plantés en Bretagne étaient des conifères, 10 % étaient des peupliers et seulement 3% des autres feuillus. Depuis l'ouragan de 1987, la proportion de feuillus plantés est remontée à 38 %, pour 13 % de peupliers et 49 % de conifères (Colombet *et al.* 1996).

La formation climacique du Trégor est la hêtraie hyper-atlantique à ifs et à houx. Ces trois essences sont encore majoritaires dans la forêt de Beffou. Les peuplements de la forêt de Beffou sont très diversifiés, mais ils peuvent être grossièrement séparés en trois habitats principaux : les vieilles futaies caduques (30%) et résineuses (20%) et les jeunes plantations de hêtres et de chênes (30%) (fig. II.4, détail des surfaces dans l'article 2).

Les futaies de feuillus anciennes étaient constituées principalement par des Hêtres *Fagus sylvatica* et des Chênes *Quercus robur* et *Q. sessiliflora* (de 15 à 30 m de haut et de 40 à 120 ans d'âge), ainsi que quelques Frênes *Fraxinus excelsior*. Les futaies de conifères étaient principalement composées d'Épicéas de Sitka *Picea sitchensis*, de Sapins pectinés *Abies alba* et de Douglas *A. grandis*, entre 15 et 40 m de hauteur et entre 30 et 120 ans d'âge. Les pinèdes étaient composées de Pins sylvestres *Pinus sylvestris* ou de Pins maritimes *Pinus pinaster* (20-30 m de hauteur). Dans chacun des quatre types de futaie, la strate arbustive (constituée d'Ifs *Taxus baccata*, de Houx *Ilex aquifolium* et de Noisetiers *Coryllus avellana*) était peu développée, voire pratiquement inexistante, tout comme la strate herbacée (constituée de Fougères aigles *Pteridium aquilinum*, de Ronces *Rubus fruticosus*, de graminées et de litière). Les plantations de feuillus étaient composées surtout de jeunes hêtres et de chênes (et localement de frênes et de Châtaigniers *Castanea sativa*), âgées de 10 à 15 ans et d'une hauteur de 2 à 4 m, plantées après l'ouragan d'octobre 1987. Les plantations de résineux étaient composées principalement de Pins maritimes et de Sapins de Douglas. Les taillis étaient le stade intermédiaire entre les plantations de feuillus et les futaies, avec des arbres de 5 à 10 m et une strate

arbustive importante. Les taillis sous futaie étaient caractérisés par des grands arbres feuillus et une strate arbustive importante. Les nombreuses sources et ruisseaux de la région ont favorisé l'apparition de zones humides forestières, composées de Saules *Salix sp*, d'Aulnes *Alnus glutinosa* et de Peupliers *Populus sp*, d'âge et de taille variées, et de plantes aquatiques (Joncs *Juncus conglomeratus* et Molinies *Carex paniculata*).

II.2.2.3. Description du bocage

Le bocage est encore très présent en Bretagne, avec un total régional estimé à 251 000 km de haies et 40% du territoire couverts d'un maillage où l'enclos moyen est inférieur à 4 ha (Prat *et al.* 1999). Dans la zone d'étude, les haies totalisent plus de 200 km de linéaire. Elles sont constituées d'arbres et d'arbustes plantés sur un talus de pierres. Les essences étaient les mêmes qu'en forêt, avec une majorité de hêtres, de chênes et de frênes, de noisetiers, d'ifs, de fougères et de ronces. On trouvait aussi dans le bocage de petites landes, issues de parcelles agricoles, souvent relativement humides, laissées en jachère depuis de nombreuses années, qui se re-végétalisaient naturellement en taillis denses de saules, ajoncs, genêts et prunelliers.

Le parcellaire agricole (habitat nocturne pour les bécasses) était composé de 1204 parcelles en 2000 (total 968 ha), 1194 parcelles en 2001 (973 ha) et 1362 parcelles en 2002 (1105 ha). La taille moyenne des parcelles est inférieure à 1 ha. La région est principalement vouée à l'élevage de vaches laitières. A l'exception des zones de fond de vallée trop humides qui sont maintenues constamment en prairies, le reste du parcellaire est soumis à des rotations : 2 à 3 ans de cultures céréalières (blé pour le fourrage ou maïs pour l'ensilage) suivi de périodes de 5 à 8 ans en prairie. Les prairies représentaient 70 % de toutes les parcelles et pouvaient être séparées en deux types : les prairies artificielles (soumises aux rotations d'assolement, habituellement situées dans les pentes ou au sommet des collines) ; et les prairies humides permanentes. Le reste du parcellaire était constitué de semis (de blé d'hiver ou d'herbe) ou de chaumes (de blé ou de maïs). Enfin, une part minime du parcellaire contenait du colza, de la luzerne ou des labours.

III. Contraintes énergétiques



Photo Hellio – Van Ingen

III.1. Contexte

Nous avons vu dans l'introduction générale que la gestion des réserves énergétiques était un paramètre crucial pour la survie des oiseaux en hivernage. En effet, le compromis entre alimentation et risque de prédation signifie souvent pour les oiseaux de trouver la manière optimale de gérer leurs réserves de graisse (maintenir un niveau de graisse suffisant pour résister à une période d'alimentation difficile, et en même temps ne pas trop s'alourdir pour échapper aux prédateurs ; Cuthill & Houston 1997). Ultimement, les prises de décision liées à ce compromis se traduisent par la sélection de l'habitat. Ainsi, la compréhension de la gestion des réserves énergétiques par les oiseaux peut avoir une grande importance pour leur conservation. Mais chez la Bécasse, un suivi des réserves énergétiques en nature n'est pas réalisable du fait de la difficulté de capturer, et surtout recapturer, les individus. Toutefois, l'étude du métabolisme peut être une manière indirecte pour suivre l'état des réserves énergétiques et mieux comprendre certains comportements. En effet, le métabolisme est le processus de dégradation des réserves énergétiques pour générer de la chaleur et permettre à l'organisme de fonctionner normalement (Schmidt-Nielsen 1994). Un oiseau avec un métabolisme élevé consommera donc plus vite ses réserves qu'un autre oiseau au métabolisme plus bas. En parallèle, l'isolation thermique de l'organisme, assurée par le plumage chez les oiseaux, permet de diminuer les pertes de chaleur, et donc d'économiser les réserves énergétiques. Une connaissance du métabolisme et de l'isolation thermique permet d'estimer la quantité de nourriture que la Bécasse doit ingérer quotidiennement.

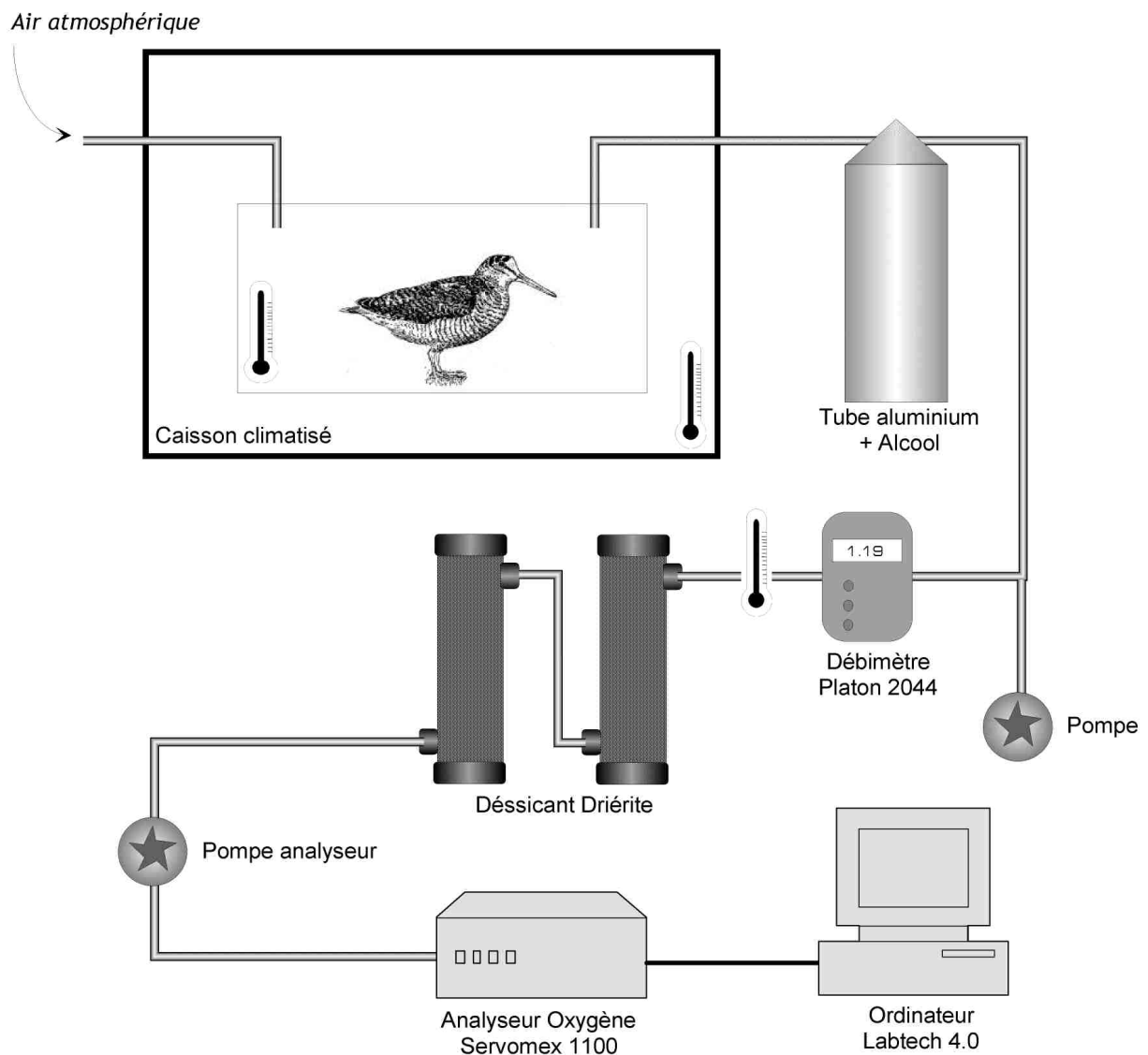
La Bécasse des bois est un limicole atypique, de par ses comportements nocturnes et les habitats continentaux (forestiers et prairiaux) qu'elle fréquente (Piersma *et al.* 1996b). On peut donc s'attendre à ce que son métabolisme se soit adapté à ces milieux et soit différent de celui des autres espèces de limicoles côtiers, qui ont un métabolisme très élevé, considéré comme étant une adaptation à la vie dans des milieux ouverts et ventés (Kersten & Piersma 1987). La Bécasse vivant dans des milieux relativement fermés, son métabolisme devrait être relativement bas.

Les mesures de métabolisme ont été effectuées en laboratoire, au CNRS-CEBC, à l'aide d'une chambre respirométrique à circuit ouvert (ou chambre calorimétrique), dont le principe repose sur la mesure de la quantité d'oxygène consommé et de dioxyde de carbone rejeté par un oiseau placé dans une boîte hermétique (Fig. III.1). Pour comparer le métabolisme de différentes espèces, de nombreuses études utilisent le métabolisme de base (*'Basal Metabolic*

Rate', abrégé BMR), qui correspond à la dépense minimale d'énergie par un individu à jeûn dans sa phase de repos circadienne, dans des conditions de thermoneutralité (Aschoff & Pohl 1970 ; Schmidt-Nielsen 1994). Quand la température diminue, le métabolisme augmente linéairement : c'est le processus de thermorégulation, qui permet de déterminer le pouvoir isolant du plumage.

Ces mesures de laboratoire ne sont pas forcément représentatives du métabolisme sur le terrain, en condition naturelles. Mais la mesure du métabolisme de terrain (*'Field Metabolic Rate'*, abrégé FMR) chez la Bécasse est rendue impossible par les méthodes habituelles comme l'eau doublement marquée qui nécessitent la recapture de l'animal dans un laps de temps déterminé (Nagy 1987 ; Speakman 1997). Nous avons donc expérimenté une nouvelle méthode indirecte pour mesurer le FMR en utilisant des dosages d'hormones thyroïdiennes comme la T3 qui sont responsables du processus de thermorégulation (McNabb 2000).

Fig. III.1 : Schéma de la chambre respirométrique à circuit ouvert utilisée au CNRS-CEBC. L'air atmosphérique est pompé à travers la chambre respirométrique avec un débit de $1,4 \text{ l.min}^{-1}$, mesuré à l'aide d'un débitmètre à infrarouge Platon® (Modèle 2044). La vapeur d'eau à la sortie de la chambre est éliminée en faisant circuler l'air dans deux dispositifs successifs : un tube d'aluminium plongé dans un bac d'alcool à 70 %, refroidit à -20°C par un compresseur ; puis deux colonnes de dessiccants de type Driërite® (CaCl_2). Une fraction du flux d'air est extraite pour analyse par une pompe analyseur à un débit de 150 ml.min^{-1} . La concentration en oxygène a été mesurée à l'aide d'un analyseur paramagnétique Servomex® (modèle 1100) avec une résolution inférieure à 0,02 %. Les données de consommation d'oxygène, température et pression atmosphérique sont ensuite envoyées toutes les 20 secondes directement dans un ordinateur et traitées avec le logiciel Labtech 4.0.



III.2. Article 1. Low levels of energy expenditures in a nocturnal, forest-dwelling wader, the Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola*

Olivier DURIEZ, Laurence PASTOUT-LUCCHINI, Mathieu BOOS, Olivier CHASTEL, Hervé FRITZ, Yves FERRAND & Jean CLOBERT

En cours de correction pour acceptation définitive dans Ardea

III.2.1. Abstract

Ecological energetics have been extensively studied in the Scolopacidae, but mostly concerning the coastal and wetland species. Living in forests and meadows, the Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola* (mean body mass 317 g) is an exceptional species among waders. Standard Metabolic Rate (SMR, including Basal Metabolic Rate (BMR) and thermoregulation costs, measured at rest in a respirometer chamber) and T3 hormones levels were measured on wild woodcocks wintering in France. While Lower Critical Temperature (LCT) followed predictions from allometric equations (17.5°C), BMR was low (1.2 W) and plumage insulation high compared with typical shorebirds. T3 was positively correlated to SMR in laboratory. In the field, we used T3 levels to predict Field Metabolic Rate (FMR) ; in winter the average value was around 2.8 times BMR (3.4 W). The energetic requirements of Eurasian woodcocks are lower than typical waders living in windy unsheltered habitats, which in turn may lead to low BMR. Woodcocks could save energy by resting during the day in sheltered habitats and being active at night, when the costs for thermoregulation are higher.

Key words: Woodcock, *Scolopax rusticola*, continental waders, BMR, FMR, T3, thermoregulation

III.2.2. Introduction

In waders (shorebirds of the Order Charadriiformes, families Scolopacidae, Charadriidae and Haematopodidae), energetic aspects of various life history stages (reproduction, migration, wintering) have been much studied (Piersma *et al.* 1991 ; Piersma 2002). High levels of energy expenditure and high basal metabolic rates (BMR) were found in waders of temperate

area, higher than for most other families of birds (Kersten & Piersma 1987). The authors hypothesized that waders have an energetically expensive way of life, mainly because they are time-constrained by their huge transcontinental migrations (Piersma *et al.* 1996b) and because they live in unsheltered habitats (e.g. mudflats and beaches), and face especially wind which is known to be the main factor of heat loss (Wiersma & Piersma 1994). In this case, metabolic rates would be reduced in waders that do not face such adverse conditions, for instance in continental waders. However, nearly all studies have been conducted on the waders living on the seashore (Castro *et al.* 1992 ; Piersma 1994 ; Kersten 1997). In this paper, we test this hypothesis using a species that lives outside the typical wader habitat (i.e. seashore).

The Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola* is one of the most widely distributed species of the Scolopacidae family, which also includes six other species of woodcocks in the world (one species in temperate North America and the five others in tropical South-East Asia, (Piersma *et al.* 1996b). All of them live in forest habitats. Only two studies have dealt with energetics in woodcocks; one that indicates a metabolism measurement on a single individual of Eurasian Woodcock (Gavrilov & Dolnik 1985) and one on the American Woodcock *Scolopax minor* (Vander Haegen *et al.* 1994).

The approaches and aims of this study, undertaken on Eurasian woodcocks at the start and during winter, are multiple. (1) We measured variations in Basal Metabolic Rate (BMR), defined as the minimum rate of energy expenditure of homeotherms under thermoneutral and post-absorptive conditions in the inactive phase of the circadian cycle (Aschoff & Pohl 1970). We also determined the energetic costs for thermoregulation by measuring the rate of oxygen consumption at various ambient air temperatures. (2) We compared BMR of a forest nocturnal wader vs. coastal waders (data from literature) and we explored the links between energetic requirements and habitat. (3) Thyroid hormones, especially triiodothyronine (T3), are considered the key controllers of the regulation of energy metabolism in birds and many specific aspects of thyroid hormone-triggered metabolic effects have been established (McNabb 2000). We measured the T3 levels in the blood and examined relationships between T3 levels and metabolism in order to estimate BMR and Field Metabolic Rate (FMR) in the field using T3 levels. We investigated this new method because the usual methods (doubly labelled water, heart rate recorders) could not be used in woodcocks due to the extreme difficulty to recatch the birds.

III.2.3. Methods

III.2.3.1. Study sites and capture methods

The first part of the study (BMR measures and T3 calibration) was conducted in November 2000 and November 2001 in a population of free-living woodcocks wintering in the Chizé forest, located around the CNRS-Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, near the Atlantic coast of France (46°09'N; 0°24'W). Twenty-eight birds (6 adults and 8 juveniles in 2000 and 9 adults and 5 juveniles in 2001) were captured at the beginning of the night, as they were feeding in fields surrounding the Chizé forest, with a headlight and a 1.5 m wide landing net fitted at the extremity of a 2-4 m long stick (Gossmann *et al.* 1988).

The second part of the study (FMR estimations with T3) was conducted at the Beffou forest (48°30'N, 3°28'W) in Brittany, France. In the fields around the forest, 38 woodcocks (12 adults and 26 juveniles) were caught with the same technique in December 2001 and January 2002.

III.2.3.2. Biometry and blood samples

Birds were fitted with a Monel ring for identification. Tarsus and bill lengths were measured (± 0.1 mm) with callipers and folded wing length was measured to the nearest millimetre with a ruler. In 2001, we also measured skull and ulna lengths with callipers. The age (adult [>1 year old] vs. juvenile) was determined by wing feather details and moult status (Clausager 1973 ; Fadat 1994). Blood samples (100-200 μ l) were collected in 200 μ l heparinized microtubes from the brachial vein following puncture with a 27-gauge needle.

Biometric measures and blood samples were all done in the laboratory at Chizé. Blood samples were immediately centrifuged at 2000 rpm for 8 minutes to separate plasma from blood cells. Plasma and red cells were stored at -20°C until final analysis. Body mass was measured to the nearest gram with an electronic balance. At Beffou, ringing, biometry and blood sample collection were performed in the field in the few minutes following the capture. The protocol was the same as described above except for body mass measurements and blood sampling. Body mass was measured to the nearest g with a Pesola spring balance, while blood samples were temporarily stored in an icebox until return to the station for centrifuging and storage at -20°C .

III.2.3.3. Body condition and sexing

To estimate the total mass of lipids, we used the following predictive equations based on dissections and fat extractions of 22 woodcocks in winter (Boos 2000): Total mass of lipids

(in g) = $0.548 \times (\text{body mass in g}) - 1.932 \times (\text{skull length in mm}) - 5.213 \times (\text{ulna length in mm}) + 336.40$ ($r^2 = 0.703$, $P < 0.001$). The lean body mass was then calculated as the fresh body mass minus the total mass of lipids. The total mass of proteins was estimated following predictive equations also based on Boos (2000): Total mass of proteins (in g) = $0.084 \times (\text{body mass in g}) + 3.451 \times (\text{sex [0 for males and 1 for females]}) + 23.377$ ($r^2 = 0.600$, $P < 0.001$). The sex cannot be certainly determined visually or by body measurements (Fadat 1995) thus, birds were sexed using a molecular method (Lessells & Mateman 1996 ; Baker *et al.* 1999). For the laboratory measurements in Chizé, 21 birds out of 28 (13 females, 8 males and 7 indeterminate) have been sexed successfully but because of unsolved technical problems, only two could be sexed for the field measurements in Beffou. Thus sex was excluded from analyses of field metabolic rate..

III.2.3.4. Metabolic rates

After the capture, woodcocks were quickly carried to the laboratory and placed in a rubber fleece-lined box in the dark at 25°C for the rest of the night. Most studies on bird metabolism are done at night in the dark, during the resting period of the daily cycle (Aschoff & Pohl 1970). Because the night is believed to be the most active period for woodcocks during migration (Cramp & Simmons 1983a ; Ferrand & Gossmann 1995), we measured resting metabolic rates during the day while the birds were in the light. A similar procedure was adopted for other nocturnal species such as owls and frogmouths (Wijnandts 1984 and Bech & Nicol 1999). Moreover, as metabolism measurements must be done in a post-absorbing state, the first night (at least ten hours) was used to let the bird calm down and finish digestion. It is likely that digestion in woodcocks is completed in four hours (Granval 1988b). Kersten *et al.* (1998) allowed a six hours digestion period for shorebirds of different sizes.

Metabolic rates were determined by open circuit respirometry. The bird was placed in an airtight transparent Plexiglas box (31 x 20.5 x 21 cm, i.e. 13.3 l) and placed inside a climate room in which the temperature could vary between -20°C and 40°C. The atmospheric air was pumped through the box at a flow of 1.40 l.min⁻¹. O₂ concentration was analysed with a paramagnetic gas analyser (Servomex Serie 1100). Each O₂ measure was instantaneously stored in a computer and O₂ consumption (VO₂) was computed and automatically corrected to Standard Temperature and Pressure Dry (0°C, 1015 hPa, dry gas). VO₂ was measured every 20 seconds. Metabolic rate values used were from the lowest part of the curve, when it reached a plateau, being stable for at least 10 minutes. The Respiratory Quotient was not measured, therefore, to convert VO₂ into metabolic rate (W), we have chosen the energetic equivalent of

20 kJ/l O₂, which has been used in most studies on waders under various climates (Kersten & Piersma 1987 ; Wiersma & Piersma 1994 ; Kersten *et al.* 1998 ; Kvist & Lindström 2001). Actually, the variation in RQ between 0.7 and 0.85 would lead to a difference of only 2% in calculated metabolic rate. We made trials to investigate whether the metabolic rate and the birds' stress were different in the dark and in the light and no differences were detected visually. Measuring the birds in the light (artificial light in the climate room) allowed us to monitor their behaviour (stress-induced movements and position: standing, laying on tarsi or on belly). The woodcocks remained quiet most of the time, unless they detected the presence of a human. For this reason, all the windows of the climate room were covered and the birds were watched using a video-camera inside the chamber and linked to an external monitor.

In the morning, birds were weighed and placed in the respirometer chamber. Birds could be submitted to two treatments. For the first treatment, seven birds (one in 2000 and six in 2001) were measured at constant temperature of 23°C, to investigate whether the metabolic rate varied in relation to the time of the day (morning *vs.* noon *vs.* afternoon). For the second treatment, birds were measured at several air temperatures. In this case, the metabolic rate was first measured for 2 hours at high temperature (25-30°C). Birds were then weighed again and the temperature of the room was lowered to 10-15°C, with the bird inside the room. When the temperature was stable, the metabolic rate was measured for 2 hours. One or two more series of measures at lower temperatures (0 to -10°C) were performed depending on the behaviour of each bird (level of stress) and time left before nightfall. We decided to start the measurements at high temperatures and to finish at low ones because of two reasons. Firstly, in the morning, the birds were acclimatised to the thermoneutral temperature because they spent their first night at the same temperature (25°C) which was chosen to minimise the possible loss of mass linked to heat loss. Secondly, a reverse order of temperatures would have lead to intense condensation in the box, probably not comfortable for the bird and preventing the observers to watch to the bird. At the beginning of the night, the bird was released and another individual was captured for the following day. No bird was kept more than one day.

In November 2000, the Lower Critical Temperature (LCT) was unknown, hence we explored a wide range of temperatures between -10° and 30°C. In 2001, after estimating LCT to be about 17°C from the previous year measurements, four experimental temperatures were used: two temperatures above LCT (25° and 20°C) and two temperatures below LCT (10° and -5°C). The metabolic rates measured were called BMR at temperatures above LCT and Standard Metabolic Rate (SMR = BMR + thermoregulatory costs) below LCT. BMR *sensu stricto* is very difficult to measure and requires special conditions of deep sleep (Schmidt-

Nielsen 1994). In wild birds, perhaps stressed and standing on their legs during the measurement, metabolic rates measured above LCT may often not be the true BMR. However, we will use this term because it is commonly used in similar studies on avian energetics.

III.2.3.5. T3 measures and radioimmunoassays

In 2001, two blood samples were taken at different temperatures to measure the association between T3 hormones levels and metabolic rate. The first blood sample was taken after VO_2 had been measured at thermoneutrality (23 or 25°C) and the second one was taken after the last VO_2 measure in the cold at -5°C. For the six birds in 2001 in which VO_2 was measured at constant thermoneutral temperatures, T3 levels were measured in the morning and evening.

Total plasma T3 was determined at the CEBC in one assay without extraction in the presence of 8-anilino-1-naphtalen sulfonic acid (ANS) on duplicate samples of 20 µl plasma. ^{125}I -T3 was obtained from CIS Biointernational (OCPE89 T3, 150KBq). Standard T3 (T2877) and T3-binding Antiserum developed from rabbits (T2777) were obtained from Sigma Chem. Comp. Reagents were diluted in 0.075 M barbital buffer (pH 8.6) which contained 0.1% Azide and 26% normal rabbit serum. ^{125}I -T3 bound to antibody was precipitated with appropriate diluted sheep antirabbit delta-globulin serum. The lowest concentration detectable was 0.038 ng/ml. The intra-assay coefficient of variation was 2.3% (n = 6 duplicates).

III.2.3.6. Influence of wind and air temperature on FMR

In the field, wind and radiation can have important effect on thermoregulation and FMR (Dawson & O'Connor 1996). Weather data (standard air temperatures, direction and strength of wind) were collected hourly at Louargat (14 km from Beffou) by a Météo France's automatic station. For a better estimation of the effect of wind on FMR, we used the Standard operative temperature (T_{es}) which combines sun radiation, wind strength and air temperature to give the temperature of a thermally equivalent laboratory enclosure (Bakken *et al.* 1981 ; Bakken 1990). T_{es} is calculated using the following equation:

$$T_{es} = T_b - (K_e / K_{es}) \cdot (T_b - T_a) \quad (1)$$

where T_b is body temperature (approximated to be 41°C in woodcock), K_e is the convection-free conductance (without wind), K_{es} is the overall conductance at a wind speed of 1 m/s and T_a is the air temperature (in °C). The conductance values (in W/°C) are given by the slopes of the regression lines of SMR with T_a . T_{es} can also be calculated as $T_{es} = T_b - H_{sm} / K_{es}$, where H_{sm} is the heat loss for a taxidermic heated mount. Wiersma & Piersma (1994) measured T_{es}

in Red Knot *Calidris canutus* using taxidermic heated mounts in various arctic and temperate environments. They calculated H_{sm} according to the formula :

$$H_{sm} = (K_e + K_u \cdot u^{0.75}) \cdot (T_b - T_a) - K_r \cdot R_g \quad (2)$$

where K_u is the conductance of various microhabitats (in $W/^\circ C$), u is the wind speed (in m/s), K_r is the radiative conductance in various microhabitats (in $W/^\circ C$) and R_g is the global solar radiation (in W/m^2). Our estimation of T_{es} is done at night (time of capture) and thus $K_r \cdot R_g$ equalled zero. Because the wind effect increases when the body is higher from the soil surface, Wiersma & Piersma (1994) gave formulas to estimate T_{es} in other species of shorebirds, taking legs length into account. Considering that the Woodcock has an average height of 0.10 m (instead of 0.09 in the knot), we had to multiply the wind speed by a corrective factor of 1.036. The value for K_e in the Woodcock is 0.029 $W/^\circ C$ (see results), which is 64.4 % below the value in knots (0.045). As a consequence, in woodcocks, $H_{sm} = (0.029 + 0.644 \cdot K_u [u(1.036)]^{0.75}) \cdot (41 - T_a)$. We captured woodcocks in three types of habitats: meadows, wheat seedbeds and corn stubbles. For meadows, we applied the value of 0.00478 $W/^\circ C$ for K_u , measured in vegetated salt marsh by Wiersma & Piersma (1994). For seedbeds and stubbles, we used their value of 0.00809 $W/^\circ C$ for K_u , measured in mudflat and bare marsh. In knots, the ratio K_{es} / K_e is 0.055/0.045 = 1.2. Considering the same ratio in woodcock, $K_{es} = 1.2 \cdot K_e = 0.035$. Therefore, T_{es} in woodcock is $T_{es} = 41 - H_{sm} / 0.035$.

III.2.3.7. Statistical analyses

The LCT was determined using least-square regressions. Below LCT, we fitted a regression line according to $SMR = a1 + b1 \cdot \text{Temperature}$. Above LCT (in the thermoneutral zone), the slope of the line was set equal to 0 (VO_2 would then be equal to BMR). A computer program was used to determine the best curve fits above and below LCT, based on minimising the combined r^2 .

Statistical analyses were performed with SPSS v.10.0 (SPSS 1999) and SAS v.8 (SAS Institute 2000). Means are reported ± 1 standard deviation (SD), unless specified. We used SPSS for comparing means with Student t -tests and linear models. Stepwise mixed linear models were performed with SAS. To assess the relationships between SMR or T_3 with environmental factors and individuals characteristics, we performed a set of stepwise linear models. Individuals characteristics that were correlated were included separately in the analysis.

III.2.4. Results

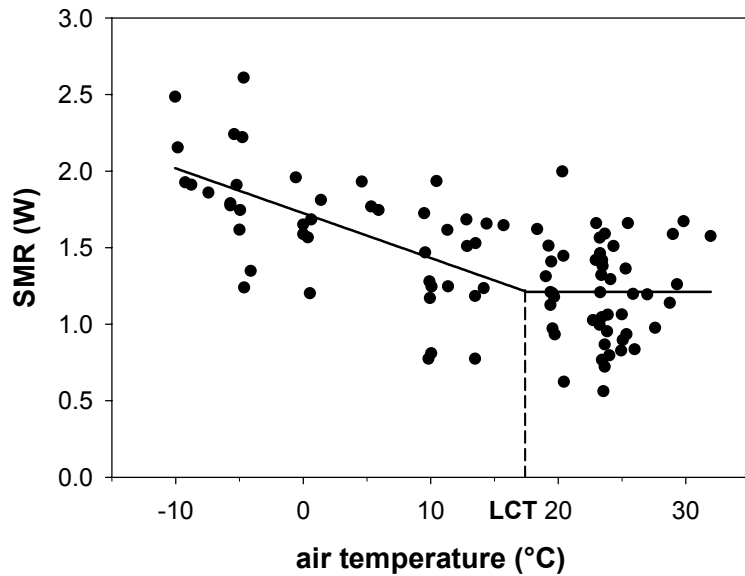
III.2.4.1. Body mass

The mean body mass of woodcocks at the time of capture at Chizé was 317.3 ± 19.2 g ($n = 28$) for both years. There was no difference between years (318.4 ± 21.5 g in 2000 ($n = 14$) and 316.1 ± 17.4 g in 2001 ($n = 14$); $t_{26} = 0.310$, $P = 0.759$). For both years, body mass did not differ between adults and juveniles (322.6 ± 20.5 g ($n = 15$) and 311.2 ± 16.2 g ($n = 13$) respectively, $t_{26} = 1.619$, $P = 0.117$) but females were heavier than males (322.5 ± 16.4 g ($n = 13$) and 304.8 ± 15.1 g ($n = 8$) respectively, $t_{19} = -2.48$, $P = 0.023$). Woodcocks caught near the Beffou forest had similar masses (mean 311.4 ± 20.2 g, $n = 38$) to those caught near Chizé at the time of capture ($t_{64} = -1.197$, $P = 0.236$). At the time of BMR measurement (i.e. after a night of fast), the mean body mass was 286.0 ± 19.3 g (C.V. = 6.7%) for the 27 birds (one individual was only measured at 13°C) and the lean body mass was 258.2 ± 15.6 g (C.V. = 6.0%) for the 14 birds (measures of skull and ulna, necessary to estimate lean mass, were only available in 2001).

III.2.4.2. Metabolic rates

For the seven birds measured at the constant temperature of 23°C, there was a significant difference in SMR and body mass during different times of the day and a strong individual effect (mixed GLM : $F_{1,11} = 6.58$, $P = 0.026$ for period of the day; $F_{1,11} = 7.60$, $P = 0.019$ for body mass; $F_{1,11} = 5.78$, $P = 0.035$ for interaction period x body mass; $F_{6,13} = 24.81$, $P < 0.001$ for the individual effect), with values for SMR being 1.27 ± 0.30 W in the morning, 1.16 ± 0.38 W at noon and 1.10 ± 0.28 W in the evening. However, as the birds lost mass in the whole day long, when SMR was weighed by body mass, the effect “period of the day” was no longer significant (mixed GLM : $F_{1,13} = 3.21$, $P = 0.097$ for period of the day; $F_{6,13} = 16.12$, $P < 0.001$ for the individual effect). BMR was 1.211 ± 0.317 W (C.V. = 26 %, $n = 49$ dots but 28 individuals) i.e. 104.6 ± 27.5 kJ/day (fig. 1). There was no significant relationship between mean BMR and mean mass at the time of measurement ($r^2 = 0.032$, $F_{1,25} = 0.816$, $P = 0.375$, $n = 27$). LCT was 17.5 ± 3.7 (SE)°C, (C.V. = 21.2 %). The regression equation between SMR and air temperature (T_a) was $\text{SMR (in W)} = -0.029 T_a(^{\circ}\text{C}) + 1.725$ ($r^2 = 0.413$). Extrapolating T_a to $\text{SMR} = 0$ resulted in an estimated T_b of 59.5°C.

Fig. 1: Standard Metabolic Rate (SMR) in relation to ambient air temperature (T_a). LCT indicates the Lower Critical Temperature (dashed line). Each dot represents one metabolic measurement (1 to 4 dots per individual). The equation for the line at temperatures below LCT is $SMR (W) = -0.029 T_a(^{\circ}C) + 1.725$ (solid line).



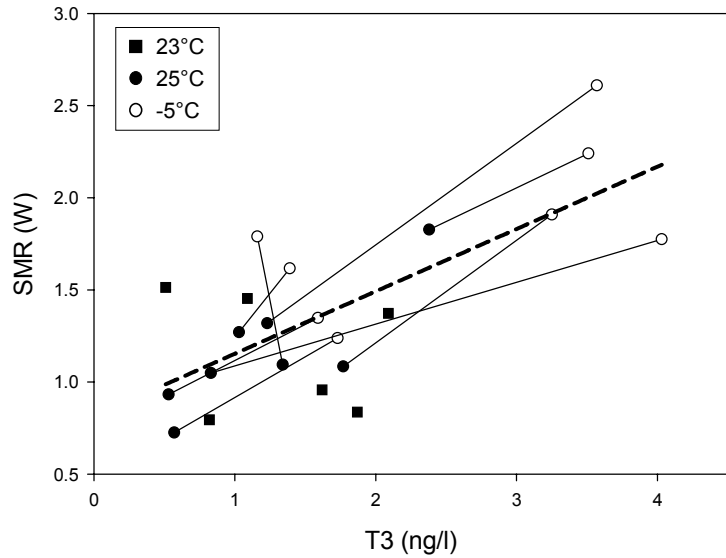
SMR was only influenced by temperature and an individual effect, but not by individual characteristics (age, sex, total body mass, lean body mass, mass of proteins), time (year, date in the month) and behaviour (position = standing vs. resting on tarsi vs. laying) (stepwise mixed regression, $SMR = \text{temperature (fixed) and individual (random)}$; for temperature : $F_{1,37} = 56.99$, $P < 0.0001$; all $P > 0.05$ for the other parameters). Likewise, there was no relationship between BMR and estimated lean body mass ($R^2 = 0.009$, $F_{1,12} = 0.110$, $P = 0.746$, $n = 14$) and between BMR and estimated protein mass ($R^2 = 0.016$, $F_{1,18} = 0.294$, $P = 0.595$, $n = 20$ [sex, necessary to estimate protein mass, was only available in 21 birds, minus the bird measured only at 13°C]).

III.2.4.3. Calibration between T3 and metabolic rates

At constant temperature, levels of T3 were similar in the morning and in the afternoon (paired t -tests $t_3 = -0.731$, $P = 0.517$, $n = 4$ because there was no blood sample in the afternoon for two individuals out of the six measured in 2001). The overall relationship between T3 levels and SMR between 25° and -5°C was significant (fig. 2). The relationship between T3 levels and SMR was not significant at thermoneutrality ($R^2 = 0.145$, $F_{1,12} = 2.039$, $P = 0.179$, $n = 14$ at 25°C including a mean value of T3 and SMR for the 6 individuals at constant temperature) but there was a positive trend at -5°C, ($R^2 = 0.433$, $F_{1,6} = 4.578$, $P = 0.076$, $n = 8$). Levels of T3 at low ambient temperature (-5°C) were twice as high as at thermoneutrality (+ 209%) (2.53 ± 1.12 ng/l at -5°C vs. 1.21 ± 0.63 ng/l at 25°C, $n = 8$; paired t -test $t_7 = -3.511$, $P = 0.010$). For the same individuals, the elevation of metabolic rate between 25°C and

-5°C was significant ($+160\%$; paired t -test $t_7 = -5.268$, $P < 0.001$). However, among these 8 individuals, 4 did not seem to show an increase in T3 levels at -5°C (fig. 3, black triangles). Among these 4 individuals, one actually decreased in T3 by 14% while the three others increased (134, 300 and 303%) but because their T3 level at thermoneutrality were low, their relative increase was similar to the four upper individuals (fig. 2).

Fig. 2: Relationships between T3 and SMR for 8 individuals measured at two temperatures [at 25°C (black dots) and at -5°C (white dots), lines connecting measurements of the same individuals] and for 6 individuals measured twice at 23°C (black squares representing the mean of the two measures). Regression (dashed line) $\text{SMR} = 0.815 + 0.338 \cdot \text{T3}$, $R^2 = 0.525$, $F_{1,20} = 22.08$, $P < 0.0001$.

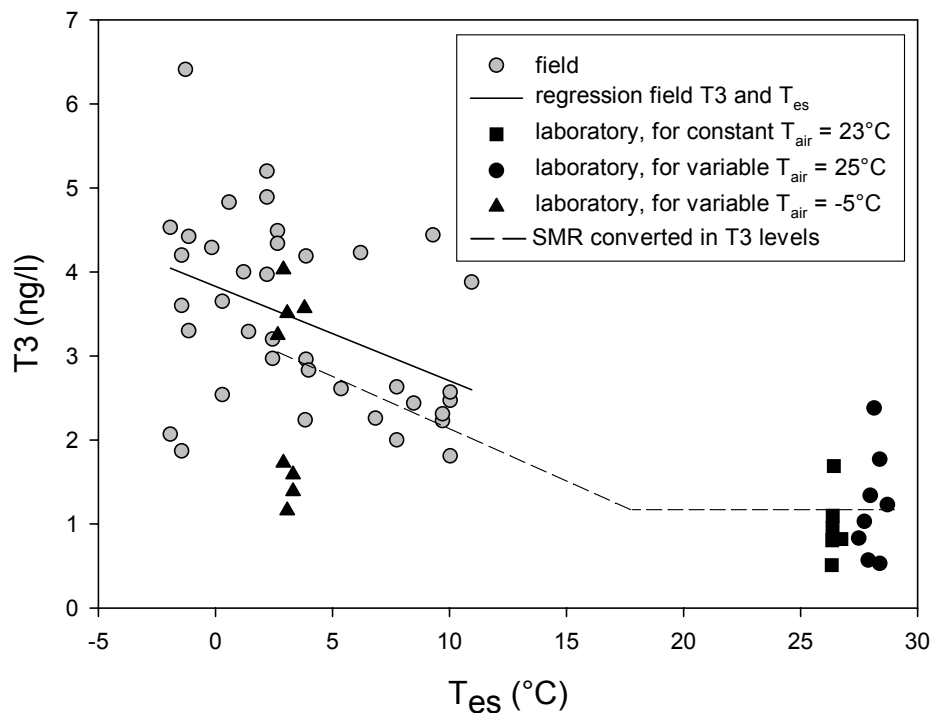


III.2.4.4. T3 measures in the field

The mean T3 value in the field (near the Beffou forest) was 3.43 ± 1.10 ng/l (range 1.81 to 6.41 ng/l, fig. 3). Because these birds were not resting but actively foraging and feeding, we can consider that this value does not correspond to the SMR but to the Field Metabolic Rate (FMR). The mean temperature at the time of capture was $4.2 \pm 2.8^{\circ}\text{C}$ but the range was large (-2.5°C to 10.4°C) and was a good representation of the average winter temperatures in Brittany. This average field value of T3 was 2.8 times the value at BMR in the laboratory at Chizé. At Beffou, the T3 levels were only influenced by the standard operative temperatures T_{es} (Stepwise linear model: $R^2 = 0.18$; $F_{1,36} = 7.905$, $P = 0.008$; $P > 0.05$ for the other factors: age, total body mass, lipid mass, lean body mass, air temperature, date, cold spell (before, during, after), hour) (Fig. 3). The regression line between T3 and T_{es} in the field was almost parallel but slightly higher than the regression line representing SMR (Fig. 3). The extrapolation of the residuals of the points following this field regression to the T_{es} corresponding to LCT gave an estimated value of T3 of 1.327 ± 0.996 ng/l. Following the regression from Fig. 2, this gave an extrapolated value of SMR of 1.263 ± 0.337 W i.e. slightly higher than the

BMR measured in the laboratory but with a similar standard deviation. If we consider that T3 values at thermoneutrality reflect BMR, FMR at night in winter, estimated by T3 levels, would be between 2 to 4 times BMR (mean 2.8 times BMR or 3.4 W).

Fig. 3 : T3 levels in relation to standard operative temperature T_{es} . Laboratory measures at Chizé, without wind, concerned 14 individuals but only 8 were measured at 25°C (black dots) and -5°C (black triangles) and the 6 other individuals were measured at constant temperature of 23°C (black squares representing the mean of the two measures). The dashed line represents SMR converted in T3 values (following the relationship in fig. 2) and with a LCT of 17.5°C. Grey dots represent field measures (at Beffou), at wind speed varying between 0 and 6 m/s ($n = 38$ individuals). The solid line is the regression between T3 in the field and T_{es} ($T3 = 3.829 - 0.113 \cdot T_{es}$, $R^2 = 0.18$; $F_{1,36} = 7.905$, $P = 0.008$).



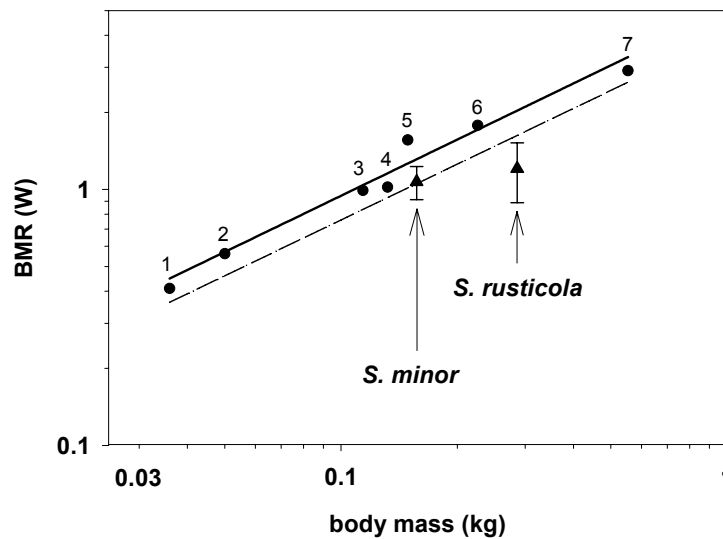
III.2.5. Discussion

III.2.5.1. BMR values

Gavrilov & Dolnik (1985) reported in the Eurasian Woodcock a BMR of 186.7 kJ/day (= 2.15 W). However the body mass of this single bird (430 g) was 1.5 times above the mass of our birds (286 g). This difference may therefore partly explain their value of BMR which was 178% above our value of 1.21 W. Our BMR value was always below the BMR predicted by allometric equations established for shorebirds (Haematopodidae, Scolopacidae and Cha-

radriidae): 40% below the prediction from Kersten & Piersma (1987) for temperate winter and 25% below the prediction from Kersten *et al.* (1998) for tropical winter (fig. 4). It was also 15 to 39% below the values for non-passerine birds estimated by Lasiewski & Dawson (1967), Aschoff & Pohl (1970), Kendeigh *et al.* (1977) and Daan *et al.* (1990). Moreover, our results are consistent with the low levels of BMR found in the American Woodcock, *Scolopax minor*, by Vander Haegen *et al.* (1994). BMR in American woodcocks was 18% below the values predicted by Kersten & Piersma (1987) and Daan *et al.* (1990), but 8%, 17% and 3% above the values predicted by Lasiewski & Dawson (1967), Aschoff & Pohl (1970) and Kendeigh *et al.* (1977) respectively. Vander Haegen *et al.* (1994) gave two hypotheses to explain their low values of BMR. The first hypothesis was the fact that the birds used for their experiments were raised in captivity for several months which may have affected their metabolic rates. Our results from wild birds confirm the low BMR and thus make this hypothesis less likely. Moreover, our BMR values are even lower than those reported by Vander Haegen *et al.* (1994) in *S. minor*, although, the stress caused by capture, captivity and frequent handling, would predict the metabolic rates of *S. rusticola* in this study to be closer to Resting Metabolic Rate (RMR) than true BMR.

Fig. 4 : Basal Metabolic Rate (BMR) in relation to body mass for 2 species of woodcocks [triangles : *Scolopax minor* (Vander Haegen *et al.* 1994) and *S. rusticola* (this study)] and for 7 species of shorebirds wintering in temperate areas [dots : 1. *Charadrius dubius* (Kendeigh *et al.* 1977), 2. *Calidris alba* (Castro 1987), 3. *Arenaria interpres* (Kersten & Piersma 1987), 4. *Calidris canutus* (Piersma *et al.* 1996a), 5. *Tringa totanus* (Speakman 1984), 6. *Pluvialis squatarola* (Kersten & Piersma 1987), 7. *Haematopus ostralegus* (Kersten & Piersma 1987)]. The lines represents BMR predicted for shorebirds in temperate winter (solid line, Kersten & Piersma 1987) and tropical winter (dashed line, Kersten *et al.* 1998).



The second hypothesis concerns the difference in natural history between woodcocks and “typical shorebirds”. If BMR is associated with Daily Energy Expenditure (DEE) as suggested by Kersten & Piersma (1987), Daan *et al.* (1990) and Nilsson (2002), differences in ecology and behaviour causing differences in DEE, would result in differences in BMR. The biggest difference is probably the type of habitat used. Woodcocks, which live all year-round in a sheltered forested habitat, are probably more protected from wind, and associated heat loss, than other shorebirds living in windy coastal or grassland habitats (Vander Haegen *et al.* 1994). For a single Red Knot at 0°C, energetic expenditure increases by 30% when wind speed increases from 0 to 1 m.s⁻¹ (Wiersma & Piersma 1994). Using heated taxidermic mounts, Wiersma & Piersma (1994) showed that heat loss was lowest in dense vegetation, compared to mudflats, tundra or birds in flocks. In the Ruffed Grouse *Bonasa umbellus*, at a wind speed of 4.4 m.s⁻¹ and at a temperature of -20°C, the metabolic rate is increased to 2.3 x BMR (Thompson & Fritzell 1988b). Ruffed Grouse can save 4 times more energy by resting in coniferous habitats compared to roosting in deciduous trees (Thompson & Fritzell 1988a). Wind speeds in coniferous roosts were approximately 25% of those in the open and in deciduous roosts about 50% of that in the open (Thompson & Fritzell 1988a). Shielding from wind is the major energetic benefit of roost use (Walsberg 1986). A high level of BMR as a protection from heat loss would not be useful in a temperate sheltered habitat. Comparing families of birds, Bennett & Harvey (1987) showed that families living in forest or woodlands had lower BMR than families living in marshes, tundra or at sea. This hypothesis is also strengthened by the fact that migratory waders reduce their BMR in the tropical wintering grounds compared to temperate ones and increase their BMR when breeding in the Arctic (Castro *et al.* 1992 ; Lindström 1997 ; Kersten *et al.* 1998 ; Kvist & Lindström 2001). In general, bird species subject to low levels of heat loss (such as deserts or tropical forests) tend to reduce their BMR (Bennett & Harvey 1987 ; Dawson & O'Connor 1996). Daan *et al.* (1990) also found a strong correlation between BMR and Daily Energy Expenditure (DEE): species with low DEE (as expected in woodcocks with a relatively “cheap” foraging technique (probing), short distance movements and sheltered habitat) are expected to have a low BMR.

An additional argument relates to the nocturnal habits of woodcocks. Low levels of BMR are also found in nocturnal birds such as owls (Strigiformes; Wijnandts 1984 and Weathers *et al.* 2001), nightjars (Caprimulgiformes; McNab & Bonaccorso 1995 and Bech & Nicol 1999), kiwis (Apterygidae; Calder & Dawson 1978) and in another nocturnal wader, the Stone Curlew *Burhinus oedienemus* (O. Duriez, annexe 1). It was suggested that a lower BMR may be an adaptation to the nocturnal life (Wijnandts 1984 ; Bennett & Harvey 1987 ; Bech & Nicol

1999). A nocturnal bird could choose a favourable microclimate (warmer due to the sun rays and shelter in the case of the woodcock) for the diurnal resting phase and thus may have low thermoregulatory costs at this time. During the nocturnal active phase, thermoregulation costs should also be lowered because of the heat generated by locomotion and foraging (Paladino & King 1984 ; Webster & Weathers 1990 ; Zerba & Walsberg 1992 ; Bruinzeel & Piersma 1998). It is not currently possible to separate these two hypotheses (sheltered habitat or nocturnal life) to explain the low levels of BMR in woodcocks, and more studies are needed on the energetics of continental waders (lapwings, plovers, snipes, pratincoles), in summer as well as in winter.

The lack of correlation between body mass and BMR is surprising, as it is established that the size of the brain, abdominal organs and skeletal muscles are the most metabolic active tissues (Schmidt-Nielsen 1994). Kersten & Piersma (1987) showed that even a 30% weight increase had no effect on the metabolic rate in Oystercatcher *Haematopus ostralegus*, Grey Plover *Pluvialis squatarola* and Turnstone *Arenaria interpres*, and the metabolic rate of adipose tissue is small (Scott & Evans 1992). Piersma (2002) found that BMR was directly linked to lean body mass in the Red Knot. Thus, the absence of relationship stated in our study could result from: 1) statistical properties due to four times higher variability in BMR (C.V. = 26%) compared to lean body mass (C.V. = 6%) and/or 2) animals with a different composition in fibre type muscle composition (oxydative vs. glucolytic). Such inter-individual variability in muscle composition and their activity as been shown in other bird species (Kiessling 1977).

III.2.5.2. Insulative properties

The LCT of 17.5°C is close to the measured value of 18°C found in *S. rusticola* by Gavrilov & Dolnik (1985) and the predicted value of 17°C calculated from Kendeigh *et al.* (1977). The conductance values in Eurasian woodcocks were low compared to waders (Kersten & Piersma 1987) and other birds (48% below the value predicted by Aschoff 1981). As in most studies, if SMR was set equal to zero at an air temperature equal to body temperature (41°C), the LCT would have been 16°C and the conductance would have been 0.044 W/°C (similar to Red Knot and most shorebirds). Our LCT value was close but our approach, without fixing any preconceived value for y_0 , allowed for independent determination of conductance. Vander Haegen *et al.* (1994) also found an extrapolated body temperature of 55°C, which was 14° above the average body temperature for birds (41°C). Thus, according to Calder & King (1974) and Schmidt-Nielsen (1994), this means that Eurasian and American

woodcocks must be well insulated by their plumage, as also found in Long-eared Owl *Asio otus* by Wijnandts (1984). Total plumage mass in woodcocks is about 24.5 g for a mean body mass of 316 g, which represents 7.7% of total body mass (Boos 2000). In Red Knot, the contour feather dry mass vary between 2.5 to 5.5% of total body mass (Piersma *et al.* 1995). Among 16 species of waders (body masses range 27 - 827 g), the mean feather mass represents $5.4 \pm 1.0\%$ of the total body mass (T. Piersma and P. Battley, pers. comm.). This supports the idea of a higher insulation of plumage (i.e. low thermal conductance) in woodcocks compared to other shorebirds.

III.2.5.3. T3 as a predictor of FMR

The elevation of T3 levels at low temperatures and their significant correlations with metabolic rates were also found in domestic chickens (Bobek *et al.* 1977), Northern Cardinal *Cardinalis cardinalis* (Burger & Denver 2002), House Sparrow *Passer domesticus* (Chastel *et al.* in press) and Black-legged Kittiwake *Rissa tridactyla* (Chastel, unpubl. data) because T3 is the hormone responsible for elevation of metabolic rate in the thermoregulation process (McNabb 2000). Jenni-Eiermann *et al.* (2002) found an elevation of T3 levels during temperate winter compared to summer in red knots. In Eurasian woodcock, the relationships between T3 and SMR at thermoneutrality and at -5°C were not significant. An increase in the sample size would probably lead to a significant relationship. But it could also indicate that other factors are influencing SMR, or T3.

From our T3 measurements in the field, we estimated that the woodcock's FMR at night in winter was between 2 and 4 times BMR. These values are slightly lower than what was commonly found in shorebirds: 4 x BMR for a set of species (Castro *et al.* 1992 ; Piersma 2002). Our woodcock values were also low for a 286-g non-passerine bird in regards of existing allometric equations [3.9 to 5.3 x BMR with Nagy (1987), Daan *et al.* (1990), Williams *et al.* (1993) and Hammond & Diamond (1997)]. The influence of standard operative temperature T_{es} , including wind effect, on T3 (and thus metabolism), and not of standard air temperature strengthens the hypothesis that sheltered habitat is of importance for saving energy. The accuracy of this relationship can be partly verified by extrapolating the data to thermoneutral conditions (LCT_{es}), which gives a SMR value slightly higher than BMR but a similar standard deviation.

III.3. Synthèse des principaux résultats

Conformément à nos hypothèses, à masse corporelle équivalente, le BMR de la Bécasse des bois (1,21 W) se révèle être plus bas que celui des autres limicoles côtiers (-40 %), et même plus bas que la moyenne des oiseaux (de -15 à -39 % selon les estimations). De plus, le pouvoir isolant du plumage de la Bécasse est relativement plus élevé que chez les autres limicoles. Les mêmes tendances avaient été trouvées chez la Bécasse d'Amérique *Scolopax minor*. Un bas niveau de BMR et une isolation thermique élevée pourraient être une adaptation à la vie en milieu relativement fermé et abrité, car le vent est connu pour avoir un effet très important sur les pertes de chaleur. Ce pourrait aussi être une adaptation au rythme de vie nocturne, comme chez les hiboux et les engoulevents, car les importantes pertes de chaleur la nuit, période la plus froide du nyctémère (donc la plus coûteuse en terme de pertes de chaleur), sont compensées par la chaleur générée par les muscles en activité.

Au laboratoire, l'augmentation du taux d'hormones T3 dans le sang avec la baisse de la température de l'air étaient fortement corrélées avec l'augmentation du métabolisme. Cette relation nous a permis d'estimer le FMR nocturne en hiver à 3,4 W, soit 2,8 fois le BMR, d'après des prélèvements de sang au moment du baguage d'autres bécasses en prairie. Sur le terrain, le taux de T3 était corrélé à la température opérative T_{es} (combinant les effets de la température de l'air et du vent sur l'organisme).

III.4. Compléments de résultats : capacités de jeûne

Les bécasses sont très sensibles aux conditions climatiques sévères (Ferrand & Gossmann 1995). Pendant des périodes de gel ou de sécheresse, le sol durcit et il est alors impossible pour une bécasse de le sonder pour rechercher des vers de terre, qui ont de plus tendance à s'enfoncer plus profondément dans le sol (Edwards 1998). Par conséquence, les vagues de froid prolongées peuvent avoir des effets dramatiques sur les populations (immigration massive d'individus vers les zones côtières plus douces ou vers le sud et/ou mortalité massive due au jeûne ; Gossmann & Ferrand 2000 ; Tavecchia *et al.* 2002). Il est d'ailleurs intéressant de constater que la distribution hivernale des bécasses en Europe reflète cette sensibilité au froid et l'espèce fréquente les régions à l'ouest et au sud de l'isotherme + 2,5°C en janvier (Cramp & Simmons 1983a ; Fig. I.2). Toutefois, une étude détaillée sur la composition corporelle a montré que les Bécasses des bois ont un mode de mobilisation des réserves corporelles comparable à celui d'oiseaux spécialement adaptés à des périodes de jeûne prolongé, comme les

Manchots empereurs *Aptenodytes forsteri* (Boos 2000). Selon cette étude, la moyenne de l'énergie totale métabolisable (somme des lipides et protéines) est 1900 kJ (étendue 570 – 2600 kJ) chez les mâles et 1730 kJ (860 – 2750 kJ) chez les femelles. Boos (2000) a calculé des durées de survie basées sur une valeur de BMR (estimée à 132,4 kJ/jour d'après l'équation allométrique de Lasiewski & Dawson (1967)) et d'après la perte de masse corporelle pendant le jeûne et la contribution relative des lipides, protéines et eau dans la dépense énergétique quotidienne ('*Daily Energy Expenditure*'; DEE). Ses conclusions sont que les bécasses hivernantes pourraient survivre à des jeûnes durant de 4 à 9 jours. Avec une valeur de BMR mesurée à 104,6 kJ/jour, la durée moyenne de survie en jeûnant varierait entre 5 et 9 jours chez les mâles (avec une DEE variant entre 2 x BMR et 4 x BMR) et entre 4 à 8 jours chez les femelles. Notre valeur de BMR augmente seulement légèrement la moyenne de temps de survie de une journée chez les mâles pour une DEE = 4 x BMR. De telles valeurs potentielles de survie au jeûne sont suffisantes pour résister à la moyenne des vagues de froid sévissant en Europe de l'Ouest. Ceci pourrait expliquer pourquoi les bécasses ont tendance à rester sur leur quartier d'hivernage dans les premiers jours d'une vague de froid plutôt que de se déplacer immédiatement vers des régions au climat plus doux, comme le font les Vanneaux huppés *Vanellus vanellus* par exemple. La bonne isolation thermique du plumage renforce le fait que la mortalité des bécasses pendant les vagues de froid résulte de la déplétion des réserves énergétiques plutôt que de l'hypothermie (Robin *et al.* 1999 ; Boos 2000).

IV. Risques inhérents à la sélection de l'habitat



photo L. Barbier / ONC

IV.1. Contexte

Nous avons vu en introduction (§ I.1.2.2.) que les pertes d'habitats et leur altération étaient une source de menaces pour les populations de bécasses. Ceci est particulièrement vrai en hiver, alors que les populations sont concentrées dans des zones de leur aire de répartition où les densités et activités humaines sont importantes (Iles Britanniques, littoral Manche-Atlantique de la France et de l'Espagne et bassin méditerranéen). Ces menaces sont encore accrues par la forte pression de chasse qui s'exerce sur la Bécasse en hiver. La compréhension de la sélection de l'habitat et des risques inhérents à la fréquentation de chaque milieu est essentielle pour une meilleure gestion et conservation de la Bécasse.

Malgré l'enjeu de conservation, aucune étude objective concernant la sélection de l'habitat de la Bécasse n'a été menée en hiver. Les quelques études sur l'habitat en hiver, utilisant des chiens d'arrêt ou les statistiques des oiseaux tués à la chasse (Imbert 1988 ; Jolly 1999), ou les habitats prospectés pour le baguage (Ferrand & Gossmann 1988 ; Granval & Bouché 1993) sont nécessairement biaisés par le comportement du chien, du chasseur ou du bagueur. Nous manquons cruellement de données objectives concernant la sélection de l'habitat pour proposer des mesures de gestion et de conservation efficaces. En parallèle à l'étude sur l'habitat, il est nécessaire de quantifier les risques de mortalité dans chaque habitat. Une fois encore, les seules données de mortalité et survie en hiver disponibles proviennent d'oiseaux tués à la chasse (Fadat 1993 ; Gossmann *et al.* 1994 ; Hoodless & Coulson 1994 ; Tavecchia *et al.* 2002). Les causes de mortalité naturelles en hiver et leur importance sont mal connues du fait de la très faible probabilité de retrouver dans la nature le corps d'un oiseau aussi cryptique que la Bécasse, excepté la mortalité due aux périodes de gel où des cadavres peuvent être trouvés dans des lieux découverts .

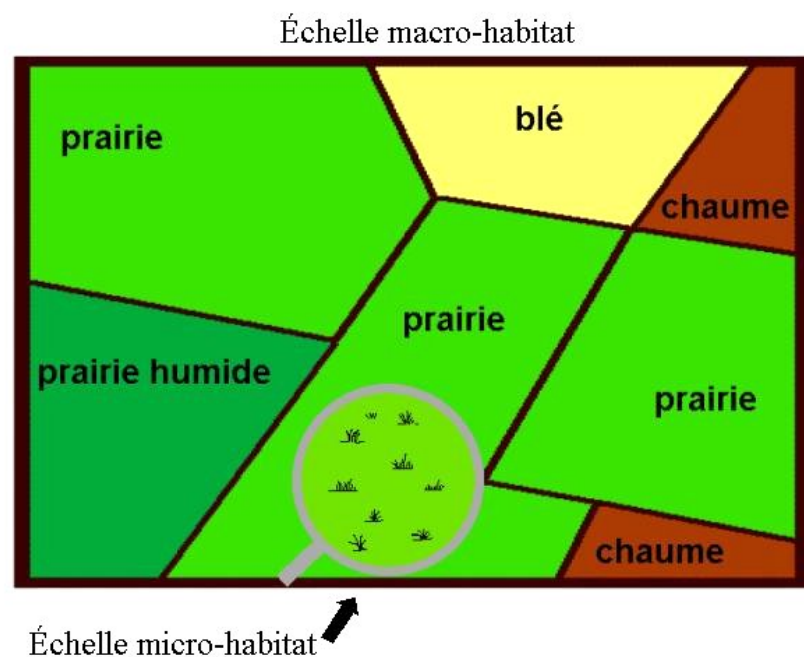
Le suivi individuel par la radio-télémétrie permet d'obtenir des données fiables, outrepassant les biais humains (Kenward 2001). Il est à présent unanimement reconnu que les méthodes de sélection de l'habitat les plus rigoureuses demandent un suivi individuel sur une période assez longue (Garshelis 2000). Dans l'article 2, je présente des résultats de la première étude de sélection d'habitat en hiver de grande ampleur (65 individus) utilisant un suivi individuel d'oiseaux par télémétrie (détail des méthodes d'analyse dans le § IV.2.1.). En effet, seules deux études préliminaires, portant sur le suivi de 3 et 5 oiseaux équipés de radio-émetteurs, ont abordé la sélection de l'habitat en hiver (Hirons & Bickford-Smith 1983 ; Wilson 1983).

La télémétrie est aussi une méthode idéale pour étudier les risques de mortalité et les taux de survie, puisqu'il est possible de retrouver les corps (ou du moins les émetteurs). Il est alors possible d'appréhender la mortalité naturelle par prédation pour la comparer à la mortalité due à la chasse. Ces résultats sont présentés dans l'article 3.

IV.2. Compléments méthodologiques concernant la sélection de l'habitat

La sélection de l'habitat peut être étudiée à deux échelles : le macro-habitat et le micro-habitat (Garshelis 2000). L'analyse du macro-habitat consiste à déterminer les types de parcelles ou peuplements qui sont recherchés ou évités dans le paysage. L'analyse du micro-habitat (aussi appelée '*site attribute analysis*' ; Garshelis 2000) consiste à déterminer les variables environnementales sélectionnées dans les habitats préférés par les animaux (Fig. IV.1). Ce dernier type d'analyse fait appel à des fonctions de sélection de ressource ('*resource selection functions*', RSF), définies comme toutes fonctions proportionnelles à la probabilité de l'utilisation d'une ressource par un animal (Manly *et al.* 1993). Les RSF consistent le plus souvent en la comparaison des caractéristiques des sites utilisés par rapport aux sites disponibles en utilisant des analyses multivariées comme l'analyse factorielle discriminante, ou des régressions logistiques (Boyce & McDonald 1999). Par exemple, des RSF ont été utilisées pour étudier la sélection de l'habitat chez des ours (North & Reynolds 1996), des grues (Franco *et al.* 2000) ou des tortues (Compton *et al.* 2002).

Fig. IV.1 : Plan schématisant les échelles d'analyses de sélection de l'habitat : le macro-habitat s'intéresse à la sélection dans le paysage alors que le micro-habitat se concentre sur les variables au sein d'un type de milieu.



J'ai essayé d'appliquer des analyses de micro-habitat sur mon jeu de données sur la Bécasse mais les résultats n'étaient pas satisfaisants du fait de problèmes statistiques (pseudoréplication des individus, résultats différents selon les tirages aléatoires de sous-groupes pour validation croisée des modèles...). De plus, les résultats obtenus étaient en général redondants avec ceux obtenus par les analyses de macro-habitat (par exemple la RSF donne l'abondance de la strate arbustive comme l'élément recherché dans une jeune plantation de hêtres, alors que c'est justement une caractéristique des jeunes plantations de hêtres). Les analyses de micro-habitat n'ont donc pas fait l'objet d'un article et je ne présenterai que des analyses de macro-habitat.

IV.2.1. Sélection du macro-habitat

Il existe plusieurs méthodes d'analyse de macro-habitat (Alldredge & Ratti 1986, 1992 ; McLean *et al.* 1998 ; Garshelis 2000) dont les principes et les limites sont rapidement expliqués. Chaque méthode consiste en la comparaison des habitats utilisés par les animaux avec les habitats disponibles ou non utilisés. Le terme « préférence » est souvent utilisé si un animal fréquente un habitat donné plus qu'attendu par chance (Kenward 2001). La méthode la plus ancienne utilise un test de χ^2 sur les différences entre les nombres de localisations observés et attendus pour déterminer si les individus ont une sélection d'habitat différente d'une distribution aléatoire (Neu *et al.* 1974). Cette méthode est très simple mais présente plusieurs inconvénients parce que l'unité statistique considérée est la localisation, et les individus sont regroupés, induisant de ce fait des problèmes de pseudo-réplication (Hurlbert 1984). De plus, cette méthode regroupe des individus dont le comportement peut différer du fait de leur appartenance à différentes catégories (age, sexe, saison, année). Enfin, la méthode de Neu *et al.* ignore les problèmes de contrainte de la somme des unités ('*unit-sum constraint*'; Johnson 1980). Pour remédier à ces problèmes, Johnson (1980) a proposé d'utiliser un classement des milieux en rangs, du moins préféré au plus préféré, pour chaque individu. Aebischer *et al.* (1993b) ont amélioré cette méthode en utilisant un log ratio $\ln(\% \text{ du milieu utilisé} / \% \text{ du milieu disponible})$ pour calculer les rangs d'usage et de disponibilité : c'est l'analyse compositionnelle. De plus, l'utilisation de l'individu comme unité statistique (et non plus la localisation) permet de tester des variations dans la sélection de l'habitat en fonction de covariables individuelles comme le sexe, l'age ou la saison avec une procédure qui s'apparente à une ANOVA. Pour l'analyse de macro-habitat chez la Bécasse en hiver, j'ai donc choisi d'utiliser l'analyse compositionnelle et les résultats sont décrits dans l'article 2.

IV.2.2. Domaines vitaux

Les analyses de sélection de l'habitat s'appuient souvent sur les domaines vitaux ('*Home ranges*'), définis comme étant les surfaces traversées régulièrement par les individus (Kenward 2001). Il existe plusieurs méthodes de calcul des domaines vitaux et les plus utilisés sont les polygones convexes minimum ('*MCP*') et les estimateurs de densité de Kernel (Worton 1989 ; Seaman & Powell 1996), aisément calculables avec les logiciels modernes couplés à des systèmes d'information géographique (Hooge *et al.* 1999) (Fig. IV.2). L'argument principal militant pour l'utilisation des domaines vitaux concerne l'inégalité des habitats disponibles entre les individus, notamment chez des espèces territoriales excluant leurs congénères (voir par exemple Pendleton *et al.* (1998) et Dickson & Beir (2002)). C'est pourquoi, Johnson (1980), puis Aebischer *et al.* (1993b) pour l'analyse compositionnelle, conseillent d'analyser la sélection de l'habitat de manière hiérarchique (comparer la composition des domaines vitaux avec la disponibilité des habitats dans la zone d'étude (sélection de 2^{ème} ordre) ; puis comparer les localisations de l'animal avec la composition de son domaine vital (sélection de 3^{ème} ordre).

Fig. IV.2 : Exemple de domaine vital diurne d'une bécasse, calculé avec les MCP (ligne bleue) et avec une fonction de Kernel (ligne noire épaisse) d'après les localisations de télémétrie (points rouges). Dans les deux cas, les domaines vitaux calculés comprennent des milieux non utilisés par la bécasse (les champs, en blanc). Les milieux utilisés de jour sont les bosquets (en vert) et les haies (lignes noires fines séparant les champs).



Toutefois, il m'est apparu que les domaines vitaux classiquement utilisés ne pouvaient pas être appliqués dans le cas de la Bécasse pour plusieurs raisons. La définition donnée par Kenward (2001) sous-entend que la totalité de la surface du domaine vital peut-être échantillonnée lors des déplacements de l'animal. Chez la Bécasse, le sol doit être sondé avec le bec ou inspecté visuellement pour estimer la disponibilité alimentaire (Rabe *et al.* 1983). Or dans le cas de domaines vitaux de plusieurs hectares, il est évident que chaque m² n'est pas visité, et certaines zones incluses dans le domaine vital calculé ne sont en fait jamais visitées, ou tout au plus survolées. Ainsi, les domaines vitaux calculés comprennent des habitats non utilisés ou inhospitaliers (par exemple des champs en journée; fig. IV.2). De plus, d'après notre expérience, les bécasses ne montrent peu, sinon pas, de gréganisme ni de territorialité en hiver. Ce qui signifie que toute la zone d'étude peut-être considérée comme disponible pour chaque individu. C'est pourquoi, je n'ai pas utilisé de domaines vitaux pour caractériser la sélection de l'habitat (article 2) et j'ai essayé de catégoriser l'utilisation de l'espace par les bécasses par une autre méthode utilisant les distances entre localisations (article 4).

IV.2.3. Abondance des ressources alimentaires

Chez un prédateur spécialisé comme la Bécasse, il est vraisemblable que l'abondance des ressources alimentaires joue un rôle prépondérant dans la sélection de l'habitat. C'est pourquoi nous avons procédé à des échantillonnages de faune du sol, et principalement de vers de terre, dans les remises fréquentées par les bécasses. Cette partie a été menée conjointement avec Françoise Binet, chercheur au Laboratoire d'Ecologie des Sols, à l'Université de Rennes 1, et effectuée sur le terrain par deux stagiaires pendant les hivers 2001 et 2002. Pour les prélèvements en milieu forestier, le jour, nous avons utilisé les protocoles standardisés de Bouché & Alliaga (1986). Comme certains groupes de vers de terre (les anéciques et épi-anéciques) remontent la nuit près de la surface, nous avons modifié ce protocole pour les prélèvements sur les prairies la nuit, afin de quantifier la différence de biomasse de vers dans les premiers centimètres du sol entre le jour et la nuit. Ce travail est inédit et les détails du protocole d'échantillonnage des vers de terre, de jour comme de nuit, sont expliqués dans l'annexe 2, ainsi que les résultats sur leur accessibilité nocturne, qui feront l'objet d'un article prochainement.

IV.3. Article 2. Habitat selection of the Eurasian Woodcock in winter in relation to its main preys: the earthworms

Olivier DURIEZ, Yves FERRAND, Françoise BINET, Eve CORDA, François GOSSMANN & Hervé FRITZ

Soumis dans Journal of Applied Ecology

IV.3.1. Abstract

1. The Eurasian woodcock, *Scolopax rusticola* is a game species suffering from a high hunting pressure and long-term modifications of its habitats, but with many questions regarding its current conservation status. For instance, woodcock habitat requirements during winter (the season of highest concentration of birds and hunting pressure) are still poorly known, although it is crucial to assess threats and to develop sustainable management options for the conservation of woodcock populations.
2. For the first time, during three consecutive winters, a large sample of 65 individual woodcocks fitted with radio-tags, were monitored in a relatively undisturbed wintering area in Brittany, France. Habitat selection was analysed using GIS and compositional analysis, in relation to vegetation types, soil variables (humus types) and the abundance of their main prey (earthworms).
3. Woodcocks used different habitats by day and at night, but generally preferring those with high earthworm biomass. By day, the habitat selection in forest was made according to the humus type (preference for mulls, rich in earthworms biomass) and dense shrub strata (better protection). Hedges with high density of trees and shrub were also an important habitat. At night, grazed meadows were by far the preferred habitat, containing also five times higher biomasses of earthworms compared to cultivated fields.
4. *Synthesis and applications.* Woodcocks were found to use a mosaic of habitats, selecting those with high food abundance during the day and the night, and dense cover during the day. Sustainable management of populations require protection and management of habitats that conciliate the two features, food and cover. Forestry practices should preserve rich humus types and coppices by choosing adequate ameliorating tree species and soil tilling. Changes in landscapes and intensive agricultural practices are current threats to woodcock populations: destruction of the hedges, decrease of permanent grazed meadows, impoverishment of soils fauna biomasses due to ploughing and/or chemical applications. However, woodcocks may benefit from the recent development of set-asides, grass field-boundaries and simplified cultural practices (no-tillage and direct sowing).

Key words: compositional analysis, Lumbricidae, habitat changes, *Scolopax rusticola*, sustainable management.

IV.3.2. Introduction

In Europe, many populations of wild species associated with traditionally farmed landscapes declined with changes in agricultural policies and farming practices (Pain & Pienkowski 1997 ; Aebischer *et al.* 2000). These large scale spatial changes in human land use strongly reduce biodiversity (Robinson & Sutherland 2002 ; Benton *et al.* 2003). For example, the changes in agricultural practices lead little bustards *Tetrax tetrax* and skylarks *Alauda arvensis* to decline drastically in most areas of Europe (Chamberlain *et al.* 1999 ; Jolivet 1999 ; Wolff *et al.* 2001). Similarly, the Eurasian Woodcock, *Scolopax rusticola* L., is likely to suffer from agricultural and forestry changes, especially in winter, when it uses habitats that are nowadays declining at the European scale, especially its nocturnal habitats.

Woodcocks are mostly migratory birds, wintering in large numbers in western France (Fadat 1991), and are atypical among waders for being solitary, continental and nocturnal in winter (Piersma *et al.* 1996b). Woodcocks are specialist predators of soil macrofauna: in winter, about 90 % of woodcocks' diet is constituted by earthworms; the rest being arthropods (insect: larvae and imagoes; myriapods) and slugs (Granval 1987, 1988a). In winter, they live in three types of habitats: woodlands (especially young deciduous stands) and hedges during the day and fields (meadows) at night (Cramp & Simmons 1983a ; Hirons & Bickford-Smith 1983 ; Wilson 1983 ; Gossmann *et al.* 1988 ; Granval & Bouché 1993). Although the wooded areas are globally increasing in the European Union, the plantations show a greater share of conifers than before, following a massive introduction of coniferous trees in the plain forests since 1945 (Sondag 2003). From 1968 until 1987, 87 % of the trees planted in Brittany were coniferous and 10% were poplars, but since 1988, this trend has changed with 49% of coniferous, 13% of poplars and 38% of other deciduous trees (Colombet *et al.* 1996). The disappearance of hedges is far more dramatic. In France, 60 % of hedges, i.e. 740,000 km, had been destroyed between 1966 and 1996 (Schmutz *et al.* 1996), and the trend is similar in the rest of the European Union (Pain & Pienkowski 1997 ; Robinson & Sutherland 2002). The situation for meadows and wet grasslands is also preoccupying since most of these habitats have been turned into crop fields since the late 50s (Pain & Pienkowski 1997 ; Wakeham-Dawson & Smith 2000). Between 1975 and 1995, 12 % of the natural meadows and pastures had disappeared in nine European countries (Poiret 2003). The decrease of grazing cattle and the wider use of nitrogen fertilisers, by enabling less fertile marginal land to be brought into production, lead the farmers to convert these old meadows into arable fields or woodlands (Potter 1997 ; Vickery *et al.* 2001).

In addition to these habitat changes, woodcock is hunted in many European countries. Hunting mostly occurs in winter, when the populations are concentrated in the winter quarters. With about 1,200,000 woodcocks shot every winter, French hunters kill between 30 to 40 % of the total bag size in Europe and the interest for woodcock hunting has recently increased (Ferrand & Gossmann 2000b). At this time, there is no clear declining trend in woodcocks populations but the very low survival rates calculated from the French ringing data base prompts to caution (Tavecchia *et al.* 2002). The addition of these threats lead conservationists to give the Eurasian woodcock the “vulnerable” status in winter (Tucker & Heath 1994 ; Heath *et al.* 2000) but recently revised as “stable” (Wetlands International 2002), following a proposition of European management plan (Office National de la Chasse 1998).

In this context, efficient management plans have to be prepared for sustainable use and conservation of woodcock populations, as well as for the establishment of free-hunting reserves in case of population declines. Designing sound management schemes requires to improve knowledge on the wintering ecology and behaviour of this species, which remain poorly known. The first step is to understand what mechanisms drive habitat selection in winter. Are woodcocks more constrained by the declines of pastures, or hedges, or by the changes of the forestry practices ? How do the resources availability influence habitat selection ? The previous few studies addressing habitats, using pointing dogs, bag statistics (Imbert 1988 ; Jolly 1999), or habitats prospected for ringing (Ferrand & Gossmann 1988 ; Granval & Bouché 1993) were necessarily biased by the behaviours of the dog, the hunter or the ringer. Radio-telemetry can provide more rigorous and detailed data on woodcock's winter habitat selection, avoiding human biases (Kenward 2001). Only two radio-tracking pilot studies, based on three individuals in Ireland (Wilson 1983) and five individuals in Cornwall (Hirons & Bickford-Smith 1983), had focused on winter habitat selection in the Eurasian woodcock. .

In this paper, we examine diurnal and nocturnal habitat selection in winter, with a large sample of radio-tagged woodcocks. We first investigated woodcocks' habitat selection in a relatively undisturbed landscape, offering a large share of traditional habitats, with limited hunting pressure due to the free-hunting reserve status of the main forest complex. Because the humus type indicates the way how organic matter (leaf litter) is decomposed and mixed to the mineral fraction of the soil by soil fauna (Frontier & Pichod-Viale 1993) and therefore gives information about the soil fauna present at each location, soil characteristics are probably important to understand woodcock habitat selection. Thus, we also investigated the influence of humus types and earthworms availability on habitat selection by woodcocks.

IV.3.3. Materials and methods

IV.3.3.1. Study site

Data were collected from December to April, during three consecutive winters (1999-2000, 2000-2001 and 2001-2002, hereafter called 2000, 2001 and 2002 winters respectively). The study was conducted in the Beffou forest (48°30'N, 3°28'W) and the surrounding bocage (Fig. II.3), located in Brittany, the main French wintering region for woodcocks (Fadat 1991). The study area reached 1722 ha in 2000, 1742 ha in 2001 and 1910 ha in 2002 (Fig. II.3, Table 1). The topography was composed of small hills and valleys (altitude range : 160-322 m). The bocage was composed of small woods (< 1 ha) and small fields (mean surface 0.8 ± 0.7 ha, range 0.07 – 10 ha) enclosed by old woody hedges. Woodcock hunting has been prohibited in the Beffou forest since 1995 but is allowed in the surrounding woods and hedges. Winter climate in Brittany is oceanic: rainy and windy with mild temperatures (mean 5°C in January; source Météo France).

IV.3.3.2. Capture methods and radio-tracking

Woodcocks were captured at night with a spotlight and a landing net, as they were feeding in fields surrounding the forest (Gossmann *et al.* 1988). We captured 37 woodcocks in 2000 (21 adults and 16 yearlings), 48 in 2001 (15 adults and 33 yearlings) and 34 in 2002 (10 adults and 24 yearlings). Birds were fitted with a ring and aged (adult or yearling) using wing feather details and moult status (Clausager 1973 ; Fadat 1994). Each bird was fitted with a radio-transmitter (TW3, Biotrack[®], UK), weighting 7, 9 or 12 g (2-4 % of body mass) according to the battery size. In winter 2000, radio-tags were maintained on the back with a Teflon ribbon two-loop backpack harness (Kenward 1987). Because seven woodcocks were found dead of starvation after the bill jammed in the upper loop of the harness (probably when preening), radio-tags were thereafter glued on the back and maintained with a single-loop harness (passing on the belly and behind the wings; McAuley *et al.* 1993) in winters 2001 and 2002.

During all the winter until departure in prenuptial migration, each bird was located 2 to 3 times per week both by day and at night, in winter 2000, and 4 to 5 times per week in the following winters. During the day, woodcocks were approached by circling and located to the nearest 10 m or less (not too close to avoid flushing). From our experience, woodcocks did not leave of diurnal site during the day (except when disturbed) or only moved by walking (probably never more than 100 m). At night, woodcocks were also approached by circling and

located only to the nearest 50 m because they were more prompt to fly, especially during clear moonlight nights. However the type of field was determined each time. During seven nights in 2001, a 2-hours interval monitoring on 25 birds showed that most of them spent the entire night in the field chosen at the beginning of the night. They were thus located only once per night subsequently.

IV.3.3.3. Analysis of radio-telemetry data

Each location was reported on a detailed map using a Geographic Information System software (GIS; ArcView[®] 3.2 [ESRI, Redlands, California, USA]). This map was digitised from an aerial photograph taken in 1992 (scale 1/10,000, source: Institut Géographique National). For all analyses, it was necessary to compare birds with relatively similar number of locations. The number of locations varied a lot, according to the date of capture of the bird (December to mid January) and the date of end of monitoring (death or migration starting in the last decade of February). Thus, a minimum of 7 locations per bird was fixed and the study period was limited to January and February, excluding December with scarce locations, and the pre-migratory period in March. Finally, 65 woodcocks over the three years were used in this study: 22 in 2000 (15 adults and 7 yearlings), 22 in 2001 (8 adults and 14 yearlings) and 21 in 2002 (7 adults and 14 yearlings). In case of several consecutive days of frost, the behaviour and habitat selection of woodcocks may change (Hirons & Bickford-Smith 1983 ; Wilson 1983). During the whole study period, we only had 3 days of frost in January 2000 and 4 days in February 2001. Hence, we excluded from the analyses the data obtained during the days of frost because accurate analysis of habitat selection was not possible.

Most studies on habitat selection use home ranges, defined as ‘the areas repeatedly traversed by individuals’ (Kenward 2001). This definition underlies that the whole area can be sampled during the movements of the individual. Woodcocks have to probe or to inspect the soil visually to check for the food potentialities (earthworms) of the environment (Rabe *et al.* 1983). Our experience showed that woodcocks usually move less than 100 m per day. In case of “home ranges” of several hectares, it is clear that every m² has not been visited and some wide spaces have only been ‘visited’ during flights. Thus computed home ranges would comprise habitats not visited or inhospitable (e.g. fields by day), in case of fragmented habitat such as the bocage (Rolando 2002). Another reason to consider home ranges in habitat selection analyses is the inequality of the available habitats among individuals (Kenward 2001). Territoriality could exclude some individuals from some areas of the study zone (Aebischer *et al.* 1993b). This lead Johnson (1980) to advise a hierarchical ordering of habitat selection at

descending scales (first-order selection: used study zone in the available geographical range of the species; second-order selection: used home range in the available study zone and third-order selection: used locations in the available home range). From our experience, woodcocks do not show any gregariousness in winter. This means that all the study zone could be considered as available to every individual. Thus, the definition of home range is not relevant for woodcocks in winter and habitat selection was analysed at the scale of the entire study zone.

IV.3.3.4. Habitat selection analysis

Habitat selection was analysed using compositional analysis (Aitchison 1986 ; Aebischer *et al.* 1993b) where the sample size was the number of tagged individuals and radiolocations served to subsample each individual's habitat use. In compositional analysis, the proportions of habitats used by each individual were compared to the proportions of habitats available ("used" = locations vs. "available" = study zone). The "used" habitats were the proportions of time (estimated by the number of locations) that each individual spent in each habitat type during the two months of study. The "available" habitats were calculated differently according to the type of habitat (see later). Compositional analysis is rather sensitive to the number of habitats tested and Aebischer *et al.* (1993b) advise to minimise the number of different habitats. Thus we performed analyses firstly with all detailed habitats and secondly with pooled habitats by gathering habitats similar in structure. Compositional analysis allowed a comparison of habitat selection according to individual characteristics (age) and seasonal effects (year of study) using MANOVAs. In a conservation perspective, an evaluation of habitat quality is important because the high-quality habitats must be those allowing a higher fitness (i.e. survival or reproductive output; Garshelis 2000; Jones 2001). Hence, habitat selection was also compared according to the survival of each woodcock at the end of monitoring, defined as a binary variable: 'survived' (i.e. went on migration) vs. 'dead' (hunting or predator), as performed by Aebischer *et al.* (1993a).

IV.3.3.4.1. *Woodlands*

The "woodland" habitat comprised the Beffou forest (612 ha) and the surrounding woodlands (c. 130 ha). The area of each type of available habitat was precisely calculated from the GIS map (Table 1). The stands in the Beffou forest were very diverse and could be separated in nine habitat types (Table 1). Deciduous stands (plantations, coppices and timbers) were mostly constituted by Beeches (*Fagus sylvatica*) and/or Oaks (*Quercus robur* and *Q. sessiliflora*), and some Ashes (*Fraxinus excelsior*). Coniferous stands (plantations and timbers) were mostly composed of Sitka spruce (*Picea sitchensis*), Common silver fir (*Abies alba*) and

Grant fir (*A. grandis*). 'Mixed timbers' were composed of the mix of species from the last two groups. 'Pine timbers' were composed of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Maritime pine (*Pinus pinaster*) and were separated from 'coniferous timbers' because of the difference in structure of trees. In all habitats types, the shrub strata was composed of Yew (*Taxus baccata*), Holly (*Ilex aquifolium*), and Hazel (*Corylus avellana*). The herbaceous strata was composed of Bracken (*Pteridium aquilinum*), Brambles (*Rubus fruticosus*), grass, litter and sometimes branches accumulated after timber. 'Deciduous plantations' were composed of young beeches and oaks (with a few ashes and Spanish Chestnuts, *Castanea sativa*) planted after the hurricane of October 1987. 'Coniferous plantations' were mainly composed of maritime pines and Grant firs. 'Wet forests' were mainly characterised by Willows (*Salix sp*), Alders (*Alnus glutinosa*) and Poplars (*Populus sp*) and were also defined by the presence of soggy soil and typical aquatic plants (Greater tussock sedges (*Carex paniculata*) and Common rushes (*Juncus conglomeratus*)).

For the pooled analysis, we only kept six habitats. 'Deciduous timbers', 'mixed timbers' and 'wet forests' remained the same, but other categories were gathered as follows: 'pine timbers' with 'coniferous timbers', 'deciduous plantations' with 'coniferous plantations' and 'coppices' with 'coppices-with-standard'. The timber fallow lands were not considered as a 'woodland' habitat because they could not host woodcocks during the day but they were used regularly at night by only one individual in 2001. Because of their small area (0.9 ha in 2000 and 8.6 ha in 2001 and 2002) and their very restricted use by woodcocks, fallow lands were excluded from nocturnal habitats as well.

The humus types depend on many factors: biotic (vegetation, soil fauna, macrofauna) and abiotic (nature of geologic substrate, slope, hydrology). In consequence, humus could change a lot in short distances (within 10 m or less) and were very difficult to map. Thus, the "available" humus variables were the proportions of each type of humus in a systematic sampling based on a 200 x 200 m grid covering all the forest and extended to several surrounding woods (182 points) (annexe 3, Fig. VIII.3.1). Three types of humus were determined (mors, moders and mulls) following Jabiol *et al.* (1995) and their proportions are given in Table 2.

Table 1 : Description of the habitat types in the study zone, comprising the Beffou forest and the surrounding woods and fields. The area (in hectares) and percentage (in italics) of each habitat are given as means for each of the three years of study.

	habitat	code	area	%	description
<i>woods</i>	Deciduous plantations	DP	191	25.2	2-4 m, 10-15 yrs, abundant shrub and grass strata
	Coniferous plantations	CP	21	2.8	
	Coppices	COP	60	7.9	
	Coppices-with-standard	CWS	55	7.3	5-10 m, 15-30 yrs, abundant shrub and grass strata
	Deciduous timber	DT	165	21.8	15-30 m, 30-60 yrs, abundant shrub and grass strata
	Mixed timber	MT	71	9.3	15-30 m, 40-120 yrs, shrub and grass strata limited or absent
	Pine timber	PT	14	1.8	
	Coniferous timber	CT	148	19.6	
	Wet forest	WF	32	4.2	Various height, age and shrub strata , aquatic plants, soggy soil
	Total woods		756	100	
<i>fields</i>	seed plots	SP	135	13.0	Grass or winter wheat, veg. 5-10 cm, naked soil
	stubbles	ST	176	17.0	Corn or wheat (or mustard), naked soil
	Young grazed meadows	YGM	47	4.5	< 3 yrs, sowing furrows still visible, regular structure, veg. < 15 cm
	Dry grazed meadows	DGM	441	42.5	3-10 yrs, sowing furrows not visible, irregular structure, veg. < 15 cm
	Humid grazed meadows	HGM	58	5.5	Permanent, veg. < 15 cm, aquatic plants, soggy soil
	Un-grazed meadows	UM	178	17.5	No trace of grazing, veg. > 15 cm, dry or soggy soil
	Total fields		1035	100	
	Total study zone		1791		

Table 2: Proportions of the humus types in woodlands and hedges types in the study zone. The proportions of each type were considered as the same in the three years. Humus types were estimated from a systematic sampling of 182 points and hedges were estimated from a random sampling of 89 points (see text).

	Habitat type	code	Number of points	%
<i>humus</i>	Mor		24	13.2
	Moder		61	33.5
	Mull		97	53.3
<i>hedges</i>	Wooded with strip	WS	30	33.7
	Wooded without strip	W	27	30.3
	Shrub with strip	SS	13	14.6
	Shrub without strip	S	10	11.2
	Relictual	R	9	10.1

Since shrub cover was probably an important parameter for woodcocks' camouflage by day, the proportion of shrub cover was estimated with a 10-m measuring tape (decametre) unrolled on the ground, where the presence of a shrub tree was noted every 0.5 m. The percentage of shrub cover was the ratio of the number of points with presence of shrub on the total number of points (20). The shrub cover was estimated in 82 points randomly chosen among the 182 points of humus availability determination, and on 202 sites used by woodcocks (81 in 2000 and 121 in 2001).

IV.3.3.4.2. Hedges

As it was impossible to map the characteristics of every hedge in the study zone (more than 200 km of hedges), the “available” variables were the proportions of each type of hedge in a random sampling (89 portions of 50 m of hedge; annexe 3, Fig. VIII.3.1). The difference in computation of habitat availability between forest habitats and hedges (area vs. proportion) precluded any combination of the two habitats in the same analysis. Hedges were constituted by trees and shrubs growing on an embankment. Four vegetation strata were defined: the tree strata (7-20 m) contained mostly beeches, oaks and ashes; the shrub strata (1-7 m) contained mostly Hazels, Gorse (*Ulex europaeus*), Broom (*Cytisus scoparius*), Blackthorns (*Prunus spinosa*) and young trees; the grass strata (<1 m) contained mostly brambles, brackens, grass and branches. We defined a fourth strata as the shrub strip or edge, which was the lateral extension of the hedge in the meadow and contained mostly brambles, brackens, grass and branches and sometimes shrub (hazel tree or blackthorn). For the pooled analysis, hedges were divided into three types: ‘wooded hedges’ with tree, shrub and grass strata; ‘shrub hedges’ with shrub and grass strata; and ‘relictual hedges’ with only the grass strata (Table 2). For the detailed analysis, we also analysed the presence/absence of the lateral shrub strip. We kept five types of hedges: ‘wooded with strip’, ‘wooded without strip’, ‘shrub with strip’, ‘shrub without strip’ and ‘relictual’ (always without strip) (Table 2).

IV.3.3.4.3. Fields

The nocturnal ‘field’ habitat was composed of 1204 plots in 2000, 1194 plots in 2001 and 1362 plots in 2002. The area of each type of available habitat was calculated precisely from the GIS map (Table 1). Meadows represented 70 % of the fields and were divided in three types: young meadows, old dry meadows (usually located on the slopes or summits of hills), and permanent humid meadows (mostly in valleys). Humid meadows were characterised by typical aquatic plants (Greater tussock sedges, *Carex paniculata* and Common rushes, *Juncus conglomeratus*). A meadow was qualified as ‘grazed’ if it showed actual or recent grazing

with cow dungs, footprints and short vegetation. The tall grass was the common characteristic of 'un-grazed meadows' which regrouped meadows that had not been grazed for the six previous months, meadows for mowing and old humid set-asides. The other fields were the 'seed plots' (wheat and grass) and the 'stubbles' (corn and wheat). For the detailed analysis, the six habitats were: 'young grazed meadows', 'dry grazed meadows', 'wet grazed meadows', 'un-grazed meadows', 'stubbles' and 'seed plots'. For the pooled analysis, four habitats were kept: 'grazed meadows' (young, dry and wet), 'un-grazed meadows', 'stubbles' and 'seed plots'. Three types of fields (colza, lucerne and ploughed field) were removed for the analysis because they represented together less than 5% of area and were never used by woodcocks.

IV.3.3.5. Earthworm sampling

Earthworms were sampled using the standardised method described by Bouché & Alliaga (1986). This method is a combination of two complementary extraction techniques: a chemical extraction by 0.4% formalin application to expel active earthworms from the deep soil to the soil surface, and a physical extraction by hand-sorting soil cores (30 x 30 x 10 cm) to collect additional earthworms that did not respond to the chemical extraction. Earthworm sampling was performed in both diurnal and nocturnal sites used by woodcocks (i.e. woodlands and fields). Selecting places for earthworm sampling took place each time we flushed a woodcock, at the beginning of the morning in diurnal sites (woodlands) and at the beginning of the night in nocturnal sites (fields). When selecting places, we searched for indices of woodcock activity (faeces, tracks) and avoided obvious soil perturbations (engine track, trail, depressions and mounds). Meteorological conditions were noted and we avoided to sample while freezing. We also avoided samplings in very wet soils (no effect of formalin application) and in young wheat or grass seed plots (to prevent trampling on the crops).

At each selected place, and because earthworm populations are known to be highly aggregated in patches (Poier & Richter 1992 ; Rossi *et al.* 1997), earthworm formalin extraction was done on a total of 6 square meters (2 sampling points randomly spaced 50 m apart, each point consisting in 3 square meters spaced 10 m apart in a triangle) to take into consideration the variability of the horizontal distribution of earthworms biomass. Thereafter, within each of the 6 square meters, 2 soil cores (30 x 30 x 10 cm) were dug and hand-sorted. The sampling procedure was slightly modified for nocturnal habitats (fields) because Bouché's method was not entirely suitable for night sampling. Our adapted sampling procedure is described fully in the annexe 2. For the two extractions (formalin and hand-sorting), the earthworms collected

were preserved in 4% formalin prior determination. All individuals were identified to species, counted and weighed to the nearest 0.01 g (fresh mass).

For each sampling place, i.e. each diurnal or nocturnal site used by woodcocks, the earthworm biomass value was the mean of the 6 square meters and was expressed as kg (fresh weight worm) per hectare. The variables of earthworm biomass used in the statistical analyses were the mean, the Standard Deviation (SD) and the Coefficient of Variation ($CV = SD / \text{mean}$), a higher SD or CV indicating a lower predictability of earthworms for woodcocks.

IV.3.3.6. Statistical analyses

Means were reported ± 1 standard deviation (SD) and were compared with Student's t-tests or analyses of variance (ANOVAs) with SPSS 10.0 software (SPSS 1999). The normality of the variables was assessed with the Kolmogorov-Smirnov tests. We wrote a script for compositional analysis for SPSS. As advised by Aebischer *et al.* (1993b), a randomization test based on pairwise permutations was performed to obtain an accurate P-value in compositional analysis.

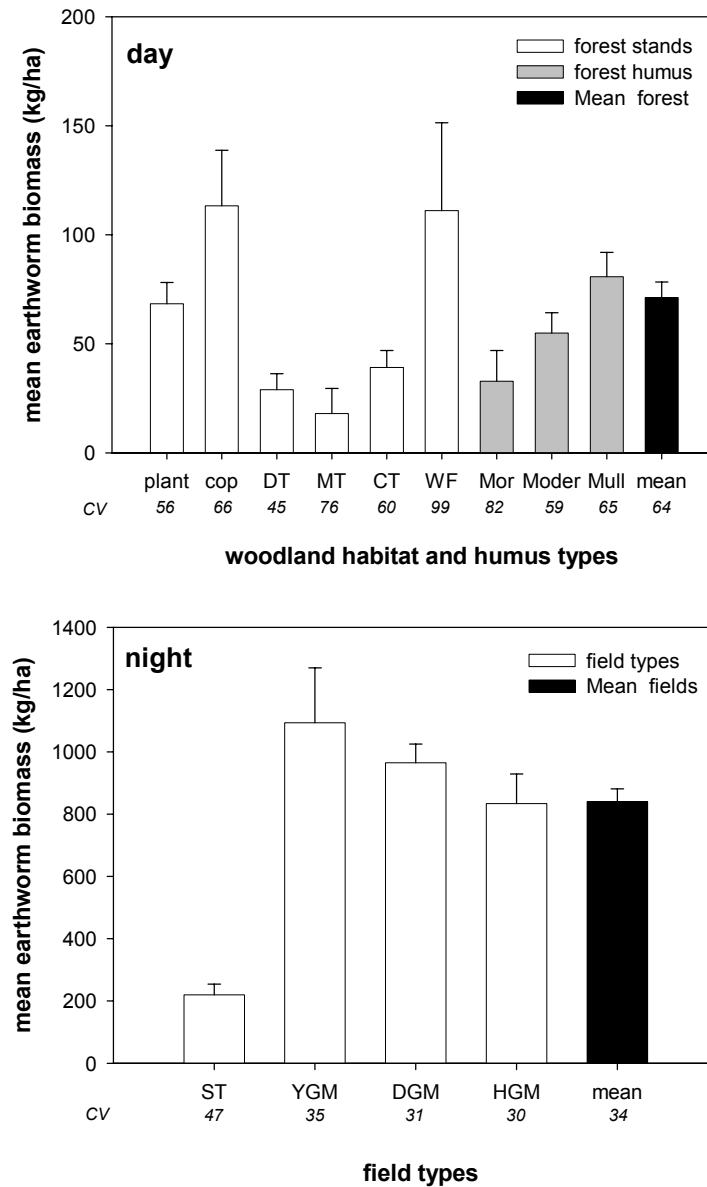
IV.3.4. Results

IV.3.4.1. Earthworm biomass

Diurnal woodland habitats sustained about twelve times lower earthworm biomass than nocturnal field habitats (Fig. 2; $t_{38.4} = -12.04$, $P < 0.001$), which also varied much more in woodlands than in fields (Fig. 2, CV, $t_{79} = 6.25$, $P < 0.001$). In diurnal woodlands, the earthworm biomass was 4 times higher in wet forest and coppices, and to a lesser extent in recent plantations than in the older stands (timbers) (Fig. 2; ANOVA: $R^2 = 0.33$, $F_{5,37} = 3.56$, $P = 0.010$). However, the two wet forests and coppices showed a peculiar high variability (CV) in earthworm spatial distribution (Fig. 2; ANOVA: $R^2 = 0.37$, $F_{5,37} = 4.36$, $P = 0.003$). Among the humus types, earthworm biomass tended to be higher in mulls than in moders and mors, although it was not significant (Fig. 2; ANOVA: $R^2 = 0.11$, $F_{2,39} = 2.33$, $P = 0.111$). In fields, earthworms were more abundant (in terms of both number and biomass) than in woodlands (numbers: 283 ± 199 worms, $n = 43$ samplings in forest vs. 737 ± 390 worms, $n = 38$ samplings in fields, $t_{53} = -6.54$, $P < 0.001$; biomass: 0.085 ± 0.176 g, $n = 12464$ worms in forest vs. 0.397 ± 0.616 g, $n = 28765$ worms in fields; $t_{37585} = -78.87$, $P < 0.001$). There was no significant difference in earthworm biomass and its spatial distribution between the three

types of meadows (young, dry and humid), but stubbles had significantly lower (4 to 5 times less) earthworm biomass than meadows (Fig. 2; ANOVA: $R^2 = 0.52$, $F_{3,34} = 2.11$, $P < 0.001$).

Fig. 2: Earthworm biomasses (mean $\pm$ standard error SE in kg / ha) for each diurnal and nocturnal habitat type (see Table 1 for labels). The coefficients of variation CV (in %) are given in italics below the habitats labels. N (on top of each bar) indicates the number of sites sampled (six 1-m² squares sampled per site).



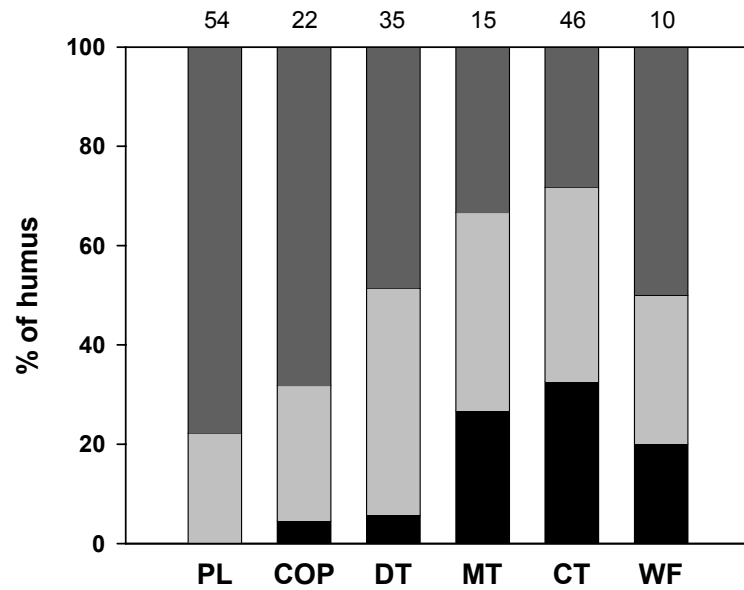
IV.3.4.2. Diurnal habitat selection in woodlands and hedges

The analysis was performed on 59 of the 65 woodcocks because the remaining 6 others spent most of their time in hedges and were located less than 7 times in forest. Considering the detailed classification based on nine wood stands, the habitat selection index λ was not highly significant ($P = 0.037$, Table 3) while it was much discriminatory for the pooled classification of six wood stands ($P < 0.001$). Plantations and coppices were the most favoured habitats by woodcocks and timbers were the less. When considering the humus types, the habitat selection index was very significant and mulls were preferred to moders and mors (Table 3). For wood stands as well as soil humus, there was no effect of year, age, survival of woodcocks on their habitat selection (all $P > 0.1$). The mulls were present in 78 % of plantations, 70 % of coppices and 50 % of wet forests (Fig. 3). Coniferous timbers showed the highest proportion of mors (30 %), but they still sustained similar high proportion (30 %) of mulls too.

Table 3: Results of compositional analysis on habitat selection in wintering woodcocks. Diurnal habitat selection was analysed in woodlands (two levels: stands and humus) and in hedges, while nocturnal habitat selection was analysed in fields. Habitats were ranked from the most preferred to the least preferred. A significant preference between two habitats was indicated by “>>” while a non significant difference was indicated by “>”. The codes used for ranking of habitats are given in Tables 1 and 2. P values were given by randomisation.

analysis	group	n	Wilk's λ	P	Habitat ranking
<i>woods stands</i>	detailed	59	0.736	0.037	DP >> COP > CP > WF > PT > CWS > DT > CT > MT
	pooled	59	0.606	<0.001	Plantation >> Coppice >> WF > Coniferous Timber > DT > MT
<i>woods humus</i>	detailed	59	0.531	<0.001	Mull >> Moder >> Mor
<i>hedges</i>	detailed	9	0.067	0.004	WS >> SS > W > S > R
	pooled	9	0.002	<0.001	Wooded >> Shrub > R
<i>Fields</i>	Detailed	63	0.273	<0.001	DGM >> ST > HGM > YGM >> UM > SP
	pooled	63	0.290	<0.001	Grazed meadows >> ST >> UM > SP

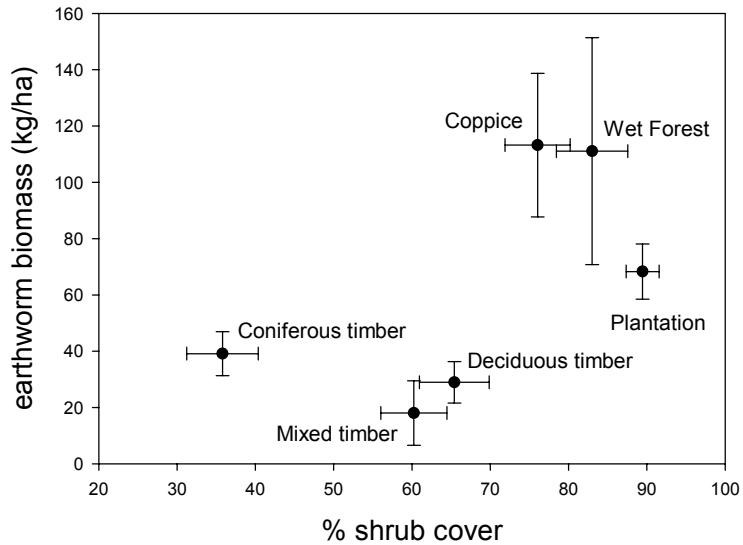
Fig. 3: Proportions of humus types (calculated on the systematic sampling of 182 points) in the six types of woodland habitats in the study zone (mor in black, moder in light grey and mull in dark grey). The number of points for each habitat are given above the columns. Legend: PL = Plantation; COP = Coppices, DT = Deciduous timber; MT = Mixed timber; CT = Coniferous timber; WF = Wet forest.



Plantations, coppices and wet forests had significantly more important shrub cover than timbers (Fig. 4; ANOVA $R^2 = 0.34$, $F_{5,278} = 28.32$, $P < 0.001$), and were also richer in earthworms. Moreover, the percentage of shrub cover was also higher in the 202 sites used by woodcocks compared to the 82 random sites ($76.4 \pm 27.4\%$ vs. $57.7 \pm 36.3\%$ respectively, $t_{282} = -4.71$, $P < 0.001$).

Hedges were less frequented than woodlands: only 9 individuals were analysed because they were located more than 5 times in hedges. In the detailed analysis, wooded and shrub hedges with lateral shrub strip were preferred among the other types (Table 3). The pooled analysis showed that wooded hedges were preferred to shrub and relictual hedges (Table 3). Hedge type selection was not different among adults and juveniles (detailed: $P = 0.07$ and pooled: $P = 0.06$). The year effect could not be tested because of the too small sample ($n = 6$ in 2000, 1 in 2001 and 2 in 2002), as well as for the survival effect (5 survivors and 2 dead).

Fig. 4: Relationship between the percentage of shrub cover and earthworm biomass (means $\pm$ standard error SE) in six habitat types in woodlands. Values of percentage of shrub cover represent means $\pm$ SE of 82 random sites and 202 sites used by woodcocks.



IV.3.4.3. Nocturnal habitat selection in fields

For the nocturnal habitats analyses, 63 woodcocks were kept and 2 were removed because they almost never frequented the fields. Woodlands were not considered as a nocturnal habitat, even if some birds spent some time in forest at night. When woodcocks stayed in forest at night, they were always located in the same habitat as during the previous day and thus habitat selection was the same as during the day (except one bird that frequently changed of site in the forest at night). The nocturnal habitat selection was significantly different from random use ($P < 0.001$) and the dry grazed meadows were by far preferred, followed by stubbles and humid and young grazed meadows (Table 3). Un-grazed meadows and seed plots were avoided. When the three types of grazed meadows were pooled, they were still the most preferred habitats. There was no effect of year, age or survival in any of the analyses (all $P > 0.3$).

IV.3.5. Discussion

IV.3.5.1. Diurnal habitat selection

Among the various types of woodlands, outside frost period, woodcocks preferred young wood stands as habitats: plantations, followed by coppices and wet forests. Woodcocks avoided older timber habitats. Plantations and coppices were characterised by an important

shrub strata, due to higher luminosity on the ground, while the shrub strata was scarce in timbers. Woodcocks might be better hidden in an important shrub strata while terrestrial predators should be more detectable (noisier movements). The preference for young habitats in winter was suspected from the hunting statistics (Imbert 1988 ; Fadat 1995) and woodcocks monitored by Wilson (1983) used almost exclusively young (20-30 years old) planted coniferous woodlands. This preference was not found by Hirons & Bickford-Smith (1983) probably because their study zone did not include woodlands per se but gorse and willow shrublands. American woodcocks also preferred shrublands and young pine plantations, but could adapt to a variety of habitats (Krementz & Pendleton 1994 ; Krementz & Jackson 1999). In the breeding season in England, Eurasian woodcocks preferred younger stands of sycamores, where trees were smaller and closer together and avoided beech and pine timbers (Hirons & Johnson 1987).

Mulls humus were significantly preferred to moders and overall mors. Mulls, richer in earthworms, constituted the majority of humus types in wet forests, coppices and plantations. Note that coniferous timbers came in fourth position in habitat selection, although they were poor in earthworms in average. Contrary to standard coniferous forest features, rich patches of earthworms also existed in the coniferous timbers of the Beffou forest where a third of humus types were mulls (Fig. 3). In an overall geological acid granitic context, the presence of many alkaline springs in coniferous stands were at the origin of these particular patches of mull and hazel trees. Most of the woodcocks frequenting timbers were in the vicinity of these patches and avoided mor type humus. Therefore, we conclude that, in winter, woodcocks choose their habitat in woodlands on the basis of rich patches of food (e.g. mull humus as the result of high earthworm activity) and on the presence of an important shrub strata that provides suitable shelter and protection against predators (foxes, cats or mustelids). The habitat types with highest earthworms density were also the richest in shrub cover (Fig. 4). The importance of earthworms as major food item in habitat selection was found in the Eurasian woodcock during the breeding season in England (Hirons & Johnson 1987), and in the American woodcock both in winter and in summer (Reynolds *et al.* 1977 ; Rabe *et al.* 1983 ; Hudgins *et al.* 1985).

Wooded hedges were preferred to shrub or relictual hedges. Moreover, hedges with lateral strip were preferred to hedges without strip. As woodcocks mostly live in forests for breeding and wintering, their preference for the wider and denser hedges, looking like a miniature forest habitat, was expected. An important shrub and grass strata, as well as a strip certainly play a role for protection against predators. Moreover, the presence of a lateral shrub strip could allow diurnal feeding opportunities. All the hedges of the study zone are built on embank-

ments. Our protocol to estimate earthworm biomass was inadequate to sample the hedges, but earthworm food was likely to be limited or scarce because of shallow soil and current soil dryness. In this context, only the strip, extending the hedge on the field (usually a meadow), could provide food in high quantity. The activity recordings of two woodcocks living in hedges confirmed this assumption although they showed opposite patterns: one individual living in a hedge with a strip was mostly feeding during the day, while the other one, living in a hedge without strip, was feeding mostly at night in meadows (O. Duriez, chapitre 4, unpubl. data).

IV.3.5.2. Nocturnal habitat selection

Meadows (especially old dry grazed meadows) were much more preferred by woodcocks than the other fields as stubbles and seed plots. A similar preference for meadows and pastures was found in England and Ireland (Hirons & Bickford-Smith 1983 ; Wilson 1983). Since earthworm biomasses were four to five times higher in meadows than in the other cultivated fields, this choice probably reflected food availability. Earthworms were not sampled in the seed plots to avoid damages to the crops. However, we assumed that seed plots should have similar biomasses than stubbles because they were usually planted after one or several years of cereal crops. Binet (1993) found a factor ten reduction of earthworm biomasses when passing from a meadow to corn plot in Brittany. Un-grazed meadows were avoided compared to the three types of grazed meadows. Earthworms in un-grazed meadows were also not sampled firstly, to avoid damages in mowing meadows and secondly, because old set-aside meadows were always in remote areas too far for the logistic requirements of the sampling procedure. It has been shown that grazed meadows supported more earthworms than hay-meadows (Niçaise 1996). This is likely because herbivore dung pats serve as suitable food supply for most of earthworm species, resulting in higher demographic growth and wider earthworm immigration too in grazed meadows (Lee 1985 ; James 1992). However, a qualitative visual inspection after a simple spade sample showed numerous earthworms in the un-grazed meadows of our study area. In addition to probable but minor differences in earthworm abundance, the avoidance of un-grazed meadows could be due to the difference in sward structure (tall grass) compared to grazed meadows. Ferrand & Gossmann (1995) hypothesised that the short swards of grazed meadows enable easy circulation of woodcocks and a better detection of their preys and predators. Even in the humid areas of humid grazed meadows, the circulation and the detection of preys is probably easy for a woodcock between the tufts of greater tussock sedges and common rushes.

Stribling & Doerr (1985) reported that American woodcocks were selecting soybean fields partly because their micro-topography with ridges and furrows could play a role of shelter and reduce wind chill effect, compared to flatter fields. Our woodcocks could similarly benefit from a better shelter effect in the vegetated meadows compared to the naked-soil in stubbles and seed-plots. In windy nights, woodcocks usually remained closer to the hedges surrounding the fields, presumably to benefit of this shelter and to reduce the wind chill effect.

Even if grazed meadows were generally preferred, stubbles were placed in second rank. Actually stubbles could be intensively used by some individuals (5 birds used them for more than 50% of their time, and 2 more than 90 %). Stubbles also offered an easy circulation and prey detection. Moreover, stubbles issued from a first cereal crop, after several years in meadows, may be rich in earthworms because of the high input of organic matter in the soil (ploughed-under grass) on which they could feed then (Edwards and Lofty, 1977 in Lee 1985). In 2000, a first-year wheat stubble was used every night by 2-3 woodcocks together. Even if the sampling protocol was not applied in 2000, the presence of hundreds of molehills in this field make us think that this plot was probably very rich in earthworms, since Moles (*Talpa europaeus*) are specialist predators of earthworms (Granval & Aliaga 1988).

These latter results confirm that woodcock wintering in Brittany are greatly associated with their main winter food source, earthworms. In regards of large wintering range of the woodcock (from Great-Britain to the Mediterranean coasts), our study in a restricted context should not be generalised too widely, although our conclusions on the influence of the availability of its main food item must be fairly robust for such a specialised predator. Understanding their wintering strategies will require further studies in other parts of the winter range, in similar environments to verify our conclusions, as well as in completely different habitats, for example British moorlands, pine forests in the French Landes, or Mediterranean shrublands. An experimental approach would be useful to verify the relationship between habitat selection and food resources e.g. increase of food potentialities by introduction of earthworms or decrease of food supply by chemicals (the latter being less desirable in the current context).

IV.3.5.3. Implications for conservation management

In winter, woodcock populations use a mosaic of habitats, including woodlands and fields. Nowadays, the few woodcock reserves only correspond to the prohibition of hunting in some woodlands. An efficient reserve should not only limit hunting, but would also need to manage accurately these different habitats (diurnal and nocturnal) to provide sufficient food supply and shelter. The mosaic of habitats (bocage features), once common, is decreasing and/or

changing today. Although woodlands are now increasing in the European Union, the recent increase of deciduous plantings follows three decades of massive introduction of coniferous trees in plain forests. Our study showed that coniferous are not necessarily bad for woodcock conservation, since some coniferous timbers and plantations were intensively used by several birds. Moreover, in other parts of their winter range, woodcocks are found in pine timbers because it is the only stand type available. Indeed the use of such habitats by woodcocks seems to be primarily constrained by the presence of mull type humus (synonymous of high earthworm activity) and/or dense shrub strata. Granval & Muys (1992) reviewed that the restoration of degraded forest soils is possible. Some tree species (e.g. ashes and alders) are known to have an ameliorating effect on earthworm biomasses because of their high C/N value in leaf litter (Muys *et al.* 1992). A moderate liming without tilling can ameliorate humus if earthworms are still present (Granval & Muys 1992). In uninhabited humus (mor), earthworm introduction could be envisaged (Huhta 1979 ; Brun *et al.* 1987). Inoculation of earthworms in an acidic spruce forest after liming resulted in viable and established populations with positive effects on the soil system restricted to the earthworm burrow network (lime transport into the soils, higher soil pH), expecting potential long-term effects within a few years (Judas *et al.* 1997). Whether beeches and oaks have relatively acid litter that favours moder humus formation (Muys *et al.* 1992), the plantations in the Beffou forest were preceded by a liming with natural maërl (J.C. Fornasier, pers. comm.), which probably enhanced earthworm activity and abundance, resulting in mull type humus.

However a high earthworms biomass is not sufficient to attract woodcocks if there is no cover to protect them, during daylight at least. The shrub strata is naturally abundant in the early stages of plantations but the actual forestry practices in France tend to suppress it after 20-30 years to manage homogenous timbers. The old practice of coppices-with-standard, providing fire wood, is often abandoned because the demand for this source of energy is decreasing. This practice was probably benefiting not only to woodcocks but to many forest species too (mammals and birds) by providing cover and food resources (Fuller & Peterken 1995). Woodcocks were often found close (< 20 m) to trails, roads or small clearings. For instance, in the Beffou forest, young deciduous plantations were spaced by a trail every 24 m. The observation of many individuals at twilight on the trails or on the road sides might indicate that they take-off and land on these open areas to join their diurnal site by walking.

The optimal forest habitat for a woodcock is probably a mosaic of stands of various ages, and a management favouring coppices and mull types humus (ameliorating trees, liming). The simplest efficient management technique would be the creation of numerous small clearings,

where the increase of light onto the soil would favour the natural development of shrub species (hazels, brambles), enhancing earthworm population growth. The recent management schemes for renewable energies promoting again coppices for human firewood heating would certainly be interesting for woodcocks and wildlife.

The disappearance of large woody hedges is also problematic since we found that hedges were an important habitat. As for woodlands, an optimum hedge must have an important shrub strata and a lateral strip, allowing diurnal feeding in a field under a cover. The major role of hedges mosaics for the preservation of biodiversity and wildlife corridors has been recently underlined (Pain & Pienkowski 1997 ; Holland & Fahrig 2000 ; Benton *et al.* 2003). Moreover, the structure of hedges determine the abundance of birds in the landscape and larger and taller hedges with many trees are preferred by most species, including woodcock in winter (Arnold 1983 ; Green *et al.* 1994 ; Hinsley & Bellamy 2000).

The conservation of traditional bocage landscape with hedges and grazed meadows seems essential for woodcocks. As for many bird species in western Europe (Robinson & Sutherland 2002), agricultural changes are thus of major concern for woodcock conservation in winter. Considering the very high food potentialities in meadows for woodcocks, the decreasing meadow areas in Europe is certainly dramatic. Moreover, the changes in management techniques could lead to quality damages on meadows (Potter 1997 ; Wakeham-Dawson & Smith 2000 ; Vickery *et al.* 2001). The spreading of organic manures as slurries could benefit earthworms if moderate (Cotton & Curry 1980) but heavy or high frequencies applications, as commonly practised in Brittany, reduce earthworm abundance because of high levels of ammoniac and /or toxic organic salts in liquid slurries (Curry 1998). Similarly, high doses of mineral Nitrogen fertilisers (> 150 kg/ha) reduce earthworms densities (Zajonc 1975 ; Gerard & Hayes 1979 ; Lee 1985). In agrosystems dominated by crops, pesticides also affect earthworms populations (reviewed in Edwards 1998), already suffering from deep ploughing (Barnes & Ellis 1979 ; Edwards 1983 ; Binet 1993). Veterinary medicine, such as Ivermectin, an insecticide given to cattle, are released in cow dungs and decrease substantially saprophagous invertebrates, including earthworms (McCracken & Foster 1992). The recent development of simplified cultural techniques (no-tillage or minimum-tillage and direct sowing) shows that it is possible to yield qualitative and quantitative crops as similar as under conventional practices, due in turn to the benefice of the auxiliary action of abundant earthworms (Barnes & Ellis 1979 ; House & Parmelee 1985 ; Baker 1998 ; Granval *et al.* 2001). These practices should be encouraged to protect the soil fauna and their associated predators. Set-asides, now imposed by the EU Common Agricultural Policy, are known to be attractive to

many bird species (Henderson & Evans 2000) and must also be interesting for woodcocks if they are grazed or mowed in autumn, because of their earthworm biomasses higher than in crops (Bernard *et al.* 1998). In agricultural landscape offering adverse soil conditions (heavy ploughing, low organic matter content, acid pH), field boundaries may serve as refuges for earthworms from where they can spread out into agricultural fields, thereby keeping up high abundance and biodiversity (Lagerlöf *et al.* 2002).

IV.4. Article 3. Additive hunting effects on winter survival rates of Eurasian Woodcock in Western France

Olivier DURIEZ, Cyril ERAUD & Yves FERRAND

Soumis dans Biological Conservation

IV.4.1. Abstract

A first step to sustainable harvest of quarry species is the understanding of the additive or compensatory nature of hunting effects. Eurasian woodcock *Scolopax rusticola* is a migratory bird of major importance for hunting, suffering numerous threats. We studied causes of mortality and survival rates on 105 radio-tagged woodcocks in a free-hunting reserve and in a hunting area in Brittany (France). Predation rate, mostly occurring in fields at night by terrestrial predators, was more important than expected (12 cases) and similar among adults and yearlings, while hunting mortality was more important in yearlings. Overall winter survival rates were $0.80 \pm \text{SE } 0.08$ in adults and $0.64 \pm \text{SE } 0.06$ in yearlings. Survival rates were reduced by 22 % for birds wintering in the hunting area. Predation being equal in both reserve and hunting area, hunting mortality was considered to be additive over the winter. These results call for caution in the harvesting of populations wintering in western European countries and could be a forewarning of a decline. Limitations of hunting by bag limit or creation of reserves are efficient tools for a sustainable management of woodcocks populations.

key words: *Scolopax rusticola*, game species, survival, hunting effect, predation

IV.4.2. Introduction

Sustainable use of biodiversity is the keyword of recent environmental laws such as the EC Bird Directive in 1979 or the Rio Convention in 1992. Hunting, as a recreational practice, can provoke various effects on bird populations, from none to annihilation (Newton 1998). An ideal sustainable hunting should only harvest after the breeding season and hunting losses should compensate for natural losses over winter. An entirely compensatory hunting mortality would have no effect on survival rates and breeding numbers. However, this ideal is hard to achieve. If hunting was partly or entirely additive to natural losses, it would decrease the annual survival rates and consequently reduce the breeding numbers (Newton 1998). Both effects are usually present and hunting mortality is often entirely or partly compensatory up to a

threshold number of animals, when it becomes entirely additive (Nichols 1991 ; Aebischer 1997). The additive or compensatory nature of mortality caused by hunting is still unknown in many game species, especially migratory ones. The determination of these effects is however necessary to establish sustainable management plans. An opportunity to test these effects is to compare survival rates in both protected and hunted areas, controlling for potentially confounding factors.

Eurasian woodcocks *Scolopax rusticola* are solitary migratory waders with a very wide breeding range over the Eurasian continent, but with populations much more concentrated along the Atlantic and Mediterranean coasts in winter (Cramp & Simmons 1983a). Woodcock is an important quarry species and is hunted in all the European countries (estimated annual bag between 3 and 4 million birds in Europe; Ferrand & Gossmann 2001). With about 1,200,000 woodcocks shot every winter, French hunters kill between 30 to 40 % of the total bag size in Europe (Ferrand & Gossmann 2000b) and the interest for woodcock hunting has recently increased. In addition to hunting, woodcock populations are threatened by the loss of their wintering habitats (decrease of the surface areas of permanent meadows and hedges, increase of coniferous forests; Pain & Pienkowski 1997). However, woodcocks population size and trend remain poorly known in Europe. Its conservation status was established as 'vulnerable in winter' (Tucker & Heath 1994 ; Heath *et al.* 2000) but recently reconsidered as 'stable' (Wetlands International 2002). In this context, estimating survival rates in different parts of the breeding and wintering range is essential, in order to define sustainable management practices (bag limit, reserves). Annual survival rates based on ring recoveries were 0.47 for yearlings (< 1 year old) and 0.58 for adult birds in Great Britain (Hoodless & Coulson 1994), but much lower for birds wintering in France (0.34 for yearlings and 0.44 for adults, with a mean life expectancy of 1.25 years; Tavecchia *et al.* 2002). The same authors found an influence of temperatures and rainfalls on winter survivals and argued that stochastic event such as severe winter conditions might drive populations to a level which would be difficult to recover. These very low survival rates, increase of hunting pressure, sensitivity to climate fluctuations and loss of habitats raise the problem of long-term viability of this species. Hence, the nature of hunting mortality (additive and/or compensatory) and the effects of reserve creation are well worth to be investigated.

In the present paper we analysed survival rates of radio-tagged woodcocks living inside and outside a hunting reserve according to air temperatures. Radio-telemetry has the advantage to be an individual marking with a recapture rate equal to 1, allowing a simplification of the estimations of survival parameters (White & Garrott 1990). Radio-tagging also permitted

to know the cause of death, and especially the impact of predation, which was always underestimated because the previous studies used data sets from ring recovered by hunters only.

IV.4.3. Methods

IV.4.3.1. Study zone

The study was carried out in Brittany (48° 30' N, 3° 28' W; Western France) during three consecutive winters (1999-2000, 2000-2001, 2001-2002; hereafter called 2000, 2001 and 2002 winters respectively). The study was limited to the hunting period in France (from 1st December to 20th February). The habitat included the Beffou forest and a surrounding bocage. The area under investigation was 1 722 ha in 2000, 1742 ha in 2001 and 1910 ha in 2002. The bocage was composed by old woody hedges. Meadows grazed by cows were prevailing (70 % of fields) and the remaining fields were emerging cereals and stubbles. The Beffou forest was composed by three main habitat types: old deciduous timbers, old coniferous timbers and young beech-oak plantations. The remaining habitats were coppice and wet forests. On the study area, woodcock hunting was prohibited in the Beffou forest since 1995. So, for further purposes, the forest will be called “reserve” and the remaining area “hunting area”.

Climate in Brittany is oceanic: rainy and windy with mild temperatures in winter (mean 4.5°C in January; source Météo France). The weather was different in three years of study. The winter 2000 could be considered as “normal” (temperatures and rain close to the mean climatic values). The winter 2001 was extremely rainy (1.7 times the mean rainfalls value, equally distributed over the three months). The winter 2002 was characterised by a 3-week frost spell in December. Weather data (standard air temperatures, rainfalls) were collected with a Météo France's automatic station at Louargat (14 km from the Beffou forest).

IV.4.3.2. Data collection

Woodcocks were captured on feeding sites at the beginning of the night with a spotlight and a landing net (Gossmann *et al.* 1988). Birds were fitted with a ring and aged (1st year *vs.* adult) according to wing feather characteristics and moult status (Clausager 1973 ; Fadat 1994). A total of 112 woodcocks were captured and monitored.

Each bird was fitted with a radio-transmitter (Biotrack[®] TW3), ranging from 7 to 12 g (2-4 % of body mass) according to the battery size. All the birds in 2000 and 7 in 2001 were fitted with radio-tags maintained on the back with a Teflon ribbon two-loop backpack harness

(Kenward 1987). 35% of woodcocks survived the first winter (went on migration) and some of them were found in the Beffou area in the following winters (shot, seen at night or recaptured). Seven woodcocks died of starvation because of the bill jammed in the upper loop of the harness (probably when preening) and were removed for further analyses. Consequently, during winters 2001 and 2002, the radio-tags were glued on the back and maintained with a single-loop harness (passing on the belly and behind the wings; McAuley *et al.* 1993). The single-loop harness did not provoke any mortality. Finally 105 birds were used in the general analyses and details of sample sizes in each age-class for each season and the causes of mortality are given in the Table 1.

Birds were located two to five times per week until their departure in migration which started at the end of February until early April. Locations were plotted on a map to the nearest 10 m by day and 50 m by night. The status of the bird (alive or dead) was assessed according to its behaviour and activity rates. When no movement was recorded for two consecutive days and nights, the bird was flushed to check if it was still alive. Otherwise, we searched for the radio-tag.

Table 1: Sample sizes, exposure days and sources of mortality of radio-tagged woodcocks during a 3-year study of winter survival in Brittany.

Season	Age-class	<i>n</i>	Exposure days	Source of mortality		
				Predation	Hunting	Unknown
1999-2000	adult	16	856	3	0	3
	yearling	15	674	3	4	3
2000-2001	adult	13	512	2	1	3
	yearling	29	1109	2	6	7
2001-2002	adult	9	373	0	0	1
	yearling	23	1057	2	2	4
Overall	adult	38	1741	5	1	7
	yearling	67	2840	7	12	14
Total	-	105	4581	12	13	21

The hunting mortality was assessed when hunters brought back the radio-tag, or when the radio-tag was found with obvious signs of knife-cutting on the harness. The predation mortality was assessed if the radio-tag was found with the body, buried, partly consumed, with signs of teeth and munched antenna or scissors-like cut feathers around. In case of loss of signal (migration departure) or when the mortality or loss of tag could not be attributed (radio-tag found without the body, feathers, teeth or knife signs: 'unknown mortality' in Tables 1 and 2), the individual was censored in the survival matrix.

The pattern of site use in woodcocks was rather complex. Many individuals changed several times of diurnal site during the study period and could switch from the reserve to hunting areas (O. Duriez, article 4). To attribute a residence site to each bird, we calculated the proportion of locations occurring in the reserve. Only one location outside the reserve could be fatal to the bird. Hence, we only affected to the reserve the birds that spent 100 % of their time there, because the others had been submitted to possible hunting at least once. Seven birds (4 in 2000 and 3 in 2001) were not followed long enough to determine their residence site and were removed. Finally, for the reserve effect analyses, the sample size was 98 (Table 2).

Table 2: Sample sizes and sources of mortality of 98 radio-tagged woodcocks, according to the residence sites (hunting area or reserve) for the reserve effect analyses.

Season	Age class	Hunting area				Reserve		
		<i>n</i>	Predation	Hunting	Unknown	<i>n</i>	Predation	Unknown
1999-2000	adult	10	1	0	2	4	0	1
	yearling	9	2	3	1	4	1	1
2000-2001	adult	5	1	1	1	7	1	1
	yearling	12	0	6	1	15	2	4
2001-2002	adult	3	0	0	0	6	0	1
	yearling	19	1	2	4	4	1	0
Overall	adult	18	2	1	3	17	1	3
	yearling	40	3	11	6	23	4	5
Total	-	58	5	12	9	40	5	8

IV.4.3.3. Survival analyses

We used known fates models implemented in the software MARK (White & Burnham 1999) to examine whether survival rates were related to independent variables. For analyses, we considered the “week” as the time unit and each bird as an independent sample unit. Due to sample size, weekly survival rates were assumed constant at 2-weeks interval when fitting a model including time effect. This procedure allowed us to reduce the number of parameters to be estimated and to increase their precision (e.g. lower standard error SE). Independent variables introduced in models were age, time, air temperatures (T°C: mean of the week) and their additive and interaction terms. Using a reduced data set ($n = 98$, see upward), we investigated the effect of area used by birds during the day (hunting area vs. reserve) on survival rates by introducing the area type as an additive factor. The year effect was considered as constant because of the great disparity in the data set (some year-classes had almost no mortality and parameters were indeed difficult to estimate). We used the Akaike Information Criteria (AIC_c) to select the most parsimonious model (Anderson & Burnham 1999) : $AIC_c = -2\log Dev + 2K + 2K(K + 1)/(n - K - 1)$, where *Dev* is the deviance of the model, *K* the number of parameters and *n* the effective sample size. We assumed equal fit of two models when difference in AIC_c values (ΔAIC_c) between the models was < 4 . Model notations follow Lebreton *et al.* (1992).

IV.4.4. Results

IV.4.4.1. Causes of mortality

In the total of the three seasons, 59 woodcocks survived to the hunting season and went on migration (loss of signal in spring) (Table 1). The causes of mortality tended to be different among ages (Fisher's exact test $P = 0.073$). The hunting mortality concerned mostly yearlings (92 %) but predation was similar among adults and yearlings (Table 1). Predation was only due to terrestrial predators: 6 cases were attributed to foxes *Vulpes vulpes* and 6 cases to feral cats or mustelids (Weasel *Martes foina* or Marten *Martes martes*). Nine cases attributed to weasels, cats or foxes were found in the fields or hedges. Only one case attributed to fox and two attributed to marten were found in the forest (among the five cases of predation in the reserve shown in Table 2, two were killed in fields, probably at night, but spent all their diurnal locations in the reserve).

IV.4.4.2. Survival rates

On the overall data set ($n = 105$ birds), the model $S\{\text{Time} * \text{Age}\}$ had the lowest AICc (Table 3). No effect of air temperature was detected. Survival rates of adults and yearlings both decreased during the first month (December), but after the 6th week, the adult survival rate was stabilised while yearling survival rate was still decreasing (especially in 2001; Fig. 1). The estimates of derived parameters (2-weekly survival)^{6 intervals} over the study period (1st December – 20th February: 12 weeks) from the model $S\{\text{Time} * \text{Age}\}$ gave mean survival rates in winter of $0.77 \pm \text{SE } 0.08$ in adults and $0.64 \pm \text{SE } 0.06$ in yearlings.

To investigate about the cost of hunting on survival, we modified the same data set by classifying the birds shot as if they survived and went on migration. The same model $S\{\text{Time} * \text{Age}\}$ had still the lowest AICc and the estimates of derived parameters over the study period gave mean survival rates in winter of $0.80 \pm \text{SE } 0.08$ in adults and $0.83 \pm \text{SE } 0.06$ in yearlings. Therefore, the cost of hunting on survival rates was 4 % in adults and 19 % in yearlings.

Table 3: Results of model selection investigating effects of age and time on survival rates, based on 105 radio-tagged woodcocks wintering in Brittany. K is the number of parameters.

Model	AIC _c	ΔAIC_c	AIC _c weight	K
$S\{\text{Time} * \text{Age}\}$	228.813	0	0.96739	7
$S\{\text{Time}\}$	236.608	7.8	0.01963	5
$S\{\text{Time} + \text{Age}\}$	237.436	8.62	0.01298	6
$S\{\text{T}^\circ\text{C}\}$	257.444	28.63	0	2
$S\{\text{Age} + \text{T}^\circ\text{C}\}$	258.29	29.48	0	3
$S\{\cdot\}$	258.426	29.61	0	1
$S\{\text{Age}\}$	258.978	30.17	0	2
$S\{\text{T}^\circ\text{C}^2\}$	259.445	30.63	0	3
$S\{\text{Age} * \text{T}^\circ\text{C}\}$	260.303	31.49	0	4

Fig. 1 : Cumulative survival curves $\pm$ SE for adults and yearlings woodcocks over the wintering period. Results are based on model S {Time * Age} fitted on data set including 105 radio-tagged birds.

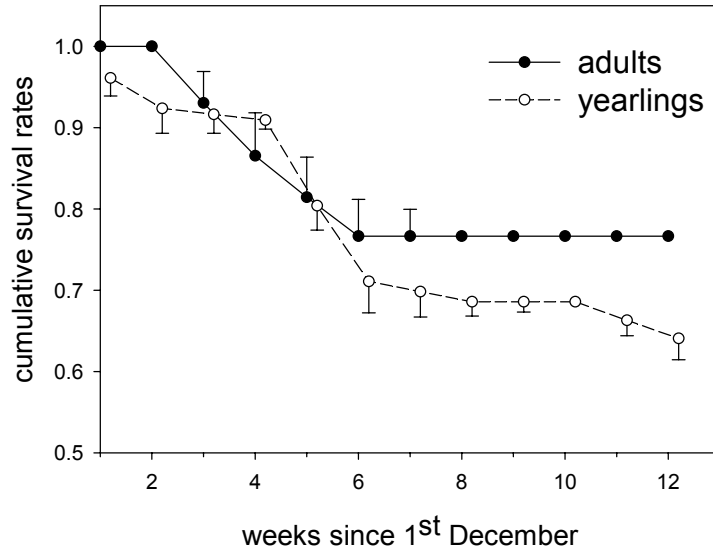


Table 4: Results of model selection investigating effects of age, time and reserve on survival rates, based on 98 radio-tagged woodcocks wintering in Brittany. K is the number of parameters.

Model	AIC _c	Δ AIC _c	AIC _c weight	K
S {Time * Reserve }	176.533	0	0.57227	6
S {(Time * Age) + Reserve }	178.837	2.3	0.18084	8
S {Time * Age}	179.666	3.13	0.11948	7
S {Time + Age + Reserve }	181.373	4.84	0.05089	7
S {Time + Age}	182.132	5.6	0.03482	6
S {Time + Reserve }	182.578	6.05	0.02786	6
S {Time}	183.989	7.46	0.01376	5
S {Age + Reserve }	195.972	19.44	0.00003	3
S {Age}	196.692	20.16	0.00002	2
S {Reserve}	197.296	20.76	0.00002	2
S {Age * Reserve}	197.944	21.41	0.00001	4
S {.	198.683	22.15	0.00001	1

On the reduced data set ($n = 98$ birds), we investigated on the effect of the residence site on survival rates. The three first models $S\{\text{Time} * \text{Reserve}\}$, $S\{(\text{Time} * \text{Age}) + \text{Reserve}\}$ and $S\{\text{Time} * \text{Age}\}$ had the lowest AIC_c and could not be separated ($\Delta AIC_c < 4$; Table 4). However, the reserve effect (reserve vs. hunting area) was present in the two first models selected. The estimates of derived parameters (2-weekly survival)^{6 intervals} over the study period from the model $S\{\text{Time} * \text{Reserve}\}$ gave mean winter survival rates of $0.83 \pm \text{SE } 0.07$ in the reserve and $0.61 \pm \text{SE } 0.07$ in the hunting area. Similarly, mean survival rates over the study period from the model $S\{(\text{Time} * \text{Age}) + \text{Reserve}\}$ were 14 % higher for adults spending the day in the reserve than for adults in the hunting area ($0.90 \pm \text{SE } 0.06$ in the reserve and $0.76 \pm \text{SE } 0.10$ in the hunting area) and 25 % higher in yearlings ($0.79 \pm \text{SE } 0.10$ in the reserve and $0.54 \pm \text{SE } 0.09$ in the hunting area). Yearlings did not frequent the hunting area or the reserve more often than adults (Table 2; $\chi^2_1 = 0.902$, $P = 0.34$).

IV.4.5. Discussion

IV.4.5.1. Causes of mortality

Predation was an important cause of mortality in wintering woodcocks (11.4 %, Table 1). Predation has always been underestimated in previous studies because their data set were mostly built on hunting recoveries (Tavecchia *et al.* 2002). The proportion of birds shot was 89 % in the data set used by Hoodless & Coulson (1994) and the remaining causes were mostly collisions with cables or vehicles. The common belief of low predation in winter was also probably due to the extreme difficulty to find a dead woodcock in the wild (cryptic feathers, body often buried). On the other hand, the predation rate in our data set was perhaps overestimated because of the handicap for a bird to carry an extra-load such as a radio-tag (time lag in the escape behaviour) (Bro *et al.* 1999), although the extra-load never exceeded 3% of the body weight that is usually advised (Kenward 2001).

Predation mostly occurred in the fields outside the forest (9 cases out of 12). Since the predators involved (foxes, cats and mustelids) are mainly nocturnal, this predation probably occurred mostly at night, when the majority of woodcocks were in the fields. For some birds living in hedges, the predation possibly occurred in the diurnal site, because predators are also known to follow hedges (Harris & Woollard 1990). The circumstances of the three predated woodcocks found in the forest were particular. One of them was found only 40 m from the forest edge and the bird could have been killed in the fields and brought in the forest by the predator. The two other cases were probably really killed in the forest but it happened during

the 3-weeks frost spell in December 2001, while most of the birds were staying in the forest at night. Therefore, we believe that, under usual climatic conditions, the forest is the safer habitat for woodcocks from a predation point of view and that it is risky for woodcocks to frequent fields at night. The predation risk in fields being high, it is not probable that the aim to go in fields at night was to join an habitat with lower predation risk, as suggested on American woodcock *Scolopax minor* by Connors & Doerr (1982). However, the smaller American woodcocks seem to be more exposed to avian predation, and choose nocturnal 'fields' with important vegetation for better protection (Berdeen & Krementz 1998). The benefit to use the fields at night is thus likely to be food-related (Granval & Bouché 1993; O. Duriez, article 2), and consequently woodcocks face a trade-off between avoiding predators by staying in the forest and foraging outside the forest.

In our study, hunting and predation rates were similar (Table 1). This was probably due to the overall relatively low hunting pressure thanks to the reserve which represented one third of the area of the study zone. Elsewhere in France, in zones without reserve, the hunting rate is probably well above. The hunting mortality in yearlings was high compared to adults (12 cases *vs.* 1) while they did not differed in the proportion of individuals frequenting the reserve. This was probably reflecting their inexperience to find a suitable diurnal site with limited hunting pressure, while the experience of adults guided them in secure woods or hedges. Hunting appears to be a major constraint on arrival of migratory birds that do not know the site and the individual movements between reserve and hunting area in adults and yearlings would require further study. Owing to the great fidelity to their wintering quarter (Fadat 1993 ; Hoodless & Coulson 1994), a 1st-year woodcock who spends its first winter in a hunting-free area, has good chances to survive and visit the same place on the following winters. This difference between adult and yearling hunting mortality did not reflect the true age-ratio in the wintering population and thus weakens the population dynamics estimates based on age-ratio bag statistics (Fadat 1993). The commonly observed ratio of 70% of yearlings shot in France does not mean that 70% of the wintering woodcocks are yearlings in this country.

The important variations in causes of mortality among years could result from climatic events or variations in hunting and predation pressures. Frost weather is known to have strong impacts on woodcocks survival (Tavecchia *et al.* 2002). However, climate in Brittany is oceanic and frost spells are rare. Except a 3-weeks frost spell in December 2001, there was never more than 4 consecutive days of frost during our study period. The reduced mortality in both age-classes in 2002 and the lack of significant effect of air temperatures on survival (Table 3) contradicts the hypothesis of climatic events affecting survival rates in our data set. The lower

mortality in 2002 was perhaps reflecting an intense regulation of predators that happened between the winters 2001 and 2002 (H. Jamin, pers. comm.), as suggested by the diminution of predation cases in that winter (Table 1). On the contrary, the higher mortality in both age-classes in 2001 seemed to reflect an increase of hunting pressure. During the summer 2000, a serious drought in Russia (where woodcocks wintering in Brittany mostly come from; Gossmann *et al.* 2000) probably affected the breeding success, with fewer young produced (S. Fokin, pers. comm.). Moreover, exceptional weather conditions in autumn (strong western winds on the Atlantic coast and warm temperatures in north-eastern Europe) favoured the stationing and wintering of many woodcocks in unusual areas of Eastern France, Belgium, Germany and Denmark. Therefore, the 2001 season was characterised by a relatively poor abundance of woodcocks in Brittany. But the number of hunters did not decrease, resulting in an increased hunting pressure upon the remaining birds.

IV.4.5.2. Survival rates

On the overall data set, our winter survival rates of 0.81 for adults and 0.61 for yearlings were similar to the values calculated on hunting recoveries by Tavecchia *et al.* (2002) for woodcocks wintering in Brittany (derived parameters from a 5-month survival: 0.81 for adults and 0.65 for yearlings). In the closely related American woodcock, age-specific difference was not found in winter survival (Krementz *et al.* 1994 ; Krementz & Berdeen 1997) but found in annual survival (Krementz *et al.* 2003). The low winter survival rates in American woodcocks (0.65 to 0.72) are considered to be one cause of the general decline of this species, in addition to habitat alteration and loss (Krementz *et al.* 1994 ; Krementz & Berdeen 1997 ; Pace 2000). The similar winter survival rates found in Eurasian woodcock, even near a hunting-free reserve, could be a forewarning of a similar decline of populations.

The strong decrease of survival in both age-classes during the first six weeks must reflect the higher hunting pressure in December. In France, 74 % of the annual bag is done in November and December (Ferrand & Gossmann 2000b). The subsequent relative stabilisation of survival rates could be attributed to the fixation of the birds in the reserve but natural losses by predation continued. Indeed, we observed an important hunting mortality outside the reserve in December, with birds 'trying' different sites inside and outside the reserve and shot once outside. After December, only the birds in the safer sites remained outside the reserve.

On the overall data set, when considering only the mortality due to predation, the adult and yearling survival rates were increased by 4 and 19 % respectively. Similarly, on the reduced data set, we found the same effects of age and time on winter survival, in addition to a

reserve effect. The mortality rate was increased of 22 % in the hunting area compared to the reserve. This confirms the efficiency of reserves to protect woodcocks, as already suspected from the high ratio of adult birds shot in a forest that remained in reserve for several years (Fadat 1995). Since natural losses were similar in both reserve and hunting area, hunting mortality was considered as additive, at least over the winter period. If the hunting mortality was compensatory, we would not expect such a difference in survival between the reserve and the hunting area (Newton 1998). When fitting a population matrix model (two-age-class Leslie matrix; Appendix), growth rate λ was in average 9 % lower for populations submitted to hunting on the wintering quarter. In our model, we used survival rates estimated for wintering populations in France from Tavecchia *et al.* (2002) and breeding success data from Hoodless & Coulson (1998) in the UK. For populations submitted to hunting on their wintering quarter, juvenile survival rate s_0 should be above 0.7 to maintain a constant population level while s_0 should be above 0.6 for populations not submitted to hunting. Therefore, woodcocks populations wintering in France are probably declining, but this decline could be masked by the continuous immigration of yearlings born by adults wintering elsewhere (Tavecchia *et al.* 2002). Our results cannot pretend to be definitive since our sample size was small and we need further studies on winter and summer survivals in other regions or countries less submitted to hunting. Our demographic simulations considered that woodcocks only produced one clutch per year, but if a fraction of the population could realise two clutches (never proved until today but theoretically possible), populations trends could be different. Future work must emphasise on breeding biology, breeding success and juvenile survival in the main breeding range (Russia, Fenno-Scandia, Central Europe).

IV.4.5.3. Implications for management

The low annual survival rates of woodcocks (Tavecchia *et al.* 2002) compared to other shorebirds (usually between 0.6 and 0.9; compilation from Piersma *et al.* 1996b), and the additive effect of hunting in winter, found in this study, suggest a caution in the harvesting of populations wintering in western European countries. Implications for management would be the limitation of hunting and/or the creation of reserves. The limitation of hunting could be a time limit (days without hunting, or reduction of the hunting season) or a bag limit. An ideal bag limit should not be fixed but adapted to the local conditions encountered each season (e.g. frost spell, low abundance of migratory birds) and overall adjusted to the breeding success and summer survival in adults and chicks. These last two parameters are crucial because

woodcocks (especially chicks) are known to be very sensitive to weather conditions such as drought (Tavecchia *et al.* 2002).

This study showed that reserves are efficient tools to protect wintering woodcocks but their efficiency could be increased by the integration of the movements occurring between the reserve (forest), the hunting area (woods and hedges), and the nocturnal feeding meadows. These movements usually did not exceed 1 km around the forest (O. Duriez, article 4). Since hunters were often patrolling very close to the reserve boundaries in our study zone, reserves in bocage landscape should include the surrounding woods and hedges within a distance of 1 km to be truly efficient. Otherwise, the reserve area would play a role of source for the sink surrounding hunting area. Hunting is certainly not the only cause of low winter survival, and possible decline of woodcock populations, but its effects still reduce the viability of these populations.

IV.4.6. Appendix: population matrix model

Modelling was conducted using a post breeding matrix with the software ULM (Legendre & Clobert 1995). We considered a female-based model with 2 age-classes (yearlings and adults) and pre-breeding census. The initial population size was $n_1 = 1,000,000$ yearlings + $n_2 = 1,000,000$ adults. We assumed constant 1:1 sex-ratio σ at fledging and female fecundity in both age classes was $f_1 = f_2 = 1.8$ (Hoodless & Coulson 1998). Annual survival rate was a product of summer survival (from 1st March to 30th September: $0.59 \pm \text{SE } 0.0408$; Tavecchia *et al.* 2002), early winter survival (from 1st October to 30th November: derived from the monthly survival $0.95 \pm \text{SE } 0.012$ in adults and $0.90 \pm \text{SE } 0.024$ in yearlings; Tavecchia *et al.* 2002) and winter survival (from 1st December to 28th February; estimated for each age-class and residence (hunting area or reserve) in the present study). Because juvenile survival s_0 was unknown, models were fitted with several values s_0 , ranging from 0.2 to 0.7 (table 5). The transition matrix was the following:

$$\begin{matrix} s_0\sigma f_1 & \text{for yearlings} & \text{and} & s_0\sigma f_1 & \text{for adults} \\ s & & & v & \end{matrix}$$

where s and v were annual survival rates for yearlings and adults respectively. We included stochasticity in survival rates using Monte Carlo simulations (1000 trajectories over 100-year time horizons).

Table 5: Population growth rates λ (<1 population is declining and >1 is increasing) and probabilities of extinction ($P. ext$) for woodcocks wintering in a reserve or in hunting area. Different values of juvenile survival s_0 were tested and estimated by Monte Carlo simulations on 100 generations with 1,000,000 individuals initially.

s_0	Hunting area		Reserve		Difference in λ
	$\lambda \pm SE$	$P. ext.$	$\lambda \pm SE$	$P. ext.$	%
0.2	0.545 ± 0.000156	1	0.624 ± 0.000135	1	7.9
0.3	0.619 ± 0.000148	1	0.704 ± 0.000134	1	8.5
0.4	0.696 ± 0.000143	1	0.786 ± 0.000135	1	8.9
0.5	0.776 ± 0.000141	1	0.869 ± 0.000137	1	9.3
0.6	0.858 ± 0.000140	0.931	0.953 ± 0.000139	0	9.5
0.7	0.942 ± 0.000140	0	1.038 ± 0.000142	0	9.7

IV.5. Synthèse des principaux résultats

IV.5.1. Sélection de l'habitat

En journée, les macro-habitats forestiers sélectionnés sont principalement les jeunes plantations, les zones humides forestières, et les taillis, alors que les futaies (feuillues, résineuses ou mixtes) sont délaissées. La qualité des humus forestiers semble être une composante importante car les humus de type mull, riches en vers de terre, sont largement préférés aux humus de type moders et mors. Une autre composante importante semble être le couvert arbustif, nécessaire au camouflage de l'oiseau. La présence de grands arbres semble peu importer sur la sélection de l'habitat. Certaines bécasses fréquentent le bocage de manière assez importante. Les haies arborées et arbustives, touffues et larges, avec une banquette arbustive s'étendant sur les prairies, sont préférées aux haies relictuelles.

Les macro-habitats nocturnes sélectionnés par la Bécasse des bois sont conformes à ceux décrits dans la littérature. Les prairies pâturées sont grandement préférées à celles non pâturées, aux chaumes et aux semis. La sélection de l'habitat nocturne semble être liée à l'abondance des vers de terre (les prairies étant cinq fois plus riches en vers que les cultures) et la structure de végétation (une végétation rase, comme en prairie pâturée ou en chaume, faciliterait les déplacements pédestres de la Bécasse ainsi que sa capacité de détection des proies et des prédateurs). L'intérêt de fréquenter les prairies la nuit est renforcé par l'augmentation de la biomasse de vers de terre accessibles en surface ou dans les premiers centimètres du sol (Annexe 2).

IV.5.2. Risques de mortalité et survie

Le taux de prédation, beaucoup plus important que soupçonné, était similaire chez les jeunes et les adultes. La majorité des cas de prédation ont eu lieu dans le bocage (haies, champs et prairies), vraisemblablement de nuit, par des prédateurs terrestres (renard, mustélidés ou chats). Les bécasses qui fréquentent les prairies la nuit prennent donc un risque important. Par contre, la mortalité due à la chasse était nettement supérieure chez les jeunes. Les taux de survie calculés pour la période considérée (de décembre à mars) sont de 0,80 chez les adultes et 0,64 chez les jeunes. Les taux de survie pour les oiseaux ayant fréquenté le bocage (chassé), étaient de 22 % inférieurs à ceux calculés pour les oiseaux ne fréquentant que la réserve de chasse. Le taux de prédation étant équivalent dans la réserve et dans la zone chassée, la morta-

lité due à la chasse peut être considérée comme additive pendant l'hiver. En effet, en cas de mortalité compensatoire, la prédation aurait dû être plus forte dans le groupe d'oiseaux non soumis à la chasse. Il ressort de cette étude que la limitation du prélèvement par des quotas ou la création de réserves peuvent être des moyens de conservation et de gestion efficaces pour la Bécasse.

IV.6. Compléments de résultats : sélection de l'habitat en période de gel

Notre jeu de données contenait trop peu de jours de gel pour une analyse précise en utilisant l'analyse compositionnelle (quelques jours en 2000 et 2001, et une vague de froid de trois semaines début décembre 2001, où seulement quatre bécasses avaient pu être suivies). Toutefois, mon impression de terrain était que certaines bécasses avaient tendance à choisir des zones relativement humides dans les futaies de conifères et les zones humides forestières, alors que d'autres restaient dans leur remise habituelle. Pendant les périodes de gel, 15 % des localisations étaient situées dans les futaies de conifères, 18 % dans les zones humides, et 67 % dans les autres habitats, alors qu'en temps normal, les proportions de localisations étaient 7, 10 et 83 % dans ces habitats respectifs ($n = 1542$ localisations en janvier - février, $\chi^2_2 = 16,26$, $P < 0.001$). Le sol humide permettait probablement aux bécasses de continuer à sonder le sol pour quelques jours supplémentaires, alors que les sols plus secs ne permettaient plus le sondage et la recherche de vers de terre. D'autre part, le feuillage permanent des conifères, malgré l'obscurité et le manque de rayons solaires réchauffants, permet un meilleur abri contre les déperditions de chaleur dues au vent (*'wind chill effect'*) que les feuillus dénudés (Thompson & Fritzell 1988a). Plusieurs bécasses vivant dans des haies ont rejoint la forêt après plusieurs jours de gel. Quand il gelait, Hirons & Bickford-Smith (1983) ont aussi observé des changements dans l'utilisation de l'habitat des bécasses hivernantes, avec des individus visitant des zones où le sol n'était pas encore gelé près des cours d'eau, et un oiseau a été localisé en train de se nourrir sous une haie dans une partie non gelée d'un champ. En période de gel, les quelques bécasses qui gagnaient les prairies la nuit avaient tendance à fréquenter davantage les prairies humides, certainement pour espérer y trouver quelques petites zones de sol moins dur.

V. Adaptations comportementales



Photo J.F. Archanger

V.1. Contexte

À présent que les habitats fréquentés et les risques de mortalité associés sont connus, il est nécessaire de comprendre les **mouvements entre les différents habitats** car une espèce mobile comme la Bécasse peut fréquenter plusieurs habitats différents pendant un hivernage. Nous avons vu que les réserves de chasse sont des moyens efficaces pour protéger les populations, mais à l'heure actuelle, ils ne comprennent que des milieux forestiers. Pourtant les haies et bosquets du bocage présentent un risque de chasse en journée, et l'utilisation des prairies la nuit présente un risque de prédation. De plus, les prairies et le bocage sont en diminution ou subissent des modifications importantes en Europe de l'Ouest (Pain & Pienkowski 1997). Pour prendre des mesures de conservation efficaces, il convient de connaître la proportion des individus utilisant ces milieux à risque et avec quelle fréquence. Il s'agit donc d'étudier la fidélité des bécasses à leurs remises et les facteurs qui les poussent à en changer. Notre hypothèse est que les oiseaux les plus mobiles sont ceux qui sont le plus menacés car ils augmentent leur probabilité de se trouver en zone à risque.

Grâce au suivi individuel permis par la télémétrie, il est possible d'étudier si ce sont toujours les mêmes individus qui sont soumis aux risques. De nombreuses études ont montré que les individus ne sont jamais égaux, que ce soit dans leur morphologie, leur physiologie, leur efficacité à trouver de la nourriture et à l'exploiter ou leur comportement vis-à-vis de leurs conspécifiques (Caldow *et al.* 1999 ; Stillman *et al.* 2000). Dans ce chapitre, je vais étudier les **stratégies individuelles d'hivernage** chez la Bécasse. L'article 4 traitera des stratégies individuelles dans l'utilisation spatiale d'un quartier d'hivernage. Il ressort de cet article, entre autres, que tous les oiseaux ne gagnent pas les prairies la nuit et certains individus restent souvent ou toujours en forêt la nuit.

Une des raisons pour lesquelles ces oiseaux choisissent de rester en forêt pourrait être une différence dans le budget-temps et notamment dans la gestion du temps d'alimentation, car l'intérêt de la fréquentation des prairies est alimentaire alors que le risque de prédation y est plus élevé (articles 2 et 3). Il est possible que le compromis entre alimentation et risque de prédation, détaillé en introduction, s'affirme dans la prise de décision au moment de faire la passée ou de rester en forêt la nuit. Il était généralement admis que la Bécasse s'alimentait essentiellement la nuit en hiver et très peu le jour. Pour la première fois, nous avons pu déterminer le budget-temps de la Bécasse en hiver et quantifier le temps d'alimentation, grâce à

des émetteurs à détecteur d'activité (détails supplémentaires dans l'annexe 4). Le budget-temps sera décrit dans l'article 5, et nous nous intéresserons aux stratégies individuelles dans la gestion du temps d'alimentation, en réponse au compromis entre alimentation et risque de prédation.

V.2. Article 4. Spatial use and movements by Eurasian woodcocks wintering in a mixed forest-agriculture landscape, in western France.

Olivier DURIEZ, Hervé FRITZ, Sonia SAID, & Yves FERRAND

Prêt à soumettre dans une revue ornithologique (Ibis, Journal of Avian Biology ?)

V.2.1. Abstract

In a sustainable management and conservation perspective, spatial use of wintering woodcocks (*Scolopax rusticola*) was investigated to determine if hunting-free forest reserves offer adequate protection to all individuals. The analysis of movements performed by 65 radio-tagged woodcocks during three consecutive winters in Brittany revealed the existence of 3 types of individual strategies. During daylight hours, 34 % of birds remained in a unique core (area 1.1 ha) throughout the whole winter while 18 % of birds used several cores successively (never came back to a previously used core) and 48 % of birds used several cores alternatively (exploratory movements around several cores visited several times). Alternative diurnal strategies seemed to be caused by a lower abundance of food (earthworms) compared to unique core use strategy. Successive core use strategy was considered as a subset of the unique strategy, for which birds were forced to change sites because of a lower abundance of food after depletion. During the night, 62 % of birds had an alternative core use while 33 % lived in an unique core and the successive strategy was almost absent. As food abundance was similar in the night cores used by birds in each strategy, we discuss the reasons for the nocturnal strategies in relation to individual differences in the ability to detect predators or territoriality. Both diurnal and nocturnal strategies led most of the birds to leave the reserve, and the important use of bocage and hedges by day (by 39 % of birds) and meadows at night (83 % of birds used meadows more than 70 % of nights), around the protected forest, call for their inclusion in management plans around reserves.

V.2.2. Introduction

The Eurasian Woodcock (*Scolopax rusticola*), a solitary wader, mostly migratory, that winters in large numbers in western France (Cramp & Simmons 1983a), use a mosaic of habitats in winter: woodlands (especially young deciduous stands) and hedges during the day and meadows at night (Cramp & Simmons 1983a ; Hirons & Bickford-Smith 1983 ; Wilson 1983

; Gossmann *et al.* 1988 ; Granval & Bouché 1993). However woodcock populations are threatened by changes in landscapes and intensive agricultural practices (destruction of hedges, loss of permanent grazed meadows, impoverishment of soil fauna biomasses due to increase in chemicals). In addition to this habitat alteration and loss, woodcock is hunted in many European countries. Hunting mostly occurs in winter, from October to February, when the populations are concentrated in their winter quarters. There is currently no clear declining trend in woodcock populations but the very low survival rates calculated from the French ringing data base call for caution (Tavecchia *et al.* 2002). The Eurasian woodcock's status was determined as "vulnerable" in winter (Tucker & Heath 1994 ; Heath *et al.* 2000) but recently revised as "stable" (Wetlands International 2002). However, management measures for a sustainable use of the species must be investigated. All the existing management plans focus on hunting limitation (bag size or hunting period), yet the creation of reserves dedicated to woodcocks is another possible measure, which has been rarely considered.

To be truly efficient, a reserve must include all the habitats used by the species concerned as well as an important amount of individuals (Hirons *et al.* 1995). Nowadays, the very few reserves created for woodcocks only protect important forest area, although woodcocks also use small woods and hedges, where they are possibly subject to hunting (O. Duriez, article 2). Moreover, in winter, half of the time budget of this atypical wader is spent foraging in agricultural fields and meadows at night. These sites are usually not managed and hence dependent on the farmers' decisions, which ultimately are subordinated to the current market forces. The efficiency of the existing reserves therefore depends on the patterns of movements within the various sets of available habitats. Quantifying these movements is necessary to identify key sectors in the landscape for further conservation schemes. Assessing the existence of individual variation in wintering strategies would also be useful to evaluate the relative vulnerability of the different individuals in the different habitats. Ultimately, understanding the sources of these individual variations could lead to better predictions of population dynamics in these complex and fragmented environments (Goss-Custard *et al.* 2002).

In a game species such as woodcock, it appears crucial to investigate in detail the spatial use of wintering quarter at the individual levels, to elaborate useful management plans for a sustainable harvest. For instance, in Oystercatchers *Haematopus ostralegus*, the most efficient foragers stay in the more secure and richer tidal flats while other individuals have to use fields where the predation risk was higher (Caldow *et al.* 1999). Behaviour and spatial use by woodcocks in winter remains poorly known. Radio-telemetry, by allowing individual identification and monitoring, could reveal different behavioural strategies according to individual

characteristics (such as age, sex, or body condition) that could have in turn important consequences in conservation (McGregor & Peake 1998 ; Kenward 2001). Yet, only two pilot studies, based on three radio-tagged woodcocks in Ireland (Wilson 1983) and five in Cornwall (Hirons & Bickford-Smith 1983), have investigated woodcock winter spatial behaviours. In this paper, we describe diurnal and nocturnal movements in winter, based on the monitoring of 65 individuals, in a relatively undisturbed landscape, offering a large share of traditional habitats, and with limited hunting due to the reserve status of the main forest complex. In a conservation perspective, we particularly wanted to answer the following questions:

1. Are there individual strategies of spatial use in winter quarters ? If so, what are the factors responsible for these strategies?
2. Do some categories of individuals suffer more threats ?

We explore several sources of variations in individual strategies, such as age, since adults could have spent previous winters in the same winter quarter, and their knowledge of the environment could increase their efficiency in finding the best sites. We also analyse movements in relation to soil type and earthworm biomass as it appeared to be related to habitats selection in previous studies (O. Duriez, article 2).

V.2.3. Methods

V.2.3.1. Study site

Data collection occurred during three winters (1999-2000, 2000-2001 and 2001-2002, hereafter called 2000, 2001 and 2002 winters respectively), from December to April. The study site was the Beffou forest (48°30'N, 3°28'W) and the surrounding fields (Fig. II.3), located in Brittany (Western France), the main wintering region for woodcocks in France. The area under investigation was 1 722 ha in 2000, 1742 ha in 2001 and 1910 ha in 2002 (Fig. II.3). The bocage was composed of small woods (< 1 ha) and small fields (mean area 0.8 ha) enclosed by old woody hedges. The topography was composed of small hills and valleys (altitude range: 160-322 m). Woodcock hunting was prohibited in the Beffou forest since 1995 but it was allowed in the surrounding bocage. Climate in winter in Brittany is oceanic: rainy and windy with mild temperatures (mean temperature 5°C in January).

V.2.3.2. Capture methods and radio-telemetry

Woodcocks were captured at the beginning of the night with a spotlight and a landing net, as they were feeding in fields surrounding the forest (Gossmann *et al.* 1988). We captured 65 woodcocks for the three years: 22 in 2000 (15 adults and 7 yearlings), 22 in 2001 (8 adults

and 14 yearlings) and 21 in 2002 (7 adults and 14 yearlings). Birds were fitted with a ring and aged (adult or yearling) using wing feather details and moult status (Clausager 1973 ; Fadat 1995). Tarsus and bill lengths were measured (± 0.1 mm) with callipers and folded wing length was measured to the nearest millimetre with a ruler. In 2001, we also measured skull and ulna lengths with callipers. Body mass was measured to the nearest gram with a Pesola spring balance. To estimate the total mass of lipids, we used the following predictive equation (eq. 1: $R^2 = 0.703$, $P < 0.001$) based on dissections and fat extractions of 22 woodcocks in winter (Boos 2000):

$$\text{Total mass of lipids (in g)} = 0.548 \cdot (\text{BM}) - 1.932 \cdot (\text{SL}) - 5.213 \cdot (\text{UL}) + 336.40 \quad (1)$$

where BM is Body mass in g, SL is skull length in mm and UL is ulna length in mm.

Each bird was fitted with a radio-transmitter (Biotrack[®] TW3), weighting 7, 9 or 12 g (2-4 % of body mass) according to the battery size. In winter 2000, radio-tags were maintained on the back with a Teflon ribbon two-loop backpack harness (Kenward 1987). Because seven woodcocks were found dead of starvation after the bill jammed in the upper loop of the harness (probably when preening), radio-tags were thereafter glued on the back and maintained with a single-loop harness (passing on the belly and behind the wings; McAuley *et al.* (1993) in winters 2001 and 2002.

During all the winter until departure in migration, each bird was located 2 – 3 times per week both by day and at night, in winter 2000, and 4 – 5 times per week on the following winters. During the day, woodcocks were approached by circling and located to the nearest 10 m or less. From our experience, woodcocks did not fly to change of site during the day (except when disturbed) and only travelled by walking (probably never more than 100 m). At night, woodcocks were also approached by circling and located only to the nearest 50 m because they were more prompt to fly, especially on clear moonlight nights. During seven nights in 2001, a 2-hours interval monitoring on 25 birds showed that most of them spent the entire night in the field chosen at the beginning of the night. They were thus located only once per night subsequently.

V.2.3.3. Analysis of radio-telemetry data

Each location was reported on a detailed map of the study area on a Geographic Information System software (GIS; ArcView[®] 3.2, ESRI, Redlands, California, USA). This map was digitised from an aerial photograph of 1992 (scale 1/10,000, source: Institut Géographique National). For all analyses, it was necessary to compare animals with relatively similar number of locations. The number of locations was varying a lot, according to the date of capture

of the bird (December to mid January) and to the date of end of monitoring (death or migration starting in the last decade of February). We limited the period of study to the months of January and February to concentrate on the middle of winter. During this period, the mean number of locations for each bird was 24 (range 10-36) by day and 17 (range 5-29) at night in fields. Frost spells are known to affect the behaviour and habitat selection of woodcock (Hirons & Bickford-Smith 1983 ; Wilson 1983). During our study period, we only had 3 days of frost in January 2000 and 4 days in February 2001. As it was not possible to accurately analyse movements during these short periods with so few locations, days of frost were removed from the analyses.

At twilight, most woodcocks leave their diurnal site to reach a nocturnal site by a flight hereafter called “commuting flight”. The commuting index, calculated for each bird, was the number of nights spent in fields as opposed to forest / the total number of locations at night.

The study of movements was mostly based on the distances between locations, calculated using the Animal Movement extension in ArcView (Hooge *et al.* 1999).

V.2.3.4. Habitat selection

Most studies on animal movements and habitat selection use home ranges, defined as ‘the areas repeatedly traversed by individuals’ (Kenward 2001). This definition underlies that this area can be sampled during the movements of the individual. Woodcocks need to probe or inspect the soil visually to check for food opportunities (earthworms) of the environment (Rabe *et al.* 1983). Our experience showed that woodcocks usually move less than 100 m in the same day. The average maximum distance between two consecutive locations was 615 m (range 19-2425 m) by day. If this distance was the diameter of an hypothetical circular home range, the home range area would be 30 ha (i.e. 5 % of the forest area). And if this distance was the radius, the circular home range area would be 118 ha (i.e. 20% of the forest area). In this case, it is clear that every m² has not been visited and some wide spaces have only been ‘visited’ during flights. Thus, computed home ranges would comprise habitats not really available to the bird (e.g. fields by day), in case of fragmented habitat such as the bocage (White & Garrott 1990). Another reason to consider home ranges in habitat selection analyses is the inequality of the available habitats among individuals (Kenward 2001). Once again, the important distances possibly covered between two consecutive days mean that all the forest should be considered as available to every individual. In conclusion, we believe that the definition of home range was not relevant for woodcocks in winter.

Therefore, habitat selection was analysed using compositional analysis (Aitchison 1986 ; Aebischer *et al.* 1993b), without the intermediate ‘home range’ level (2nd order selection; Johnson 1980). The individual was the sample unit. This method allowed a comparison of habitat selection according to individual movement characteristics (core use strategy, see later). In compositional analysis, the proportions of habitats used by each individual were compared to the proportions of habitats available (“used” = locations vs. “available” = study zone). The “used” habitats were the proportions of time (estimated by the number of locations) that each individual spent in each habitat type during the two months of study. The “available” habitats were calculated differently according to the habitat, as described below.

The “woodland” habitat comprised six habitat types and their available area was precisely calculated from the GIS map. Timbers were characterised by old trees (40-120 years old; 15 – 30 m) and limited shrub and grass strata. Younger stands (coppices: 15-30 years old and 3 – 10 m; plantations: 10-15 years old and 2 – 4 m) were characterised by abundant shrub and grass strata. Deciduous stands (plantations, coppices and timbers) were mostly made of Beeches (*Fagus sylvatica*) and/or Oaks (*Quercus robur*). Coniferous stands (plantations and timbers) were mostly composed of Sitka spruce (*Picea sitchensis*), Common silver fir (*Abies alba*), Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Maritime pine (*Pinus pinaster*). ‘Mixed timbers’ were composed of a mix of species from the last two groups. Deciduous and coniferous plantations were pooled for analysis as a single ‘plantation’ habitat. ‘Wet forests’ were mainly characterised by Willows (*Salix sp*), Alders (*Alnus glutinosa*) and Poplars (*Populus sp*) and were also determined by the presence of soggy soil and typical aquatic plants (Greater tussock sedges (*Carex paniculata*) and Common rushes (*Juncus conglomeratus*)).

The “available” humus variables were the proportions of each type of humus in a systematic sampling based on a 200 x 200 m grid covering all the forest and extended to several surrounding woods (182 points). Three types of humus were determined (mors, moders and mulls) following Jabiol *et al.* (1995).

The nocturnal ‘field’ habitat comprised six habitat types. Meadows represented 70 % of the fields and could be divided into three types: young meadows, old dry meadows (usually located on the slopes or summits of hills), and permanent humid meadows (mostly in valleys). The tall grass was the common characteristic of ‘un-grazed meadows’ which regrouped meadows that had not been grazed for the six previous months, meadows for mowing and old humid set-asides. The other fields were the ‘seed plots’ (emerging wheat and grass) and the ‘stubbles’ (corn and wheat).

The attribution of each core to a forest stand, humus or field type (see results for definition) was difficult to assess when several habitats were pooled. In this case, we used the habitat where most locations occurred. To analyse the use of particular habitats such as bocage or hedges by day or cultures at night, we used the percentage of locations of each bird in this habitat.

V.2.3.5. Earthworms biomass

A sampling of earthworms biomasses was performed following a method derived from Bouché & Alliaga (1986) and fully described in the annexe 2.

The value of earthworm biomass for a given spatial area was calculated as the mean of all the locations in that area (e.g. if the area defined contained 8 locations in a plantation containing 70 kg/ha and 2 locations in a nearby coniferous timber containing 30 kg/ha, the earthworm value for the area was the mean of these 10 locations, i.e. 62 kg/ha). The mean biomass of each area was multiplied by the duration of stay in each site to obtain a mean biomass * days. The sum of the mean biomasses * days of all sites frequented by each individual was then divided by the total duration of monitoring of each individual to give a mean earthworm biomass in diurnal sites for each woodcock during all the study period, regardless of the duration of monitoring.

V.2.3.6. Statistical analyses

Means are reported $\pm$ standard deviation (SD) unless specified, and were compared with Student's t-tests or analyses of variance (ANOVAs) if there were more than 2 groups to compare. The normality of the variables was assessed with non-parametric Kolmogorov-Smirnov tests. Otherwise, means were compared with non-parametric Mann-Whitney tests or Kruskal-Wallis tests. To avoid pseudo-replication (Hurlbert 1984), we used general linear mixed models (GLMM) with individual as random variable to take into account repeated measurements on individuals and intra-individual variance (Littel *et al.* 1991). These analyses were performed with SPSS 10.0 (SPSS 1999). In case of Poisson distributions in the data set, Generalised linear mixed models with individual * age as random variable were performed with Glimmix macro (GLMM Glimmix) in SAS v. 8 (SAS Institute 2000). Correlations between movement parameters and individual characteristics were performed with non-parametric Spearman rank correlations. A script for compositional analysis was written for SPSS by E. Corda. As advised by Aebischer *et al.* (1993b), a randomisation test based on pairwise permutations was performed to obtain an accurate P-value in compositional analysis.

V.2.4. Results

V.2.4.1. Individual strategies of space use

Among the 65 woodcocks equipped in the three years, none disappeared from the study zone. Therefore, the fidelity to the wintering quarter was very high. However, the patterns of site use by woodcocks was very variable among individuals, which appeared to be distributed along a continuum of strategies, from the very sedentary to the very mobile. We used the distributions of distances between consecutive locations, by day and at night, to categorise these different strategies. We attributed each individual to a single category of strategy and compared them (Fig. 2). The mean distances between consecutive locations per individual were ranging from 9 to 347 m by day and 30 to 616 m at night. If the bird had never changed sites during the winter, the site use was “unique” and the bird strategy was called “UNIQUE”. In this case, the distances between locations were uniformly low (e.g. bird # 38; Fig. 2). If the bird was faithful but, when changing of site, never came back to a previously used site, the site use was “successive” (SUCCESSIVE strategy), and the distances between locations were generally low, except several peaks when the bird was changing of site (e.g. bird # 64; Fig. 2). If the bird was commuting regularly or irregularly between a set of used sites, the site use was “alternative” (ALTERNATIVE strategy) and the distances between consecutive locations were irregular and with several peaks (e.g. bird # 34; Fig. 2). The distributions of distances by day (median and 75% quartile of distances) were close in unique and successive birds and higher in alternative birds (table 1). Hence, we hypothesised that successive use was a derivation of unique use, related to habitat of lower quality which would not allow the bird to stay in the same place throughout all the winter.

Table 1: Distributions of distances between consecutive locations in the three strategies of site use, by day and at night. Parameters measured for each strategy were the median (in m) and the 75% quartile (in m). Several individuals were pooled in each strategy (N ind.) and the number of distances analysed are given (N dist.).

Strategy	Day				Night			
	Median	75% quart.	N ind.	N dist.	Median	75% quart.	N ind.	N dist.
Unique	28	57	22	505	70	123	21	338
Successive	28	77	12	257	136	599	3	25
Alternative	57	154	31	723	135	277	39	648

Fig. 2: Examples of site use by 4 individuals. Diurnal locations are shown in white or light grey (bird # 25) and nocturnal locations are shown in black (Grey plots are woodlands and white plots are fields). The lines show the movements between consecutive locations (white for diurnal and black for nocturnal). Bird #38 was unique by day but was alternative at night. The graph below represents the variations in time of the distances between consecutive diurnal locations (in m). For unique birds, the distance rarely exceeded 50 m.

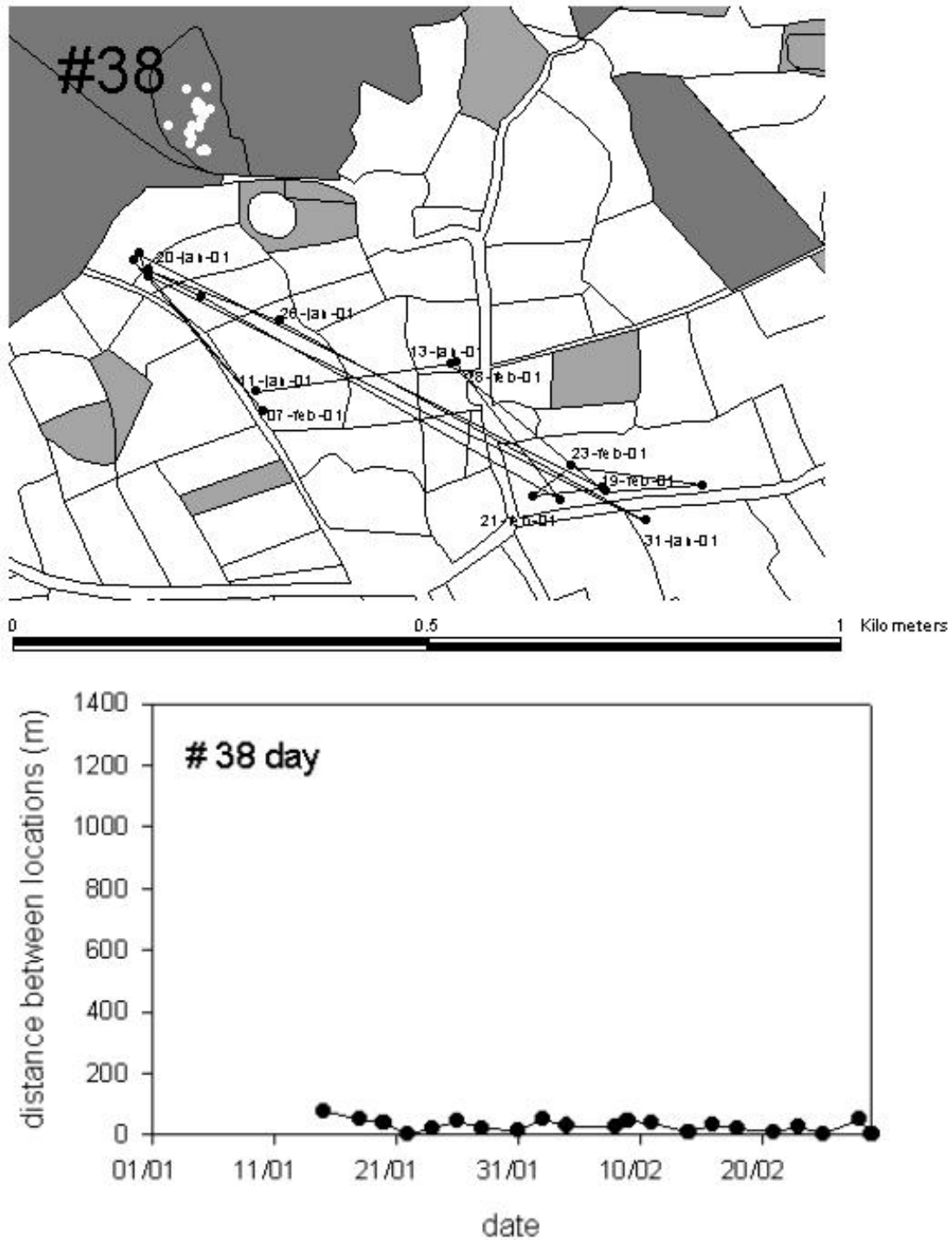


Fig. 2 (continuing...): Bird #64 was successive by day and unique at night. The graph below represents the variations in time of the distances between consecutive diurnal locations (in m). In successive birds, the distances were low except when birds changed sites.

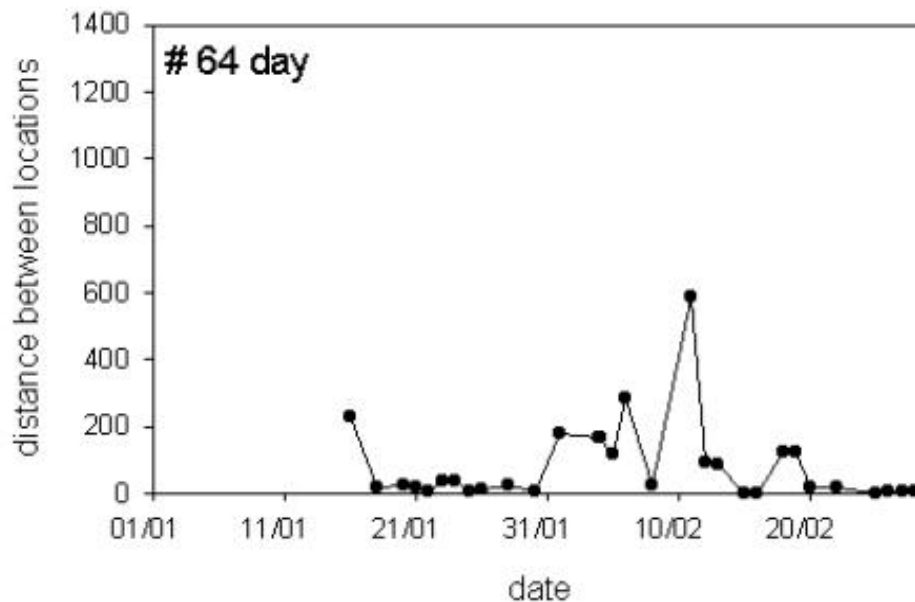
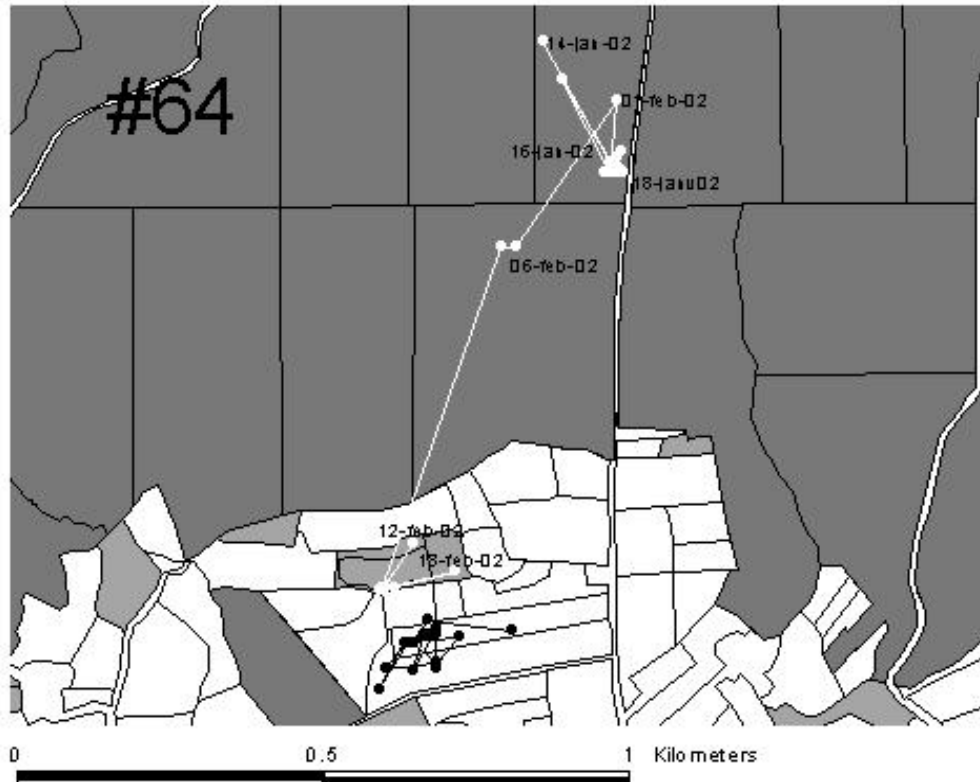


Fig. 2 (continuing...): Bird #34 was alternative by day and at night. The graph below represents the variations in time of the distances between consecutive diurnal locations (in m). In alternative birds, distances were often large.

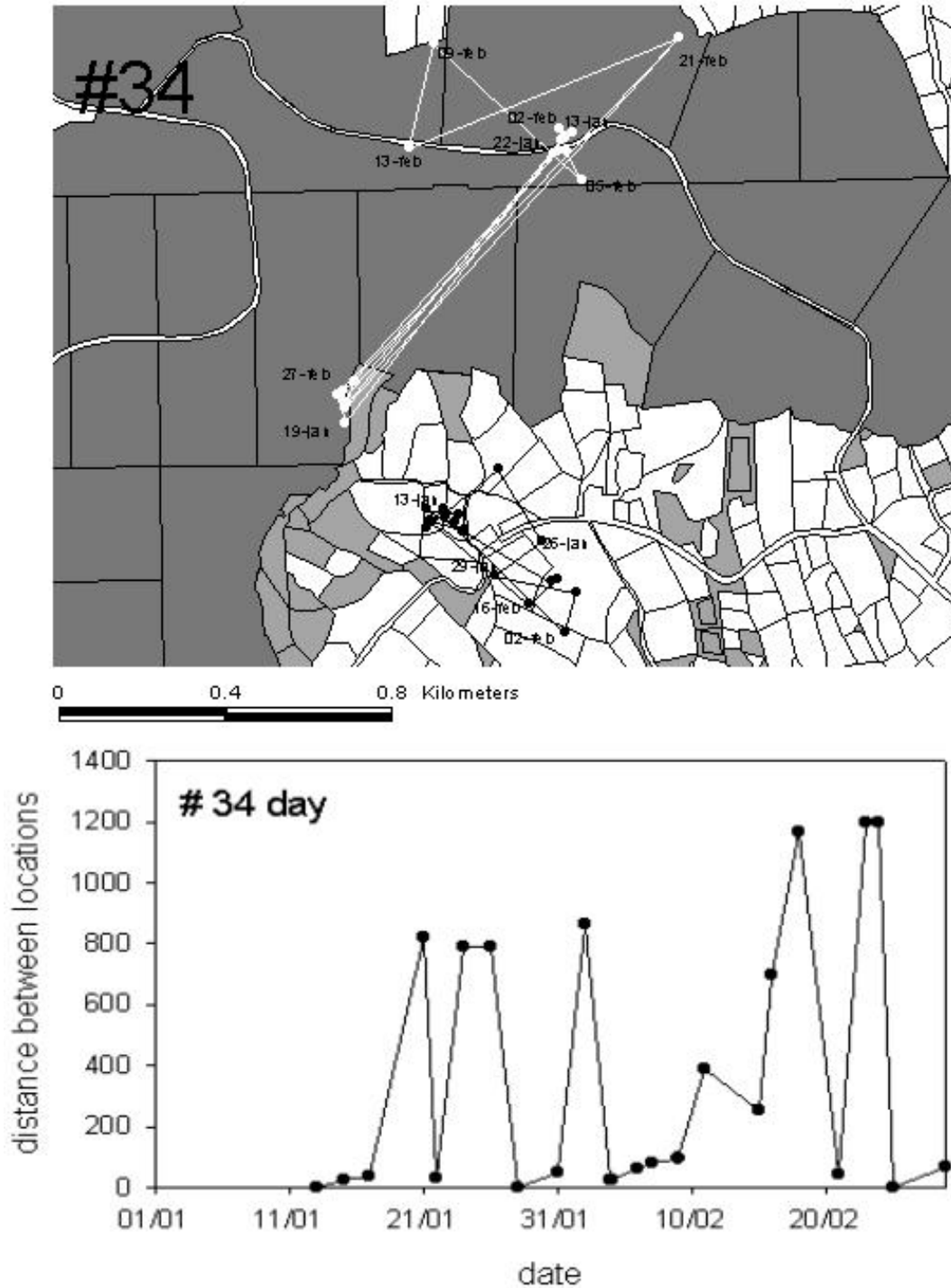
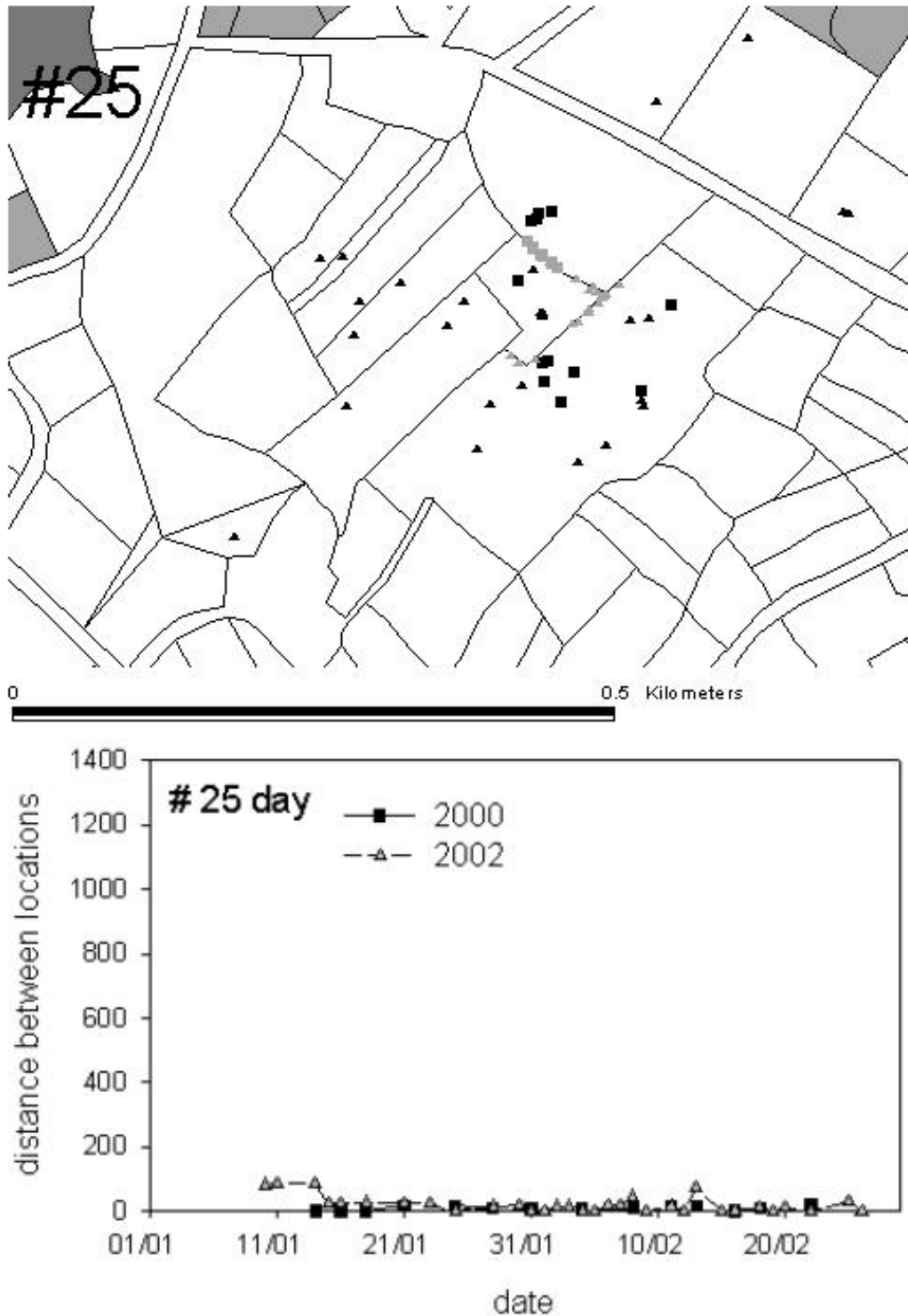


Fig. 2 (end): Bird #25 was exceptional since it was first radio-tracked in 2000 (squares) and caught again in 2002 (triangles). In both years, it frequented exactly the same hedge by day and the surrounding meadows at night. The graph below represent the variations in time of the distances between consecutive diurnal locations (in m). For unique birds, the distance rarely exceeded 50 m.



To compare movement patterns in relation to habitats and food availability for the three strategies, it was necessary to define a minimum spatial unit used by birds to be compared. We have chosen to use the “unique” strategy as a reference, since one bird was able to winter in a unique and restricted area, that we assumed to be of high quality. This gave us the minimum reference area: since 75 % of all locations were situated within 60 m from one another (table 1), we therefore set the minimum spatial unit (called “core”) as a disk of 60 m radius, i.e. c. 1.13 ha. We hypothesised that the quality of “unique” cores should be higher than that of “successive” or “alternative” as birds from the last two strategies were forced to use more cores or larger areas. At night in fields, we followed the same procedure to define “cores” as a disk of 120 m radius (i.e. c. 4.5 ha), from the characteristics of distances between locations of “unique” strategy (table 1).

For the rest of the analyses, we defined the number of main cores as the number of cores necessary to host 75% of the locations of one bird. The changing core index, separately defined by day and at night, was the number of changes / the total number of locations.

V.2.4.2. Diurnal movements

31 birds (48 %) had an alternative core use compared to 22 birds (34 %) with unique core and only 12 (18 %) with successive core use. Alternative birds frequented more cores than successive birds (fig. 3a) but successive and alternative birds both had on average two main cores ($t_{41} = -1.61$, $P = 0.12$) (i.e. successive birds were mainly staying in their main cores while alternatives were less faithful and often moved to temporary sites). The frequencies of diurnal strategies were not different among years ($\chi^2_4 = 4.36$, $P = 0.85$, $n = 65$).

By day, these three strategies were not related to habitat characteristics since forest stands and humus were not selected differently among strategies (table 2). Successive birds stayed longer at one site than alternatives (fig. 3b). The duration of stay in the same diurnal core was influenced by the age of the individual (adults < yearlings) and, to a lesser extent, by the mean earthworm biomass (slightly higher for unique birds compared to alternative or successive birds (fig. 3c)), but not by the habitat (forest or bocage) (GLMM Glimmix on 319 observations of 63 individuals (two birds living only in hedges were removed because biomass values were not available in hedges): $R^2 = 0.67$, $P = 0.014$ for age, $P = 0.060$ and slope >0 for mean earthworm biomass, $P > 0.1$ for habitat). The distances between consecutive diurnal cores used by a bird were varying from 70 m to 2.43 km (mean 357 ± 408 m, median = 205 m, $n = 330$ movements between cores). The distances between consecutive diurnal cores used by a bird was not influenced by the age, the strategy, the duration of stay, the habitat (forest or

bocage) or the mean biomass of earthworms (GLMM Glimmix on 325 observations in 43 individuals (unique birds removed): all $P > 0.05$).

The frequencies of diurnal strategies did not differ significantly between age classes ($\chi^2_2 = 4.17$, $P = 0.12$, $n = 65$) and the changing core index was not significantly different between ages (0.27 ± 0.22 in adults and 0.18 ± 0.21 in yearlings; $U = 419.5$, $P = 0.157$). The diurnal core use was neither correlated to any morphometric variable (ANOVA on tarsus, bill and wing length, body mass at ringing, all $P > 0.05$, $n = 65$). However, the estimated lipid mass at ringing was 14 g lower in unique birds compared to alternative birds (fig. 4).

Only one unique and one successive birds out of 34 had their diurnal core visited by another individual at the same time, while it happened for 6 out of 31 alternative birds ($\chi^2_1 = 2.73$, $P = 0.099$, $n = 65$ with unique and successive birds pooled). In these 8 birds, the proportion of locations shared with conspecifics was $17 \pm 14\%$ (range 4 – 36 %).

Table 2: Results of habitat selection in wintering woodcocks according to the core use strategy, using compositional analysis. Habitat selection was analysed by day in woodlands (two levels: stands and humus), and in fields at night. Habitats were ranked from the most preferred to the least preferred. A significant preference between two habitats was indicated by “>>” while a non significant difference was indicated by “>”. P values were given by randomization. When habitat selection was significantly different between core use strategies, habitat preferences were given in italics for each strategy.

analysis	Parameter	Core use	n	Wilk’s λ	P	Habitat ranking ^c
<i>woods</i>	Intercept		59 ^a	0.663	<0.001	Plant >> Cop >> Wet > Con T > Dec T > Mix T
	Core use		59 ^a	0.829	0.431	
<i>humus</i>	Intercept		59 ^a	0.565	<0.001	Mull >> Moder >> Mor
	Core use		59 ^a	0.969	0.777	
<i>fields</i>	Intercept		60 ^b	0.249	<0.001	
	Core use		60 ^b	0.797	0.005	
		<i>Unique</i>	21	0.043	<0.001	<i>DGM >> HGM >> ST > YGM >> SP > UM</i>
		<i>alternative</i>	39	0.365	<0.001	<i>DGM >> ST >> HGM > YGM > UM > SP</i>

a: only birds with more than 7 locations in woods

b: only birds with more than 7 locations in fields, successive birds removed

c: Legend for wood stands: Plant = Plantation; Cop = Coppice; Dec T = Deciduous timber; Con T = Coniferous timber; Mix T = Mixed timber; Wet = Wet forest.

Legend for field types: YGM = Young Grazed meadow; DGM = Dry Grazed Meadow; HGM = Humid Grazed Meadow; UM = Un-grazed Meadow; ST = Stubbles; SP = Seed Plot

Fig. 3 : Patterns of movements (mean $\pm$ SD, n of birds on top of each bar) between the three types of core use (unique, successive, alternative), by day and at night (a and a': number of cores; b and b': duration of stay; c and c': mean earthworm biomass). Total sample size is given in the top right corner (legend: a: 9 birds removed because spent >20% of locations in hedges; b: 9 birds removed because spent <70% of locations in fields). ANOVAs were used to compare categories linked with an horizontal line (***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; ns: $P > 0.05$). NB: at night, tests were performed between unique and alternative birds only.

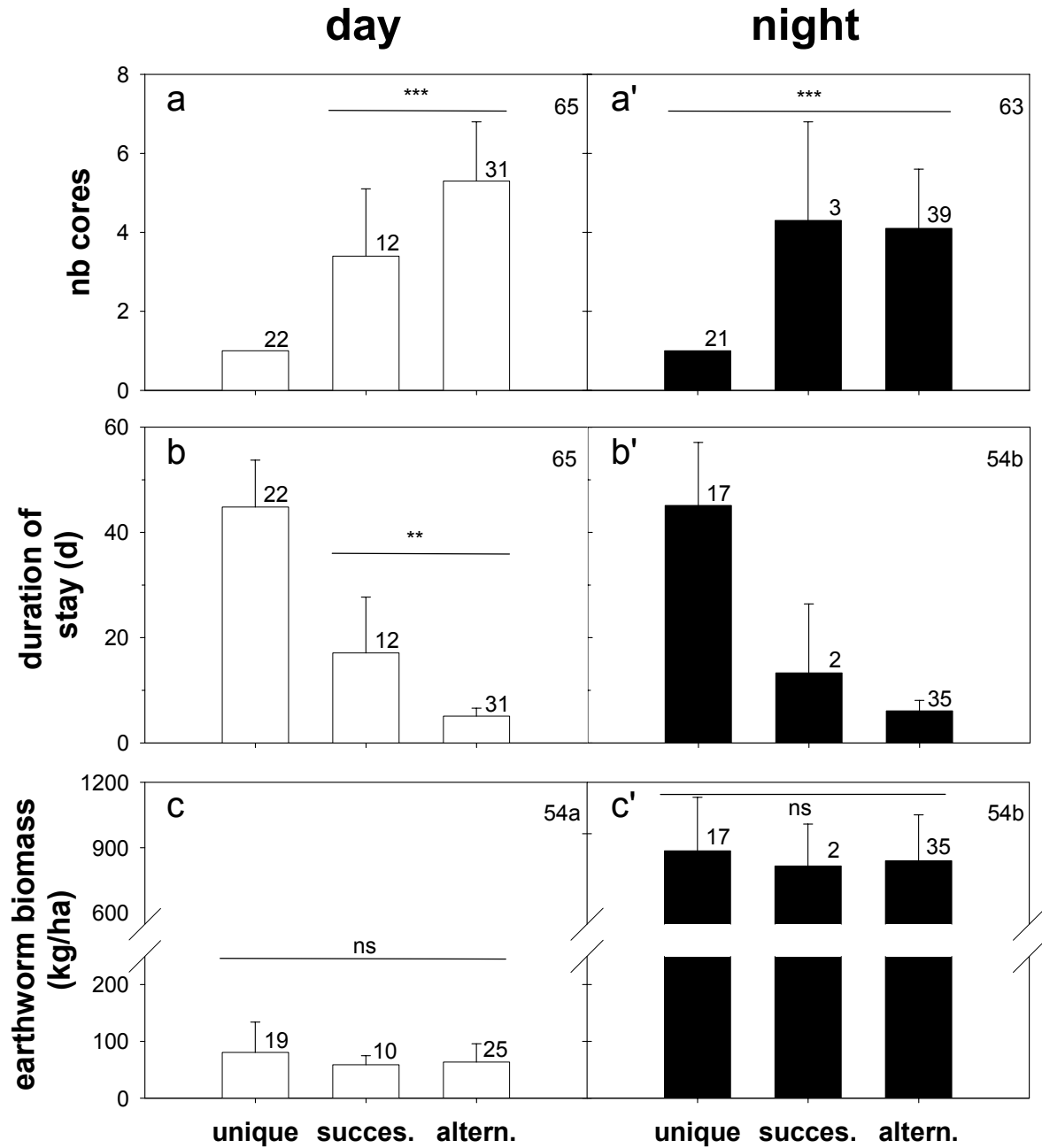
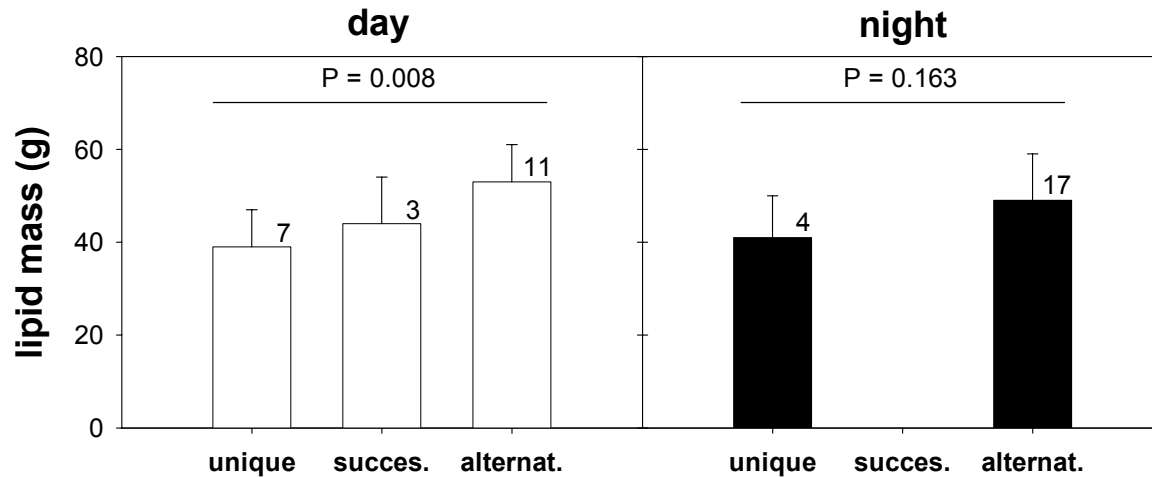


Fig. 4 : Estimated lipid mass (mean $\pm$ SD, n of birds on top of each bar) between the types of core use (unique, successive, alternative), by day and at night. Statistical tests (ANOVAs) between types of core use. Data only from 21 birds monitored in 2002.



V.2.4.3. Use of bocage by day

The bocage around the forest (hedges or woods) was used at least once by 25 birds (38.5 %) and it was the only habitat for 9 birds (13.8 %). Twenty woodcocks (30.8 %) used hedges at least once and 6 birds (9.2 %) used exclusively hedges throughout the whole winter. The percentage of locations in bocage or in hedges was not significantly different between the three types of core uses (Fig. 5). Adults used the bocage and hedges significantly more than young birds (Fig. 6). The percentage of locations in bocage and hedges was lower in 2001 than in the other years (Fig. 7).

V.2.4.4. Use of fields at night

At night, for the 65 woodcocks, the mean commuting index was 0.85 ± 0.23 but the range between 0 and 1 indicates that it was very variable among individuals (Fig. 8). While 28 birds (43.1 %) always left the forest at night, 26 birds (40.0 %) left the forest between 70 and 99 % of evenings, and 11 birds (16.9 %) left the forest less than 70 % of evenings. The commuting index in 2001 was lower than in both other years (Fig. 7) but was not different between ages (Fig. 8; Mann-Whitney U = 524, P = 0.98). The commuting index was not correlated to any morphometric feature (Spearman rank correlations, all P > 0.05). In 2001, two individuals (one adult and one yearling) never left the forest at night during the period considered, and were removed for the analyses on nocturnal movements and habitat in the next paragraph.

The distances of commuting flights were greater when woodcocks came from the forest than from the bocage (mean 1113 ± 520 m, [34 – 3717 m, n = 54 birds] vs. 259 ± 183 m, [6 – 947 m, n = 23 birds] respectively, $t_{73} = -10.63$, P < 0.001). The commuting distance was in-

fluenced by the origin (bocage or forest), but not by the age (GLMM on 846 commuting flights in 65 individuals: origin $F_{1,780} = 73.54$, $P < 0.001$; age $F_{1,70} = 1.83$, $P = 0.18$).

V.2.4.5. Nocturnal movements

39 birds (62 %) had an alternative core use, 21 birds (33 %) had an unique core and only 3 birds (5 %) had a successive core use. There was a trend for 79 % of diurnal alternative birds to be alternative at night, while the successive and unique birds by day had equal chances to behave as alternative or unique at night (two-ways cross table between diurnal core use vs. nocturnal core use: $\chi^2_4 = 5.78$, $P = 0.069$, $n = 60$). There was no significant correlation between the number of cores used and the changing core index by day and at night (Pearson's $r = 0.19$, $P = 0.13$ for number of cores, and $r = 0.18$, $P = 0.15$ for changing core index, $n = 63$ individuals).

The small sample size of successive nocturnal birds precluded interesting comparisons with alternative birds concerning the duration of stay (fig. 3b'). For the same reason, we removed the 3 successive nocturnal birds in the following analyses. The frequencies of nocturnal strategies were not different among years ($\chi^2_2 = 3.63$, $P = 0.16$, $n = 60$).

Habitat selection analysis in fields revealed that alternative birds used stubbles significantly more often than unique birds (table 2). However, the preferred habitat remained the dry grazed meadows in both groups. The mean earthworm biomasses in nocturnal cores during the study period were not different among the two strategies (fig. 3c').

The duration of stay in the same nocturnal core was not influenced by the age nor the earthworm biomass or the habitat (meadows or cultures) (GLMM Glimmix on 357 observations of 63 individuals: all $P > 0.05$). The distances between the nocturnal cores used by a bird varied from 120 m to 3.44 km (mean 383 ± 341 m, median = 292 m, $n = 324$ movements between sites). The distance between the nocturnal cores used by a bird was not influenced by the age, the year, the earthworm biomass, the duration of stay in the core (GLMM Glimmix on 324 observations in 42 individuals having several cores: all $P > 0.05$).

The frequencies of diurnal strategies were not different among age-classes ($\chi^2_1 = 0.03$, $P = 0.87$, $n = 60$), neither the nocturnal changing core index was different among ages (0.36 ± 0.29 in adults and 0.26 ± 0.23 in yearlings; Mann-Whitney $U = 399$, $P = 0.186$, $n = 63$). The diurnal core use was neither correlated to any morphometric variable (ANOVAs on tarsus, bill and wing length, body mass at ringing, all $P > 0.05$, $n = 60$). Even if not significantly different, the estimated lipid mass at ringing was 8 g lower in unique birds compared to alternative birds (fig. 4), a trend that was consistent with diurnal data.

The majority of woodcocks shared their core with others birds at the same time at night, regardless of the core use strategy (27 out of 39 alternatives (69 %) and 12 out of the 21 unique birds (57 %); $\chi^2_1 = 0.88$, $P = 0.349$, $n = 60$). Among these 39 birds that shared their field at least once with conspecifics, the proportions of locations shared were similar in unique and alternative birds (19 ± 16 % (range 4 – 60 %) in alternative and 25 ± 16 % (range 4 – 50 %) in unique; $U = 119.5$, $P = 0.196$).

Fig. 5 : Percentage of locations in bocage and in hedges by day (mean $\pm$ SE, n of birds on top of each bar) between types of core uses (unique, successive and alternative birds). Statistical tests between types of core use are non-parametric Kruskal-Wallis tests.

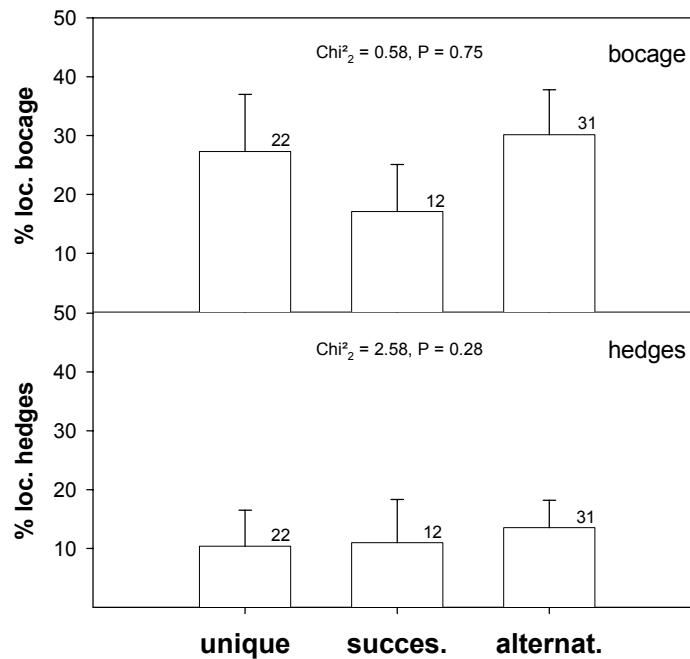


Fig. 6 : Percentage of locations in bocage and in hedges by day (mean $\pm$ SE, n of birds on top of each bar) between the ages. Statistical tests are non-parametric Mann-Whitney U tests.

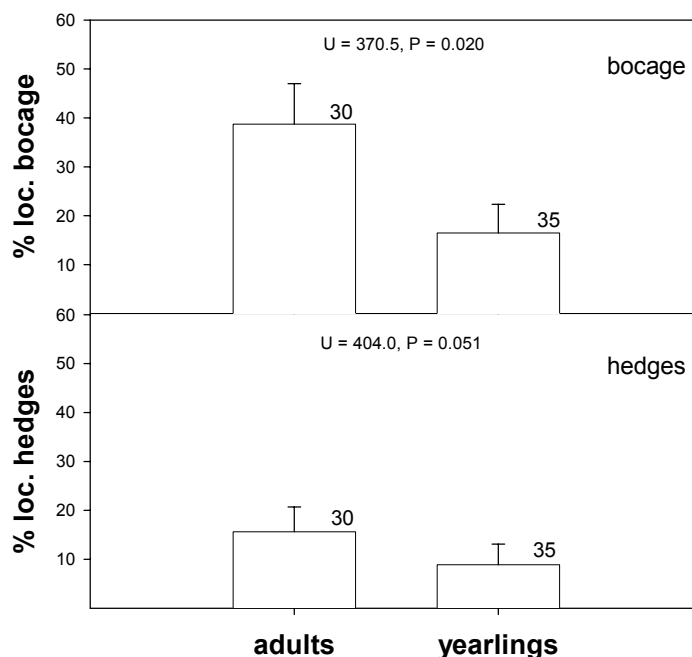


Fig. 7 : Percentage of locations in bocage and in hedges (by day) and commuting index (at night)(mean $\pm$ SE, n of birds on top of each bar) between years. Statistical tests are non-parametric Kruskal-Wallis tests between years.

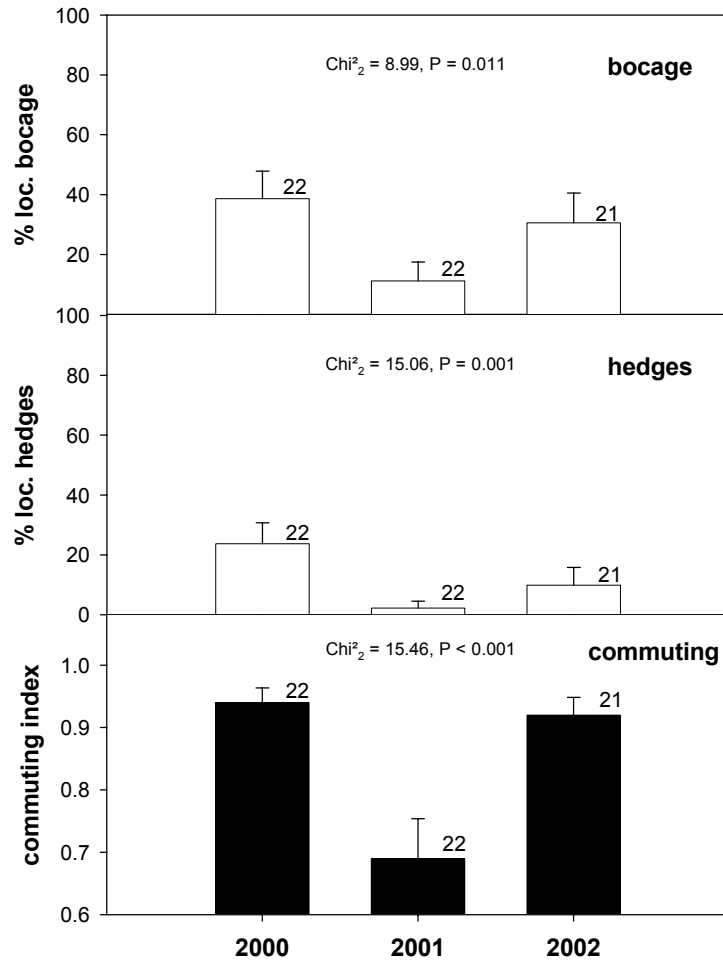
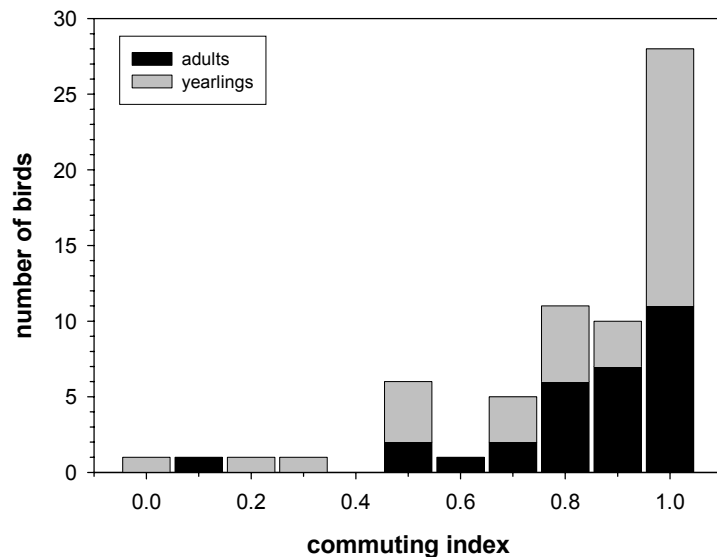


Fig. 8 : Distribution of commuting index (number of nights in fields / number of nights of monitoring), according to the age (n = 65 birds).



V.2.5. Discussion

V.2.5.1. Individual strategies of movements

Our study was the first to illustrate the existence of individual strategies of spatial use and movements in wintering woodcocks, equally occurring in the three years of study. The 65 woodcocks monitored showed a general pattern of use of woodlands by day and fields at night, as described in the two previous studies of radio-tagged woodcocks with much smaller numbers of individuals (Hirons & Bickford-Smith 1983 ; Wilson 1983). Hirons & Bickford-Smith (1983) reported a high fidelity to both diurnal covers and nocturnal fields, birds returning to them on average 85 % of days and 73 % of nights. However, our higher sample size showed a pattern of movements by day and at night much more complex than previously believed. The case of the woodcock resembles that of shorebirds that typically rest in reserves at high tide but join feeding grounds on tidal flats at low tide, where they are submitted to disturbance or hunting (Lambeck *et al.* 1996). It is even closer to the wintering strategy of many dabbling duck species which spend the day in nature reserves but disperse at night to feed in small ponds outside the reserve (the concept of functional unit; Tamisier 1976; Tamisier & Tamisier 1981; Cox & Afton 1997). Similarly, some ducks frequently stay in the reserves at night, while conspecifics reach other feeding grounds in the ponds around (Guillemain *et al.* 2002).

By day, 52 % of our birds used unique or successive strategies and 48 % used alternative strategies. We hypothesise that birds using a unique or successive cores showed the same strategy to over-winter. We predict that these individuals were staying in the same core as long as it could offer enough food or protection against predators. In a very suitable core, birds could stay during all the winter, while in less favourable cores, they would have to move when the food was depleted or when the disturbance was too high. This hypothesis of fidelity until food is depleted below a threshold level is supported by the fact that, by day, birds stayed longer in the same diurnal core if the earthworm biomass was high, regardless of their strategy. However, the earthworm biomass in diurnal cores of unique birds was not significantly higher compared to successive and alternative birds.

On the other hand, birds with alternative strategies, behaving like a “floating population”, changed cores several times and could come back to previously used cores. The cause for an alternative strategy could be a temporary disturbance inciting the bird to find a shelter elsewhere and come back when the nuisance has ceased. The effects of disturbance could not be analysed with our data set, but from our field experience it seemed that a bird accidentally

flushed usually returned to the same site in the following days. Another cause could be the need to keep some reserves. Exploiting several cores alternatively could lead to a better knowledge of the environment, and consequently the discovery of suitable alternative sites in case of disturbance by predators. Floaters have been described in several species of birds, mostly during the breeding season, as opposed to territorial breeders (Mönkkönen 1990 ; Sutherland 1996). The causes for a floating strategy and exploratory behaviours are various and could be attributed to social dominance (Stahl *et al.* 2001) or to a lack of suitable territory, with individuals “waiting in a queue” for a vacant territory (Smith & Arcese 1989 ; Ens *et al.* 1992). Woodcocks could be forced to become alternative because they could not find suitable cores to stay longer there, as suggested by the slightly lower earthworm biomass in the diurnal cores used by alternative birds. By day, since there was no significant difference of habitat selection between the three types of core use, the three strategies would reflect the ability of individuals to find rich patches of food and to exploit it optimally. The probability to find suitable cores by day as well as by night should be reduced and would explain why half of the unique / successive birds by day became alternative at night while the majority of alternative birds by day tended also to be alternative at night.

Nocturnal movement strategies were characterised by the relative absence of successive birds and dominant use of several alternative cores. The low number of successive birds at night was perhaps due to the general richness of patches compared to woodlands (earthworm biomasses being higher in meadows than in woodlands; O. Duriez, article 2). Since the food biomasses in the nocturnal cores of the three strategies were not different and the duration of stay was not linked to the earthworm biomass, the causes for nocturnal strategies were perhaps the variation in individual foraging efficiency, a different sensitivity to predation risk, or territoriality.

In case of territoriality, we hypothesise that dominant birds would monopolise the best places and become unique or successive, while subordinates would be obliged to move from place to place alternatively, as found in Barnacle geese *Branta leucopsis* (Stahl *et al.* 2001). At night, the majority of birds (63 %) have been found to share the same meadow or field, regardless of their strategy, but the proportion of shared locations was usually < 25 %. On the contrary, by day, woodcocks generally did not share their core with conspecifics, and 6 out of the 8 birds that shared their core were alternatives. Hence, territoriality might not occur at night but rather by day. At night, earthworm biomasses were not different in the two groups but alternative birds used stubbles and crops significantly more often than unique birds (earthworm biomasses in crops were in average five times lower than in meadows; O. Duriez,

article 2). Territoriality at night was perhaps manifested by the partial exclusion of alternatives from the best habitats (i.e. dry meadows).

The lower estimated lipid mass in unique birds by day (and at night to a lower extent) could be another clue for the existence of a territoriality or variation in foraging efficiency or sensitivity to predation risk. A vast literature describes variations in body mass and energetic reserves in birds in response to environmental constraints, and especially to the trade-off between predation risk and starvation risk (Lima 1986 ; Rogers 1987 ; Rogers & Smith 1993). It has been experimentally proved that small passerine birds increased their fat reserves to prevent the risk of starvation under unpredictable feeding conditions or energetic expenditures (Ekman & Hake 1990 ; Bednekoff *et al.* 1994 ; Cuthill *et al.* 2000). Additional reserves would serve as buffer against periods of little success when foraging is unpredictable, or when foragers are less efficient (Cresswell 2003). This latter study is of particular interest regarding woodcocks because it has focused on European blackbird *Turdus merula*, which is also a solitary forager on earthworms. Under predation risk, birds also tend to be lighter than in secure conditions (Gosler *et al.* 1995 ; Pravosudov & Grubb 1997). Other studies in passerines (Ekman & Lilliendahl 1993 ; Gosler 1996) found that dominant birds showed lower body mass than subdominants, because they did not need to carry extra reserves since their access to food resource was higher. But if predation risk is higher for dominant birds while foraging, the optimal level of energy reserves should be higher for dominants than for subdominant birds (Verhulst & Hogstad 1996). These contrasting results on the possible social dominance in a solitary wader like woodcock call for further investigation (date of arrival at the winter quarter, signals between individuals).

In our case, if unique birds were more efficient foragers (or dominant) over alternative birds, their access to rich patches of food would be enhanced and they should not need to carry these additional reserves. The less efficient (or subdominants) birds feeding in lower quality patches (i.e. successive or alternatives) may need extra-reserves as an insurance against starvation risk. Woodcocks fasting in captivity loose on average 1.6 g/h i.e. 20 g in a 12-hour day (O. Duriez, article 1), using mainly glucids and lipids reserves (Boos 2000). An excess of 14 g of lipids in alternative birds would allow them to fast for one day in a diurnal site where the food resources were too low, before changing sites in the following day.

Intuitively, adults were expected to be more faithful to their sites because their experience and their knowledge of the winter quarter, where they probably spent the previous winters, should have given them an advantage among yearlings. Our results showed the opposite patterns: the proportion of adults was not higher in unique / successive birds, both by day and at

night, and the changing core index in adults even tended to be higher than in yearlings. This was perhaps an artefact resulting from the higher hunting mortality of yearlings (O. Duriez, article 3). In December, the proportion of birds in the reserve and in the hunting area was not different between age classes (O. Duriez, article 3), but the yearlings shot early in the season were perhaps the more mobile individuals, while the survivors (used in this study) were the less mobile. On the other hand, the knowledge of the wintering quarter by adults would allow them to move between secure woods and hedges, avoiding those with high hunting pressure. The age failed to explain the strategies of habitat use but perhaps other parameters such as sex or hormonal status would allow a better understanding of these patterns.

An experimental approach would be more useful than a correlative approach to determine whether the strategies of core use reflect territoriality, variations of foraging efficiency or sensitivity to predation risk. Experiments with voluntary disturbance, predators decoys or food manipulation would be necessary to examine if woodcocks tend to change strategies when submitted to various constraints. The next step would be the study of foraging behaviours in the different habitats among the strategies of space use.

V.2.5.2. Implications for management

None of our birds left the study zone during the three winters. This confirmed the high fidelity to the winter quarters suspected in other studies using capture-mark-recapture data (Wilson 1983). From the analysis of 824 ringed birds recovered in the same winter during eight years, Gossmann *et al.* (1994) found that 87 % of woodcocks were shot at a distance less than 20 km from the ringing location. Hence, a reserve could effectively protect a population for an entire winter.

Woodcocks are particularly at risk when they are outside the main forest complex (i.e. in the hedges and woods of the bocage by day and in fields and meadows at night), because terrestrial predators (foxes, cats and mustelids) are known to prospect in fields at night and to follow hedges (Harris & Woollard 1990), and 75 % of cases of predation occurred in the bocage (however in some cases, it was difficult to assess whether the bird was killed by day in hedges or at night in fields) (O. Duriez, article 3). Moreover, hunting occurring in the bocage by day, was responsible for half of the mortality cases (O. Duriez, article 3).

The use of the bocage was more important than expected. Hirons & Bickford-Smith (1983) and Wilson (1983) did not describe the use of hedges as diurnal sites, but they did not indicate the presence of a hedges network in their study zone. The higher use of bocage by adults could be the result of the high inter-year fidelity to winter quarters, known from ring

controls and cases like this woodcock caught 11 times in three consecutive years in the same field in Brittany (F. Gossmann, pers. comm.). In our data set, one adult bird followed in winter 2000 which was caught again and followed in winter 2002, frequented exactly the same hedge during both winters (bird #25, Fig. 2). We believe that a young woodcock that survived to its first winter in one place had a good chance to come back in the same place in the following years.

The relatively high fidelity to hedges and the equivalent use of hedges by birds of the three strategies indicate that they are not a secondary or temporary habitat, but an important habitat, sometimes preferred to woodlands. The use of hedges was known during the migration stopovers but underestimated in winter (Ferrand & Gossmann 1995). This choice of hedges implied a real strategy for wintering, with its costs and benefits. The benefits for living in a hedge could be energy savings as the birds travelled on average shorter distances to reach the nocturnal sites than those coming from the forest. As these fields were usually directly adjacent to the hedge used by day, this distance was probably travelled by walking. Another benefit for living in hedges could be a relative security regarding hunting risk (compared to woods in the bocage), because lonely hunters usually avoided to search for woodcocks in hedges. However, the costs for living in a hedge must be a lower food biomass available during the day, especially in hedges without any lateral shrub strip (O. Duriez, article 2) and overall a higher predation risk.

This important use of bocage around the forest emphasise that efficient hunting-free reserves to protect woodcocks must integrate the woods and hedges around the protected forest complex to account for the behaviour of alternative and successive birds. Since most of the hedges and woods used in the bocage were within 1 km from the forest, this distance should serve as a buffer with no hunting allowed around the protected area.

In winter, it was admitted that all woodcocks frequent fields at night (Hirons & Bickford-Smith 1983 ; Wilson 1983 ; Ferrand & Gossmann 1988 ; Granval & Bouché 1993). The same phenomenon was observed in the American woodcock *Scolopax minor* but less frequently and differently among geographic zones (Stribling & Doerr 1985 ; Krementz *et al.* 1995 ; Berdeen & Krementz 1998). Our study showed a great variability of commuting behaviour among individuals, not linked to individual feature (age or morphometric variable). Every night, between 10 to 25 % of the birds did not leave the woodlands. The advantage to stay in the forest at night is probably energy-savings (no flight) and avoidance of predation. Most woodcocks used extensively grazed meadows at night where they can find high biomasses of accessible earthworms (O. Duriez, article 2). Overall meadows area is declining in most of the winter

range of the species (Pain & Pienkowski 1997 ; Vickery *et al.* 2001) and changes in agricultural practices (excessive use of organic manures, nitrogen fertilisers and pesticides, replacement of meadows grazed by cattle by tall hay-meadows) decrease their richness and accessibility in earthworms (Edwards 1998). Our study showed that woodcocks used meadows within a mean radius of 1.2 km around the forest complex. An efficient reserve should provide optimally managed meadows within this radius.

The exposure to risk can differ between years, as illustrated by the lower use of hedges and bocage and commuting index in 2001, difficult to explain because all the other patterns of behaviours and habitats were similar in the three years. Earthworm biomasses did not differ between 2001 and 2002 neither. The low abundance of woodcocks in Brittany during the winter 2001 is a possible explanation. As the hunting pressure did not decrease and was even increased upon the remaining birds, by the end of December 2000, many woodcocks living in the bocage had been shot. Hence, the area was perhaps under-saturated and a higher proportion of birds could benefit from the advantages of favourable habitats allowing to stay in the forest at night.

Individual behaviours and movements are important parameters to take into account for a sustainable management of woodcock. By changing cores more often than unique birds, alternative birds increase their risk to leave the protected area and find a place in the hunting area. If our hypotheses of territoriality or foraging efficiency were true, the management of protected forests favouring favourable zones (forestry practices respecting soil macrofauna and shrub cover, reviewed in Granval & Muys (1992)) could sedentarise some alternative birds which would become unique birds, consequently staying in the forest. Otherwise, the forest complex in reserve would play a role of source for the sink surrounding hunting area. On the other hand, the exploratory behaviour of alternative birds would represent a chance for the species, because new suitable sites would be quickly discovered. Our study revealed unknown patterns of space use in woodcocks in one forest in Brittany, but more studies are needed in other parts of the winter range, in similar environments to verify the conclusions, as well as in completely different habitats, for example British moorlands, pine forests in the French Landes, or Mediterranean shrublands.

V.3. Article 5. Individual Activity rates in wintering Eurasian Woodcocks: do they reflect a trade-off between starvation and predation risks ?

Olivier DURIEZ, Hervé FRITZ, Françoise BINET, Yann TREMBLAY & Yves FERRAND

Prêt à soumettre dans Animal Behaviour

V.3.1. Abstract

Wintering birds face a trade-off between starvation and predation risk. In Eurasian woodcocks *Scolopax rusticola*, habitat selection may reflect this trade-off because meadows, where most birds spend the night, are characterised by a higher risk of predation together with a higher biomass of food (earthworms) compared to the woods, used by day. The monitoring of activity of 30 woodcocks fitted with tiltswitch radio-tags indicated that young birds were more active than adults, probably because they were less efficient at foraging. In general, the nocturnal activity was inversely correlated to the air temperature and to the daylight foraging activity, suggesting some compensatory mechanism, modulated by thermoregulatory constraints. Individual activity patterns differed, and we ultimately classified woodcocks in three main wintering strategies (“always”, “sometimes” or “never” going to fields at night). The decision to go to meadows at night seemed to be taken every evening, according to the amount of daylight foraging activity in woods and the air temperature. After a successful feeding day, in a rich patch of food, and at a mild temperature, woodcocks would not have to take the risk to go to meadows. Conversely, in patches of lower food resources and/or at lower temperatures, woodcocks would not meet all their energy requirements without going to meadows at night (where there was always enough food) and/or, eventually, change their diurnal sites. Therefore, the trade-off between feeding and predation risk depends on the efficiency of birds to find a rich patch of food in the forest and to exploit it optimally during the day.

V.3.2. Introduction

One main challenge for winter survival in birds is to acquire enough food and avoid predators (Cuthill & Houston 1997). Under temperate latitudes, winter often represents an increase in foraging constraints because energy requirements are increased to face the low temperatures and food availability is lower. As weather conditions become more severe, thermoregulatory demands increase and consequently the risk of starvation (Wiersma &

Piersma 1994). Hence, body reserves are often increased when food predictability and temperature decreases (Ekman & Hake 1990 ; Bednekoff *et al.* 1994 ; Cuthill *et al.* 2000). Thus, birds must take behavioural decisions to satisfy this trade-off between conflicting needs (Ludwig & Rowe 1990 ; McNamara & Houston 1994). Foraging choices can be affected by air temperatures as birds become risk-prone towards reward variance when expecting energetic deficit and risk-averse when expecting to meet their requirements (Stephens & Krebs 1986 ; Caraco *et al.* 1990). Birds also have to trade between the high foraging efficiency in food rich habitat and predation risk (Lima & Dill 1990). For example Redshanks *Tringa totanus* forage in safer but poorer mudflats instead of in richer and riskier saltmarshes when the weather conditions are more favourable to the attack success of their predator: the Sparrowhawk *Accipiter nisus* (Hilton *et al.* 1999). Similarly, Red knots *Calidris canutus* were less likely to take flight in response to predators when air temperatures were declining, probably as a consequence of increased thermoregulatory demand (McGowan *et al.* 2002).

The Eurasian woodcock *Scolopax rusticola* wintering in western Europe has to face these trade-offs. In general, woodcocks mainly use two contrasted habitats: they rest in woodlands by day and satisfy their food requirements in fields at night (Cramp & Simmons 1983a ; Hiron & Bickford-Smith 1983). However, the pattern of woodcocks' habitat use in winter was shown to be more complicated than previously expected, and some individuals could stay in woods at night (O. Duriez, article 4). The existence of individual strategies of habitat use and behaviour would be useful to investigate about alternative answers to resolve the trade-off between starvation and predation. To understand these decision makings, it is necessary to assess the potential costs and benefits associated with the different habitats (predation risk, energy losses, food availability and repartition of foraging effort). For woodcocks, one of the great benefits of going to fields, and especially meadows, is certainly the much higher biomass of earthworms (their main food item) compared to woodlands (Granval & Bouché 1993). Conversely, the energy expenditure at night in fields was shown to be correlated with air temperature and wind speed (Wiersma & Piersma 1994; O. Duriez, article 1), and energy costs are thus likely to be higher in fields than in the forest. Predator-induced mortality appeared to be higher in the fields at night than in the woods (at least 75 % of death in fields), probably because their main predators were nocturnal mammals (foxes, mustelids, cats) and because woodcocks were more detectable (O. Duriez, article 3). Therefore, in wintering woodcocks, the decision to leave the forest at night to go to food rich meadows may reflect the trade-off between foraging and predation risk, conditioned by the foraging success during the day and the thermoregulatory expenses associated with nocturnal climatic features.

The foraging effort is very difficult to study in woodcocks because they are very shy, cryptic, discrete, solitary, nocturnal or living in a dense habitat by day. Radio-telemetry is a very useful tool to investigate behaviours of such difficult animals, in particular activity-tiltswitch radio-tags (Kenward 2001). Activity-tiltswitch radio-tags adequately placed on woodcocks' back can indicate the time spent in activity (i.e. probing for food) and consequently the foraging effort, although it does not distinguish between successful and failed foraging.

In this paper, we present an original study on activity rates in wintering woodcocks under the threat of predation. We will first investigate the patterns of diurnal and nocturnal activity rates, and the existence of different individual foraging strategies. We will especially focus on the existence of diurnal foraging in winter, which had never been proved and could have important consequences in understanding wintering strategies and habitat requirements for woodcocks, hence for the management of this game species. Secondly, we will look how these individual strategies can be linked to the available resources (habitats and food). Finally, we will analyse the decisions processes of wintering woodcocks and confront them to the hypothesis of a trade-off between foraging and predation risk, and test for compensatory behaviour between diurnal and nocturnal activity.

V.3.3. Methods

V.3.3.1. Study zone

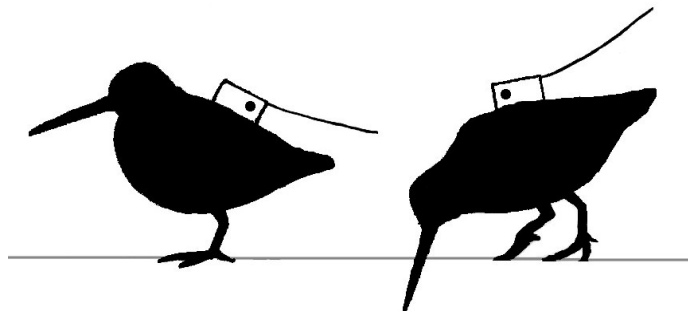
Data collection occurred during two winters (2000-2001 and 2001-2002, hereafter called 2001 and 2002 winters respectively), from December to April. The study zone was located in Brittany (48°30'N, 3°28'W; Western France), and was constituted by the Beffou forest and the surrounding bocage (area 1742 ha in 2001 and 1910 ha in 2002). The stands in the Beffou forest were very diverse and could be roughly separated into three main habitats: old deciduous timbers, old coniferous timbers and young beech-oak plantations. The remaining habitats were coppice and wet forests. The bocage was composed by old woody hedges. Meadows grazed by cows were prevailing (70 % of fields) and the remaining fields were emerging cereals and stubbles. The topography was composed of small hills (range of altitude: 160-322 m) and valleys. Woodcock hunting was prohibited in the Beffou forest since 1995 but it is allowed in the surrounding woods and hedges. Climate is rainy and windy in winter in Brittany, but rather mild (mean 5°C in January). Weather data were collected hourly with a Météo France's automatic station at Louargat (14 km from the Beffou forest).

V.3.3.2. Capture methods and radio-telemetry procedures

Woodcocks were captured in feeding sites at the beginning of the night with a spotlight and a landing net (Gossmann *et al.* 1988). Birds were fitted with a ring for identification. The age (adult >1 year old vs. yearling) was determined by wing feather details and moult status (Clausager 1973 ; Fadat 1994). 11 woodcocks (5 adults and 6 juveniles) were captured in winter 2001, and 23 other birds (8 adults and 15 juveniles) in 2002.

Each bird was fitted with a 12 g radio-transmitter (Biotrack[®] TW3, in average 3-4 % of body mass), glued on the back and maintained with a single-loop harness (McAuley *et al.* 1993). These transmitters had an activity tiltswitch, which consisted in a small tube containing a mercury bubble. The tube was tilted over by 10° below the bird's back level (fig. 1). When the bird was standing, resting, walking or preening, the mercury bubble was at the rear of the tube and the signals were sent with a slow pulse (period of 1200 ms). When the bird was leaning forward (e.g. for probing), the bubble was going to the front of the tube and the signals were sent with a fast pulse (period of 800 ms). But sometimes, when the bird was in a slope, the signals could be fast while resting. Therefore, we used the variations in pulse rates as indications of activity and the continuous pulse rates (slow or fast) as inactivity. In winter, woodcock's activity can be feeding, preening, walking or flying. Preening probably only takes a few tens of minutes in a day (A. Le Gall, pers. comm.). The time spent in flight was also very short (a few minutes at twilight) and could be detected by the rough increase in the signal strength.

Fig. 1: Activity monitoring in woodcocks using activity tiltswitch radiotags (not at scale). When the bird was resting (left), the mercury bubble was at the rear of the tag and the signals were sent with a slow pulse (period of 1200 ms). When the bird was probing, the bubble was going to the front of the tag and the signals were sent with a fast pulse (period of 800 ms).



When using an activity tiltswitch radio-tag, the calibrations of the variations of pulse rates with animal's behaviour are necessary (Exo *et al.* 1992). In this respect, we had to observe a fitted individual, and to record at the same time on a Dictaphone its behaviours and the signals received. Woodcocks were extremely difficult to observe during the day, because of their

cryptic plumage in a dense shrub habitat. Even if found visually, they were not moving. We thus decided to watch them at night, while they were actively feeding in open fields. With the help of the radio-tag, we found a bird at long distance (more than 100m) with a headlight and then watched it with a 30x magnifying spotting scope mounted on a tripod. After 20 trials with birds flying at long distance, one woodcock could be observed during 50 minutes while feeding and resting. During this recording, the bird alternated four feeding bouts of $7'43'' \pm 7'05''$ with four bouts of standing and vigilance of $4'49'' \pm 2'58''$. When the bird was probing, 89.0 % of signals were variable pulses ($\chi^2_6 = 752.95$, $P < 0.001$). The pulse rates were constant when the bird was standing (100 % of low pulses), but also when it was walking (78.9 % of fast pulses). We had the same qualitative results with one captive woodcock, kept in an outdoor aviary and observed at night with a starlight amplifier: pulse rate variations only occurred when the bird was probing, and not when it was walking, resting or preening. We thus assumed that activity measured by the logger adequately reflected feeding behaviour.

Radio-tags fitted in 2002 were more sensitive to movement than those used in 2001 (even if the models were the same, the activity switch was more prompt to respond to an inclination of the tag in 2002). This caused higher activity values in 2002 in average than in 2001. The analysis programme (see later) was modified to take into account this higher sensitivity, but a difference still remained between years.

V.3.3.3. Activity data recording

In 2001, 11 woodcocks were recorded from 1 to 7 times during the season. Activity recording was initiated around 1200 and run for 24 hours to get the activity rate during one afternoon, one full night and one morning. In 2002, 23 woodcocks were followed from 1 to 6 times during the season and 17 individuals were recorded several days successively (3 to 9 days). Combining both years and all individuals, woodcock activity was recorded during 256 days and 159 nights.

Activity rates were recorded with an automatic data logger (Televilt® RX-900) powered by a 12 V car battery (annexe 4). If the signal was constant, the logger was recording every minute the following parameters: date, time (at the nearest second), pulse period and signal strength. Each time the signal received was changing (strength or pulse period), the logger was storing the new parameters to the nearest second. Two woodcocks could be recorded simultaneously, by alternation of 3 minutes periods, using the scan function of the logger. The data logger was connected to two types of antennas, according to the geographic and topographic location of the bird recorded. Most of the time, the logger was connected to a 9-

element directional Yagi antenna, fixed on the roof of a water tower, located at the highest point of the area (322 m) and in the centre of the study zone. If the bird could not be heard from this place, then the logger was brought near the bird (less than 200 m), placed in a closed metal box and connected to an omni-directional whip-antenna (CB car antenna). At twilight, when the bird was moving from forest to fields (or vice-versa), we checked if the signal could still be heard and we adjusted the direction of the 9-element antenna or brought the logger closer to the bird.

Each bird was located to the nearest 100 m or less (not too close to avoid flushing) once during the night and during the day to check the habitat type used (stand type and humus type). From our experience, woodcocks did not fly to change site during the day (except when disturbed and flushed) and only travelled by walking (probably never more than 200 m). During 7 full nights in 2001, each bird out of 25 (11 birds fitted with activity switch and 14 more birds fitted with traditional radio-tags) was localised every 2 hours on average. Most of the birds localised at the beginning of the night usually stayed at the same place for the rest of the night. We thus assumed that woodcocks were faithful to the field chosen at the beginning of the night. Even if one bird was moving during the night, the data logger could record it thanks to the increase in signal strength and/or loss of signal, then the data from this night was excluded from the analysis.

V.3.3.4. Activity data treatments

Activity files were processed with a program developed by Y. T., using a programming interface of Sigma Plot software 2001. The beginning and the end of the night were defined as the evening and morning civil twilights which roughly corresponded to the twilight flight ($\pm$ 10 min, according to the cloud cover (Hirons & Bickford-Smith 1983). The morning and afternoon were defined as the periods between civil twilight and the sun zenith (between 1300 and 1330). In the same way, the night was divided in two parts by the same zenith value (between 0100 and 0130). Civil twilights and zeniths were calculated precisely for the study zone, for each day with an astronomical calendar on the web site www.bdl.fr. For each recording, after entering the values of civil twilights and zenith, the programme was calculating the time spent in activity/inactivity/not recorded (signal lost or in scan) and the activity rate (in %: time in activity / total time recorded) per hour, per half day/night and per day/night for each date of the recording. Activity rates in the morning were never different than in the afternoon, as well as activity rates in the beginning of the night were never different than in the end of the night, whatever the habitat use, category or frost/normal weather (paired t-tests

between beginning vs. end of day / night, for mean activity rates of individuals, all $P > 0.1$). Therefore, for the analyses, we will only considered the day or night activity rates. The activity duration per day/night was estimated by multiplying the activity rate (%) and the duration of the day/night at this date (period between the civil twilights), i.e. diurnal activity could be extrapolated from activity rates measured in the morning or the afternoon. Frost weather could greatly influence woodcocks' behaviour and activity rates because the frozen ground avoided probing. However the too few days of frost, and indeed low sample size of recordings, precluded detailed analysis of activity rates in frost spell, hence this period was removed from the analyses.

V.3.3.5. Earthworm biomass

Earthworms were sampled using the standardised method described by Bouché & Alliaga (1986). This method is a combination of two complementary extraction techniques: a chemical extraction by 0.4% formalin application to expel active earthworms from the deep soil to the soil surface, and a physical extraction by hand-sorting soil cores (30 x 30 x10 cm) to collect additional earthworms that did not respond to the chemical extraction.

Earthworm sampling was performed in both diurnal and nocturnal sites used by radio-tagged woodcocks (i.e. woodlands and fields). At each site, and because earthworm populations are known to be highly aggregated in patches (Poier & Richter 1992 ; Rossi *et al.* 1997), earthworm formalin extraction was done on a total of 6 square meters (2 sampling points randomly spaced 50 m apart, each point consisting in 3 square meters spaced 10 m apart in a triangle) to take into consideration the variance of the spatial distribution of earthworms biomass. Then, within each of the 6 square meters, 2 soil cores (30 x 30 x10 cm) were dug and hand-sorted. The sampling procedure was slightly modified for nocturnal habitats (fields) because Bouché's method was not adapted for night sampling. Our adapted sampling procedure is fully described in the annexe 2. For both extractions, the earthworms collected were preserved in 4% formalin prior determination. All individuals were identified to species, counted and weighed to the nearest 0.01g (fresh mass). Earthworm biomass was then expressed as kg (fresh weight worm) per hectare.

All diurnal and nocturnal sites of woodcocks followed in activity could not be sampled. Thus, when the measured earthworm biomass was missing in a site, we used the mean value calculated for this type of habitat (for example, combination of planting and humus types in woodlands; meadow type in fields). For the GLMM procedures (see later), because the distribution of the mean earthworm biomasses was not normal, we transformed them into classes

(by day: class 1 = “<60 kg/ha”; class 2 = “61-90 kg/ha”; class 3 = “91-140 kg/ha”; at night in fields: class 4 = “141-700 kg/ha”; class 5 = “701-1000 kg/ha”; class 6 = “>1001 kg/ha”).

V.3.3.6. Statistical analyses

Unless specified, means are reported $\pm$ 1 standard deviation (SD) and were compared with Student’s t-tests or analyses of variance (ANOVAs) if there were more than 2 groups to compare. The normality of the variables was assessed with non-parametric Kolmogorov-Smirnov tests. Otherwise, means were compared with non-parametric Mann-Whitney tests or Kruskal-Wallis tests. These analyses were performed with SPSS 10.0 (SPSS 1999). To avoid pseudo-replication (Hurlbert 1984), we used the mean values for each individual, or we used General Linear Mixed Models (GLMM) with individual * age as random variable to give the same weight to every individual, whatever the number of recordings (Littel *et al.* 1991). Similarly, for the decision rule, we performed a logistic regression with individual * age as random variable with Glimmix macro in SAS v. 8 (SAS Institute 2000).

A particular caution was needed to compare activity rates between years, because of the difference in sensitivity of radio-tags. We tested the annual effect using Generalised Linear Models (GLM) with interactions between year * (other variable), which mean that we were testing if the slopes (i.e. the patterns) differed between years (as the sensitivity of radio-tags differed between years, the y-intercept was always different).

Habitat selection in the three strategies were compared with compositional analyses (Aebischer *et al.* 1993b), performed with a script written for SPSS by E. Corda (detailed methods in article 2).

V.3.4. Results

V.3.4.1. Description of activity patterns

Birds could be assigned to four behavioural strategies: 2 birds were NEVER commuting; 13 individuals were SOMETIMES commuting; 15 individuals were ALWAYS commuting and 3 birds were always in hedges (HEDGE). One remaining individual out of the 34 had no assigned strategy because it was shot early in the season. We will first describe the patterns of activity for all birds and then compare the three strategies of birds staying in woodlands by day (birds staying in hedges will not be considered in the following analyses because of their small numbers and the lack of information about earthworm biomasses in hedges).

By day, the activity duration was only influenced by age, yearlings being more active than adults, but there was no significant differences according to the air temperature, the earthworm biomass or the humus type (Table 1). Nocturnal activity appeared related to age, night temperature, previous day humus type and daylight activity. At night in fields, yearlings were also more active than adults and in general, woodcocks were more active at low nocturnal air temperatures, and when they were poorly active and in a patch of poor humus quality (i.e. low earthworm abundance) during the previous day (Table 1, fig. 2).

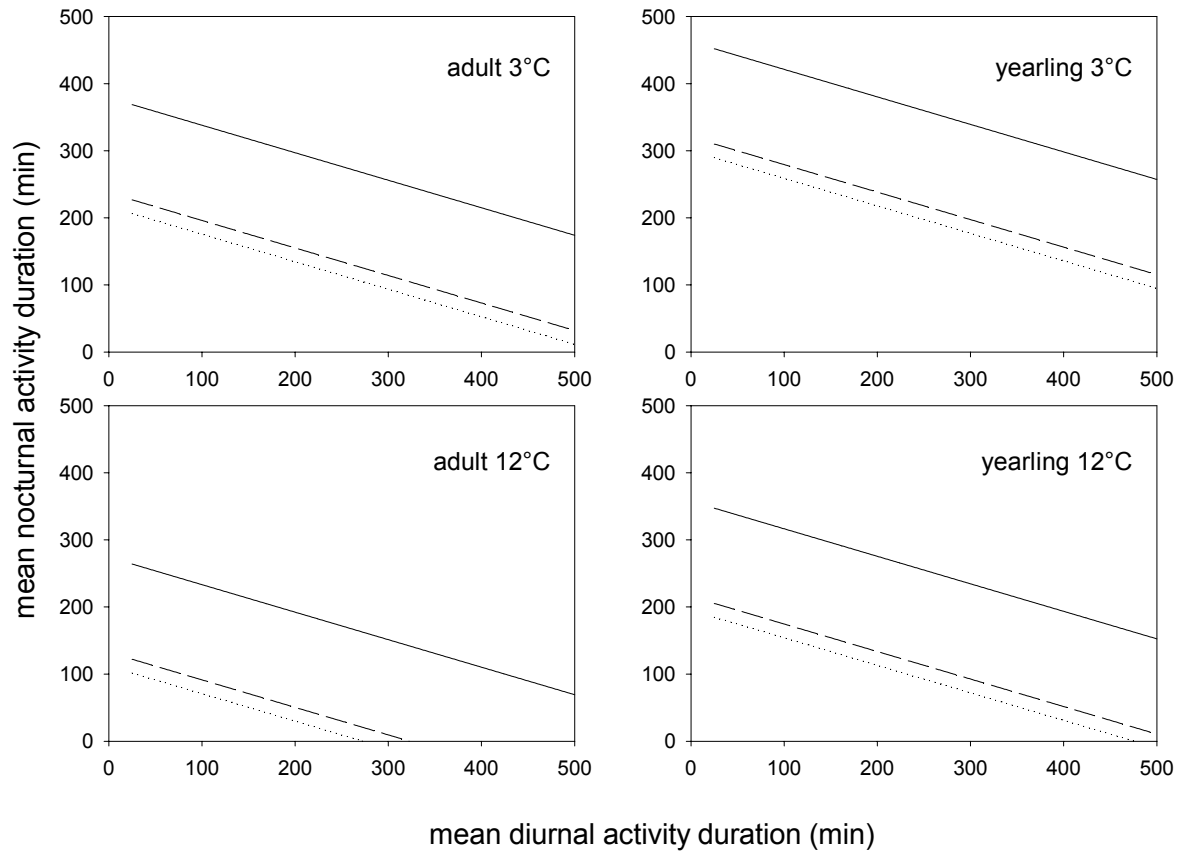
Table 1: Results of model selection from GLMM on the activity duration (dependent variable) according to other variables, by day (all individuals staying in woods) and at night (only individuals in fields). Earthworm biomasses were transformed in classes (see methods). Data in frost weather and the 3 individuals with HEDGE strategy were excluded from the analysis because of too small sample size. Individual * age was included as a random variable (see methods).

Period	R ²	Variable	df	F test	P value	Estimate (min)	Interpretation
Day ^a	0.55	Intercept				215.65	
		Age	1,26	5.50	0.027	-90.50	Ad. < Yearling
Night ^b	0.57	Intercept				334.60	
		Night air T°C	1,52	14.03	0.0005	-11.63	
		Activity prev. day	1,52	17.21	< 0.001	-0.41	
		Age	1,20	6.87	0.016	-83.27	Ad. < Yearling
		Humus prev. day	2,52	5.24	0.008	162.53	Mor
						20.40	Moder
						0	mull

^a 172 recordings for 28 individuals; variables removed from the model ($P > 0.05$): year, day T°C, day earthworm biomass, humus, earthworm * age, earthworm * T°C

^b 78 recordings for 23 individuals; variables removed from the model ($P > 0.05$): year, age, night earthworm biomass, day earthworm biomass, earthworm * age, earthworm * T°C, day activity * day earthworm, day activity * T°C

Fig. 2 : Nocturnal activity duration in fields at night, calculated from the GLMM in table 1, according to the activity duration of the previous day (birds that never came to fields at night were removed) and the humus type of the previous day (solid line = mor, dashed line = moder and dotted line = mull). Top graphs show results for a mean nocturnal air temperature of 3°C and bottom graphs for a temperature of 12°C. Left graphs show results for adults and right graphs for yearlings.



V.3.4.2. Strategies of activity rates

There was no significant relationship between the strategies and five individual characteristics and morphometric variables (age, χ^2 $P = 0.35$; tarsus, wing and bill length, body mass at capture, ANOVAs, all $P > 0.38$). Woodcocks spending the day in the woodlands and the night in the fields will be hereafter abbreviated ‘category WF’ for Wood – Fields, and others spending the day and the night in woodlands will be abbreviated ‘category WW’ for Wood – Wood. The total activity durations were similar among strategies of habitat use but yearlings were always more active than adults (Fig. 3). By day, activity durations for the category WW (strategies NEVER and SOMETIMES) were significantly higher than for the category WF (strategies SOMETIMES and ALWAYS) (Fig. 4). At night, activity durations for the category

WW (strategies NEVER and SOMETIMES) were lower than for the category WF (strategies SOMETIMES and ALWAYS) (Fig. 4). In summary, when woodcocks stayed in woodlands at night, they were more active by day, but almost inactive at night (the mean 60 minutes of activity being almost entirely achieved around twilight), while they were similarly active by day and at night when going to fields at night. In all strategies, yearlings were more active by day compared to adults, but not at night in the fields.

Fig. 3 : Mean total activity duration (24 hours: one day and the following night) in normal weather, according to the age (adults in white and yearlings in black), the strategy of habitat use and the commuting category (WW: day and night in woodland; WF: day in woodland and night in field). The sample size at the top of columns are the number of individuals in each category, but note that the two individuals of the Sometimes strategy with WW commuting were also counted in the WF commuting. Results of GLMM on total activity duration on 94 days of full recording day + night in 26 individuals ; $R^2 = 0.44$; age $F_{1,22} = 11.10$, $P = 0.003$; strategy (commuting) $F_{3,67} = 0.41$, $P = 0.74$).

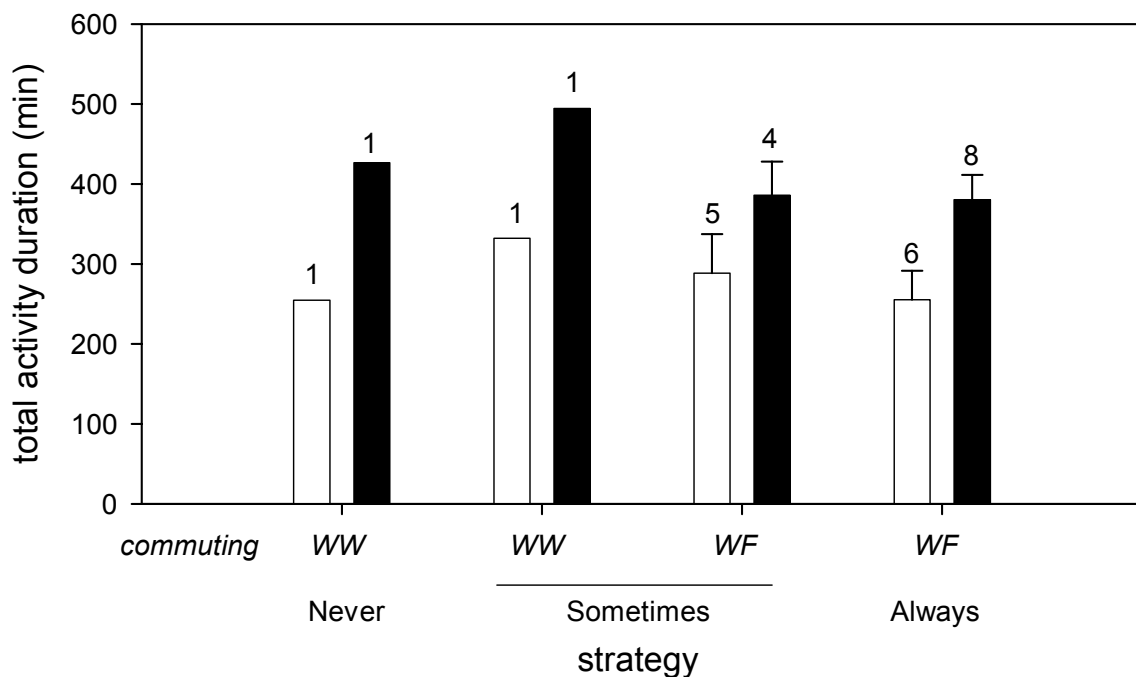
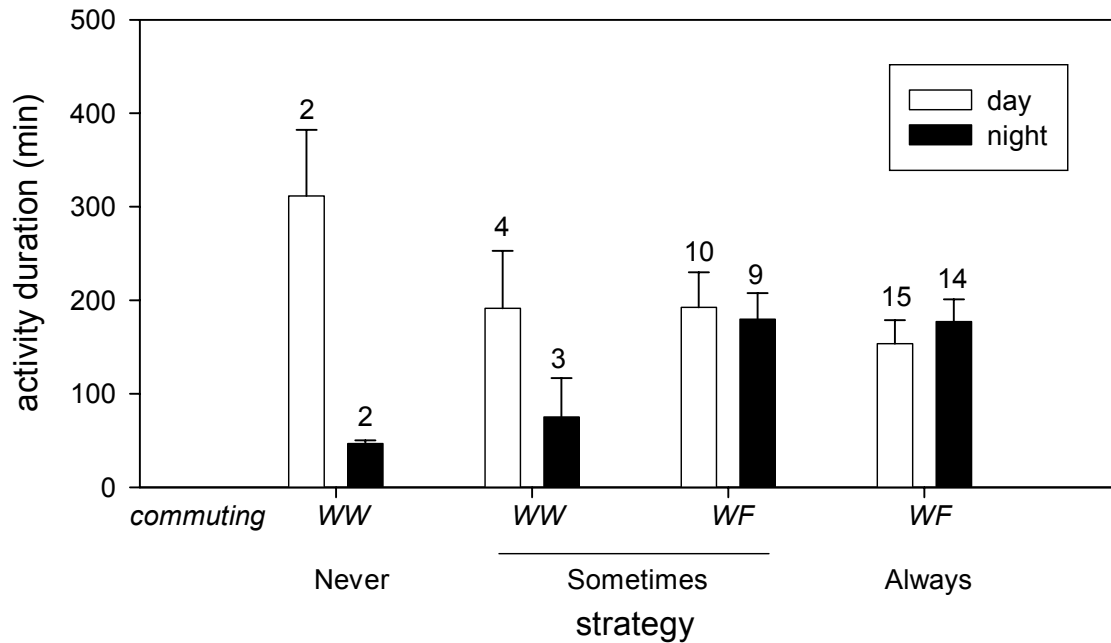


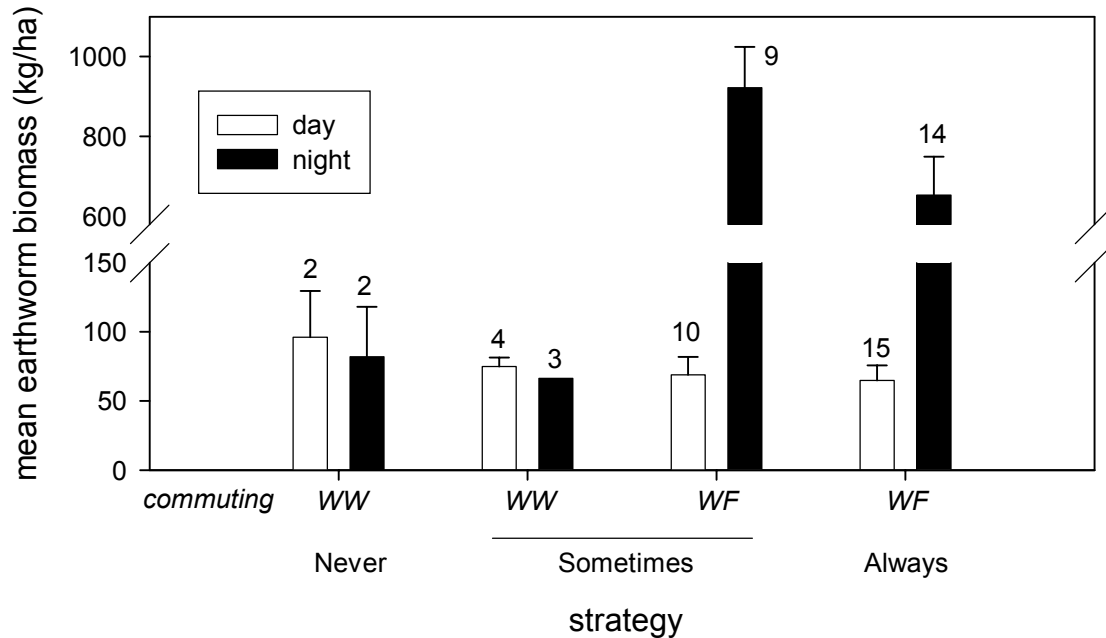
Fig. 4 : Mean activity durations $\pm$ SE in normal weather according to the strategy of habitat use, by day and at night. The sample size at the top of columns in the top graph are the number of individuals. When pooling both ages, activity rates were higher by day than by night for the birds staying in woods (t-test $t_9 = 3.26$, $P = 0.010$), but they were not different for the birds going in fields (t-test $t_{53} = 0.84$, $P = 0.406$). By day, 28 individuals were recorded 172 days in total (GLMM: $R^2 = 0.53$, $P = 0.011$ for Age, $P = 0.043$ for Year and $P = 0.003$ for Strategy (commuting)). At night, 26 individuals were recorded 107 nights in total (GLMM: $R^2 = 0.48$, $P > 0.05$ for Age and for Year, and $P = 0.002$ for Strategy (commuting)).



V.3.4.3. Links between activity and resources

Habitat types did not influence activity durations. Indeed, the stand types (plantation, coppice, deciduous timber, coniferous timber and wet forest) and humus types (mor, moder, mull) used by woodcocks by day in woodlands were not different in the three strategies (compositional analyses: $\lambda = 0.709$, $P = 0.50$ for stand types; $\lambda = 0.931$, $P = 0.79$ for humus types). Activity rates were not different among stand types in woodlands (ANOVA $R^2 = 0.19$, $F_{4,46} = 0.39$, $P = 0.81$), neither among humus types (ANOVA $R^2 = 0.04$, $F_{2,45} = 0.98$, $P = 0.38$). When they stayed in woodlands at night, birds usually remained in the same area as during the day. Field types selected at night were not different between the strategies SOMETIMES and ALWAYS (compositional analysis: $\lambda = 0.929$, $P = 0.68$, for four field types: grazed meadow, un-grazed meadow, stubbles and seed plots). Nocturnal activity rates were not different among field types (meadows or stubbles; ANOVA $R^2 = 0.03$, $F_{1,32} = 0.87$, $P = 0.36$).

Fig. 5 : Mean earthworm biomasses $\pm$ SE in normal weather according to the strategy of habitat use, by day and at night. The sample size at the top of columns are the number of individuals. By day, 28 individuals were recorded 171 days in total (GLMM: $R^2 = 0.73$, $P > 0.05$ for Age, for Year and for Strategy (commuting), and $P = 0.038$ for commuting). At night, 26 individuals were recorded 107 nights in total (GLMM: $R^2 = 0.80$, $P > 0.05$ for Age and for Year, and $P < 0.001$ for Strategy (commuting)).



In our study zone, the mean earthworms biomass in meadows (928 ± 273 kg/ha, $n = 33$ samplings) was 13 times higher than in woodlands (71 ± 47 kg/ha, $n = 43$ samplings) (O. Duriez, article 2). The air temperature had a significant and positive effect on the mean earthworm biomass collected ($R^2 = 0.12$, $F_{1,40} = 5.40$, $P = 0.025$, slope = 6.35 kg/ha/ $^{\circ}\text{C}$ and intercept = 13.15 kg/ha, $n = 41$ in forest; $R^2 = 0.20$, $F_{1,35} = 8.93$, $P = 0.005$, slope = 63.91 kg/ha/ $^{\circ}\text{C}$ and intercept = 336.2 kg/ha, $n = 36$ in fields). Woodcocks of the WW category lived in diurnal sites richer in earthworms than WF birds, but the nocturnal sites (fields) used by the latter were 12 times richer than the woodlands nocturnal sites (fig. 5).

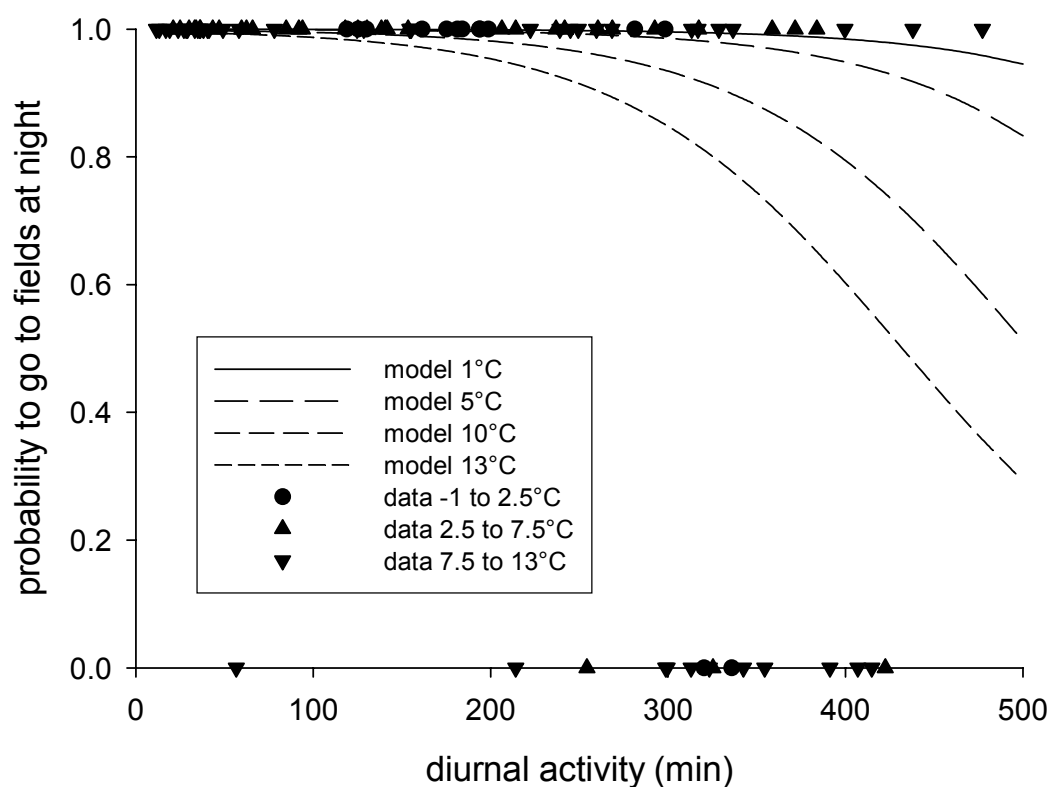
V.3.4.4. Decision making

The decision whether to go in the fields at night or to stay in the forest has to be taken every evening. This decision making (0 = stay in woodlands; 1 = go to fields) was negatively influenced by the activity duration and the air temperature of the day (logistic regression with Glimmix macro; table 2). Hence, the probability to go to fields at night was decreasing if the diurnal activity durations were high in the diurnal site and if the air temperatures were warm (Fig. 6).

Table 2 : Model selected from logistic regression on the decision to go to fields at night according to the activity duration and the mean air temperature of the night (periods of frost and last week of monitoring excluded). The analysis concerned 95 evenings of decisions on 26 individuals. The factors year, age, mean earthworm biomass and humus were not significant ($P > 0.05$).

Variable	df	F test	P value	estimate
Intercept				12.99
Diurnal activity duration	1,67	9.89	0.0025	-0.018
Nocturnal air temperature	1,67	14.05	0.0004	-0.452

Fig. 6 : Probability to go to fields at night according to the diurnal activity duration and the nocturnal air temperatures (4 curves) (results from the logistic regression in Table 2).



V.3.5. Discussion

V.3.5.1. Winter activity rates in woodcocks

Our results are the first to show evidence for a diurnal foraging of woodcocks under non-freezing weather conditions in winter, while diurnal foraging seems to be the rule during summer (Ferrand & Gossmann 1995). Diurnal feeding was not anecdotal but was almost the unique feeding period for individuals staying in the woods at night (WW, fig. 4). Even for the other categories of birds that went to fields at night (WF), feeding was occurring during an important part of the day (fig. 4). The total feeding durations reported here seem rather low (about 5 hours out of 24, fig. 3) but a similar average value was measured in the Oystercatcher (Zwarts *et al.* 1996). However our values of feeding durations only considered the time spent probing, and not the time spent walking actively searching for food, which is also part of the foraging behaviour. This means that our activity durations probably underestimated the foraging time and gave minimum values. However, these biases should be similar in the three strategies and thus would not preclude comparisons.

By day and at night, young woodcocks were always more active than adults (Table 1). Such a difference of activity duration among age-classes could be due to differences in physiology or in foraging efficiency. Since the plumage insulation (article 1) and the morphometric measurements were not different between yearlings and adults, the hypothesis of higher energetic needs in yearlings could be excluded. Moreover, the food biomass was not lower in the diurnal sites chosen by yearlings (fig. 5). Therefore, it was probably due to a lower foraging efficiency in young birds which were obliged to feed for longer periods than adults to acquire the same quantity of food. This difference in foraging efficiency could result from lower ability to found rich patches of earthworms, and / or to exploit them optimally.

At night, the increase of activity duration when air temperature decreased was probably resulting simultaneously from higher energetic needs for thermoregulation in cold temperature, especially in open habitats such as meadows (Wiersma & Piersma 1994), and lower availability of earthworms that go deeper in the soil at low temperatures. The absence of relationship between activity and air temperature by day was perhaps due to the higher protection from wind chill effect (responsible of the main part of thermoregulatory demands) provided by the scrubby habitat in woods (Thompson & Fritzell 1988a ; Bakken 1990).

More surprising is the lack of a relationship between activity rates and food biomasses. The daily energy intake is the product of the instantaneous intake rate (i.e. the speed to find and consume a prey) by the time spent foraging. Although we could measure the time spent foraging, we could only speculate about the intake rate of the individuals, since it was impossible to know the success of the probes nor the size of the preys. In the American woodcock *Scolopax minor*, an experimental trial showed that the number of probes per capture was decreasing when the earthworm density was increasing (22 probes at 26 worms / m² (i.e. probing success of 0.05) decreasing to 9 probes at 105 worms / m² (i.e. probing success of 0.11) (Rabe *et al.* 1983). Hence, we expected an increase in activity durations at low food biomasses (in mor type humus), resulting from the lower intake rate. We did not find any significant difference in daylight activity in mor types humus (low food biomasses) and in mull types humus (high food biomasses). However, it is difficult to relate activity to food quality of patches since it may vary both according to intake rate (earthworm density) and total available earthworm biomass in the area. An individual may increase its activity to be able to eat more, as well as to compensate for a low intake rate. Because of the high quantity of food available in fields at night, this ambiguity is reduced, and at night we can consider that an increase in activity simply means an increase in the amount ingested. This is probably why the influence of the humus type used by day appeared in the analysis of the nocturnal activity: the same amount of time spent feeding in food rich habitat (mull) and food poor habitat (mor) but leading to different intakes, hence different compensatory activity at night, simply translated into a difference in time spent foraging. In functional response curves, found in many bird species including waders such as oystercatchers *Haematopus ostralegus* and black-tailed godwits *Limosa limosa* (Goss-Custard *et al.* 1996 ; Gill *et al.* 2001), instantaneous intake rates are increasing with food abundance, until reaching a plateau, due to the constraint to consume the prey rather than the time to find the prey (Holling 1959). In woodcocks, the constant activity durations in fields at night whatever the earthworm biomass available probably corresponded to the plateau of intake rates. Woodcocks may be constrained by the time to consume and digest the preys, as found in other wader species (Kersten & Visser 1996a ; Zwarts *et al.* 1996).

At night in meadows, we hypothesise that the high biomass of food available was not the constraint influencing the intake rate, but rather the energetic needs resulting from the air temperature and the foraging success of the previous day. Indeed, nocturnal activity durations increased when the bird was not so active and/or was staying in a zone of poor feeding quality such as mor type humus in the previous day. Nocturnal activity duration was thus compensat-

ing the diurnal foraging success. This also showed that the relationship between diurnal activity duration and food availability should exist, although probably not statistically detectable in our sample.

We did not consider the depletion of resources, which is a major factor to predict animal behaviours (Sutherland 1996). Most studies that calculated the impact of vertebrate predators on earthworm populations from field observations and sampling suggest a minor effect of birds predation, the depletion of earthworm populations ranging from 3 % to 11 % of the earthworm biomass (Judas 1989). However, Bengtson *et al.* (1976) found a depletion of 50 % of earthworm biomasses after 22 days of predation by Golden plovers *Pluvialis aprinaria* in Iceland. But this intensive predation was only restricted to certain fields (with short grass cover) and limited to arctic summer when earthworms are active close to the ground surface. In high densities of earthworms such as meadows, the depletion effect is probably negligible, but it could be important in lower earthworm densities in woods. Logistics difficulties, the need to minimise the disturbance to birds and the removal of earthworms in the sites sampled, prevented measures of depletion rates in patches. Ideally, we should have measured the biomasses available before the arrival of woodcocks in autumn, and measured it again after their departure. Assessments of earthworm depletion related to predation by woodcocks and measures of intake rates would be only conceivable with captive birds feeding in patches of controlled densities of earthworms. For this reason of depletion and heterogeneity of earthworm patches, we compared activity durations according to a substitute of food quality in the diurnal habitat (i.e. humus type) instead of earthworm biomass.

V.3.5.2. Decision rules and trade-off between foraging and predation risk

Since the activity durations in fields were not longer than in woods (Fig. 4), the plateau of intake rates could be reached in the woods by day by some individuals which were consequently not obliged to go to fields at night. The decision to go to fields was linked to the activity in the diurnal site and the mean temperature at night (Table 2 and Fig. 6), i.e. the same variables that explained nocturnal activity durations (Table 1). Since diurnal activity was probably linked to the foraging success, the decision to go to fields was also indirectly related to the foraging success during the day. We hypothesise that the most efficient individuals were those who could find a rich patch of earthworms in woods by day. These efficient birds could benefit from staying in the wood at night (i.e. energy-savings and avoidance of predation risk), but to do so, would have to increase their daylight foraging time (i.e. activity rate) to reach their required daily food intake. This can only be done if forest patches have enough

food to allow feeding for several hours, but because prey densities are always lower than in fields, overall daily activity time may be slightly longer. The birds which found the best patches in woods could exploit it during all the winter (strategy NEVER). Some other birds could find good patches that allowed them to stay in woods at night for a few days or weeks until depletion. At this time, they would be forced to go to fields until they find another suitable patch (strategy SOMETIMES). This could be considered as a derivation of the marginal value theorem from the Optimal Foraging Theories, with birds foraging in poorer patches of food leaving it earlier than birds foraging in richer patches (Charnov 1976 ; Stephens & Krebs 1986). The birds of the ALWAYS strategy were those which did not find suitable patches in their diurnal site.

We believe that the decision making whether to go to fields at night would be an answer to the trade-off between starvation and predation (Lima & Dill 1990). In this paper, we had no mean to test the direct effects of predation risk on behaviour, such as the increase in the number or the duration of the pauses for vigilance, and/or an increase in the variance of activity (McVean & Haddlesey 1980; Lima & Dill 1990; Lima & Bednekoff 1999). However we knew that predation rates were higher in fields (O. Duriez, article 3), so we used habitat as a surrogate variable for predation risk. Further work should develop experimental approaches (using predator decoys for example) to investigate the effect of predation risk on the vigilance parameters (duration of feeding bouts, number of vigilance pauses) in relation to environmental variations (moonlight, wind).

The existence of these strategies was unknown before our study. The very small proportion of birds never going to fields ($n = 2$) was probably reflecting the scarcity of very rich feeding sites in woodlands. These two individuals spent the day in wet forests with mull type humus. In the wintering population, there were probably other efficient individuals which were never going to fields at night but they were impossible to monitor since our capture method only occurred in fields. In a conservation purpose, the management of such rich places (shrub cover, liming, introduction of ameliorating trees; see O. Duriez article 2 for details on management practices) would be useful to allow more woodcocks to stay in woods at night and consequently decrease their risk of predation and energy expenditures.

V.4. Synthèse des principaux résultats

Les articles 4 et 5 montrent que les bécasses adoptent différentes stratégies comportementales en hiver, tant au niveau de l'utilisation de l'espace que de la gestion du temps d'alimentation, pour répondre au compromis alimentation / risque de prédation. L'utilisation de l'espace par les bécasses ressemble aux unités fonctionnelles décrites pour les canards, qui passent la journée au repos sur des grands étangs (bénéficiant souvent d'une protection importante) et se dispersent pour s'alimenter la nuit sur d'autres petits étangs, où ils sont soumis à la chasse (Tamisier 1976 ; Tamisier & Tamisier 1981).

Au niveau de l'utilisation de l'espace, en journée, un tiers des individus se contentaient d'une remise unique pendant tout l'hiver, alors que les autres individus utilisaient plusieurs remises de manière successive ou alternative. Les causes de ces stratégies sont complexes mais semblent liées à des caractéristiques individuelles d'efficacité de recherche alimentaire (dans le choix d'une remise riche en vers de terre et dans l'efficacité à l'exploiter) et/ou d'interactions sociales méconnues. L'hypothèse la plus plausible de jour est l'efficacité de recherche alimentaire car les oiseaux en remise unique étaient en général dans des remises plus riches en vers de terre et disposaient de moins de réserves de graisse que les oiseaux exploitant plusieurs remises, sans doute pour palier à un manque de ressources disponibles. La nuit, lorsque les bécasses étaient dans les milieux agricoles, près des deux tiers des bécasses utilisaient plusieurs remises de manière alternative alors que les autres restaient en majorité dans une seule remise. La cause ne semble pas alimentaire, puisque tous les milieux nocturnes sont très riches en nourriture, mais peut-être liées à des interactions sociales ou des différences de sensibilité au risque de prédation.

Nous avons vu dans l'article 4 que toutes les bécasses ne fréquentaient pas les milieux ouverts tous les soirs, contrairement à la littérature. Deux individus sont même restés en forêt toutes les nuits pendant tout l'hiver 2001. Ce phénomène est abordé en détail dans l'article 5 avec les enregistrements d'activité. La décision de faire la passée semble être le reflet du compromis entre alimentation et risque de prédation car les prairies sont à la fois les milieux les plus riches en vers de terre (article 2) et aussi les plus risqués en terme de prédation (article 3). La première surprise a été de montrer que les bécasses étaient souvent autant actives de jour que de nuit, et même parfois uniquement actives pendant la journée quand les individus ne faisaient pas la passée. De plus, le temps d'activité nocturne était inversement corrélé à la température de l'air (vraisemblablement en réponse aux besoins énergétiques accrus par temps froid) et au succès de recherche alimentaire de la journée précédente (temps d'activité

diurne et humus des milieux fréquentés pendant la journée). Le taux d'activité était toujours plus élevé chez les jeunes que chez les adultes, probablement parce que ces derniers étaient plus efficaces pour s'alimenter. De ce fait, chaque individu a pu être classé parmi trois stratégies, selon la fréquence avec laquelle il effectuait la passée (toujours, parfois ou jamais). La décision de faire la passée, prise chaque soir, dépendait du temps d'alimentation de la journée écoulée (et donc indirectement du succès de recherche alimentaire) et de la température de la nuit. Après une journée avec une grande proportion de temps d'activité (vraisemblablement dans des zones riches en nourriture) et à température relativement douce, les bécasses pouvaient éviter de faire la passée et ainsi se soustraire au plus grand risque de prédation. Quand le patch de nourriture commençait à être déplété, ou à faible température (se traduisant par des besoins énergétiques accrus et des vers de terre moins disponibles), les bécasses ne pouvaient pas réussir à compléter leurs besoins journaliers en forêt et devaient donc prendre le risque d'aller en prairie la nuit, où la nourriture est toujours abondante. Donc la résolution du compromis entre alimentation et prédation dépendait de l'efficacité des bécasses à trouver une zone de nourriture riche en forêt et à l'exploiter de manière optimale.

V.5. Compléments de résultats : comportement en période de gel et avant la migration

En période de gel, Hirons & Bickford-Smith (1983) rapportent que la routine de comportement pouvait être modifiée et que certains oiseaux pouvaient être vu en train de se nourrir de jour. Durant nos trois saisons d'étude, les jours de gel ont été rares. Pourtant, si le gel persistait plus de 2 jours, j'ai pu remarquer aussi que certains oiseaux se comportaient différemment. La proportion de bécasses restant en forêt la nuit augmentait en cas de gel, avec 44,5 % des localisations nocturnes en forêt contre 55,4 % dans les champs, alors que ces proportions étaient respectivement de 14 et 86 % en temps normal ($n = 1284$ localisations en janvier - février, $\chi^2_1 = 49,34$, $P < 0.001$). Les oiseaux faisant quand même la passée avaient tendance à se rapprocher de petites zones humides dans les prairies. En cas de gel sévère, Hirons & Bickford-Smith (1983) et Wilson (1983) n'ont pas observé de modifications dans les patterns de passées, mais leurs oiseaux passaient constamment d'un champ à l'autre. La cause du plus faible nombre d'oiseaux faisant la passée en cas de gel est peut-être une forme d'économie d'énergie car la perte de chaleur due au vent est plus forte en milieu ouvert qu'en forêt (voir la simulation de perte de chaleur au § VI.1.3). De plus, le bénéfice d'aller dans un champ gelé est certainement faible car les oiseaux ne peuvent pas y sonder le sol non plus.

Les temps d'activité étaient légèrement augmentés par temps de gel, mais le trop faible échantillon d'oiseaux enregistrés pendant les rares jours de gel de révèle pas de différence significative. La répartition de l'activité était plus intéressante car les bécasses avaient tendance à augmenter l'activité diurne, spécialement en fin d'après-midi, et diminuaient leur activité nocturne. Les bécasses essayaient probablement de tirer profit des quelques heures où le soleil avait pu légèrement réchauffer et dégeler la surface du sol, et ainsi permettre le sondage avec le bec.

Dans la semaine précédent le départ en migration, le comportement des bécasses pouvait changer quelque peu. Les résultats qui suivent sont uniquement qualitatifs du fait du faible nombre de données. En effet, certains oiseaux avaient tendance à rompre avec leur habitudes d'hivernage et changeaient plus souvent de remise, alors que d'autres restaient dans leur routine jusque le jour du départ. Durant certaines nuits de mars, certaines bécasses fréquentaient plusieurs parcelles pendant la nuit et semblaient très nerveuses. Les bécasses qui faisaient rarement la passée (même les deux bécasses étant restées tout l'hiver en forêt) venaient à nouveau dans les prairies la nuit, sans doute pour trouver des zones plus riches en nourriture pour accumuler suffisamment de réserves de graisse avant le départ. Les temps d'activité étaient en général augmentés, de jour comme de nuit. Le départ en migration avait toujours lieu en tout début de nuit, à l'heure de la passée. Les quatre oiseaux dont j'ai été témoin du départ se sont dirigées vers l'Est et ont dû monter immédiatement à haute altitude car j'ai pu capter leur signal très longtemps (jusqu'à 20 minutes).

VI. Discussion générale

Hem zo beam vian gand kefelleg koad ! *

Hervé Jamin, 1999



Photo T. de Cornulier

(* Avec la Bécasse, il faut rester humble !)

L'ensemble de cette thèse se situe au carrefour entre la recherche fondamentale et la recherche appliquée. J'ai essayé tout au long de mon travail de m'inspirer des méthodes de la recherche fondamentale pour répondre à des questions plus appliquées. Mais ces travaux ont soulevé plusieurs questions de recherche fondamentale rarement abordées. C'est pourquoi, les perspectives finales sont doubles et je commencerai par développer les perspectives scientifiques avant d'aborder les perspectives plus appliquées pour réfléchir à une stratégie de gestion durable des populations de bécasses en hiver.

VI.1. Perspectives scientifiques

VI.1.1. Estimation du métabolisme par les hormones thyroïdiennes

L'importance de l'énergétique pour la compréhension de l'écologie et de l'histoire de vie des animaux a été détaillée en introduction. La mesure du métabolisme de base et des coûts de thermorégulation requiert du matériel lourd (chambre respirométrique) et n'est souvent réalisable qu'en laboratoire (article 1, Fig. III.1). Or ces mesures reflètent rarement les conditions de vie réelles des animaux. Aussi, il est indispensable d'y associer des mesures de métabolisme sur le terrain (FMR). Il existe plusieurs méthodes pour mesurer le FMR et deux approches ont été développées dans la littérature. La première approche consiste à mesurer le coût des différentes activités, puis à les additionner proportionnellement au temps passé à chaque activité (Masman *et al.* 1986 ; Kersten 1996). L'autre approche est la mesure de la dépense énergétique totale et les techniques les plus employées à l'heure actuelle sont l'eau doublement marquée (Speakman 1997) et les enregistreurs de rythme cardiaque (Bevan *et al.* 1995 ; Weimerskirch *et al.* 2000). Cependant, leur principal inconvénient est la nécessité de recapter l'animal dans un laps de temps déterminé à l'avance. Chez la Bécasse, la capture n'est pas facile, et la recapture du même individu un ou deux jours plus tard est utopique, même avec un émetteur. C'est pourquoi, nous avons testé une nouvelle méthode utilisant les hormones thyroïdiennes, impliquées dans le processus physiologique déclenchant la thermorégulation (McNabb 2000). Une étude sur le Bécasseau maubèche *Calidris canutus* avait déjà montré que les taux d'hormone T3 augmentaient en hiver et baissaient en été (Jenni-Eiermann *et al.* 2002). Nous avons d'abord vérifié que le niveau de T3 était bien corrélé à l'élévation de la dépense énergétique mesurée en chambre respirométrique (article 1). Ensuite, cette relation nous a permis de calculer que le FMR de bécasses lors de leur capture de nuit sur le terrain était en moyenne égal à 2,8 x BMR, d'après les taux de T3 circulant dans leur sang. Cette valeur se situait tout à fait dans les valeurs estimées par les équation allométriques (Bennett &

Harvey 1987 ; Nagy 1987 ; Daan *et al.* 1990), et aussi proche de la valeur calculée avec le modèle énergétique (§ VI.1.3.). Cette méthode pour estimer le FMR à partir d'une simple prise de sang et sans avoir à recapturer l'animal a déjà été testée sur deux autres espèces d'oiseaux sauvages: le Moineau domestique *Passer domesticus* (Chastel *et al.* in press) et la Mouette tridactyle *Rissa tridactyla* (J. Guillaumin, non publié) et s'avère très prometteuse.

VI.1.2. Métabolisme d'autres limicoles continentaux

Les résultats sur le métabolisme des deux espèces de bécasses (Bécasse des bois et d'Amérique) posent la question de la valeur adaptative d'un BMR de faible niveau, en réponse au milieu protégé et/ou à l'activité nocturne. Or ces deux espèces sont les seuls limicoles continentaux dont le métabolisme ait été mesuré, à notre connaissance. Lors de ma dernière année de thèse, j'ai eu l'opportunité de mesurer le BMR et le coût de la thermorégulation chez une troisième espèce de limicole continental: l'Oedicnème criard *Burhinus oedicnemus*. Pesant en moyenne 460 g, cette espèce migratrice est présente d'avril à octobre en Europe de l'Ouest. L'oedicnème est également une espèce nocturne, mais vivant dans des biotopes relativement chauds (plaines steppiques et aux milieux agricoles). Ces résultats sont présentés dans l'annexe 4 (Duriez, Bretagnolle & Attié, en préparation).

Comme pour les Bécasses, le BMR des Oedicnèmes était également plus bas que les limicoles côtiers et la moyenne des oiseaux mais relativement proche de l'estimation calculée pour les Hiboux. L'isolation du plumage était aussi relativement élevée. Il semble donc que ces caractéristiques de faibles dépenses énergétiques et bonne isolation thermique soient communes aux limicoles continentaux et/ou nocturnes.

Les avantages d'un BMR faible sont la réduction des pertes de chaleur (phénomène important en hiver), la diminution des besoins énergétiques (et par conséquent une diminution du temps d'alimentation) et une diminution du risque de coup de chaleur et perte d'eau (particulièrement important chez les oiseaux tropicaux et désertiques, et certainement chez l'oedicnème en été). Les mécanismes pour diminuer le BMR peuvent être physiologiques : une meilleure isolation du plumage limite les pertes de chaleur, ce qui réduit la quantité à produire nécessaire. Des adaptations comportementales peuvent aussi être à la base d'une diminution du BMR. En effet, en recherchant des biotopes abrités du vent, les pertes de chaleur peuvent être grandement diminuées (Walsberg 1986 ; Thompson & Fritzell 1988a). De plus, le rythme nocturne peut également permettre de faire des économies d'énergie, comme trouvé chez les hiboux (Strigiformes, Wijnandts 1984 et Weathers *et al.* 2001), les engoulevents (Caprimulgiformes, McNab & Bonaccorso 1995 et Bech & Nicol 1999), et les kiwis

(Apterygidae, Calder & Dawson 1978). En se reposant le jour, un oiseau nocturne peut choisir un microclimat abrité tout en se réchauffant grâce aux rayons du soleil, et donc diminuer ses coûts de thermorégulation. Alors que la nuit est la période la plus coûteuse en énergie chez les oiseaux diurnes, les coûts de thermorégulation chez les oiseaux nocturnes peuvent également être diminués par la substitution d'une partie de la chaleur produite par la locomotion et la recherche alimentaire (Paladino & King 1984 ; Webster & Weathers 1990 ; Zerba & Walsberg 1992 ; Bruinzeel & Piersma 1998).

Actuellement, aucun élément ne nous permet de trancher entre ces deux hypothèses. D'autres études seraient nécessaires. Dans un premier temps, il serait indispensable de mesurer le BMR et l'isolation thermique de la Bécasse en été, sur les sites de reproduction, alors qu'elle est essentiellement diurne et forestière. Mon hypothèse est que le BMR devrait rester relativement bas du fait de la protection du milieu et des températures en moyenne au dessus de la température critique inférieure (17°C). Ensuite, il faudrait comparer avec d'autres espèces de limicoles continentaux, vivant dans des prairies comme la Bécasse mais diurnes (comme les pluviers ou les vanneaux). Le Vanneau huppé *Vanellus vanellus* serait particulièrement intéressant à étudier car il a une masse proche de celle de la Bécasse, se nourrit de vers de terre et fréquente les prairies le jour (il n'est d'ailleurs pas rare de rencontrer des vanneaux le jour sur des prairies fréquentées la nuit par des bécasses ; F. Gossmann, comm. per.). Par contre, les vanneaux diffèrent des bécasses par leur grégarisme, et par leur réponse vis-à-vis des vagues de froid (les vanneaux quittent immédiatement leur quartier d'hivernage à la recherche de sites où les conditions sont plus clémentes (Snow & Perrins 1998), alors que la Bécasse préfère jeûner et attendre davantage avant changer de quartier d'hivernage).

VI.1.3. Estimation de la dépense énergétique journalière de la Bécasse en hiver

En combinant nos données originales concernant le BMR et le coût de la thermorégulation de la Bécasse au repos avec différentes équations publiées dans la littérature, il est possible de calculer la dépense énergétique quotidienne moyenne (DEE pour '*Daily Energy Expenditure*') pour une bécasse en hiver. Une approche similaire, basée sur la morphologie et les conditions climatiques, a été utilisée par Cartar & Morrison (1997) pour estimer la DEE chez deux espèces de limicoles nichant en Arctique, mais seulement pour un oiseau immobile en incubation sur le nid. Nos données sur les budget-temps permettent de construire un modèle pour des bécasses en activité, en distinguant la stratégie où les oiseaux font la passée de celle où ils restent en forêt la nuit.

Il convient tout d'abord de calculer les paramètres de l'énergie assimilée. Le régime alimentaire diurne de la Bécasse est composé de 73% de vers de terre, 27% d'arthropodes (en majorité des insectes : larves et imagos) (Granval 1987). La part de lombriciens dans le régime nocturne est probablement encore supérieure mais elle n'est pas connue précisément. Pour simplifier, nous considérerons que la Bécasse consomme 75% de vers de terre et 25% d'insectes. La Bécasse d'Amérique comme la Bécasse des bois doivent consommer 50% de leur poids chaque jour pour maintenir leur masse corporelle avec de la nourriture *ad libidum* (Vander Haegen *et al.* 1993, Y. Ferrand, comm. pers.). Une bécasse d'un poids moyen de 286g (comme celles ayant servi pour l'article 1) doit donc ingurgiter 143g de nourriture, dont 107,3 g de vers de terre (75%) et 35,7 g d'insectes. Les valeurs énergétique de biomasse humide d'un lombric et d'un insecte sont 3,3 et 6,9 kJ/g respectivement (Granval 1987). Converti en kilojoules, une bécasse doit ingérer quotidiennement l'équivalent de 600,6 kJ, dont 353,9 kJ provenant de vers de terre et 246,7 kJ provenant d'insectes. A titre de comparaison, une valeur d'ingestion quotidienne de 610 kJ/jour a été mesurée chez la Barge à queue noire, d'une masse corporelle voisine de la Bécasse (300g) (Kersten & Piersma 1987). L'efficacité d'assimilation a été estimée à 74% pour des oiseaux prédateurs d'invertébrés (Castro *et al.* 1989). L'énergie métabolisable ingérée représente l'ingestion quotidienne multipliée par l'efficacité d'assimilation, soit 443,8 kJ/jour.

A présent, regardons les dépenses énergétiques. Le métabolisme de base (BMR) a été mesuré à 105 kJ/jour (article 1). L'augmentation de chaleur due à la digestion ('*Heat Increment*

of Feeding' HIF) correspond à 20% de l'énergie métabolisable chez l'Huîtrier pie (Kersten & Visser 1996b). En utilisant cette valeur pour la Bécasse, on obtient une HIF de 88,7 kJ/jour.

Le coût énergétique du vol battu peut être estimé d'après la formule allométrique (1) calculée par Norberg (1996) :

$$\text{Coût énergétique du vol battu (W)} = 57,3 \cdot (\text{masse corporelle, kg})^{0,813} \quad (1)$$

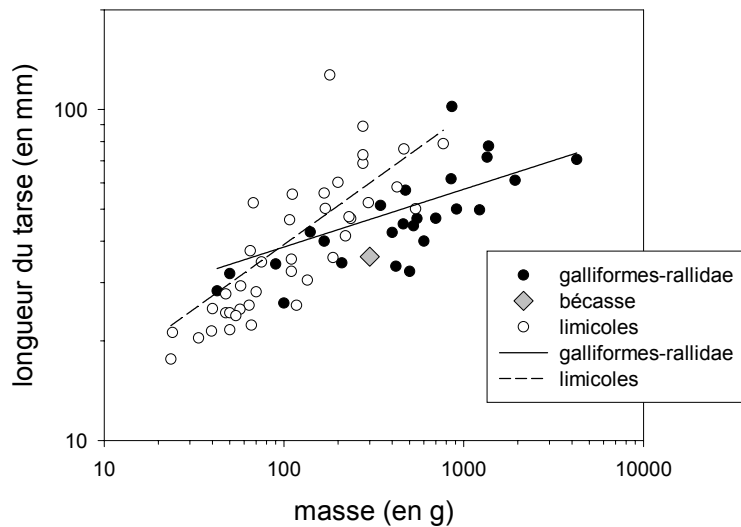
Pour une bécasse de 286 g, le coût du vol serait donc de 20,71 W, soit 17,1·BMR. En hiver, la Bécasse ne vole qu'au crépuscule et à l'aube, lors de la passée. Les remises diurnes et nocturnes n'étant espacées que de 1,2 km en moyenne (article 2), ce vol ne doit pas durer plus de 5 minutes dans la journée, ce qui représenterait 6,21 kJ.

Le coût énergétique de la marche est plus difficile à calculer car il dépend de la vitesse de marche (Taylor *et al.* 1970 ; Fedak *et al.* 1974). Il est déterminé par la pente de la droite de régression de la dépense énergétique (en J/s) sur la vitesse de marche (en m/s). La pente de cette relation donne donc une estimation de la dépense énergétique par unité de distance (en J/m). Une relation allométrique pour estimer le coût de la marche a été déterminée pour des limicoles (Bruinzeel *et al.* 1999). Cependant, la Bécasse a des pattes relativement courtes par rapport aux autres limicoles, se rapprochant de ce fait davantage d'autres oiseaux marcheurs comme les Galliformes (Fig. VI.1). Nous utiliserons donc plutôt la formule (2) établie pour les galliformes par Taylor *et al.* (1982):

$$\text{Coût de la marche (J/m)} = 10,9 \cdot (\text{masse corporelle, kg})^{0,75} \quad (2)$$

soit un coût de la marche de 4,263 J/m pour la Bécasse. Cependant, la vitesse de marche de la Bécasse est inconnue. Kersten (1996) rapporte des vitesses de marche pour l'Huîtrier pie en recherche alimentaire de 0,15 à 0,30 m/s. Cette fourchette semble raisonnable et je prendrais une vitesse de marche de 0,22 m/s pour la Bécasse. A cette vitesse, le coût de la marche doit être de 0,959 W, soit 0,79·BMR. La détermination du temps qu'une Bécasse passe à marcher dans une journée est rendue possible par les enregistrements d'activité, que l'on considère comme étant principalement due à l'activité alimentaire, donc à la marche. Les temps d'alimentation sont différents si la Bécasse reste en forêt la nuit ou si elle fait la passée (article 5). Lorsque la Bécasse reste en forêt la nuit, elle est en moyenne active 231 minutes en journée et 63 minutes la nuit, soit un total de 294 minutes (soit 4 heures et 54 minutes). A raison de 0,22 m/s, la Bécasse devrait donc avoir parcouru 3969 m en 24 h. Lorsque la Bécasse fait la passée, elle est en moyenne active pendant 166 minutes en journée et 168 minutes la nuit, soit un total de 334 minutes (soit 5 heures et 34 minutes). Elle devrait donc avoir parcouru 4518 m sur 24 h.

Fig. VI.1 : Relation entre la masse corporelle et la longueur du tarse chez la Bécasse, 40 espèces de limicoles côtiers tempérés et 25 espèces de galliformes et rallidae (d'après des données compilées dans Cramp & Simmons (1982, 1983c)).



Enfin, la plus grande part de la dépense énergétique en hiver doit être la perte de chaleur résultant des effets combinés de la température et du vent. La perte de chaleur H_{sm} peut être estimée selon les formules établies par Wiersma & Piersma (1994) et détaillées dans l'article 1. Elle prend en compte la conductance du plumage (c'est-à-dire l'inverse de l'isolation) mesurée avec la chambre respirométrique, la température corporelle, la température de l'air, la vitesse du vent et l'isolation thermique du milieu (la forêt étant mieux isolée des effets du vent que les prairies (Fig. VI. 2)). Enfin, il faut tenir compte de la possible substitution de chaleur produite par l'activité (la marche), qui peut compenser une partie des coûts de thermorégulation. Cette substitution est estimée à 35% chez le Bécasseau maubèche (Bruinzeel & Piersma 1998).

En considérant une journée d'hiver moyenne, avec 9 h de jour et 15 h de nuit, il est à présent possible de calculer la dépense énergétique journalière DEE (3):

$$DEE \text{ (kJ/jour)} = BMR + H_{sm} + HIF + \text{marche} - \text{substitution (+ vol)} \quad (3)$$

- Soit pour les oiseaux qui restent en forêt la nuit :

$$DEE = 105 + H_{sm} + 88,8 + ((4,263 \text{ (J/m)} * 3969 \text{ (m)})/1000) - (\text{marche} * 0,35)$$

$$DEE \text{ (kJ/jour)} = H_{sm} + 204,34$$

- Pour les oiseaux qui vont en prairie la nuit, il faut ajouter le coût du vol :

$$DEE = 105 + H_{sm} + 88,8 + ((4,263 \text{ (J/m)} * 4518 \text{ (m)})/1000) - (\text{marche} * 0,35) + 6,213$$

$$DEE \text{ (kJ/jour)} = H_{sm} + 212,07$$

Fig. VI.2 : Relation entre perte de chaleur H_{sm} calculée pour une bécasse, température de l'air et force du vent pour 3 milieux. Les valeurs pour la conductance K_u des trois milieux sont dérivées de Wiersma & Piersma (1994).

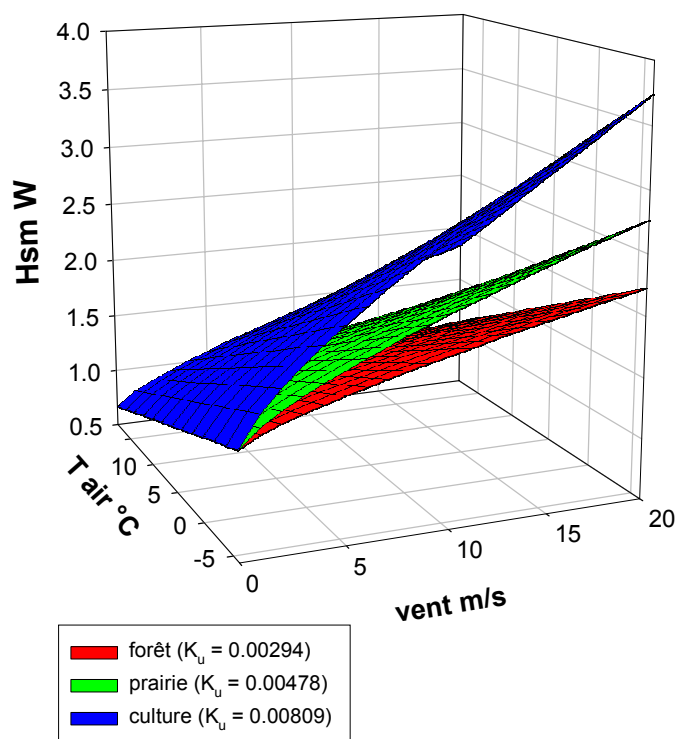
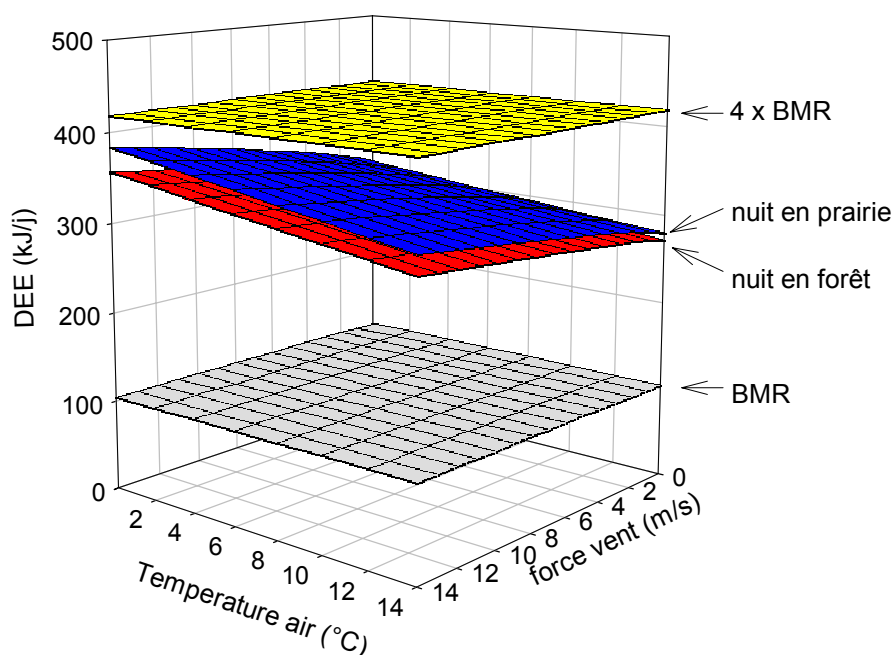


Fig. VI.3 : DEE estimée en fonction de la température de l'air et de la force du vent, pour les bécasses restant en forêt (rouge) ou allant en prairie (bleu) la nuit. Le BMR et la limite physiologique de DEE maximale couramment admise dans la littérature ($4 \times \text{BMR}$; Drent & Daan 1980) sont également représentés.



Dans ce modèle, la perte de chaleur, dépendant de la température de l'air et du vent, est le seul facteur variable de l'équation. Le modèle pour chacune des deux stratégies est représenté en figure VI.3. Pour des valeurs de vent ($< 3\text{m/s}$) et de température (5°) moyennes pour la Bretagne en hiver, la valeur de DEE estimée à environ trois fois le BMR est proche de la valeur de métabolisme de terrain (FMR) trouvée grâce aux dosages d'hormones T3 (article 1)(Fig. VI.3). Ce modèle énergétique semble donc cohérent. Etant donné les changements de comportement en période de gel (moins de passée, alimentation davantage diurne du fait de l'inaccessibilité des vers de terre), ce modèle ne peut pas être appliqué pour des températures négatives.

La DEE est toujours supérieure pour les oiseaux qui font la passée et il n'y a pas de valeur seuil de température ou de vent pour laquelle les DEE seraient équivalentes dans les deux stratégies. Toutefois, la différence de DEE entre les deux stratégies est très faible (7 % dans le cas le plus extrême de vent et de température). Ceci confirme nos hypothèses que d'autres facteurs plus importants, comme le risque de prédation ou la disponibilité alimentaire, doivent expliquer les décisions de faire la passée (article 5).

VI.1.4. Stratégies comportementales individuelles chez la Bécasse

Les articles 4 et 5 décrivent des phénomènes comportementaux tout à fait intéressants et inédits chez la Bécasse des bois. Toutefois, les conclusions sur les explications des différentes stratégies individuelles ne peuvent être que partielles et préliminaires car beaucoup de paramètres demeurent inconnus.

VI.1.4.1. Utilisation de l'espace

L'approche corrélative développée dans l'article 4 ne permet pas d'expliquer complètement les causes des stratégies d'utilisation de l'espace. Une des conséquences de ces stratégies semble être la réduction des réserves de graisse chez les individus à remise unique, mais, comme détaillé en introduction (§ I.2.3), les causes des stratégies pourraient être 1. des différences d'efficacité dans la recherche alimentaire (efficacité à trouver des remises riches en nourriture et efficacité à l'exploiter), et/ou 2. des différences de sensibilité au risque de prédation, et/ou 3. des interactions sociales et une forme de territorialité. La compréhension de ces stratégies d'utilisation de l'espace passe à présent par une approche expérimentale.

1. Une manière de tester les effets des différences d'efficacité de recherche alimentaire sur l'utilisation de l'espace serait d'améliorer ou de diminuer la quantité de ressources disponibles en introduisant localement des vers de terre ou en les éliminant par adjonction de substances toxiques pour les vers. Les biomasses de vers de terre avaient tendance à être plus importantes dans les remises utilisées par les oiseaux à remise unique, et le temps de séjour dans une remise était fonction de la biomasse de vers (article 4). Ma prédiction est qu'une amélioration des potentialités alimentaires d'une remise devrait sédentariser son propriétaire, alors qu'une diminution des ressources devrait plutôt l'inciter à changer de remise. Toutefois, ce type d'expérience d'amélioration serait très difficile à mettre en œuvre sur du court terme (à l'échelle d'un hiver) car il est peu probable que les densités de vers de terre augmentent notablement pendant la saison froide. En revanche, elle pourrait être envisageable sur du long terme, en améliorant progressivement le milieu sur plusieurs années (voire dizaines d'années) par une gestion appropriée de l'habitat (voir article 2 et § VI.2.2.) et comparer la proportion de bécasses sédentaires avant modification et après amélioration du milieu. Quant à l'expérience de diminution des ressources, elle est très critiquable éthiquement pour la pollution qu'elle entraînerait dans les sols.

2. L'hypothèse de la sensibilité au risque de prédation a été envisagée pour expliquer l'utilisation des prairies la nuit. Il est couramment admis que les animaux ne peuvent pas s'alimenter tout en étant vigilants (Lima & Dill 1990). Toutefois, il est possible que la vigilance ne soit pas un problème majeur pour la Bécasse, car sa vision sur 360° devrait lui permettre de s'alimenter tout en restant vigilante, comme constaté chez les Juncos ardoisés *Junco hyemalis* (Lima & Bednekoff 1999). De plus, les individus les plus efficaces à s'alimenter ne sont pas nécessairement les plus mauvais pour la détection des prédateurs (Cresswell *et al.* 2003). En l'état actuel des connaissances, il est difficile de prédire quels effets peuvent avoir les prédateurs sur les mouvements des bécasses. En effet, une abondance de prédateurs pourrait favoriser une sédentarité des bécasses car une bonne connaissance de la remise diminuerait les possibilités d'attaque par surprise. D'autre part, les prédateurs pourraient favoriser les mouvements des bécasses du fait de dérangements répétés, et une plus grande mobilité aurait l'avantage de rendre plus difficile pour le prédateur la connaissance des sites où se trouvent les proies potentielles. Dans ces conditions, il est difficile de prédire si la sédentarité des bécasses à remise unique est due à la faible abondance ou l'absence de prédateurs, ou à une meilleure détection des prédateurs présents. Une des expériences pour répondre à ces questions serait de placer des leurres de prédateurs (renards empaillés, repasses de cris par exemple) sur des prairies fréquentées par des bécasses, afin d'étudier si elles modifient leurs comportements de vigilance (fréquence et durée des pauses entre les sondages) et leur utilisation du milieu (changement de remises).

Le risque de chasse peut être aussi considéré comme une contrainte pour l'utilisation du milieu, au même titre que la prédation. En effet, une action de chasse signifie pour l'oiseau une immobilité suite à un dérangement par un chien. Il devrait donc être possible d'étudier le risque de prédation en journée en étudiant les conséquences de dérangements répétés par un chien et/ou un homme sur le comportement (vigilance et sédentarité).

3. Les individus à remise unique ont tendance à ne pas partager leur remise avec d'autres bécasses, contrairement aux individus à stratégie alternative (article 4). Pour tester l'influence des congénères sur l'utilisation de l'habitat, une expérience simple consisterait à placer des leurres de bécasses sur des remises utilisées. Ma prédiction est que les individus à remise unique ou successive seraient plus agressifs envers les leurres que les oiseaux alternatifs, qui auraient tendance à tolérer les intrus ou à changer de remise. Une autre expérience plus « radicale » consisterait à capturer ou éliminer certains individus n'utilisant qu'une seule remise pour voir si cette remise serait alors réutilisée par d'autres

individus à stratégie alternative, dont le comportement exploratoire s'apparente à une « population flottante » (article 4). Cette hypothèse est déjà confortée par le fait que les chasseurs peuvent souvent prélever plusieurs oiseaux dans la même remise au cours d'une même saison. Avec une expérience similaire sur des guildes de passereaux, Mönkkönen (1990) a montré que les territoires vacants étaient rapidement ré-occupés par une « population flottante » composée d'individus de plus petite taille (qui seraient moins compétitifs que les individus plus grands pour acquérir un territoire ?).

La connaissance des dates d'arrivée des bécasses faciliterait certainement la compréhension des stratégies d'utilisation de l'espace. En effet, la théorie de la distribution despotique idéale ('*ideal despotic distribution*'; Fretwell & Lucas 1970) prédit que les meilleurs sites (en terme de disponibilité alimentaire et protection) devraient être occupés en premier. Cette hypothèse a été vérifiée sur des passereaux en période de reproduction, dont les territoires occupés en premier par les oiseaux de retour de migration pré-nuptiale sont ceux assurant les meilleurs succès de reproduction (Brooke 1979 ; Bensch & Hasselquist 1991). Toutefois, une telle étude serait difficile à mener chez la Bécasse, car il semble à l'heure actuelle utopique d'équiper des bécasses d'émetteurs pendant la migration pour les retrouver sur les quartiers d'hivernage (à moins de survoler toute l'Europe de l'Ouest en avion). L'autre solution serait de commencer à déployer des émetteurs en tout début d'hiver (octobre) mais avec un grand risque d'équiper des oiseaux seulement en halte migratoire qui repartiraient ailleurs ensuite.

L'hypothèse de l'existence d'interactions sociales ou de territorialité nécessite de s'interroger à propos de systèmes de communication. Des interactions sociales n'ont été décrites chez la Bécasse qu'en période de reproduction, entre plusieurs mâles pendant les vols de croule et entre mâles et femelles au moment de l'appariement. En hiver, les systèmes de communication, s'ils existent, ne devraient pas être auditifs (puisque les bécasses sont silencieuses en hiver), ni olfactifs (les Scolopacidae ne sont pas connus pour disposer de facultés olfactives particulières ; Mason & Clark 2000). De plus, la communication visuelle devrait être gênée par le cryptisme du plumage et les milieux touffus fréquentés en journée. Toutefois le contraste des marques noires et blanches du dessous des rectrices (plumes de la queue) pourrait être un signal visuel efficace, même visible de nuit pour ces oiseaux nocturnes. Il est connu que les bécasses mâles font la roue et exhibent le dessous de leur queue lors de l'appariement avec la femelle (Fig. VI.4). De même en hiver, certaines bécasses ouvrent et referment leur queue très rapidement au moment où elles atterrissent en prairie à la tombée de la nuit (F. Gossmann, comm. pers.). Il arrive aussi que des

bécasses aient ce réflexe de déployer la queue au moment de la capture dans l'épuisette. Il est donc possible qu'il s'agisse d'un signal à destination d'autres bécasses lors de l'arrivée dans une prairie et on peut imaginer que la proportion de noir et de blanc donne une indication sur la condition corporelle, l'état physiologique ou le statut social de l'oiseau. Dans un premier temps, il faudrait donc étudier s'il existe une corrélation entre les caractéristiques de la queue et le comportement des individus. Ensuite on pourrait imaginer une expérience avec des leurres de bécasses avec différentes proportions de blanc et de noir à la queue.

Fig. VI.4 : Bécasse en parade faisant la roue, exhibant le dessous contrasté de ses rectrices (Photo © Jacana, J.-P. Varin)



VI.1.4.2. Budget-temps et passée

Pour interpréter les résultats du suivi d'activité dans l'article 5, nous avons été obligés, faute de données, de faire des présupposés quant aux taux d'ingestion (*'intake rates'*) et à la déplétion de patches. Il s'agit pourtant de paramètres clés pour la compréhension de nombreux comportements (Sutherland 1996), et dans notre cas de la compréhension de la prise de décision de faire la passée. Dans cet article, nous n'avons accès qu'au temps de recherche alimentaire, sans connaître le succès de cette recherche. Sur dix sondages enregistrés, nous ne pouvions pas savoir combien de vers de terre la bécasse avait réellement avalé. Il n'était pas possible de savoir si un temps d'alimentation long était le fait d'un individu très efficace qui a trouvé un patch riche et qui en profite, ou bien d'un individu médiocre qui avait besoin d'un temps d'alimentation plus long pour satisfaire ses besoins énergétiques. Etant donné la difficulté d'observation de l'espèce, les mesures de taux d'ingestion et de la déplétion ne seraient envisageables qu'en captivité, en contrôlant la quantité de vers de terre initiale et finale. Ce serait aussi une manière de calibrer avec certitude les temps d'activité enregistrés avec nos

émetteurs à détecteurs d'activité avec le comportement réel de l'oiseau (Exo *et al.* 1992). Chez la Bécasse d'Amérique, Rabe *et al.* (1983) ont testé en captivité les mécanismes de sélection de patch sur la texture, la couleur et l'humidité du sol ainsi que le succès de sondage à différentes densités de vers de terre. Ils ont montré que les bécasses arrivent facilement à détecter les zones les plus riches en vers de terre à la vue du sol et au toucher (humidité) et que l'effort de capture (nombre de sondages pour une capture) diminue avec la densité de vers de terre (de 22 sondages pour attraper un ver pour une densité de 26 vers / m² à 9 sondages pour 105 vers / m²). Toutefois, la difficulté majeure de ce genre d'expérience est le maintien de bécasses en captivité. En effet, contrairement à beaucoup d'espèces de limicoles, la Bécasse est d'un naturel stressé et montre une grande nervosité quand elle est manipulée (dans le cadre du baguage par exemple), ou même à la simple vision d'un être humain quand elle est en chambre métabolique. Même des poussins imprégnés, issus d'œufs éclos en captivité et élevés à la main, ne supportent plus les cages et la manipulation passé un âge de 2-3 mois (Vander Haegen *et al.* 1993 ; Y. Ferrand, comm. pers.).

Une autre manière, certes moins précise, d'étudier la déplétion consisterait à clôturer une partie de parcelle de forêt (ou de prairie) fréquentée par des bécasses pour comparer les quantités de vers de terre restant après un mois dans la partie clôturée (i.e. protégée de la prédation par la Bécasse) et dans la partie accessible aux bécasses, comme ont réalisé Bengtson *et al.* (1976) avec des Pluviers dorés *Pluvialis apricaria*.

VI.1.5. Modèles prédictifs basés sur le comportement

Les données originales sur l'écologie de la Bécasse en hiver collectées lors de ma thèse (besoins énergétiques, sélection de l'habitat, mortalité et taux de survie, stratégies individuelles d'utilisation de l'espace et du temps d'alimentation), ainsi que les expériences complémentaires proposées ci-dessus, pourraient être un premier pas vers l'élaboration de modèles prédictifs basés sur le comportement. Une série de ces modèles très perfectionnés, basés sur la physiologie, la théorie des jeux, la déplétion des ressources et les interactions sociales, ont été développés pour une population d'Huîtriers pies sur un site d'hivernage (Goss-Custard *et al.* 1994; 1995a; 1995b; 1995c; 1995d). L'application la plus intéressante a été la prévision des conséquences sur cette population de modifications de l'environnement, comme la perte de certains habitats ou le dérangement. Ce type de modèles permet aussi d'estimer la capacité limite du milieu ('*Carrying capacity*'), représentant la taille de population que les ressources de l'environnement permettent de supporter, pour déterminer la taille adéquate d'une réserve pour une population donnée par exemple (Goss-Custard *et al.* 2002). Pettifor *et al.* (2000b)

ont remarqué que tous les modèles construits jusqu'à présent étaient basés sur des espèces d'oiseaux d'eau, et essentiellement des anatidés (canards et oies) et des limicoles côtiers.

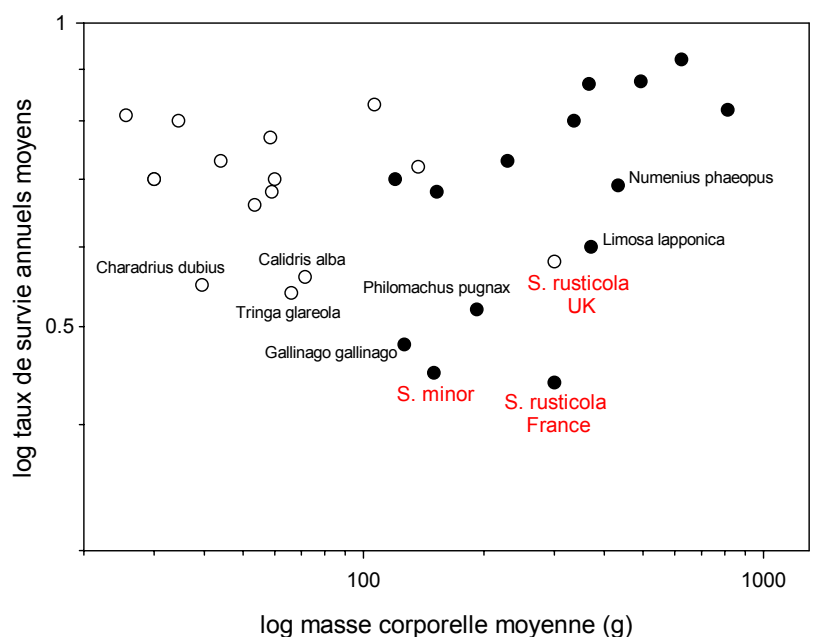
Dans les années à venir, si nous parvenons à répondre aux questions posées plus haut sur l'écologie de la Bécasse en hiver, notamment les réponses fonctionnelles et les stratégies d'utilisation du milieu, il serait possible d'écrire un modèle prédictif basé sur le comportement pour une population de bécasses autour d'un massif forestier. La Bécasse, malgré sa discrétion et sa difficulté à être étudiée, serait un modèle particulièrement intéressant. Elle présenterait l'avantage d'être un prédateur très spécialisé sur une catégorie de proies, les vers de terre, qui sont quantifiables (certes au prix de grands efforts logistiques). En hiver, sa vie doit se résumer au compromis entre alimentation et risque de prédation. Elle ne semble souffrir que de la prédation par les carnivores terrestres et de la difficulté d'alimentation due au gel, et ses relations sociales sont certainement très limitées (simplifiant ainsi les modèles). Enfin, elle demeure fidèle au massif forestier d'hivernage, sauf incident climatique. Les intérêts pour développer un tel modèle sont multiples. Il serait possible d'estimer les conséquences d'une augmentation ou diminution de la pression de chasse sur les populations et sur le comportement des individus. De même, il serait possible d'estimer les conséquences de pertes ou de dégradation de certains habitats comme les prairies ou les haies. Enfin il permettrait d'estimer les effets à long terme de gestion forestière favorables aux vers de terre et à la Bécasse, ou à l'inverse les effets sur le comportement d'une altération des humus par un enrésinement des massifs forestiers ou des pluies acides...

VI.2. Perspectives appliquées : réflexions pour une gestion durable des populations de bécasses

VI.2.1. Influence de la chasse sur la survie des populations

Les taux de survie hivernaux sont faibles et le modèle matriciel démographique indique un taux de croissance démographique λ déclinant (article 3). Toutefois cette décroissance est moindre dans le cas de simulations de populations passant l'hiver dans des zones non chassées. Même si ces résultats ne concernent qu'une petite population de bécasses, ils demandent toutefois qu'on y prête attention pour la gestion des bécasses hivernant en Europe de l'Ouest, car des taux de survie similaires ont été trouvés chez la Bécasse d'Amérique, qui subit un déclin prononcé. La figure VI.5 montre que les taux de survie annuels des Bécasses d'Amérique et Bécasses des bois sont les plus faibles parmi les limicoles, qui comprennent beaucoup d'espèces longévives de masse corporelle variée (Piersma & Baker 2000). Le taux de survie chez la Bécasse des bois diffère grandement selon qu'elle hiverne en France (Tavecchia *et al.* 2002) ou en Angleterre (Hoodless & Coulson 1994) où la chasse est moins développée. De plus, la longévité maximale connue chez la Bécasse des bois est de 12 ans, alors que l'espérance de vie moyenne calculée par Tavecchia *et al.* (2002) sur les bécasses hivernant en France n'est que de 1,25 ans.

Fig. VI.5: Comparaison des taux de survie annuels adultes calculés chez les Bécasses avec les taux de survie de 26 autres espèces de limicoles (données récoltées dans Piersma *et al.* 1996b). Les espèces en noir sont chassables en France et dans plusieurs pays d'Europe. La valeur pour la Bécasse d'Amérique *Scolopax minor* est une moyenne des valeurs de plusieurs études (Krementz *et al.* 1994 ; Krementz & Berdeen 1997 ; Pace 2000 ; Krementz *et al.* 2003).



Chez les limicoles migrateurs longévifs, la survie adulte est un des paramètres critiques déterminant la taille des populations (Piersma & Baker 2000). Hitchcock & Gratto-Trevor (1997) ont montré qu'un déclin de la survie adulte et du taux d'immigration pouvaient expliquer seuls le déclin d'une population de Bécasseaux semipalmés *Calidris pusilla* au Canada. Une valeur de survie adulte annuelle de 0,44 pour les bécasses hivernant en France est vraiment préoccupante. Il est possible que la population de bécasses hivernant en France ne puisse se maintenir que par l'immigration continue de jeunes bécasses issues de parents hivernant dans des zones moins chassées comme les Îles Britanniques (Tavecchia *et al.* 2002). Toutefois, comme la Bécasse peut se reproduire à un an, la survie des jeunes doit être le paramètre le plus important. Or aucune donnée n'est disponible sur la survie juvénile depuis l'envol jusqu'à l'arrivée sur les quartiers d'hivernage. Ainsi, une meilleure connaissance du succès reproducteur, de la production et de la survie des jeunes dans les pays comme la Russie, où niche la majorité de la population hivernant en France, semble indispensable pour comprendre comment les bécasses arrivent à subsister avec des taux de survie aussi faibles. Comme la reproduction commence en mai en Russie (et plus tôt en Europe de l'Ouest) et que l'élevage d'une nichée, depuis la ponte jusqu'à l'émancipation des jeunes, dure environ deux mois, la Bécasse aurait théoriquement le temps d'élever deux nichées par an. Cependant, aucune donnée sur le nombre de pontes effectuées par femelle n'est disponible aujourd'hui. C'est vers les pays où se déroule la reproduction qu'il faudra se tourner pour mieux comprendre la démographie de la Bécasse pour ajuster un plan de gestion et de conservation efficace.

Il ressort de l'article 3 que la chasse a un très fort impact sur la survie des jeunes oiseaux. Les mesures visant à limiter la chasse dans une zone délimitée sont efficaces pour augmenter la survie des bécasses, comme on pouvait s'y attendre. La mesure de gestion la plus communément appliquée en France est l'instauration d'un prélèvement maximal autorisé (PMA), défini par la préfecture de chaque département. Nous avons vu en introduction que les PMA instaurés actuellement ne reposent pas sur des faits biologiques ni sur des tendances démographiques. Or ces PMA devraient, dans l'idéal, tenir compte du recrutement et du succès reproducteur de chaque année, mais les comptages exhaustifs et le suivi de la reproduction sont impossibles à réaliser dans la majeure partie de l'aire de reproduction. Une approche alternative est en voie de développement par l'ONCFS et des ornithologues russes via le baguage de bécasses en septembre, au début de la migration. Les analyses préliminaires montrent que le ratio jeunes / adultes trouvé en début de migration est relativement bien corrélé aux conditions climatiques lors de la saison de reproduction (notamment les sécheresses), ainsi qu'aux effectifs rencontrés plus tard dans la saison en Europe de l'Ouest. Nous pouvons donc espérer que,

dans un avenir proche, les PMA puissent être fixés en octobre en tenant compte des données de baguage recueillies en fin d'été dans des stations témoins d'Europe de l'Est et du Nord.

Les vagues de froid constituent une autre menace pesant sur la Bécasse. La Bécasse est relativement bien isolée du froid par son plumage, et son métabolisme relativement bas lui permet de jeûner plusieurs jours, sans quitter son site d'hivernage (article 1 ; Boos 2000). Mais si la vague de froid se prolonge, beaucoup de bécasses, amaigries, sont contraintes de quitter leurs quartiers d'hivernage et partent vers le Sud ou l'Ouest à la recherche de zones où l'alimentation est possible (Robin *et al.* 1999 ; Gossmann & Ferrand 2000). Pourtant, paradoxalement, la chasse n'est souvent pas fermée dans ces zones de refuges, puisque les conditions climatiques y sont plus clémentes. C'est ainsi que beaucoup de bécasses se font tuer lors de vagues de froid, alors même qu'elles ne présentent pas d'intérêt cynégétique (les oiseaux nouvellement arrivés sont souvent visibles à découvert en plein jour et n'ont pas les mêmes réflexes qu'en temps normal). Il est donc indispensable de tenir compte de ces déplacements de grande ampleur (à l'échelle de plusieurs pays) dans la gestion cynégétique locale (suspension de la chasse, même si la vague de froid n'est pas directement perceptible). En cas de fermeture de la chasse, il faudrait aussi éviter une réouverture de la chasse trop rapide, pour permettre aux oiseaux de s'alimenter, stocker des réserves énergétiques et se redistribuer vers leurs zones d'hivernage habituelles. Cette période doit prendre entre une et deux semaines. Ainsi, à Beffou, nous avons été témoins d'une arrivée de bécasses suite au coup de froid de décembre 2001. Quatre bécasses adultes, capturées et équipées début janvier 2002 (environ une semaine après la fin de la période de gel) présentaient des masses corporelles relativement élevées (plus de 320 g). Elles ont pu être suivies une dizaine de jours avant de disparaître, et avaient un comportement atypique car elles sillonnaient toute la zone d'étude. Il devait s'agir d'oiseaux arrivés autour de Beffou du fait de la vague de froid, capturées lors de leur phase de stockage de réserves, avant le retour vers leur zone d'hivernage habituelle.

Nous avons vu dans l'article 3 que les réserves de chasse sont des moyens efficaces pour protéger les bécasses, même s'il n'existe que très peu de réserves spécialement dédiées à cette espèce. L'efficacité de telles réserves pourrait être augmentée en tenant compte davantage du comportement des oiseaux. En effet, alors qu'un tiers de bécasses étaient fidèles à une seule remise en forêt, les deux autres tiers fréquentaient plusieurs remises, de manière successive ou alternative (article 4). Plus une bécasse change de remises souvent, plus elle a de chances de se trouver hors de la réserve à un moment donné. La fréquentation du bocage et des haies au-

tour de la forêt était beaucoup plus importante que ce que laissent penser les précédentes études (38 % des bécasses l'ont fréquenté au moins un fois et 14 % exclusivement, article 4). J'ai suivi plusieurs bécasses fréquentant alternativement la réserve et le bocage, qui se sont fait tuer une fois dans le bocage. De plus, plusieurs bécasses se sont fait tuer dans les bois privés, chassés, jouxtant directement la forêt départementale en réserve (Fig. II.3). A Beffou, la majorité des mouvements des bécasses étaient restreints dans un rayon de 1,5 km autour du massif forestier. Aussi, une réserve pourrait gagner en efficacité en étant entourée par une zone tampon de 1 à 2 km de large, où la chasse serait limitée. Le déclin des taux de survie pendant tout le mois de décembre et jusque la mi-janvier (article 3) est certainement dû à ces oiseaux mobiles, souvent des jeunes inexpérimentés, séjournant à un moment hors de la réserve et se faisant tuer. Après le 15 janvier, la relative stabilisation des taux de survie pourrait être le fait de la fixation des individus survivant dans la réserve ou dans les zones les plus sûres (moins chassées) du bocage.

VI.2.2. Conservation et aménagements des habitats

Une de nos hypothèses pour expliquer les stratégies d'utilisation du milieu est l'efficacité dans la recherche alimentaire des individus (articles 4 et 5). Si cette hypothèse est vraie, dans une forêt plus riche en vers de terre, davantage de bécasses seraient susceptibles de se fixer et ne fréquenter qu'une seule remise pendant l'hiver, réduisant ainsi le risque de sortie en zone chassée. De plus, les prairies sont les milieux les plus riches en vers de terre, mais aussi les plus menacés par les changements agricoles et les plus risqués pour la Bécasse en terme de prédation. La décision de faire la passée est prise chaque soir en fonction de la température de l'air (influant sur les besoins pour la thermorégulation) et du temps d'activité de jour (donc indirectement du succès de recherche alimentaire de la journée) (article 5). Un aménagement adéquat du milieu forestier, favorable aux vers de terre et à la Bécasse, permettrait le maintien d'un plus grand nombre de bécasses la nuit en forêt.

Les deux caractéristiques essentielles pour l'accueil de bécasses en hivernage sont un sol riche en vers de terre pour la nourriture (se traduisant par un humus de type mull) et une végétation arbustive abondante pour le couvert (article 2). Ces deux facteurs sont le plus souvent mêlés car les jeunes plantations, taillis et forêts humides sont les milieux les plus riches en vers de terre. La richesse en vers de terre (et donc la qualité de l'humus) d'une parcelle dépend des caractéristiques du sous-sol, de l'humidité du sol et surtout de la végétation présente (Frontier & Pichod-Viale 1993 ; Jabiol *et al.* 1995). Dans les milieux jeunes comme les plan-

tations et taillis, l'abondance de lumière sur le sol favorise la croissance de nombreuses plantes herbacées et arbustives, dont les feuilles, une fois tombées, alimentent les vers de terre. De ce fait, sur un sol relativement riche, le plus simple des aménagements consisterait à effectuer des éclaircies dans les peuplements, favorisant l'apparition naturelle d'arbustes et ronces, et de là une augmentation des biomasses de vers de terre. De plus, les éclaircies, layons et chemins sont souvent utilisés par les bécasses comme « piste d'envol et d'atterrissage » lors de la passée (les remises proprement dites étant souvent regagnées en marchant). Un sol frais ou humide est aussi important pour l'alimentation des bécasses en cas de gel (même si le problème de l'humidité ne se pose pas en Bretagne en hiver !). Dans les endroits plus secs, la création de fossés peut être intéressante (Krementz & Jackson 1999).

Les futaies âgées de feuillus (notamment de chênes ou de hêtres) ou de conifères sont globalement peu favorables à la Bécasse, car leur litière acide provoque une réduction progressive de l'abondance de vers de terre. Sur des sols dégradés, restés longtemps sous futaie par exemple, il est possible de restaurer la faune du sol (Granval & Muys 1992). L'ajout d'essences « améliorantes » (comme les frênes, les aulnes ou les bouleaux), à la litière peu acide, aux plantations de hêtres ou de chênes, permettraient de recréer des patches de vers de terre, qui pourraient ensuite recoloniser le sol et favoriser, à long terme, la croissance des arbres (Muys *et al.* 1992 ; Muys *et al.* in press). Des amendements de calcaire, sans labour, peuvent diminuer l'acidité des sols, et aussi aider à la réinstallation de vers de terre (Granval & Muys 1992). Ainsi, à Beffou, la fréquentation intense par les bécasses des jeunes plantations de hêtres et de chênes, succédant à des futaies centenaires de ces mêmes espèces, était sans doute due pour partie à l'adjonction de frênes et à un amendement de maërl naturel (coquilles de bivalves marins) avant la plantation (J.-C. Fornasier, comm. pers.). Enfin, dans le cas de sols vraiment dégradés où les vers de terre sont absents, la plantation d'essences améliorantes et les amendements calcaires peuvent être accompagnés par l'introduction de vers de terre (Judas *et al.* 1997 ; Muys *et al.* in press). En définitive, la gestion forestière idéale pour la Bécasse n'est pas la futaie régulière, mais la futaie jardinée, où différents âges cohabitent et créent une mosaïque de milieux, ou le taillis-sous-futaie, profitable également à de nombreuses espèces d'animaux et de plantes (Fuller & Peterken 1995).

Le réseau de haies est également un habitat qui peut être important pour la Bécasse (articles 2 et 4). Les haies les plus intéressantes pour la Bécasse sont les haies touffues, avec une strate arbustive dense, et si possible une banquette de ronces s'étendant jusque dans la prairie adjacente pour permettre une alimentation diurne. L'importance de la banquette arbustive a été également soulevée pour la nidification de la perdrix rouge *Alectoris rufa* (Berger & Mar-

chandeau 2003). Les chemins creux abandonnés, entourés par une double haie, sont aussi utilisés. La haie optimale ressemble en fait à une forêt miniature.

Le plus grave problème pour la survie de la Bécasse en hiver est sans doute, avec la pression de chasse excessive, la disparition ou l'altération des prairies (Vickery *et al.* 2001). Les prairies naturelles pâturées sont les plus recherchées par les bécasses parce qu'elles sont les plus riches en biomasse de vers de terre et suffisamment rases pour permettre aisément le déplacement et la détection des proies et des prédateurs (article 3). Les distances parcourues par les bécasses lors de la passée étaient au maximum de 2 km à Beffou, et jusqu'à 6 km autour de la forêt bretonne de Pleumeur-Bodou (F. Gossmann, comm. pers.), mais la moyenne ne dépassait pas 1 km. L'aménagement de réserves pour la conservation de bécasses doit nécessairement intégrer une gestion favorable des milieux agricoles environnant le massif forestier dans un rayon de 1 à 2 km (identique à la zone tampon de limitation de chasse ; § VI.2.1.).

Pour que les prairies demeurent optimales, il faudrait maintenir le pâturage et limiter les apports excessifs d'engrais azotés, de lisiers ou de pesticides, qui diminuent les biomasses de vers de terre disponibles (Zajonc 1975 ; Gerard & Hayes 1979 ; Cotton & Curry 1980 ; Lee 1985 ; Curry 1998). Si les prairies sont trop peu nombreuses autour de la zone à protéger, il faudrait favoriser les techniques culturales simplifiées, pratiquant des semis directs, sans labours profonds (destructeurs de la structure du sol et des populations de vers de terre) (Barnes & Ellis 1979 ; House & Parmelee 1985). Enfin, les bordures de champs enherbées et les jachères, imposées par la Politique Agricole Commune de l'Union Européenne, peuvent être intéressantes pour la Bécasse car ils contiennent des densités de vers de terre plus importantes que les cultures (Bernard *et al.* 1998 ; Lagerlöf *et al.* 2002), mais à condition qu'elles soient fauchées en automne pour permettre à la Bécasse de circuler à pied et détecter ses proies.

VI.3. Conclusion

Le principal résultat de cette thèse est que la Bécasse a un comportement beaucoup moins stéréotypé en hiver que les précédentes études laissaient supposer (Hirons & Bickford-Smith 1983 ; Wilson 1983 ; Ferrand & Gossmann 1995). Les différentes stratégies comportementales individuelles décrites, au niveau de l'utilisation de l'espace comme au niveau de la gestion du temps d'alimentation et de la passée, sont certainement des atouts pour l'espèce, lui permettant de s'adapter à des situations variées. C'est même certainement cette faculté d'adaptation, remarquable pour un prédateur spécialisé, qui lui permet de résister aux différentes contraintes que sont les pertes d'habitat et la pression de chasse, à l'inverse de beaucoup d'espèces d'oiseaux déclinant comme le Râle des genêts *Crex crex* ou l'Outarde canepetière *Tetrax tetrax*, très peu flexibles dans leur comportement et leur sélection d'habitat (Rocamora & Yeatman-Berthelot 1999). Finalement, ce n'est peut être pas étonnant qu'un oiseau aussi individualiste ait développé des stratégies individuelles !

Cependant, il ne faut pas considérer cette thèse comme une fin de travail, mais plutôt comme un commencement. Il importe à présent d'étudier le comportement de la Bécasse dans d'autres sites d'hivernage, à commencer par d'autres sites dans l'Ouest de la France, dans des situations de climat, de végétation et d'agriculture proches de Beffou, pour valider les mécanismes de sélection de l'habitat et approfondir la compréhension des stratégies individuelles. Dans un deuxième temps, il faudrait étendre les études à des régions d'hivernage de climat et d'environnements agricoles et sylvicoles différents, au travers la vaste aire de distribution hivernale de l'espèce. Les bécasses hivernant dans les landes tourbeuses d'Angleterre, les pinèdes du sud-ouest Français, les garrigues méditerranéennes ou aux Açores nous réservent sans doute bien d'autres surprises.

VII. Bibliographie

- Aebischer, N. J., Marcström, V., Kenward, R. E. & Karlbom, M. 1993a.** Survival and habitat utilisation: a case for compositional analysis. *in* Marked individuals in the study of bird population, *édité par* Lebreton, J.-D. & North, P. M., Birkhäuser Verlag Basel, Switzerland: 343-353.
- Aebischer, N. J., Robertson, P. A. & Kenward, R. E. 1993b.** Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, 74: 1313-1325.
- Aebischer, N. J. 1997.** Impact of hunting on the population dynamics of wild birds. *Game Wildl. Sci.*, 14: 183-200.
- Aebischer, N. J., Evans, A. D., Grice, P. V. & Vickery, J. A. 2000.** *Ecology and Conservation of Lowland Farmland Birds*. British Ornithologists' Union, Hertfordshire, UK.
- Aitchison, J. 1986.** *The statistical analysis of compositional data*. Chapman & Hall, London, UK.
- Alldredge, J. R. & Ratti, J. T. 1986.** Comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *J. Wildl. Manag.*, 50: 157-165.
- Alldredge, J. R. & Ratti, J. T. 1992.** Further comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *J. Wildl. Manag.*, 56: 1-9.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Bautista, L. M. & Munoz-Pulido, R. 1995.** Patch use in cranes: a field test of optimal foraging predictions. *Anim. Behav.*, 49: 1367-1379.
- Andersen, R., Duncan, P. & Linnel, J. D. C. 1998.** *The European Roe Deer: The biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- Anderson, D. R. & Burnham, K. P. 1999.** General strategies for the analysis of ringing data. *Bird Study*, 46: 261-270.
- Arnold, G. W. 1983.** The influence of ditch and hedgerows, and area of woodland and garden on bird numbers on farmland. *J. Appl. Ecol.*, 20: 731-750.
- Arroyo, B. E. & Bretagnolle, V. 1999.** Field identification of individual Little Bustard *Tetrax tetrax* males using plumage patterns. *Ardeola*, 46: 53-60.
- Aschoff, J. & Pohl, H. 1970.** Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *J. Ornithol.*, 111: 38-47.
- Aschoff, J. 1981.** Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. *Comp. Biochem. Physiol.*, 69 A: 611-619.
- Baker, A. J., Piersma, T. & Greenslade, A. D. 1999.** Molecular vs. phenotypic sexing in Red knots. *Condor*, 101: 887-893.
- Baker, G. H. 1998.** The ecology, management and benefits of earthworms in agricultural soils, with particular reference to southern Australia. *in* Earthworm Ecology, *édité par* Edwards, C. A., Soil and Water conservation Society, CRC press LLC, Boca Raton, Florida, USA: 389.

- Bakken, G. S., Buttemer, W. A., Dawson, W. R. & Gates, D. M. 1981.** Heated taxidermic mounts: a means of measuring the standard operative temperature affecting small animals. *Ecology*, 62: 311-318.
- Bakken, G. S. 1990.** Estimating the effect of wind on avian metabolic rate with standard operative temperature. *Auk*, 107: 587-594.
- Barnes, B. T. & Ellis, F. B. 1979.** Effects of different methods of cultivation and direct drilling, and disposal of straw residues, on populations of earthworms. *J. Soil Sci.*, 30: 669-679.
- Bech, C. & Nicol, S. C. 1999.** Thermoregulation and ventilation in the tawny frogmouth, *Podargus strigoides*: a low-metabolic avian species. *Australian Journal of Zoology*, 47: 143-153.
- Bednekoff, P. A., Biebach, H. & Krebs, J. 1994.** Great Tit fat reserves under unpredictable temperatures. *J. Avian Biol.*, 25: 156-160.
- Bednekoff, P. A. & Houston, A. I. 1994.** Optimizing fat reserves over the entire winter: a dynamic model. *Oikos*, 71: 408-415.
- Bengtson, S.-A., Nilsson, A., Nordström, S. & Rundgreen, S. 1976.** Effect of birds predation on lumbricid populations. *Oikos*, 27: 9-12.
- Bennett, P. M. & Harvey, P. H. 1987.** Active and resting metabolism in birds: allometry, phylogeny and ecology. *J. Zool. Lond.*, 213: 327-363.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1991.** Territory infidelity in the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. *J. Anim. Ecol.*, 60: 857-871.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. 2003.** Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *TREE*, 18: 182-188.
- Berdeen, J. B. & Krementz, D. G. 1998.** The use of fields at night by wintering American woodcock. *J. Wildl. Manag.*, 62: 939-947.
- Berger, F. & Marchandeu, S. 2003.** Les banquettes de haies: des sites privilégiés pour la nidification de la perdrix rouge. *Faune Sauvage*, 258: 55-59.
- Bernard, J.-L., Granval, P. & Pasquet, G. 1998.** Les bords de champs cultivés: pour une approche cohérente des attentes cynégétiques, agronomiques et environnementales. *Courrier de l'environnement de l'INRA*, 34: 21-32.
- Berthold, P. 1993.** *Bird migration - A general survey*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Bevan, R. M., Speakman, J. R. & Butler, P. J. 1995.** Daily energy expenditure of tufted ducks: a comparison between indirect calorimetry, doubly labelled water and heart rate. *Func. Ecol.*, 9: 40-47.
- Biebach, H. 1996.** Energetics of winter and migratory fattening. in Avian energetics and nutritional ecology, *édité par* Carey, C., Chapman & Hall, New York: 280-323.
- Binet, F. 1993.** *Dynamique des peuplements et fonctions des lombriciens en sols cultivés tempérés*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Black, J. M., Carbone, C., Owen, M. & Wells, R. 1992.** Foraging dynamics in goose flocks: the cost of living on the edge. *Anim. Behav.*, 44: 41-50.
- Blem, C. R. 1990.** Avian energy storage. *Curr. Ornithol.*, 7: 59-113.

- Bobek, S., Jastrzebski, M. & Pietras, M. 1977.** Age-related changes in oxygen consumption and plasma thyroid hormone concentration in the young chicken. *General and Comparative Endocrinology*, 31: 169-174.
- Boos, M. 2000.** *Modification des réserves énergétiques corporelles du canard colvert (Anas platyrhynchos) et de la bécasse des bois (Scolopax rusticola) au cours de leur hivernage : aspects fonctionnels liés à la biologie de ces espèces et aux conditions du milieu.* Thèse de doctorat, Université Louis Pasteur, Strasbourg, France.
- Bouché, M. B. & Alliaga, R. 1986.** Contre une dégradation physique et chimique des sols et pour leur optimisation économique, l'échantillonnage des lombriciens : une urgente nécessité. *La Défense des végétaux*, 242: 30-36.
- Boutin, J.-M., Delorme, D. & Van Laere, G. 1990.** Matériel utilisé pour le marquage des chevreuils (*Capreolus capreolus*) sur les réserves de Chizé et de Trois Fontaines. *Actes du symposium sur les techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages*, Mèzes, France, Office National de la Chasse et Ministère chargé de l'Environnement: 225-229.
- Boyce, M. S. & McDonald, L. L. 1999.** Relating populations to habitats using resource selection functions. *TREE*, 14: 268-272.
- Bro, E., Clobert, J. & Reitz, F. 1999.** Effects of radiotransmitters on survival and reproductive success of gray partridge. *J. Wildl. Manag.*, 63: 1044-1051.
- Brooke, M. de L. 1979.** Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *J. Anim. Ecol.*, 48: 21-32.
- Brown, J. L. 1969.** The buffer effect and productivity in tit populations. *Am. Nat.*, 103: 347-354.
- Bruinzeel, L. W. & Piersma, T. 1998.** Cost reduction in the cold: heat generated by terrestrial locomotion partly substitutes for thermoregulation costs in Knot *Calidris canutus*. *Ibis*, 140: 323-328.
- Bruinzeel, L. W., Piersma, T. & Kersten, M. 1999.** Low costs of terrestrial locomotion in waders. *Ardea*, 87: 199-205.
- Brun, J. J., Cluzeau, D., Trehen, P. & Bouché, M. B. 1987.** Biostimulation: perspectives et limites de l'amélioration biologique des sols par stimulation et introduction d'espèces lombriciennes. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 34: 685-701.
- Burger, M. F. & Denver, R. J. 2002.** Plasma thyroid hormone concentrations in a wintering passerine bird: their relationship to geographic variation, environmental factors, metabolic rate, and body fat. *Physiol. Bioch. Zool.*, 75: 187-199.
- Calder, W. A. & King, J. R. 1974.** Thermal and caloric relations of birds. *in* Avian Biology, *édité par* Farner, D. S. & King, J. R., Academic Press, New York: 259-413.
- Calder, W.A. & Dawson, T. J. 1978.** Resting metabolic rates of ratite birds: the kiwis and the emu. *Comp. Biochem. Physiol.*, 60A: 479-481.
- Caldow, R. W. G., Goss-Custard, J. D., Stillman, R. A., Durell, S. E. A. le V. dit, Swin-fen, R. & Bregnballe, T. 1999.** Individual variation in competitive ability of interference prone foragers: the relative importance of foraging efficiency and susceptibility to interference. *J. Anim. Ecol.*, 68: 869-878.
- Caraco, T., Martindale, S. & Whitham, T. S. 1980.** An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Anim. Behav.*, 28: 820-830.

- Caraco, T. 1981.** Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 8: 820-830.
- Caraco, T., Blanckenhorn, W. U., Gregory, G. M., Newman, J. A., Recer, G. M. & Zwicker, S. M. 1990.** Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Anim. Behav.*, 39: 338-345.
- Carey, C. 1996.** *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall, New York.
- Caro, T. 1998.** *Behavioral ecology and conservation biology*. Oxford University Press, New York.
- Cartar, R. V. & Morrison, R. I. G. 1997.** Estimating metabolic costs for homeotherms from weather data and morphology: an example using calidrine sandpipers. *Can. J. Zool.*, 75: 94-101.
- Castro, G. 1987.** High basal metabolic rate in Sanderlings (*Calidris alba*). *Wilson Bull.*, 99: 267-268.
- Castro, G., Stoyan, N. & Myers, J. P. 1989.** Assimilation efficiency in birds: a function of taxon or food type? *Comp. Biochem. Physiol.*, 92A: 271-278.
- Castro, G., Myers, J. P. & Ricklefs, R. E. 1992.** Ecology and energetics of Sanderlings migrating to four latitudes. *Ecology*, 73: 833-844.
- Chamberlain, D. E., Wilson, A. M., Browne, S. J. & Vickery, J. A. 1999.** Effects of habitat types and management on the abundance of skylarks in the breeding season. *J. Appl. Ecol.*, 36: 856-870.
- Charnov, E. L. 1976.** Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, 9: 129-136.
- Chastel, O., Lacroix, A. & Kersten, M. in press.** Pre-breeding energy requirements: thyroid hormone, metabolism and the timing of reproduction in House Sparrows. *J. Avian Biol.*
- Clark, C. W. 1993.** Dynamic models of behavior: an extension of Life History theory. *TREE*, 8: 205-209.
- Clausager, I. 1973.** Age and sex determination of the woodcock (*Scolopax rusticola*). *Danish Review of Game Biology*, 8: 1-18.
- Colombet, M., Couka, A., Dutour, M., Pédrón, M. & Zeller, A. 1996.** *La Bretagne à travers bois*. Centre Régional de la Propriété Forestière de Bretagne, Rennes, France.
- Compton, B. W., Rhymer, J. M. & McCollough, M. 2002.** Habitat selection by wood turtles (*Clemmys insculpta*): an application of paired logistic regression. *Ecology*, 83: 833-843.
- Connors, J. I. & Doerr, P. D. 1982.** Woodcock use of agricultural fields in coastal North Carolina. in *Woodcock Ecology and Management*, édité par Dwyer, T. J. & Storm, G. L., U. S. Fish and Wildlife Service: 139-147.
- Cotton, D. C. F. & Curry, J. P. 1980.** The effect of cattle and pig slurry fertilizers on earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in grassland managed for silage production. *Pedobiologia*, 20: 181-188.
- Cox, R. R. & Afton, A. D. 1997.** Use of habitat by female Northern pintails wintering in Southwestern Louisiana. *J. Wildl. Manag.*, 61: 435-443.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. 1982.** *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Oxford University Press, Oxford.

- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. 1983a.** *Scolopax rusticola* Woodcock. in Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, *édité par* Cramp, S. & Simmons, K. E. L., Oxford University Press, Oxford: 444-457.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. 1983b.** *Burhinus oedecnemus* Stone-Curlew. in Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, *édité par* Cramp, S. & Simmons, K. E. L., Oxford University Press, Oxford: 67-80.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. 1983c.** *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Oxford University Press, Oxford.
- Cresswell, W. 1998.** Relative competitive ability changes with competitor density: evidence from feeding blackbirds. *Anim. Behav.*, 56: 1367-1373.
- Cresswell, W. 2003.** Testing the mass-dependent predation hypothesis: in European blackbirds poor foragers have higher overwinter body reserves. *Anim. Behav.*, 65: 1035-1044.
- Cresswell, W., Quinn, J. L., Whittingham, M. J. & Butler, S. 2003.** Good foragers can also be good at detecting predators. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270: 1069-1076.
- Curry, J. P. 1998.** Factors affecting earthworm abundance in soils. in Earthworm Ecology, *édité par* Edwards, C. A., Soil and Water conservation Society, CRC press LLC, Boca Raton, Florida, USA: 389.
- Cuthill, I. C. & Houston, A. I. 1997.** Managing time and Energy. in Behavioural ecology - An evolutionary approach, *édité par* Krebs, J. R. & Davies, N. B., Blackwell Science, Oxford: 97-120.
- Cuthill, I. C., Maddocks, S. A., Weall, C. V. & Jones, E. K. M. 2000.** Body mass regulation in response to changes in feeding predictability and overnight energy expenditure. *Behav. Ecol.*, 11: 189-195.
- Daan, S., Masman, D. & Groenewold, A. 1990.** Avian metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature. *Am. J. Physiol.*, 259: R333-R340.
- Dawson, W. R. & O'Connor, T. P. 1996.** Energetic features of avian thermoregulatory responses. in Avian energetics and nutritional ecology, *édité par* Carey, C., Chapman & Hall, New York: 85-124.
- Dickson, B. G. & Beir, P. 2002.** Home-range and habitat selection by adult cougars in Southern California. *J. Wildl. Manag.*, 66: 1235-1245.
- Drent, R. H. & Daan, S. 1980.** The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225-252.
- Edwards, C. A. 1983.** Earthworm ecology in cultivated soils. in Earthworm Ecology from Darwin to Vermiculture, *édité par* Satchell, J. E., Chapman & Hall, London: 123-137.
- Edwards, C. A. 1998.** *Earthworm Ecology*. Soil and Water conservation Society, CRC press LLC, Boca Raton, Florida, USA.
- Ekman, J. B. & Hake, M. K. 1990.** Monitoring starvation risk: adjustments of body reserves in Greenfinches (*Carduelis chloris* L.) during periods of unpredictable foraging success. *Behav. Ecol.*, 1: 62-67.
- Ekman, J. B. & Lilliendahl, K. 1993.** Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. *Behav. Ecol.*, 4: 232-238.
- Ens, B. J. & Goss-Custard, J. D. 1984.** Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe estuary. *J. Anim. Ecol.*, 53: 217-231.

- Ens, B. J., Kersten, M., Brenninkmeijer, A. & Hulscher, J. B. 1992.** Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *J. Anim. Ecol.*, 61: 703-715.
- Estopey, F. 2001a.** Le déclin de la population de Bécasse des bois *Scolopax rusticola* du Jorat (Vaud, Suisse). *Nos Oiseaux*, 48: 83-93.
- Estopey, F. 2001b.** Suivi démographique des populations nicheuses de Bécasse des bois *Scolopax rusticola* en Suisse Occidentale de 1989 à 2000. *Nos Oiseaux*, 48: 105-112.
- Exo, K.-M., Eggers, U., Laschefski-Sievers, R. & Scheiffarth, G. 1992.** Monitoring activity patterns using a micro-computer-controlled radiotelemetry system, tested for waders (Charadrii) as an example. *in* Wildlife telemetry. Remote monitoring and tracking of animals, *édité par* Priede, I. G. & Swift, S. M., Ellis Horwood, Chichester: 79-87.
- Fadat, C. 1987.** Utilisation des tableaux de Bécasses (*Scolopax rusticola*) pour la gestion cynégétique de leurs populations. *Gibier Faune Sauvage*, 4: 209-239.
- Fadat, C. 1991.** Bécasse des bois. *in* Atlas des Oiseaux de France en hiver, *édité par* Yeatman-Berthelot, L., Société Ornithologique de France, Paris: 575 pp.
- Fadat, C. 1993.** Survival of Eurasian Woodcocks estimated from the age ratio of specimens in hunting bags at wintering sites. *8th American Woodcock Symposium*, U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Report 16: 134.
- Fadat, C. 1994.** *La Bécasse des bois*. Brochure technique de l'Office National de la Chasse, Paris.
- Fadat, C. 1995.** *La Bécasse des bois en hiver. Ecologie, Chasse, Gestion*. Maury presse, Clermont-l'Hérault, France.
- Fadat, C. 1999.** Bécasse des bois *Scolopax rusticola*. *in* Oiseaux menacés et à surveiller en France, *édité par* Rocamora, G. & Yeatman-Berthelot, D., Société d'Etudes Ornithologiques de France / Ligue pour la Protection des Oiseaux, Paris, France: 350-351.
- Fedak, M. A., Pinshow, B. & Schmidt-Nielsen, K. 1974.** Energy cost in bipedal running. *Am. J. Physiol.*, 227: 1038-1044.
- Ferrand, Y. & Gossmann, F. 1988.** Répartition spatiale des Bécasses des bois sur leurs habitats nocturnes en Bretagne. *3ème Symposium Européen sur la Bécasse et la Bécassine*, Paris 14-16 Octobre 1986: 53-59.
- Ferrand, Y. 1989.** *Contribution à l'étude du comportement du mâle de bécasse des bois, Scolopax rusticola, en période de reproduction. Méthode de dénombrement*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier, Montpellier, France.
- Ferrand, Y. 1993.** A census method for roding Eurasian woodcock in France. *8th American Woodcock Symposium*, U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Report 16: 19-25.
- Ferrand, Y. 1995.** Bécasse des bois *Scolopax rusticola*. *in* Nouvel atlas des Oiseaux nicheurs de France, *édité par* Yeatmann-Berthelot, L., S.E.O.F., Paris.
- Ferrand, Y. & Gossmann, F. 1995.** *La Bécasse des bois*. Hatier, Paris.
- Ferrand, Y. & Gossmann, F. 2000a.** Trend of the breeding Woodcock in France from 1992 to 1997. *Fifth European Woodcock and Snipe Workshop*, Czempin, Poland: 34-36.
- Ferrand, Y. & Gossmann, F. 2000b.** La bécasse des bois - Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir saison 1998-1999. *Faune Sauvage*, 251: 96-105.

- Ferrand, Y. & Gossmann, F. 2001.** Elements for a Woodcock (*Scolopax rusticola*) management plan. *Game Wildl. Sci.*, 18: 115-139.
- Franco, A. M. A., Brito, J. C. & Almeida, J. 2000.** Modelling habitat selection of Common Cranes *Grus grus* wintering in Portugal using multiple logistic regression. *Ibis*, 142: 351-358.
- Fretwell, S. D. & Lucas, H. L. 1970.** On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, 19: 16-36.
- Frontier, S. & Pichod-Viale, D. 1993.** *Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris.
- Fuller, R. J. & Peterken, G. F. 1995.** Woodland and scrub. *in* Managing habitats for conservation, *édité par* Sutherland, W. J. & Hill, D. A., Cambridge University Press, Cambridge, UK: 327-361.
- Garshelis, D. L. 2000.** Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection and importance. *in* Research techniques in animal ecology - controversies and consequences, *édité par* Boitani, L. & Fuller, T. K., Columbia University Press, New York: 111-164.
- Gavrilov, V. M. & Dolnik, V. R. 1985.** Basal metabolic rate, thermoregulation and existence energy in birds: world data. *Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici*, Moscow, Academy of Sciences of the USSR: 412-466.
- Gerard, B. M. & Hayes, K. M. 1979.** The effects on earthworms of ploughing, tined cultivation, direct drilling and nitrogen on barley monoculture system. *J. Agr. Sci.*, 93: 147-155.
- Gill, J. A. & Sutherland, W. J. 2000.** Predicting the consequences of human disturbance from behavioural decisions. *in* Behaviour and Conservation, *édité par* Gosling, L. M. & Sutherland, W. J., Cambridge University Press, Cambridge, UK: 51-64.
- Gill, J. A., Sutherland, W. J. & Norris, K. 2001.** Depletion models can predict shorebird distribution at different spatial scales. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 268: 369-376.
- Godfrey, J. D. & Bryant, D. M. 2000.** State-dependent behaviour and energy expenditure: an experimental study of European robins on winter territories. *J. Anim. Ecol*, 69: 301-313.
- Gosler, A. G., Greenwood, J. J. D. & Perrins, C. 1995.** Predation risk and the cost of being fat. *Nature*, 377: 621-623.
- Gosler, A. G. 1996.** Environmental and social determinants of winter fat storage in the great tit *Parus major*. *J. Anim. Ecol*, 65: 1-17.
- Gosler, A. G. 2002.** Strategy and constraint in the winter fattening response to temperature in the great tit *Parus major*. *J. Anim. Ecol*, 71: 771-779.
- Gosling, L. M. & Sutherland, W. J. 2000.** *Behaviour and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goss-Custard, J. D. 1977.** The ecology of the Wash. III Density-related behaviour and the possible effects of the loss of feeding grounds on wading birds (Charadrii). *J. Appl. Ecol.*, 14: 721-739.
- Goss-Custard, J. D. 1980.** Competition for food and interference amongst waders. *Ardea*, 68: 31-52.
- Goss-Custard, J. D., Caldow, R. W. G., Clarke, R. T., Durell, S. E. A. le V. dit, Urfi, J. & West, A. D. 1994.** Consequences of habitat loss and change to populations of wintering

- migratory birds: predicting the local and global effects from studies of individuals. *Ibis*, 137: S56-S66.
- Goss-Custard, J. D., Caldow, R. W. G., Clarke, R. T., Durell, S. E. A. le V. dit & Sutherland, W. J. 1995a.** Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour. I. Empirical game theory distribution model of oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. *J. Anim. Ecol.*, 64: 265-276.
- Goss-Custard, J. D., Caldow, R. W. G., Clarke, R. T. & West, A. D. 1995b.** Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour. II. Model tests and population parameters. *J. Anim. Ecol.*, 64: 277-289.
- Goss-Custard, J. D., Clarke, R. T., Briggs, K. B., Ens, G. J., Exo, K.-M., Smit, C., Beintema, A. J., Caldow, R. W. G., Catt, D. C., Clark, N. A., Durell, S. E. A. le V. dit, Harris, M. P., Hulscher, J. B., Meininger, P. L., Picozzi, N., Prys-Jones, R., Safriel, U. N. & West, A. D. 1995c.** Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird. I. Estimating model parameters. *J. Appl. Ecol.*, 32: 320-336.
- Goss-Custard, J. D., Clarke, R. T., Durell, S. E. A. le V. dit, Caldow, R. W. G. & Ens, G. J. 1995d.** Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird. II. Model predictions. *J. Appl. Ecol.*, 32: 337-351.
- Goss-Custard, J. D. 1996.** *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Goss-Custard, J. D., West, A. D. & Sutherland, W. J. 1996.** Where to feed. in *The Oystercatcher: from individual to populations*, *édité par* Goss-Custard, J. D., Oxford University Press, Oxford: 105-132.
- Goss-Custard, J. D. & Sutherland, W. J. 1997.** Individual behaviour, populations and conservation. in *Behavioural Ecology - An Evolutionary Approach*, *édité par* Krebs, J. R. & Davies, N. B., Blackwell Science, Oxford: 373-395.
- Goss-Custard, J. D., West, A. D., Stillman, R. A., Durell, S. E. A. le V. dit, Caldow, R. W. G., McGrorty, S. & Nagarajan, R. 2001.** Density-dependent starvation in a vertebrate without significant depletion. *J. Anim. Ecol.*, 70: 955-965.
- Goss-Custard, J. D., Stillman, R. A., West, A. D., Caldow, R. W. G. & McGrorty, S. 2002.** Carrying capacity in overwintering migratory birds. *Biol. Conserv.*, 105: 27-41.
- Gossmann, F., Ferrand, Y., Loidon, Y. & Sardet, G. 1988.** Méthodes et résultats de baguages des Bécasses des bois (*Scolopax rusticola*) en Bretagne. *3ème Symposium Européen sur la Bécasse et la Bécassine*, Paris, 14-16 octobre 1986: 34-41.
- Gossmann, F., Ferrand, Y. & Bastat, C. 1994.** Mortalité hivernale des bécasses des bois en France d'après les reprises de bagues. *IWRB Publication*, 31: 8-14.
- Gossmann, F. & Ferrand, Y. 2000.** Impact of the 1996/1997 cold spell on Woodcock in France based on ring recoveries. *Fifth European Woodcock and Snipe Workshop*, Czempin, Poland: 37-39.
- Gossmann, F., Ferrand, Y., Fokin, S. & Iljinsky, I. V. 2000.** Ringing of Woodcock (*Scolopax rusticola*) in Russia from 1991 to 1997. *Fifth European Woodcock and Snipe Workshop*, Czempin, Poland: 10-14.
- Granval, P. 1987.** Régime alimentaire diurne de la Bécasse des bois (*Scolopax rusticola*) en hivernage: approche quantitative. *Gibier Faune Sauvage*, 4: 125-147.

- Granval, P. 1988a.** Variations du régime alimentaire diurne de la Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) en hivernage. *3ème symposium européen sur la Bécasse et la Bécassine*, Paris, 14-16 octobre 1986: 67-77.
- Granval, P. 1988b.** *Approche écologique de la gestion de l'espace rural : des besoins de la Bécasse (Scolopax rusticola L.) à la qualité des milieux*. Thèse de doctorat, Université de Rennes I, Rennes, France.
- Granval, P. & Aliaga, R. 1988.** Analyse critique des connaissances sur les prédateurs de lombriciens. *Gibier Faune Sauvage*, 5: 71-94.
- Granval, P. & Muys, B. 1992.** Management of forest soils and earthworms to improve woodcock (*Scolopax sp*) habitats: a literature survey. *Gibier Faune Sauvage*, 9: 243-256.
- Granval, P. & Bouché, M. B. 1993.** Importance of meadows for wintering Eurasian woodcock in the west of France. *8th American Woodcock Symposium*, U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Report 16: 135.
- Granval, P., Leconte, D. & Bouche, M. B. 2001.** Adapter la technique de semis des prairies pour maintenir de fortes biomasses de lombriciens dans des sols normands hydromorphes. *Fourrages*, 165: 71-88.
- Green, R. E., Osborne, P. E. & Sears, E. J. 1994.** The distribution of passerine birds in hedgerows during the breeding season in relation to characteristics of the hedgerow and adjacent farmland. *J. Appl. Ecol.*, 31: 677-692.
- Guilbert, G., McGregor, P. K. & Tyler, G. 1994.** Vocal individuality as a census tool: practical considerations illustrated by a study of two rare species. *J. Field Ornithol.*, 65: 335-348.
- Guillemain, M., Fritz, H. & Duncan, P. 2002.** The importance of protected areas as nocturnal feeding grounds for dabbling ducks wintering in western France. *Biol. Conserv.*, 103: 183-198.
- Guinet, C. 1988.** Historique de la présence d'orques autour de l'Ile de la Possession, archipel Crozet: photo-identification 1964-1986. *Mammalia*, 52: 285-289.
- Hammond, K. A. & Diamond, J. 1997.** Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature*, 386: 457-482.
- Harris, S. & Woollard, T. 1990.** The dispersal of mammals in agricultural habitats in Britain. in *Species Dispersal in Agricultural Habitats*, édité par Bunce, R. G. H. & Howard, D. C., Belhaven Press: 159-188.
- Heath, M., Borggreve, C. & Peet, N. 2000.** *European bird populations: estimates and trends*. Birdlife International, Cambridge, UK.
- Henderson, I. G. & Evans, A. D. 2000.** Responses of farmland birds to set-aside and its management. in *Ecology and Conservation of Lowland Farmland Birds*, édité par Aebischer, N. J., Evans, A. D., Grice, P. V. & Vickery, J. A., British Ornithologists' Union, Hertfordshire, UK.
- Hilton, G. M., Ruxton, G. D. & Cresswell, W. 1999.** Choice of foraging area with respect to predation risk in redshanks: the effects of weather and predator activity. *Oikos*, 87: 295-302.
- Hinsley, S. A. & Bellamy, P. E. 2000.** The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: a review. *J. Environ. Manag.*, 60: 33-49.

- Hirons, G. & Bickford-Smith, P. 1983.** The diet and behaviour of Eurasian woodcock wintering in Cornwall. *2nd European Woodcock and Snipe Workshop*, Fordingbridge, UK, International Waterfowl Research Bureau: 11-17.
- Hirons, G. & Johnson, T. H. 1987.** A quantitative analysis of habitat preferences of Woodcock *Scolopax rusticola* in the breeding season. *Ibis*, 129: 371-381.
- Hirons, G. J. M., Goldsmith, B. & Thomas, G. 1995.** Site management planning. *in* Managing habitats for conservation, *édité par* Sutherland, W. J. & Hill, D. A., Cambridge University Press, Cambridge, UK: 22-41.
- Hitchcock, C. L. & Gratto-Trevor, C. 1997.** Diagnosing a shorebird local population decline with a stage-structured population model. *Ecology*, 78: 522-534.
- Holland, J. & Fahrig, L. 2000.** Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 78: 115-122.
- Holling, C. S. 1959.** Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entom.*, 91: 385-398.
- Hoodless, A. N. & Coulson, J. C. 1994.** Survival rates and movements of British and Continental Woodcocks *Scolopax rusticola* in the British Isles. *Bird Study*, 41: 48-60.
- Hoodless, A. N. & Coulson, J. C. 1998.** Breeding biology of the Woodcock *Scolopax rusticola* in Britain. *Bird Study*, 45: 195-204.
- Hoodless, A. N. 2002.** Eurasian woodcock *Scolopax rusticola*. *in* The Migration Atlas: movements of the birds of Britain and Ireland, *édité par* Wernham, C. V., Toms, M. P., Marchant, J. H., Clarck, J. A., Siriwardena, G. M. & Baillie, S. R., T. & A. D. Poyser, London: 319-322.
- Hooze, P. N., Eichenlaub, W. & Solomon, E. 1999.** *The animal movement program, version 2.0*. USGS, Alaska Biological Science Center, Anchorage, USA.
- House, G. J. & Parmelee, W. 1985.** Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems. *Soil Tillage Research*, 5: 351-360.
- Houston, A. I. & McNamara, J. M. 1988.** The ideal free distribution when competitive abilities differ: an approach based on statistical mechanics. *Anim. Behav.*, 36: 166-174.
- Houston, A. I. & McNamara, J. H. 1993.** A theoretical investigation of fat reserves and mortality levels of small birds in winter. *Ornis Scand.*, 24: 205-219.
- Houston, A. I. & McNamara, J. M. 1999.** *Models of adaptive behaviour - an approach based on state*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hudgins, J. E., Storm, G. L. & Wakeley, J. S. 1985.** Local movements and diurnal-habitat selection by male American Woodcock in Pennsylvania. *J. Wildl. Manag.*, 49: 614-619.
- Huhta, V. 1979.** Effects of liming and deciduous litter on earthworms *Lumbricidae* populations of a spruce forest, with an inoculation experiment on *Allolobophora caliginosa*. *Pedobiologia*, 19: 340-345.
- Hume, R. A. 1996.** Family Burhinidae. *in* Handbook of the Birds of the World, *édité par* del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J., Lynx edicions, Barcelona: 348-363.
- Hurlbert, S. H. 1984.** Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.*, 54: 187-211.
- Hurly, T. A. 1992.** Energetic reserves of marsh tits (*Parus palustris*): food and fat storage in response to variable food supply. *Behavioural Ecology*, 3: 181-188.

- Iljinsky, I. V., Fetisov, S. A., Ptschelinzev, V. G., Verevkin, M. V., Golovan, V. I., Chistyakov, D. V. & Gossmann, F. 2000.** First results of Woodcock (*Scolopax rusticola*) ringing in the north-west regions of Russia. *Fifth European Woodcock and Snipe Workshop*, Czempin, Poland: 15-18.
- Imbert, G. 1988.** Distribution spatio-temporelle des Bécasses (*Scolopax rusticola*) dans leur habitat diurne, en forêt domaniale de Boulogne-sur-mer (Pas-de-Calais) France. *3ème Symposium Européen sur la Bécasse et la Bécassine*, Paris 14-16 Octobre 1986: 53-59.
- Jabiol, B., Brêthes, A., Ponge, J.-F., Toutain, F. & Brun, J.-J. 1995.** *L'humus sous toutes ses formes*. ENGREF, Nancy.
- James, S. W. 1992.** Localized dynamics of earthworm populations in relation to bison dung in North American tallgrass prairie. *Soil Biol. Biochem.*, 24: 1471-1476.
- Jenni-Eiermann, S., Jenni, L. & Piersma, T. 2002.** Temporal uncoupling of thyroid hormones in Red Knots: T3 peaks in cold weather, T4 during moult. *J. Ornithol.*, 143: 331-340.
- Johnson, D. H. 1980.** The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61: 65-71.
- Jolivet, C. 1999.** Outarde canepetière *Tetrax tetrax*. in Oiseaux menacés et à surveiller en France, *édité par* Rocamora, G. & Yeatman-Berthelot, D., Société d'Etudes Ornithologiques de France / Ligue pour la Protection des Oiseaux, Paris, France: 70-71.
- Jolly, F. 1999.** Enquête biotopes diurnes. *La Mordorée*, 209: 29-34.
- Jones, J. 2001.** Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk*, 188: 557-562.
- Jonsson, L. 1994.** *Les oiseaux d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient*. Nathan, Paris, France.
- Judas, M. 1989.** Predator-pressure on earthworms : field experiment in a beechwood. *Pedobiologia*, 33: 339 - 354.
- Judas, M., Schauermaun, J. & Meiwes, K. J. 1997.** The inoculation of *Lumbricus terrestris* L. in an acidic spruce forest after liming and its influence on soil properties. *Soil Biol. Biochem.*, 29: 677-679.
- Julliard, R. & Jiguet, F. 2002.** Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alauda*, 70: 137-147.
- Kendeigh, S. C., Dol'nik, V. R. & Gavrillov, V. M. 1977.** Avian energetics. in Granivorous birds in ecosystems, *édité par* Pinowski, J. & Kendeigh, S. C., Cambridge University Press, Cambridge: 127-204.
- Kenward, R. E. 1987.** *Wildlife radio tracking*. Academic press, London.
- Kenward, R. E. 2001.** *A manual for wildlife radio tagging*. Academic Press, London.
- Kersten, M. & Piersma, T. 1987.** High levels of energy expenditure in shorebirds; metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 75: 175-187.
- Kersten, M. 1996.** Time and energy budgets of Oystercatchers occupying territories of different quality. *Ardea*, 84.
- Kersten, M. & Visser, W. 1996a.** The rate of food processing in the Oystercatcher: food intake and energy expenditure constrained by a digestive bottleneck. *Func. Ecol.*, 10: 440-448.

- Kersten, M. & Visser, W. 1996b.** Food intake of Oystercatchers by day and by night measured with an electronic balance. *Ardea*, 84.
- Kersten, M. 1997.** *Living leisurely should last longer - Energetic aspects of reproduction in the Oystercatcher*. PhD thesis, University of Groningen, Haren, The Netherlands.
- Kersten, M., Bruinzeel, L. W., Wiersma, P. & Piersma, T. 1998.** Reduced basal metabolic rate of migratory waders wintering in coastal africa. *Ardea*, 86: 71-80.
- Kiessling, K. H. 1977.** Muscle structure and function in the goose, quail, pheasant, guinea hen and chicken. *Comp. Biochem. Physiol.*, 57B: 287-292.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1997a.** *Behavioural Ecology - An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1997b.** The evolution of Behavioural ecology. in *Behavioural Ecology - An Evolutionary Approach*, édité par Krebs, J. R. & Davies, N. B., Blackwell Science, Oxford, UK: 3-12.
- Krementz, D. G. & Pendleton, G. W. 1994.** Diurnal habitat use of American woodcock wintering along the Atlantic coast. *Can. J. Zool.*, 72: 1945-1950.
- Krementz, D. G., Seginak, J. T., Smith, D. R. & Pendleton, G. W. 1994.** Survival rates of American Woodcock wintering along the Atlantic coast. *J. Wildl. Manag.*, 58: 147-155.
- Krementz, D. G., Seginak, J. T. & Pendleton, G. W. 1995.** Habitat use at night by wintering American woodcock in coastal Georgia and Virginia. *Wilson Bull.*, 107: 686-697.
- Krementz, D. G. & Berdeen, J. B. 1997.** Survival rates of American Woodcock wintering in the Georgia piedmont. *J. Wildl. Manag.*, 61: 1328-1332.
- Krementz, D. G. & Jackson, J. J. 1999.** *Woodcock in the Southeast: natural history and management for landowners*. The University of Georgia, College of Agricultural and Environmental Sciences - Cooperative Extension Service, Athens, Georgia, USA.
- Krementz, D. G., Hines, J. E. & Luukkonen, D. R. 2003.** Survival and recovery rates of American Woodcock banded in Michigan. *J. Wildl. Manag.*, 67: 398-407.
- Kvist, A. & Lindström, A. 2001.** Basal metabolic rate in migratory waders: intra-individual, intraspecific and seasonal variation. *Func. Ecol.*, 15: 465-473.
- Lagerlöf, J., Goffre, B. & Vincent, C. 2002.** The importance of field boundaries for earthworms (Lumbricidae) in the Swedish agricultural landscape. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 89: 91-103.
- Lambeck, R. H. D., Goss-Custard, J. D. & Triplet, P. 1996.** Oystercatchers and man in the coastal zone. in *The Oystercatcher: from individuals to populations*, édité par Goss-Custard, J. D., Oxford University Press, Oxford: 289-326.
- Lasiewski, R. C. & Dawson, W. R. 1967.** A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69: 13-23.
- Lazarus, J. 1978.** Vigilance, flock size and domain of danger size in the white-fronted goose. *Wildfowl*, 29: 855-865.
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. 1992.** Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.*, 61: 67-118.
- Lee, K. E. 1985.** *Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press Australia, Sydney, Australia.

- Legendre, S. & Clobert, J. 1995.** ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *J. Appl. Stat.*, 22: 817-834.
- Lessells, K. & Mateman, C. 1996.** Molecular sexing of birds. *Nature*, 383: 761-762.
- Lima, S. L. 1986.** Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology*, 67: 377-385.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990.** Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.*, 68: 619-640.
- Lima, S. L. & Bednekoff, P. A. 1999.** Back to the basics of antipredatory vigilance: can non-vigilant animals detect attack? *Anim. Behav.*, 58: 537-543.
- Lindström, A. 1997.** Basal metabolic rates of migrating waders in the Eurasian Arctic. *J. Avian Biol.*, 28: 87-92.
- Littel, R. C., Freund, R. J. & Spector, P. C. 1991.** *SAS System for Linear models, 3rd edition*. SAS Institute Inc., Cary, N. C.
- Ludwig, D. & Rowe, L. 1990.** Life-history strategies for energy gain and predator avoidance under time constraints. *Am. Nat.*, 135: 686-707.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. 1966.** On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, 100: 603-609.
- Manly, B. F., McDonald, L. L. & Thomas, D. L. 1993.** *Resource selection by animals - Statistical design and analysis for field studies*. Chapman & Hall, London.
- Masman, D., Gordijn, M., Daan, S. & Dijkstra, C. 1986.** Ecological energetics of the Kestrel: field estimates of energy intake throughout the year. *Ardea*, 74: 24-39.
- Mason, J. R. & Clarck, L. 2000.** The chemical senses in birds. in *Avian physiology, édité par Whittow, G. C.*, Academic Press, San Diego: 39-56.
- Maynard Smith, J. 1982.** *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McAuley, D. G., Longcore, J. R. & Sepik, G. F. 1993.** Techniques for research into woodcock: experiences and recommendations. *8th American Woodcock Symposium*, U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Report 16: 5-13.
- McCracken, D. I. & Foster, G. N. 1992.** *The effect of Ivermectin on the invertebrate fauna associated with cow dungs*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- McGowan, A., Cresswell, W. & Ruxton, G. D. 2002.** The effects of daily weather variation on foraging and responsiveness to disturbance in overwintering Red Knots *Calidris canutus*. *Ardea*, 90: 229-237.
- McGregor, P. & Peake, T. 1998.** the role of individual identification in conservation biology. in *Behavioral ecology and conservation biology, édité par Caro, T.*, Oxford University Press, Oxford: 31-55.
- McLean, S. A., Rumble, M. A., King, R. M. & Baker, W. L. 1998.** Evaluation of resource selection methods with different definitions of availability. *J. Wildl. Manag.*, 62: 793-801.
- McNab, B. K. & Bonaccorso, F. J. 1995.** The energetics of Australasian swifts, frogmouths, and nightjars. *Physiol. Zool.*, 68: 245-261.
- McNabb, F. M. A. 2000.** Thyroids. in *Avian Physiology, édité par Whittow, G. C.*, Academic Press, San Diego: 461-472.

- McNamara, J. M., Houston, A. I. & Krebs, J. R. 1990.** Why hoard ? The economics of food storing in tits, *Parus* spp. *Behav. Ecol.*, 1: 12-23.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I. 1994.** The effect of change in foraging options on intake rate and predation rate. *Am. Nat.*, 144: 978-1000.
- McNamara, J. M., Houston, A. I. & Lima, S. L. 1994.** Foraging routines of small birds in winter: a theoretical investigation. *J. Avian Biol.*, 25: 287-302.
- McVean, A. & Haddlesey, P. 1980.** Vigilance schedules among House sparrows *Passer domesticus*. *Ibis*, 122: 533-536.
- Mönkkönen, M. 1990.** Removal of territory holders causes influx of small-sized intruders in passerine bird communities in northern Finland. *Oikos*, 57: 281-288.
- Mulhauser, B. 2001.** Situation de la Bécasse des bois *Scolopax rusticola* en période de reproduction dans le Canton de Neuchâtel (Suisse). *Nos Oiseaux*, 48: 93-104.
- Muys, B., Lust, N. & Granval, P. 1992.** Effects of grassland afforestation with different tree species on earthworm communities, litter decomposition and nutrient status. *Proceedings of 4th International Symposium on earthworm ecology*, Avignon 1990, Soil Biology and Biochemistry: 1459-1466.
- Muys, B., Beckers, G., Nachtergale, L., Lust, N., Merckx, R. & Granval, P. in press.** Medium term (10 years) evaluation of a forest soil restoration trial combining tree species change, fertilisation and earthworm introduction. *Pedobiologia*.
- Nagy, K. 1987.** Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol. Monogr.*, 57: 111-128.
- Neu, C. W., Byers, C. R. & Peek, J. M. 1974.** A technique for analysis of utilisation-availability data. *J. Wildl. Manag.*, 38: 541-545.
- Newton, I. 1998.** *Population limitation in birds*. Academic Press, San Diego, USA.
- Niçaise, L. 1996.** *L'herbivore, facteur d'augmentation de la diversité biologique des milieux artificiels: l'exemple des digues aménagées par la Compagnie nationale de Rhône*. Thèse de doctorat, Université de Rouen, Rouen, France.
- Nichols, J. D. 1991.** Extensive monitoring programs viewed as long-term population studies - the case of North American waterfowl. *Ibis*, 133 (suppl.): 89-98.
- Nilsson, J.-A. 2002.** Metabolic consequences of hard work. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269: 1735-1739.
- Nolet, A. A., Bevan, R. M., Klaassen, M., Langevoord, O. & Van Der Heijden, Y. G. J. T. 2002.** Habitat switching by Bewick's swans: maximization of average long-term energy gain? *J. Anim. Ecol.*, 71: 979-993.
- Nonacs, P. 2001.** State dependent behavior and the Marginal Value Theorem. *Behav. Ecol.*, 12: 71-83.
- Norberg 1996.** Energetics of flight. in *Avian energetics and nutritional ecology*, édité par Carey, C., Chapman & Hall, New York.
- North, M. P. & Reynolds, J. H. 1996.** Microhabitat analysis using radiotelemetry locations and polytomous logistic regression. *J. Wildl. Manag.*, 60: 639-653.
- Office National de la Chasse 1998.** *A management plan for the Woodcock Scolopax rusticola*. European Commission, General Directorate XI, Environment, Nuclear Safety and Civil Protection, Bruxelles.

- Pace, R. M. 2000.** Winter survival rates of American woodcock in South central Louisiana. *J. Wildl. Manag.*, 64: 933-939.
- Pain, D. J. & Pienkowski, M. V. 1997.** *Farming and birds in Europe*. Academic Press, London.
- Paladino, F. V. & King, J. R. 1984.** Thermoregulation and oxygen consumption during terrestrial locomotion by White-crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Physiol. Zool.*, 57: 226-236.
- Partridge, L. 1976.** Individual differences in feeding efficiencies and feeding preferences of captive great tits. *Anim. Behav.*, 24: 230-240.
- Pendleton, G. W., Titus, K., DeGayner, E., Flatten, C. J. & Lowell, R. E. 1998.** Compositional analysis and GIS for study of habitat selection by Goshawks in Southeast Alaska. *J. Agricult. Biol. Env. Stat.*, 3: 280-295.
- Pettifor, R. A., Caldow, R. W. G., Rowcliffe, J. M., Goss-Custard, J. D., Black, J. M., Hodder, K. H., Houston, A. I., Lang, A. & Webb, J. 2000a.** Spatially explicit, individual-based, behavioural models of the annual cycle of two migratory goose species. *J. Appl. Ecol.*, 37: 103-135.
- Pettifor, R. A., Norris, K. J. & Rowcliffe, J. M. 2000b.** Incorporating behaviour in predictive models for conservation. in *Behaviour and Conservation*, édité par Gosling, L. M. & Sutherland, W. J., Cambridge University Press, Cambridge: 198-220.
- Piersma, T., Drent, R. & Wiersma, P. 1991.** Temperate versus tropical wintering in the world's northernmost breeder, the Knot: metabolic scope and resource levels restrict sub-specific options. *XX congressus internationalis ornithologici*, Christchurch, New Zealand, New Zealand Ornithological Congress Trust Board: 761-772.
- Piersma, T. 1994.** *Close to the edge - Energetic bottlenecks and the evolution of migratory pathways in knots*. PhD thesis, University of Groningen, Haren, The Netherlands.
- Piersma, T., Cadée, N. & Daan, S. 1995.** Seasonality in basal metabolic rate and thermal conductance in a long-distance migrant shorebird, the knot (*Calidris canutus*). *J. Comp. Physiol. B*, 165: 37-45.
- Piersma, T., Bruinzeel, L., Drent, R., Kersten, M., Van der Meer, J. & Wiersma, P. 1996a.** Variability in Basal Metabolic Rate of a long-distance migrant shorebird (Red knot, *Calidris canutus*) reflects shifts in organ sizes. *Physiol. Zool.*, 69: 191-217.
- Piersma, T., van Gils, J. & Wiersma, P. 1996b.** Family Scolopacidae. in *Handbook of the Birds of the World*, édité par del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J., Lynx edicions, Barcelona: 444-534.
- Piersma, T. & Baker, A. J. 2000.** Life history characteristics and the conservation of migratory shorebirds. in *Behaviour and Conservation*, édité par Gosling, L. M. & Sutherland, W. J., Cambridge University Press, Cambridge: 105-124.
- Piersma, T. 2002.** Energetic bottlenecks and other design constraints in avian annual cycles. *Integ. and Comp. Biol.*, 42: 51-67.
- Poier, K.R. & Richter, J. 1992.** Spatial distribution of earthworms and soil properties in an arable loess soil. *Soil Biol. Biochem.*, 24: 1601-1608.
- Poiret, M. 2003.** Crop trends and environmental impacts. *Eurostat*: http://europa.eu.int/comm/agriculture/envir/report/en/evo_cu_en/report.htm.

- Potter, C. 1997.** Europe's changing farmed landscapes. *in* Farming and birds in Europe, *édité par* Pain, D. J. & Pienkowski, M. W., Academic Press, San Diego: 25-42.
- Prat, B., Porcher-Déchar, C. & Caillard, E. 1999.** *La Bretagne, des hommes, un territoire - Atlas de l'environnement en Bretagne*. Direction Régionale de l'Environnement de Bretagne - Conseil Général de Bretagne, Rennes, France.
- Pravosudov, V. V. & Grubb, T. C. 1997.** Energy management in Passerine birds during the non-breeding season. A review. *Curr. Ornithol.*, 14: 189-234.
- Rabe, D. L., Prince, H. H. & Beaver, D. L. 1983.** Feeding-site selection and foraging strategies of American woodcock. *Auk*, 100: 711-716.
- Reynolds, J. W., Krohn, W. B. & Jordan, G. A. 1977.** Earthworm populations as related to woodcock habitat usage in central Maine. *Proceedings of Woodcock Symposium*: 135-146.
- Robin, J.-P., Boos, M., Gossmann, F., Zorn, T., Le Maho, Y. & Grocolas, R. 1999.** Cold spell sensitivity of the woodcock. *IUGB XXIVth congress*, Thessaloniki, IUGB: 259-266.
- Robinson, R. A. & Sutherland, W. J. 2002.** Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.*, 39: 157-176.
- Rocamora, G. & Yeatman-Berthelot, D. 1999.** *Oiseaux menacés et à surveiller en France*. Société d'Etudes Ornithologiques de France / Ligue pour la Protection des Oiseaux, Paris, France.
- Rogers, C. M. 1987.** Predation risk and fasting capacity: do wintering birds maintain optimal body mass ? *Ecology*, 68: 1051-1061.
- Rogers, C. M. & Smith, J. N. M. 1993.** Life-history theory in the non-breeding period: trade-offs in avian fat reserves ? *Ecology*, 74: 419-426.
- Rolando, A. 2002.** On the ecology of home range in birds. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 57: 53-73.
- Rossi, J. P., Lavelle, P. & Albrecht, A. 1997.** Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Biol. Biochem.*, 29: 485-488.
- SAS Institute 2000.** *SAS user's guide: statistics, version 8*. Cary, N. C.
- Schmidt-Nielsen, K. 1994.** *Animal Physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schmutz, T., Bazin, P. & Garapon, D. 1996.** *L'arbre dans le paysage rural*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Scott, I. & Evans, P. R. 1992.** The metabolic output of avian (*Sturnus vulgaris*, *Calidris alpina*) adipose tissue, liver and skeletal muscle: implications for BMR/body mass relationships. *Comp. Biochem. Physiol.*, 103A: 329-332.
- Seaman, D. E. & Powell, R. A. 1996.** An evaluation of the accuracy of Kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, 77: 2075-2085.
- Smith, J. N. M. & Arcese, P. 1989.** How fit are floaters? Consequences of alternative territorial behaviors in a nonmigratory sparrow. *Am. Nat.*, 133: 830-845.
- Snow, D. W. & Perrins, C. M. 1998.** *The birds of Western Palearctic - Concise edition*. Oxford University Press, Oxford.
- Sondag, V. 2003.** Forestry measures under the common agricultural policy. *Eurostat*: http://europa.eu.int/comm/agriculture/envir/report/en/forest_en/report.htm.

- Speakman, J. 1984.** *The energetics of foraging in wading birds*. PhD thesis, University of Stirling, Stirling, U. K.
- Speakman, J. R. 1997.** *Doubly Labelled Water - Theory and Practice*. Chapman & Hall, London, UK.
- SPSS 1999.** *SPSS Base 10.0 User's guide*. SPSS Inc., Chicago.
- Stahl, J., Tolsma, P. H., Loonen, M. J. J. E. & Drent, R. H. 2001.** Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Anim. Behav.*, 61: 257-264.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. 1986.** *Foraging theory*. Princetown University Press, Princetown, New Jersey.
- Stillman, R. A., Caldow, R. W. G., Goss-Custard, J. D. & Alexander, M. J. 2000.** Individual variation in intake rate: the relative importance of foraging efficiency and dominance. *J. Anim. Ecol.*, 69: 484-493.
- Stillman, R. A., Bautista, L. M., Alonso, J. C. & Alonso, J. A. 2002a.** Modelling state-dependent interference in common cranes. *J. Anim. Ecol.*, 71: 874-882.
- Stillman, R. A., Poole, A. E., Goss-Custard, J. D., Caldow, R. W. G., Yates, M. G. & Triplet, P. 2002b.** Predicting the strength of interference more quickly using behaviour-based models. *J. Anim. Ecol.*, 71: 532-541.
- Stonehouse, B. 1978.** *Animal marking: recognition marking of animals in research*. Macmillan, London.
- Strakhov, V. V., Teplyakov, V. K., Borisof, V. A., Goltsova, N. I., Saramaki, J., Niemela, P. & Myllynen, A. L. 1996.** *On the ecological and economical impacts of wood harvesting and trade in the North-West Russia*. Oy FEG-Forest and Environment Group Ltd, Helsinki, Finland.
- Stribling, H. L. & Doerr, P. D. 1985.** Nocturnal use of fields by American woodcock. *J. Wildl. Manag.*, 49: 485-491.
- Sutherland, W. J. 1996.** *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Székely, T. & Bamberger, Z. 1992.** Predation of waders (*Charadrii*) on prey populations: an enclosure experiment. *J. Anim. Ecol.*, 61: 447-456.
- Tamisier, A. 1976.** Diurnal activities of Green-winged Teal and Pintail wintering in Louisiana. *Wildfowl*, 27: 19-32.
- Tamisier, A. & Tamisier, M.C. 1981.** L'existence d'unités fonctionnelles démontrées chez les sarcelles d'hiver en Camargue par la radiotélémétrie. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 35: 563-579.
- Tavecchia, G., Pradel, R., Gossmann, F., Bastat, C., Ferrand, Y. & Lebreton, J.-D. 2002.** Temporal variation in annual survival probability of the Eurasian woodcock *Scolopax rusticola* wintering in France. *Wildl. Biol.*, 8: 21-30.
- Taylor, C. R., Schmidt-Nielsen, K. & Raab, J. L. 1970.** Scaling the energetic cost of running to body size in mammals. *Am. J. Physiol.*, 219: 1104-1107.
- Taylor, C. R., Heglung, N. C. & Maloiy, G. M. 1982.** Energetics and mechanics of terrestrial locomotion I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *J. Exp. Biol.*, 97: 1-21.

- Thompson, F. R. & Fritzell, E. K. 1988a.** Ruffed Grouse winter roost site preference and influence on energy demands. *J. Wildl. Manag.*, 52: 454-460.
- Thompson, F. R. & Fritzell, E. K. 1988b.** Ruffed grouse metabolic rate and temperature cycles. *J. Wildl. Manag.*, 52: 450-453.
- Tinbergen, N. 1963.** On aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol.*, 20: 410-433.
- Treisman, M. 1975.** Predation and the evolution of gregariousness. *Anim. Behav.*, 23: 779-800.
- Triplet, P., Stillman, R. A. & Goss-Custard, J. D. 1999.** Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *J. Anim. Ecol.*, 68: 254-265.
- Tucker, G. M. & Heath, M. F. 1994.** *Birds in Europe: their conservation status*. Birdlife International, Cambridge, UK.
- Van der Meer, J. 1997.** The ideal free distribution when predators differ in competitive abilities. *Oikos*, 80: 301-310.
- van Gils, J. A., Schenk, I. W., Bos, O. & Piersma, T. 2003.** Incompletely informed shorebirds that face a digestive constraint maximize net energy gain when exploiting patches. *Am. Nat.*, 161: 777-793.
- Vander Haegen, W. M., Krohn, W. B. & Owen, R. B. Jr. 1993.** Care, behavior and growth of captive-reared American woodcocks. *8th American Woodcock Symposium*, U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Report 16: 57-65.
- Vander Haegen, W. M., Owen, R. B. & Krohn, W. B. 1994.** Metabolic rate of American Woodcock. *Wilson Bull.*, 106: 338-343.
- Verhulst, S. & Hogstad, O. 1996.** Social dominance and energy reserves in flocks of Willow tits. *J. Avian Biol.*, 27: 203-208.
- Vickery, J. A., Sutherland, W. J., Watkinson, A. R., Lane, S. J. & Rowcliffe, J. M. 1995.** Habitat switching by dark-bellied brent geese *Branta b. bernicla* (L.) in relation to food depletion. *Oecologia*, 103: 499-508.
- Vickery, J. A., Tallowin, J. R., Feber, R. E., Asteraki, E. J., Atkinson, P. W., Fuller, R. J. & Brown, R. A. 2001.** The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *J. Appl. Ecol.*, 38: 647-664.
- Wakeham-Dawson, A. & Smith, K. W. 2000.** Birds and lowland grassland management practices in the UK: an overview. in *Ecology and Conservation of Lowland Farmland Birds*, édité par Aebischer, N. J., Evans, A. D., Grice, P. V. & Vickery, J. A., British Ornithologists' Union, Hertfordshire, UK: 77-88.
- Walsberg, G. E. 1986.** Thermal consequences of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. *Auk*, 103: 1-7.
- Weathers, W. W., Hodum, P. J. & Blakesley, J. A. 2001.** Thermal ecology and ecological energetics of California spotted owls. *Condor*, 103: 678-690.
- Webster, M. D. & Weathers, W. W. 1990.** Heat produced as a by-product of foraging activity contributes to thermoregulation by Verdins *Auriparus flaviceps*. *Physiol. Zool.*, 63: 777-794.
- Weimerskirch, H., Guionnet, T., Martin, J., Shaffer, S. A. & Costa, D. P. 2000.** Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 1869-1874.

- Wernham, C. V., Toms, M. P., Marchant, J. H., Clarck, J. A., Siriwardena, G. M. & Baillie, S. R. 2002.** *The Migration Atlas: movements of the birds of Britain and Ireland*. T. & A. D. Poyser, London, UK.
- West, A. D., Goss-Custard, J. D., Stillman, R. A., Caldow, R. W. G., Durell, S. E. A. le V. dit & McGrorty, S. 2002.** Predicting the impacts of disturbance on shorebird mortality using a behaviour-based model. *Biol. Conserv.*, 106: 319-328.
- Wetlands International 2002.** Eurasian Woodcock. in *Waterbird population estimates, édité par*, Wetlands International Global Series N°12, Wageningen, The Netherlands: 164.
- White, G. C. & Garrott, R. A. 1990.** *Analysis of radio-tracking data*. Academic Press, San Diego.
- White, G. C. & Burnham, K. P. 1999.** Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 (suppl.): 120-129.
- Wiersma, P. & Piersma, T. 1994.** Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of Red Knots. *Condor*, 96: 257-279.
- Wijnandts, H. 1984.** Ecological energetics of the Long-eared owl (*Asio otus*). *Ardea*, 72: 1-92.
- Williams, J. B., Siegfried, W. R., Milton, S. J., Adams, N. J., Dean, W. R. J., du Plessis, M. A., Jackson, S. & Nagy, K. A. 1993.** Field metabolism, water requirements, and foraging behavior of wild Ostriches in the Namib. *Ecology*, 74: 390-404.
- Wilson, J. 1983.** Wintering site fidelity of Woodcock in Ireland. *2nd European Woodcock and Snipe Workshop*, Fordingbridge, UK, International Waterfowl Research Bureau: 18-27.
- Witter, M. S. & Cuthill, I. C. 1993.** The ecological costs of avian fat storage. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 340: 93-125.
- Witter, M. S., Cuthill, I. C. & Bonser, R. H. C. 1994.** Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Anim. Behav.*, 48: 201-222.
- Witter, M. S. & Swaddle, J. P. 1995.** Dominance, competition and energy reserves in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Behav. Ecol.*, 6: 343-348.
- Wolff, A., Paul, J. P., Martin, J. L. & Bretagnolle, V. 2001.** The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the little bustard. *J. Appl. Ecol.*, 38: 963-975.
- Worton, B. J. 1989.** Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70: 164-168.
- Yates, M. G., Stillman, R. A. & Goss-Custard, J. D. 2000.** Contrasting interference functions and foraging dispersion in two species of shorebirds (Charadrii). *J. Anim. Ecol.*, 69: 314-322.
- Zajonc, I. 1975.** Variations in meadow associations of earthworms caused by the influence of nitrogen fertilizers and liquid-manure irrigation. in *Progress in Soil Zoology, édité par Vanek, J.*, Czechoslovak Academy of Sciences, Prague: 497-503.
- Zerba, E. & Walsberg, G. E. 1992.** Exercise-generated heat contributes to thermoregulation by Gambel's quail in the cold. *J. Exp. Biol.*, 171: 409-422.
- Zwarts, L. 1976.** Density-related processes in feeding dispersion and feeding activity of teal (*Anas crecca*). *Ardea*, 64: 192-209.

- Zwarts, L., Cayford, J. T., Hulscher, J. B., Kersten, M., Meire, P. M. & Triplet, P. 1996.**
Prey size selection and intake rate. *in* The Oystercatcher: from individual to populations,
édité par Goss-Custard, J. D., Oxford University Press, Oxford: 30-55.

VIII. Annexes



photo O. Duriez

VIII.1. Annexe 1: Low metabolic rates in the Stone-Curlew *Burhinus oedichnemus*, a nocturnal continental wader

Olivier DURIEZ, Vincent BRETAGNOLLE and Carole ATTIE

(En préparation)

VIII.1.1. Abstract

Among birds, waders are characterized by high levels of basal metabolic rate (BMR). We do not know whether a low BMR is a genotypic attribute of all charadrii species or is an adaptive response to their expensive way of life in unsheltered and windy habitats. While most studies had focused on wader species living on seashores (shorebirds), data for continental species are scarce. We studied energetic requirements in a nocturnal continental species: the Stone-curlew *Burhinus oedichnemus*. BMR and thermostatic costs of two captive fledglings (body mass 344 g) were measured in laboratory using a respirometric chamber. Plumage isolation was relatively high. BMR value (1.22 W) was lower than predicted values based on allometric relationships for shorebirds and non-passerine birds, but closer the values predicted for owls and nightjars. The low BMR in stone-curlew was probably due to its nocturnal way of life and/or continental habitat.

VIII.1.2. Introduction

Among birds, waders (shorebirds of the Order Charadriiformes, families Scolopacidae, Charadriidae and Haematopodidae) have been much studied at various life history stages (reproduction, migration, wintering) (Piersma *et al.* 1991 ; Piersma 2002). Kersten & Piersma (1987) found a high level of energy expenditure and high basal metabolic rate (BMR) in waders of temperate area, typically higher than for most other families of birds. To account for this pattern, they proposed the following hypothesis: waders have an expensive way of life, mainly because they are time-constrained by their huge transcontinental migrations (Piersma *et al.* 1996b) and because they live in unsheltered habitats (e.g. mudflats and beaches), and face especially wind which is known to be the main factor of heat loss (Wiersma & Piersma 1994). If this was to be true, we might expect reduced metabolic rates in waders that do not face such adverse conditions, for instance in continental waders. However, nearly all studies have been conducted on the waders living on the seashore (Castro *et al.* 1992 ; Piersma 1994 ; Kersten 1997). Of the very few studies that have focused on continental waders, those on woodcocks (genus *Scolopax*), living in forests, are of particular relevance; in woodcocks,

relatively low BMR and level of energy expenditure have been found, as expected (Vander Haegen *et al.* 1994; Duriez article 1). In this note, we test this particular hypothesis using a species that belongs to a family for which no data on energetics are yet available, and that also live outside the typical wader habitat (seashore).

The family Burhinidae (Stone-curlew and Thick-knees) belongs to the Charadrii suborder, but shows continental habitat and nocturnal habits (Hume 1996). We measured BMR and cost of thermoregulation in the Stone-curlew (*Burhinus oedicanus*), which is a summer breeder in Western Europe, living in agricultural farmlands and steppes (Cramp & Simmons 1983b). Habitat of this species is relatively sheltered and warm, therefore we expect a relatively low BMR and low energetic expenditures in the Stone-curlew.

VIII.1.3. Methods

Many Stone-curlews nests are destroyed during agricultural work (especially ploughing), and our research center is accredited to rescue destroyed nests, within the framework of a farmland bird research and conservation program started in 1994. A clutch of two eggs of Stone-curlew was rescued in such condition on 13 May 2002, in the cereal plains south of Niort, France (46°09'N; 0°24'W). Both eggs were incubated by an automatic incubator at c.38°C for 3 days and hatched on the same day. Chicks were hand-reared and fed with living insects (orthopterans) and cat pellets. For the first 40 days, they remained in a heated room (at c. 30°C, progressively lowered at 25°C), then they were left in a large outdoor aviary (surface = 9 x 18 m = 162 m², 1.8 m height). At the age of c.45 days, they attained their adult dimensions and were able to fly. All the measures described in this paper started on 23 July, when the birds were 68 days old, and finished on 31 July. After the study, on 8 August 2002, birds were successfully released in a wild group of stone-curlews.

Birds were fitted with a ring from the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, and a plastic colored ring (orange and blue for each fledgling respectively). Tarsus and bill lengths were measured (± 0.1 mm) with a caliper rule and folded wing length was measured to the nearest millimeter with a ruler. Body mass was taken to the nearest gram with an electronic balance.

Most studies on bird metabolism are done at night in the dark, in the normal resting period (Aschoff & Pohl 1970). However, night is the most active period in wild stone-curlews (Cramp & Simmons 1983b), so we decided to avoid night metabolic rates measurements and we did them during the day, while the birds were in the light. Wijnandts (1984) and Bech & Nicol (1999) did also measure BMR in nocturnal birds (owls and frogmouths) in the daytime

in the light for a similar reason. Keeping the bird in the artificial light in the respirometric chamber allowed us to monitor its behavior, visual stress level and position (standing, laying on tarsi or on belly). Stone-curlews remained standing quiet most of the time while in the respirometric chamber.

On the night before metabolism measurement (around midnight), birds were placed for the rest of the night in a rubber fleece-lined box in the dark, at the temperature of the first measure on the next morning. As metabolism measurements have to be done in a post-absorbing state, the eight hours period between capture and measure allowed digestion to be fully completed (digestion in waders lasts less than six hours; Kersten *et al.* 1998). In the morning (0630 to 0730 Standard Time, after the crepuscular period of activity), the bird was weighed and placed in the respirometric chamber. Metabolic rates were determined by open circuit respirometry. The respirometric chamber is composed by a temperature-controlled cabinet in which the temperature can vary between -20°C and 40°C . To avoid any human perturbation, all the windows of the respirometric chamber were closed and the bird was watched using a video-camera inside the chamber and linked to an external monitor. The bird was placed in a hermetic wooden box with transparent lined Plexiglas roof (31 x 20.5 x 31.5 cm, i. e. 20 l) located inside this cabinet and crossed by an atmospheric air flux. The flow of the effluent air was set at $1.70 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$ and was measured with an air flow-meter (Platon). O_2 concentration was analyzed with Servomex Serie 1100. Each oxygen consumption (VO_2) measure was instantaneously stored in a computer and automatically corrected to Standard Temperature and Pressure Dry (STPD : 0°C , 1015 hPa, dry gas). VO_2 was measured every 20 seconds. Metabolic rates used in this analysis were those corresponding to the lowest part of the curve, when it reaches a plateau, lasting at least 10 minutes. Metabolic rate (W) was calculated from VO_2 , assuming an energetic equivalent of 20.08 kJ/l O_2 (Schmidt-Nielsen 1994).

VO_2 was first measured during 2 hours. The bird was then weighed again and the temperature of the chamber was changed, with the bird inside the chamber. When the temperature was stabilized, VO_2 was measured for 2 additional hours. Each bird was measured at three different temperatures in the same day. The metabolic rates measured were called BMR at temperatures above the Lower Critical Temperature (LCT) and Standard Metabolic Rate ($\text{SMR} = \text{BMR} + \text{thermostatic costs}$) below LCT. Although BMR sensus stricto is very difficult to measure and requires special conditions of deep sleep (Schmidt-Nielsen 1994), we will keep this term because it is commonly used in similar studies on avian energetics.

Each individual was measured separately during three sessions. A session lasted three (or four) days. On the first day, individual #1 was measured. On the second day, individual #2

was measured. No measure was performed on the third (and fourth) day to let the birds gain mass (as they had to fast for 17 hours on their day of experiment). Then another session began. In the first session (23-24 July), birds were measured at 30, 20 and 10°C successively. In the second session (26-27 July), birds were measured at 15, 25 and 35°C successively. In the third session (30-31 July), birds were measured at 20, 10 and 5-3°C successively.

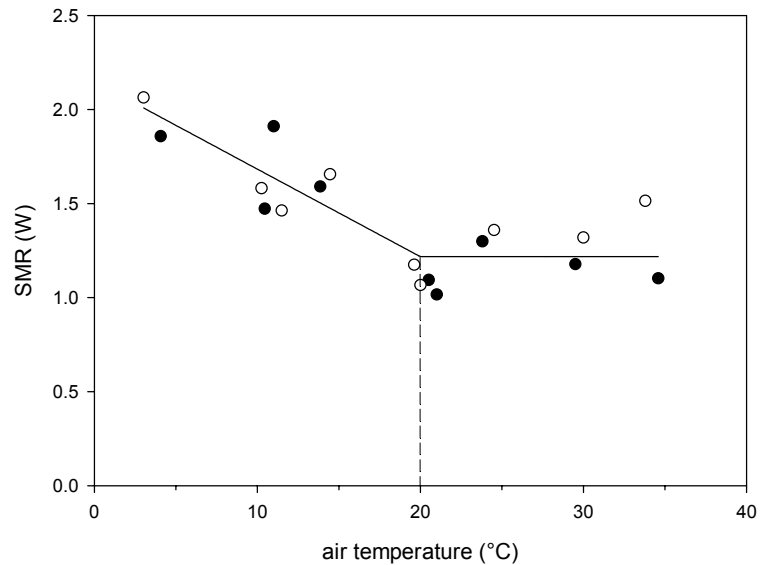
The LCT was determined using least-square regressions with our own program in a programming interface of Sigma Plot software 2001. Statistical analyses were performed with SPSS 10.0 (SPSS 1999). Means are reported ± 1 SD, unless specified, and were compared using Student t-tests and Linear models.

VIII.1.4. Results

The mean body mass of the two birds on the night before experiments was always different among birds (333.0 ± 7.9 g and 362.3 ± 2.9 g, $n = 3$ for each; $U_6 = 0.0$, $p < 0.05$). As the birds were not fed during 17 hours, they lost mass between capture and trials. The mean mass loss between time of capture (at night) and time of release in the aviary after measures was 15.7 ± 2.4 g (range 14.0 – 20.0 g; mean time elapsed $16\text{h}53 \pm 0\text{h}54$, $n = 6$), yielding an hourly mass loss of 0.93 ± 0.19 g/h (range 0.77 – 1.25 g/h). There was no difference in mass loss between the two birds ($U_6 = 3.0$, $p = 0.487$). The mean body mass at the time of BMR measures was 334.1 ± 14.8 g.

BMR was 1.217 ± 0.165 W ($n = 9$ measurements for each bird), i.e. 105.14 ± 14.26 kJ/day (Fig. 1). The LCT was 19.9 ± 2.8 (SE)°C, with coefficient of variation of 14.1 %. The regression equation between SMR and air temperature (T_a) was $\text{SMR (W)} = -0.046 T_a(^{\circ}\text{C}) + 2.147$ ($R^2 = 0.74$). We investigated whether air temperature, body mass or date of trial had any significant effects on VO_2 using Analysis of Covariance (ANCOVA); only air temperature significantly affected VO_2 ($R^2 = 0.48$, $F_{1,16} = 15.02$, $p = 0.001$). We could not test for a possible effect of the period of the day (e.g., metabolic rates higher in the morning than in the afternoon) because of our small sample size, especially for measures at the same temperature. No relationship between BMR and mass at the time of measurements was detected ($R^2 = 0.155$, $F_{1,8} = 1.47$, $p = 0.260$, $n = 9$).

Fig. 1: Standard Metabolic Rate (SMR) in relation to air temperature T_a and Lower Critical Temperature (LCT, dashed line). The data are from two individuals (individual #1 in black and individual #2 in white). Each dot represents one metabolic measurement (nine dots per individual). The equation for the thermoregulation line (at temperatures below LCT) is fitted (solid line) and $SMR (W) = -0.046 T_a(^{\circ}C) + 2.146$.



VIII.1.5. Discussion

This study provides the first measure of metabolic rate in relation to air temperature for the Stone-curlew, albeit done on captive and hand-reared fledglings. When trials were processed, the two fledglings had reached their final structural size. They were fully feathered and able to fly. However, their body weights (330 and 360 g) were lower than average adult body weight (475 g for males and 449 g for females in France and central Europe; Cramp & Simmons 1983b). It is possible that fledgling body weight in this species is commonly lower than adult body weight, as R. A. Morgan in Cramp & Simmons (1983b) reported fledgling weight at only 367 g (sample size not given). As BMR (mostly the result of brain, abdominal organs and skeletal muscles), is known to be positively correlated with body weight (Schmidt-Nielsen 1994), it is possible that BMR of adult wild stone-curlews may be slightly higher than those reported here.

The LCT value of 20°C was 20% higher than the allometrically predicted values of 16°C following (Kendeigh *et al.* 1977). The conductance values ($= -0.046$, slope of thermoregulation line below LCT) were 22 % and 31 % below the values predicted by allometric relationships from Aschoff (1981) and Kendeigh *et al.* (1977) respectively. Moreover, when VO_2 was set equal to zero, the regression of VO_2 to T_a gave an extrapolated value of body temperature of 46.3°C, instead of 41°C. All this suggests that stone-curlews must be rather well insulated by their plumage (Calder & King 1974 ; Schmidt-Nielsen 1994), as reported in other nocturnal species, such as Long-eared owls *Asio otus* (Wijnandts 1984), in Caprimulgi-

formes (nightjars and frogmouths; McNab & Bonaccorso 1995), and in woodcocks (Vander Haegen *et al.* 1994; Duriez article 1).

BMR in Stone-curlew was lower than predicted values based on existing allometric relationships established for birds (22 % below Aschoff & Pohl (1970); 29 % below Lasiewski & Dawson (1967); 33 % below Kendeigh *et al.* (1977) and 44 % below Daan *et al.* (1990). It was also 46 % and 33 % lower than the values predicted for shorebirds in temperate winter Kersten & Piersma (1987) and tropical winter Kersten *et al.* (1998). It was however close to the predicted value based on owl allometric equation (11 % lower; Wijnandts 1984) but 23 % higher than the predicted value for Caprimulgiformes (Bech & Nicol 1999). A similar conclusion was found for the kiwis (Calder & Dawson 1978) and for the two woodcock species so far examined, *Scolopax minor* (Vander Haegen *et al.* 1994) and *S. rusticola* (Duriez, article 1). All these taxa with BMR lower than expected (stone-curlews, woodcocks, owls, nightjars and kiwis) have in common their nocturnal habits, suggesting that low BMR is an adaptive response to nocturnal life (Wijnandts 1984 ; Bech & Nicol 1999). When resting during daylight, a nocturnal bird could choose a favorable microclimate (warmer in relation to sunrays), thus allowing lower metabolic costs. This is certainly the case in Stone-curlews that use open habitats and face high diurnal temperatures in summer while resting in the sunlight in the fields or steppes. In general, bird species submitted to low levels of heat loss and high temperatures (such as deserts or tropical forests) show low BMR (Dawson & O'Connor 1996). Furthermore, during the nocturnal active phase, the heat generated by locomotion and foraging activity could partly substitute to thermoregulation costs (Paladino & King 1984 ; Webster & Weathers 1990 ; Zerba & Walsberg 1992 ; Bruinzeel & Piersma 1998).

Alternatively, BMR in Stone-curlew may be low because, conversely to other typical shorebirds, this species is less subjected to adverse conditions, especially wind (Kersten & Piersma 1987 ; Lindström 1997), leading to wind chilling effect (Wiersma & Piersma 1994). Shielding from wind is the major thermal benefit of roost use (Walsberg 1986 ; Thompson & Fritzell 1988a, b). Continental habitats used by stone-curlews are relatively more sheltered from wind than coastal habitats, thus may allow a lower BMR. In the same way, coastal shorebirds show lower levels of BMR when wintering in tropical areas compared to their temperate breeding grounds (Castro *et al.* 1992 ; Kersten *et al.* 1998).

It is not currently possible to separate these hypotheses, and more studies are needed on energetics of continental waders (lapwings, plovers, snipes, pratincoles), in summer as well as in winter. However, given the similarity with other nocturnal birds, it is rather likely that the

main reason for lower BMR is indeed related to reversed energetic demands between diurnal and nocturnal birds.

VIII.1.6. Acknowledgements

We thank Noël & Nadine Guillon and Jean-Luc Chil for help in rearing the birds, Guy Merlet and Gérard Forestier for maintenance of the respirometric chamber, and Hervé Fritz for helpful comments on the manuscript. The conservation part of this study is funded by DIREN Poitou-Charentes.

VIII.2. Annexe 2 : Protocole utilisé pour la récolte de vers de terre et résultats détaillés

Cette annexe est rédigée en anglais car il s'agit d'un article en préparation avec Françoise Binet. Les premiers résultats (comparaison entre les points et accessibilité) sont développés, mais les résultats suivant (concernant les ratios de vers de terre par catégorie et par classe d'âge) sont préliminaires et ne sont pas discutés en profondeur.

Spatial distribution and nocturnal activity of earthworms in Brittany

VIII.2.1. Introduction

Earthworm populations are known to be highly aggregated in patches (Poier & Richter 1992 ; Rossi *et al.* 1997). Samplings spaced by only a few metres can reveal large differences in abundance of earthworms. Earthworms are a major food item of many vertebrates (mammals such as badgers, hedgehogs or even wild boars; and birds such as thrushes and lapwings) (Granval & Aliaga 1988). The Eurasian woodcock *Scolopax rusticola* and American woodcock *Scolopax minor* are a specialist predators of earthworms (Rabe *et al.* 1983 ; Granval 1987). The few studies on woodcocks habitat selection found links with earthworms availability, in summer as well as in winter (Hudgins *et al.* 1985; Hiron & Johnson 1987; Granval & Bouché 1993; O. Duriez, article 2). We studied whether Eurasian woodcocks fitted with radio-transmitters select specifically sites with high earthworm abundance, by day and at night.

At night in winter, woodcocks use extensively fields and especially meadows. Meadows are among the richest habitats in earthworms in Europe. However, many aspects of earthworm ecology remain poorly known, and the availability of earthworms at night is known qualitatively but not quantitatively. Since certain earthworms species (epigeic species and anecic ones called night crawlers) perform nocturnal vertical migrations, emerge from the soil and move on the surface at night (Lee 1985), earthworms biomass available to woodcocks should be certainly higher at night than during the day. Since the maximum probing depth is 7 cm in woodcocks, we investigated the earthworm biomass really available within the 10 first cm at night in fields, with a new sampling procedure.

VIII.2.2. Methods

VIII.2.2.1. General procedure

Earthworms were sampled using the standardised method described by Bouché & Alliaga (1986). This method combines two complementary extraction techniques: one chemical and one physical extraction. The chemical extraction (hereafter called “spraying” SP) is based on the earthworms’ behaviour of escape from deep soil to the surface. Practically, on a surface of 1 m² where the grass had been previously cut short or the litter had been removed, we poured 3 volumes of 10 litres of diluted formalin using an watering can. The two first sprayings were performed with formalin diluted to 2.5 ‰ (2.5 ml of formalin for 10 litres of water) and the third one with formalin diluted to 4 ‰. Each spraying was followed by 15 minutes of collection of the earthworms appearing to the surface, using pliers. The second extraction is based on the hand-sorting (HS) of soil cores (30 x 30 x 10 cm depth) to collect additional earthworms that did not respond to the chemical extraction. The hand-sorting was only manual by dislocation of ground between the fingers. For the two extractions (formalin and hand-sorting), the earthworms collected were preserved in 4% formalin prior determination. All individuals were identified to species, counted and weighed to the nearest 0.01 g (fresh mass).

Earthworm sampling was performed in both diurnal and nocturnal sites used by radio-tagged woodcocks (i.e. woodlands and fields). Selecting places for earthworm sampling took place each time we flushed a woodcock, at the beginning of the morning in diurnal sites (woodlands) and at the beginning of the night in nocturnal sites (fields). When selecting places, we searched for indices of woodcock activity (faeces, tracks) and avoided obvious soil perturbations (engine track, trail, depressions and mounts). Meteorological conditions were noted and we avoided to sample while freezing. We also avoided samplings in very wet soils (no effect of formalin application) and in young wheat or grass seed plots (to prevent trampling on the crops).

Each sampling consisted in two points: the first point (called ‘bird point’) was located at the place where a radio-tagged woodcock had been flushed, and the second point (called ‘random point’) was randomly chosen in a radius of 50 m away from the bird point, in a similar habitat (same slope, hygrometry, vegetation, humus) (Fig. VIII.2.1). The purpose of these two points was to determine if there was a selection of patches by the woodcock. At each selected place, to account for the aggregation of earthworms, formalin extraction was done on a total of 3 square metres (spaced 10 m apart in a triangle shape) to take into consideration the variability of the horizontal distribution of earthworms biomass (Fig. VIII.2.1). Thereafter, within

each of the 3 square metres, 2 soil cores (30 x 30 x 10 cm) were dug and hand-sorted. Details of the field extractions are shown in Fig. VIII.2.2. Because of the logistic difficulties (180 litres of water to bring in the field) and the length of the sampling (5-7 hours), only one sampling could be performed per day. For one point, the earthworm biomass value was the mean of the 3 squares, in both cases of diurnal and nocturnal sites. At diurnal sites (forest), the value of earthworm biomass at each quadrat was the equation 1:

$$\text{Biomass (g/m}^2\text{)} = \text{spraying} + ((\text{hand-sorting \#1} + \text{hand-sorting \#2}) / 2) \times 10. \quad (1)$$

VIII.2.2.2. Nocturnal specific sampling procedure

The sampling procedure was slightly modified for nocturnal habitats (fields) because the method from Bouché & Alliaga (1986) was not suitable for night sampling. One woodcock was flushed at the beginning of the night and two points (bird and random) were selected in the same manner as for diurnal sites (Fig. VIII.2.1). At each point, 5 squares (1 m²) were placed (one in the centre and the four others 10 m away, forming a square). During two hours, the earthworms present at the surface were found with a headlamp and collected. No chemical or physical extraction were performed at this time. This collection was called “visual harvest VH” and was done during 4 successive episodes of one half-hour. After this, one soil core (30 x 30 x 10 cm deep) was dug in three of the five squares and left in a big 50 litres trash bag for future hand-sorting (Fig. VIII.2.1). These visual harvest and hand-sorting were performed in order to estimate the availability of earthworms near the surface at night.

Fig. VIII.2.1 : Description of the sampling procedures at the geographical scale, by day (in woodlands) and at night (in fields). The grey squares are those where spraying and hand-sorting (+ visual harvest at night) were performed. The white squares at night are those where only visual harvest was performed.

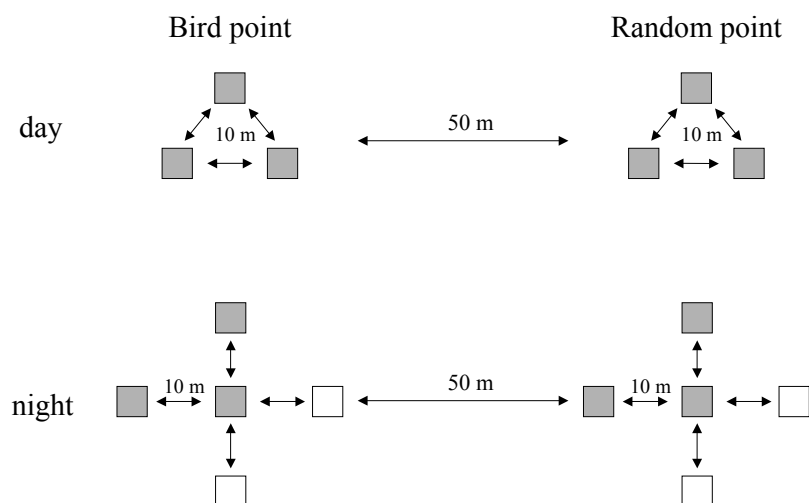
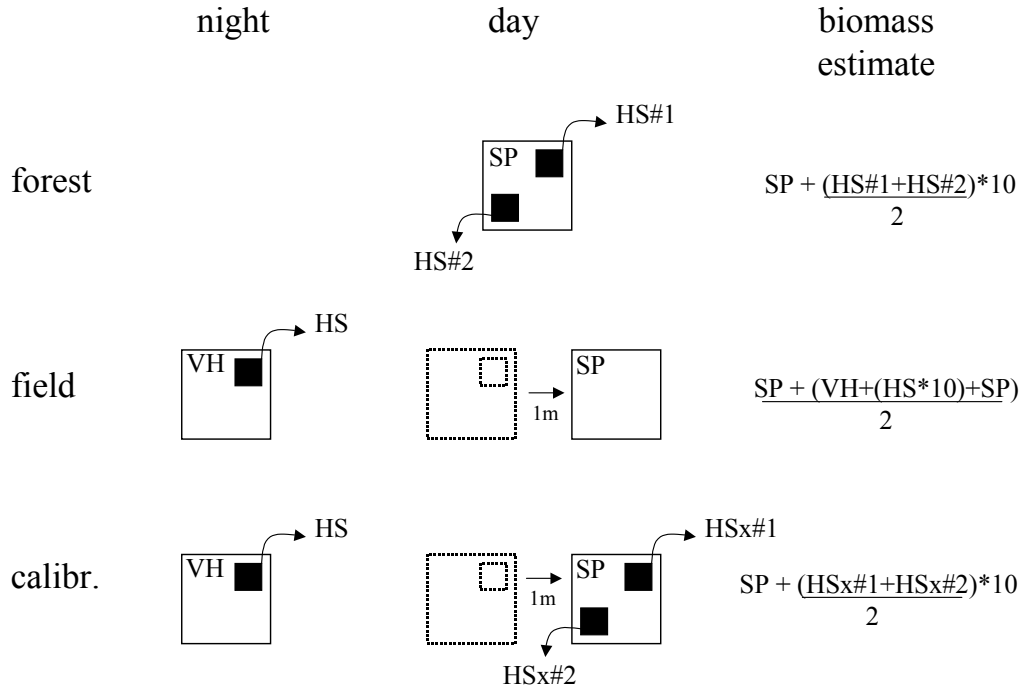


Fig. VIII.2.2 : Description of the sampling procedures in forest, fields and calibration of the field methods to the Bouché's method. The area of the white squares for visual harvest (VH) and spraying (SP) was 1 m² and the area of the black squares (soil cores for hand-sortings HS and HSx) was 0.1 m². The biomass estimates were calculated as the mass of earthworms collected (in g) for 1 m².



In the following morning, the three squares where a soil core has been collected were moved 1 m away and the chemical extraction was performed to measure earthworms biomass in the same way as for diurnal sites. At last, the soil cores collected the previous night were hand-sorted in the same manner as for diurnal sites. Details of the field extractions are shown in Fig. VIII.2.2.

The two samplings in nocturnal sites (fields) are problematic for biomass calculation. If we would only count the spraying, then the biomass would be under-estimated because the earthworms that did not reached the surface would be missing. If we would sum the spraying, the visual harvest and the hand-sorting, the biomass would be over-estimated because some of the worms in the hand-sorting should normally be counted before in the spraying. In 5 fields, to calibrate our nocturnal sampling procedure to the Bouché's method, we added two manual hand-sortings ('HSx') in the square after the spraying (like in samplings described by Bouché & Aliaga 1986). The aim was to compare these hand-sortings (HSx) after diurnal spraying to the hand-sortings (HS) collected at night without spraying and to determine the closest estimate of nocturnal earthworm biomass to the value found with the standardised Bouché's method (details are in Fig. VIII.2.2 and in table VIII.2.1). Although the VH+HS calculation was

was not different from the Bouché's SP+HSx, the better estimate was the Mean SP:(VH+(HS*10)+SP)(table VIII.2.1). Therefore, the value of nocturnal earthworm biomass at each quadrat was the equation 2:

$$\text{Biomass (g/m}^2\text{)} = (\text{spraying} + (\text{spraying} + \text{visual harvest} + (\text{hand-sorting} \times 10))) / 2. \quad (2)$$

Table VIII.2.1 : Comparison between three estimates of earthworm biomasses differing by the calculations including the three extractions (VH for visual harvest, HS for hand-sorting, SP for spraying) in 5 samplings. The Bouché & Aliaga (1986) calculation is SP+HSx (samples entirely collected by day). We aim to compare two other ways of calculations : VH+HS (samples entirely collected at night) and Mean between SP and (VH+(HS*10)+SP)(samples collected by day and at night).

Estimate	Biomass mean $\pm$ SD (g/m ²)	Paired t-test	Wilcoxon paired test
VH+HS	73.7 $\pm$ 30.4	} $t_4 = -2.13, P = 0.101$	$Z = -1.75, P = 0.080$
SP+HSx	111.6 $\pm$ 51.9		
Mean SP:(VH+(HS*10)+SP)	107.5 $\pm$ 45.2	} $t_4 = -0.57, P = 0.598$	$Z = -0.14, P = 0.893$

For each sampling place, the earthworm biomass value were expressed as kg (fresh weight worm) per hectare (i.e. biomass in g/m² * 10). The variables of earthworm biomass used in the statistical analyses were the mean, the Standard Deviation (SD) and the Coefficient of Variation (CV = SD / mean), a higher SD or CV indicating a lower predictability of earthworms for woodcocks. Unless specified, means were reported $\pm$ 1 standard deviation (SD) and were compared with Student's t-tests or analyses of variance (ANOVAs) if there were more than 2 groups to compare. The normality of the variables was assessed with non-parametric Kolmogorov-Smirnov tests. Otherwise, means were compared with non-parametric Mann-Whitney tests or Kruskal-Wallis tests. To avoid pseudo-replication (Hurlbert 1984), we used the mean values for each individual, or we used general linear mixed models (GLMM) with sampling as random variable, to give the same weight to every sampling. These analyses were performed with SPSS 10.0 (SPSS 1999).

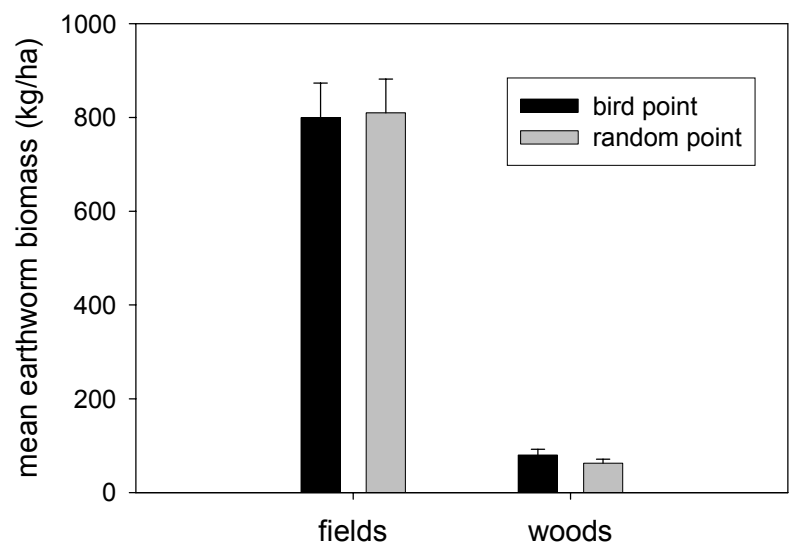
VIII.2.3. Results and discussion

VIII.2.3.1. Comparison between bird and random points

The difference in biomass between the bird point and the random point was never significant, whatever the habitat (Fig. VIII.2.3; in woodlands: paired t-test $t_{42} = -1.41$, $P = 0.166$; in fields: paired t-test $t_{32} = 0.17$, $P = 0.867$). The age ratio and category ratio of earthworms were also similar in both bird and random points ($P > 0.05$). Therefore, the bird and random points were pooled for the rest of analyses.

This would mean that woodcocks do not discriminate for the best patches of food. But it might also reflect a pitfall of our sampling procedure such as a too short distance between the bird and random points. Indeed in the article 4, we found that two locations spaced by < 60 m in woods and < 120 m in fields were considered to be part of the same core. Moreover, in our sampling procedure, the bird point was defined only on one location of a bird and, several times, we found woodcocks in places previously sampled as random points. At last, the random point could have been used and depleted by another woodcock without radio-tag. In conclusion, the patch selection by woodcocks must be done at another scale.

Fig. VIII.2.3: Comparison between bird and random points in woods and in fields. Means are given $\pm$ SE. $N = 43$ samplings in woods and 33 in fields.



VIII.2.3.2. Nocturnal availability

The air temperature had a significant and positive impact on the mean earthworm biomasses collected ($R^2 = 0.20$, $F_{1,35} = 8.93$, $P = 0.005$, $n = 36$ samplings).

The fraction of worms accessible at night (i.e. visual harvest + hand-sorting) was higher than the biomass obtained by single spraying by day, but was similar to the value used in the calculations (Table VIII.2.2).

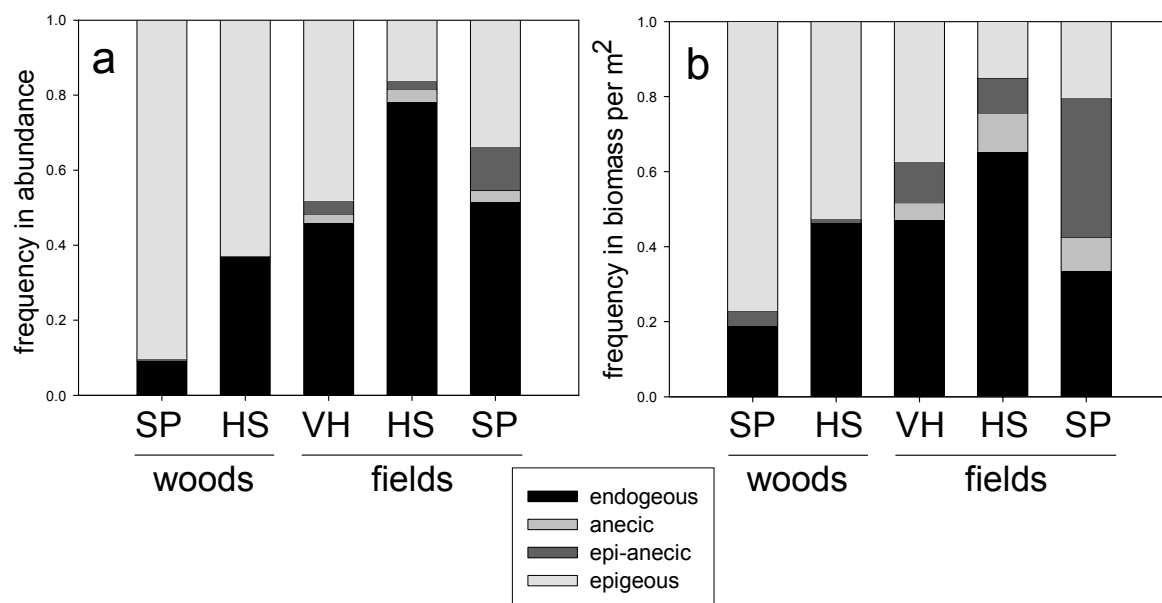
Table VIII.2.2 : Comparison between three estimates of earthworm biomasses differing by the calculations including the three extractions (VH for visual harvest, HS for hand-sorting, SP for spraying) in 38 samplings collected in fields at night.

Estimate	Biomass mean $\pm$ SD (kg/ha)	Paired t-test
SP	463 $\pm$ 303	} $t_{37} = 4.54$, $P < 0.001$
VH+HS	753 $\pm$ 349	
Mean SP:(VH+(HS*10)+SP)	840 $\pm$ 390	} $t_{37} = -1.75$, $P = 0.088$

In fields, the mass of worms collected was very different according to the type of extraction (6.68 ± 7.32 kg/ha for visual harvest, 463.53 ± 303.49 kg/ha for spraying and 746.87 ± 348.34 kg/ha for hand-sorting; GLMM : $F_{2,74} = 86.68$, $P < 0.001$, $n = 38$).

Endogeous worms formed the majority of the worms collected and they were more abundant in hand-sorting than in visual harvest and in spraying (Fig. VIII.2.4a and 4b; GLMM : $F_{2,74} = 45.81$, $P < 0.001$ for abundance; $F_{2,74} = 26.38$, $P < 0.001$ for biomass). On the contrary, epigeous worms were less abundant in hand-sorting than in visual harvest and spraying (GLMM : $F_{2,74} = 23.59$, $P < 0.001$ for abundance; $F_{2,74} = 10.60$, $P < 0.001$ for biomass). Anecic worms were not different in abundance among the three extraction but their biomass was less important in harvest (GLMM : $F_{2,74} = 0.48$, $P = 0.62$ for abundance; $F_{2,74} = 3.41$, $P = 0.038$ for biomass). Epi-anecic worms were more abundant in spraying than in harvest and hand-sorting (GLMM : $F_{2,74} = 22.20$, $P < 0.001$ for abundance; $F_{2,74} = 40.13$, $P < 0.001$ for biomass).

Fig. VIII.2.4 : Comparison of frequencies in abundance (a) and biomass (b) of earthworms according to their category, between woods and fields and between the type of extraction. (n = 43 in woods and 38 in fields).



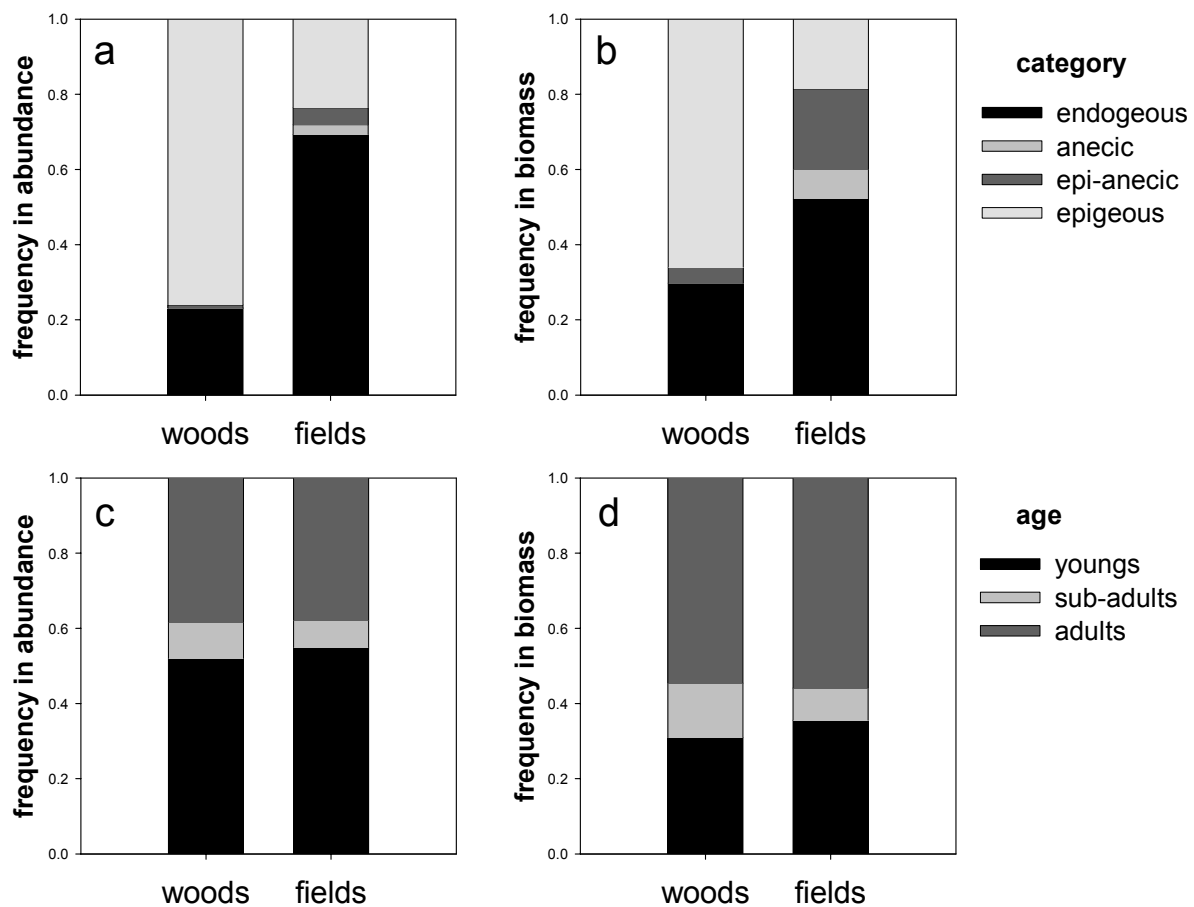
The higher fraction of worms accessible at night compared to the biomass obtained by single spraying by day emphasised the interest of meadows at night for woodcocks. Moreover, the similarity between the fraction of biomass accessible compared to the value used for our calculations indicates that a spraying would not be necessary in future works to determine the biomass of earthworms accessible at night in fields to woodcocks (and possibly birds with similar foraging techniques such as snipes *Gallinago* sp). In addition, the fraction of earthworms collected by visual harvest was negligible compared to spraying and hand-sorting. Therefore, a single hand-sorting of soil cores collected at night in several points (to take into account the spatial heterogeneity) would be sufficient.

Endogeous worms were more abundant in hand-sortings. Anecic and epi-anecic worms were more abundant in spraying.

VIII.2.3.3. Comparison between forest and fields

The anecic and epi-anecic worms were almost absent in forest, and were the minority in abundance but represented 29% of biomass in fields (Fig. VIII.2.5a and 5b). Epigeous worms were the most important in forest and more numerous than in fields (t-tests $t_{66} = -11.54$, $P < 0.001$ in abundance, $t_{57} = -9.49$, $P < 0.001$ in biomass). Endogeous worms were the most important in fields and more numerous than in forest (t-tests $t_{68} = 10.64$, $P < 0.001$ in abundance, $t_{67} = 4.80$, $P < 0.001$ in biomass). The age ratios were not different among forest and fields, on the abundance level (Fig. VIII.2.5c; t-tests $t_{79} = -0.21$, $P = 0.83$ in adults, $t_{79} = 0.99$, $P = 0.32$ in juveniles) as well as on the biomass level (Fig. VIII.2.5d; t-tests $t_{79} = 0.44$, $P = 0.66$ in adults, $t_{79} = 1.78$, $P = 0.08$ in juveniles).

Fig. VIII.2.5 : Comparison of frequencies in abundance (a, c) and biomass (b, d) of earth-worms per m² according to their category (top graphs) and age class (bottom graphs), between woods and fields (n = 43 samplings in woods and 38 in fields).



In forest, the mass of worms collected with spraying and with hand-sorting were not different (32.49 ± 24.97 kg/ha for spraying and 38.48 ± 39.16 kg/ha for hand-sorting; GLMM: $F_{1,42} = 1.25$, $P = 0.27$, $n = 43$). Epigeous worms formed the majority of the worms collected and they were more abundant in spraying than in hand-sorting (Fig 4a and 4b; GLMM: $F_{1,42} = 40.63$, $P = 0.005$ for abundance; $F_{1,42} = 38.91$, $P < 0.001$ for biomass). On the contrary, endogeous worms were more abundant in hand-sorting than in spraying (GLMM: $F_{1,42} = 40.48$, $P < 0.001$ for abundance; $F_{1,42} = 43.23$, $P < 0.001$ for biomass).

VIII.2.3.4. Comparison of earthworm species

The species of earthworms collected are detailed in the table VIII.2.3.

In woods, 18 species were present and the most abundant were *Dendrobaena attemsi*, *Dendrobaena octaedra*, *Lumbricus rubellus castenoïde*, *Aporrectodea caliginosa caliginosa*, *Allolobophora chlorotica chlorotica albinica*, *Allolobophora rosea* and *Octalasion cyaneum*.

In fields, 20 species of earthworms were present and the most abundant were *Dendrobaena mammalis*, *Lumbricus castaneus*, *Lumbricus rubellus castenoïde*, *Lumbricus rubellus rubellus*, *Lumbricus centralis*, *Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea giardi*, *Aporrectodea longa*, *Aporrectodea caliginosa caliginosa*, *Aporrectodea caliginosa tuberculata*, *Allolobophora chlorotica chlorotica typica*, *Allolobophora rosea* and *Octalasion cyaneum*.

Table VIII.2.3 : details of species of earthworms collected in the Beffou area during the winters 2001 and 2002. N = 43 samplings in woods and 38 in fields. The occurrence is the number or the % of samplings where the species is present. The mean numbers of worms and biomass (g) are given per m².

Category	Earthworm species	Woods			Fields		
		Occurrence		Mean n worms	Occurrence		Mean n worms
		n	%		n	%	
Epigeous	<i>Dendrobaena attemsi</i>	42	97.7	34.3	1	2.6	3.0
	<i>Dendrobaena mammalis</i>	14	32.6	4.3	29	76.3	11.9
	<i>Dendrobaena octaedra</i>	43	100.0	19.4	1	2.6	2.5
	<i>Eisenia eiseini</i>	1	2.3	4.2	0	0.0	0.0
	<i>Eisenia fetida</i>	1	2.3	0.2	1	2.6	0.2
	<i>Eisenia illa tetraedra</i>	11	25.6	1.7	14	36.8	3.6
	<i>Lumbricus castaneus</i>	10	23.3	1.3	12	31.6	12.3
	<i>Lumbricus rubellus castenoides</i>	38	88.4	4.4	36	94.7	25.3
	<i>Lumbricus rubellus rubellus</i>	13	30.2	2.2	37	97.4	21.1
	Sum			71.8			79.9
Epi-anecic	<i>Lumbricus centralis</i>	7	16.3	2.0	30	78.9	10.8
	<i>Lumbricus terrestris</i>	1	2.3	0.3	22	57.9	9.4
Sum				2.3			20.1
Anecic	<i>Aporrectodea giardi</i>	0	0.0	0.0	16	42.1	7.9
	<i>Aporrectodea longa</i>	0	0.0	0.0	16	42.1	7.6
	<i>Aporrectodea nocturna</i>	0	0.0	0.0	1	2.6	0.7
Sum				0.0			16.1
Endogeous	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	21	48.8	13.5	38	100.0	137.7
	<i>Aporrectodea caliginosa tuberculata</i>	1	2.3	0.3	17	44.7	9.6
	<i>Allolobophora chlorotica albinica</i>	24	55.8	7.1	17	44.7	6.2
	<i>Allolobophora chlorotica chlorotica typica</i>	7	16.3	5.9	31	81.6	21.3
	<i>Allolobophora icterica</i>	9	20.9	2.3	18	47.4	4.3
	<i>Allolobophora rosea</i>	24	55.8	10.7	33	86.8	13.0
	<i>Octolasion cyaneum</i>	26	60.5	3.1	33	86.8	3.0
	Sum			42.9			195.1
							43.14

VIII.3. Annexe 3 : Complément de cartes

Fig. VIII.3.1 : Répartition des points utilisés pour mesurer la disponibilité des humus et des haies. Les humus (ronds) ont fait l'objet d'un échantillonnage systématique sur toute la forêt départementale (162 points d'un carroyage de 200 m de côté), élargi dans le bocage avec 20 points tirés au hasard. Les haies (carrés) ont fait l'objet d'un tirage au hasard de 89 points.

Repartition of the points used to measure availability of humus types and hedges. For the humus types (circles), we performed a systematic sampling over all the departemental forest (162 points spaced by 200 m), and enlarged in the bocage with 20 points randomly chosen (wooded areas are in green). 89 hedges (squares) were randomly chosen in the bocage (black lines separating fields in white).

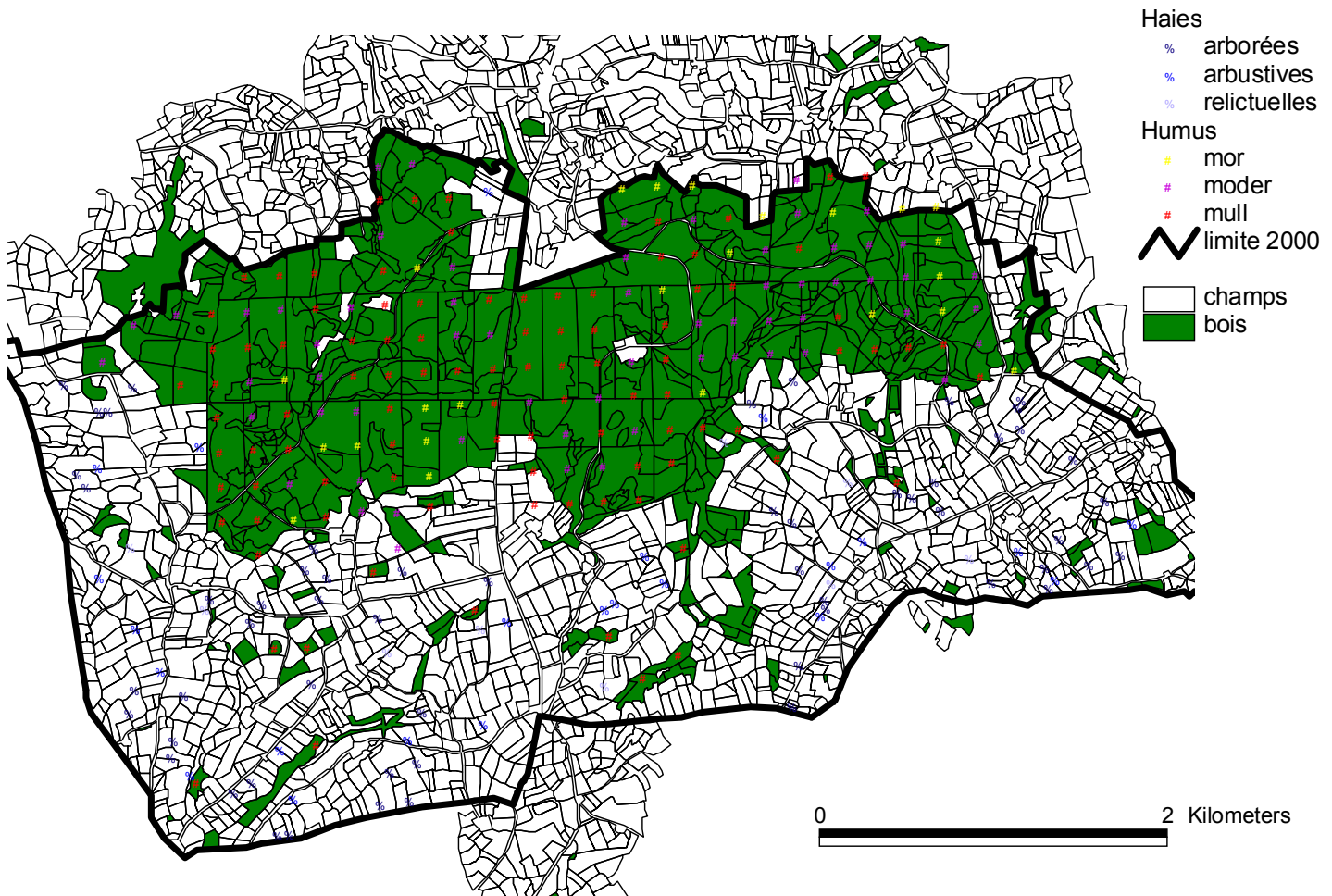
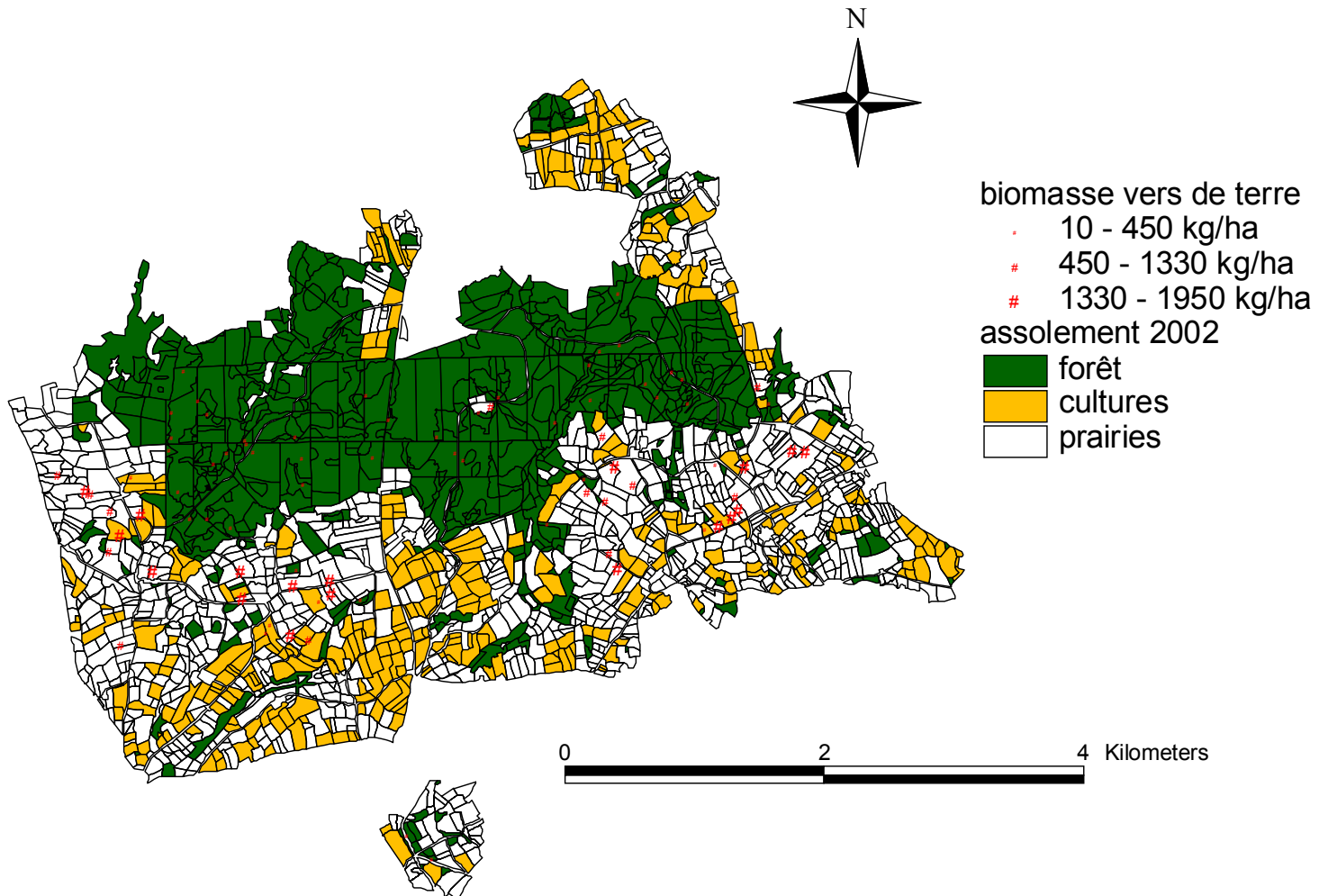


Fig. VIII.3.2 : Répartition des prélèvements de vers de terre, dans la forêt et dans le milieu agricole, lors des deux hivers 2001 et 2002. La taille des points varie en fonction de la biomasse de vers de terre présente.

Repartition of earthworm samplings, in the forest (green) and in the agricultural fields (meadows in white and crops in orange), in the two winters 2001 and 2002. The size of the points is varying according to the earthworm biomass present.



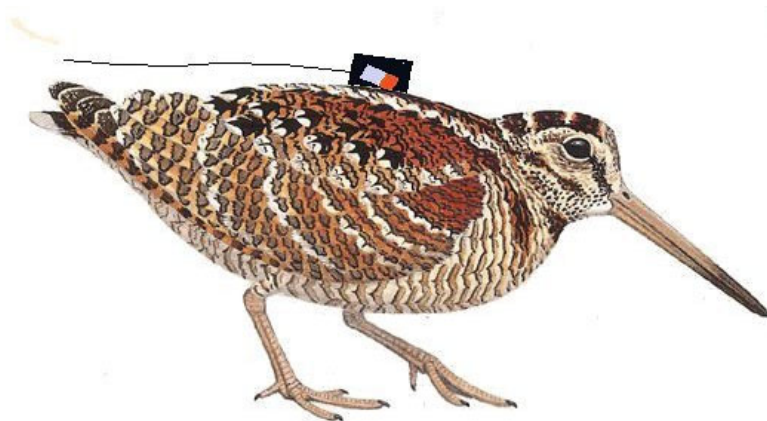
VIII.4. Annexe 4 : Enregistrements d'activité

L'enregistrement de l'activité, décrit dans l'article 5, est possible grâce aux émetteurs à détecteur d'activité. C'est la position d'une bille de mercure à l'intérieur d'un tube, placé sur le côté de l'émetteur, qui indique l'activité de l'oiseau. Le tube est incliné de 10° vers le bas et vers l'avant, de telle manière que le signal émis change quand l'oiseau se penche pour sonder le sol (et s'alimenter) (Fig. VIII.4.1).

Fig. VIII.4.1 :



a) Quand l'oiseau est inactif, la bille de mercure (en rouge) se trouve vers l'arrière de l'émetteur et les signaux sont envoyés avec un rythme « lent » de 1200 ms.



b) Quand l'oiseau se penche pour sonder le sol, la bille de mercure roule vers l'avant de l'émetteur et les signaux sont envoyés avec un rythme « rapide » de 800 ms.

L'enregistrement de l'activité d'un oiseau est effectué de manière automatique grâce à un récepteur spécial, le modèle RX900 de la marque Télévilt®. Cette station d'enregistrement, alimentée par une batterie de voiture 12V, peut enregistrer en continu pendant une semaine. A chaque variation de rythme ou de puissance de signal, la station enregistre la date et l'heure (à la seconde près), la fréquence de l'émetteur suivi (unique pour chaque individu), la période du signal (indiquant l'activité) et la puissance du signal. Si l'oiseau reste inactif pendant un long moment, le récepteur continue d'enregistrer une donnée par minute pour confirmer que le signal est toujours audible. La figure VIII.4.2 montre un exemple d'enregistrement d'activité. Pour le traitement des données, le rythme d'activité (période) est transformée en variable binaire (0 = inactif ; 1 = actif).

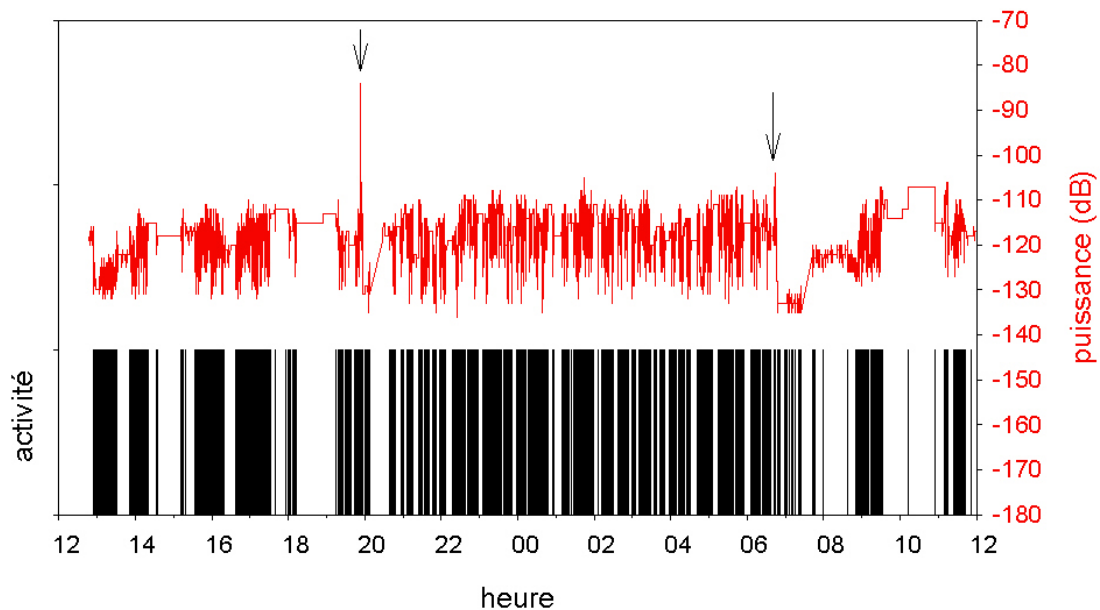
Pour effectuer les enregistrements, le récepteur était placé dans une boîte métallique, avec sa batterie d'alimentation, et relié à deux types d'antennes. Dans le meilleur de cas, l'émetteur à enregistrer pouvait être capté depuis une grande antenne directionnelle Yagi à 9 brins (Fig. VIII.4.3), fixée au sommet du château d'eau, situé sur le point culminant de la région et au centre de la zone d'étude : le Pâvé (voir Fig. II.3). Lors de la passée, l'antenne, montée sur un trépied mobile, était redirigée vers la remise nocturne de l'oiseau.

Fig. VIII.4.3 : Récepteur d'activité branché à la grande antenne de 9 brins, située au point culminant de la forêt.

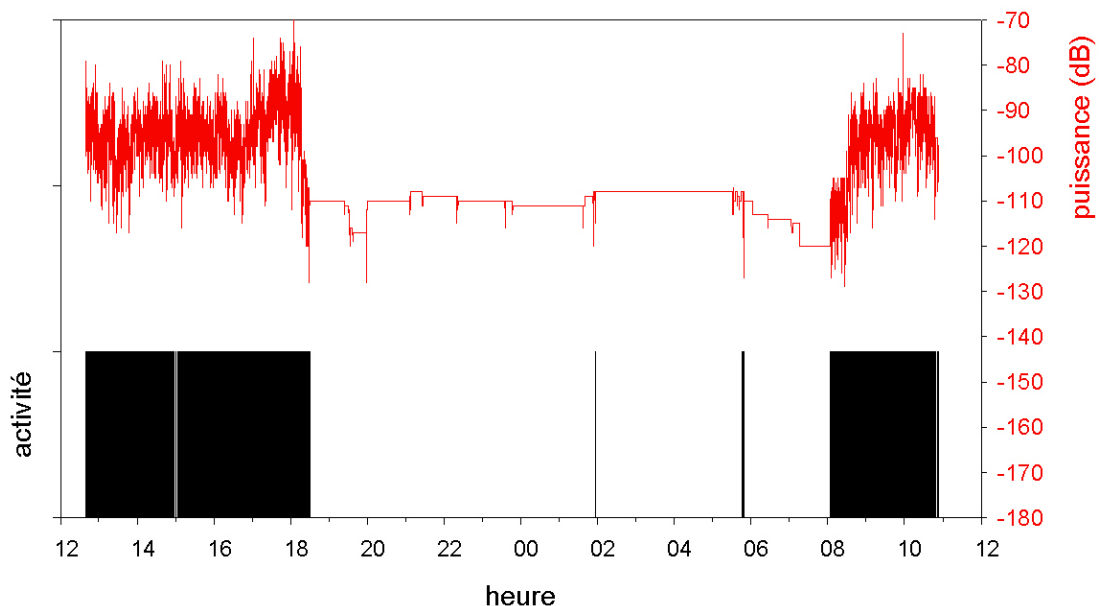


Fig. VIII.4.2 : Exemples d'enregistrement d'activité, pendant une journée et une nuit. L'activité est une variable binaire qui apparaît sous forme de barres verticales noires (plus l'activité est intense, plus les barres sont rapprochées jusqu'à se coller). La ligne rouge représente la puissance du signal reçu. Les flèches indiquent les vols de passée, où la puissance du signal augmente brusquement avant de disparaître. En haut, l'oiseau était actif par périodes pendant l'après-midi en forêt, puis il a effectué la passée à 19 h 45 pour rejoindre une prairie et il était très actif pendant toute la nuit. Il a regagné sa remise diurne vers 6 h 30 et il a été relativement peu actif dans la matinée. L'exemple du bas est typique des oiseaux ne faisant pas la passée : la bécasse 23 a été extrêmement active durant la journée en forêt mais complètement inactive pendant la nuit, située pourtant au même endroit qu'en journée.

bécasse 35, 11 et 12 mars 2001



bécasse 23, 18 et 19 janvier 2001



Si l'oiseau n'était pas audible depuis le Pâvé, le récepteur était amené à proximité de la remise (< 200 m), à l'intérieur de sa boîte métallique, et branché sur une antenne fouet omnidirectionnelle de CB. Au moment de la passée, le récepteur était alors aussi déplacé à proximité de la remise nocturne, ou alors rebranché à la grande antenne sur le Pâvé.

Si deux bécasses se trouvaient dans des remises proches, il était possible de les enregistrer alternativement grâce à la fonction « scan » du récepteur. Le scan était en général réglé sur 3 minutes, et limité à deux oiseaux simultanément. Ainsi le premier oiseau était enregistré 3 minutes, puis le deuxième oiseau était enregistré 3 minutes. L'activité pendant les 3 minutes non enregistrées du premier oiseau était supposée identique à la précédente période enregistrée, et le temps d'activité enregistré était alors doublé pour obtenir le temps d'activité total par oiseau.

VIII.5. Annexe 5 : Résumés des communications orales

4th European Ornithologists Union Conference

Chemnitz (Allemagne), 16-21 Aout 2003.

Low levels of energy expenditures in nocturnal continental waders

DURIEZ, O., PASTOUT-LUCCHINI, L., FRITZ, H., FERRAND, Y., & BRETAGNOLLE, V.

Waders are known to have relatively high levels of energy expenditures in temperate climates. But most studies have focused on coastal and wetland species. We do not know whether a low BMR is a genotypic attribute of all charadrii species or is an adaptive response to their expensive way of life in unsheltered and windy habitats. In case of adaptive response, we might expect that species living under milder conditions and/or habitats would show lower energetic rates. We predict that the reduction of heat loss for birds living in sheltered habitat may lead to low energetic rates. Moreover, nocturnal birds could save energy by resting during the day in sheltered habitat and being active at night, when the costs for thermoregulation are higher. We tested these hypotheses in two species of waders that had never been studied earlier: the Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola* (living in forests and meadows) and the Stone-Curlew *Burhinus oedicephalus* (living in cultivated plains). Both species have relatively similar body masses and are mostly nocturnal. Basal Metabolic Rate (BMR) and thermoregulation costs were measured at rest in a respirometer chamber, in winter on wild birds for woodcocks, and in summer on captive chicks for stone-curlews. Both species showed low BMR and high plumage isolation compared with coastal waders. Thus, BMR would be an adaptive response to local energetic constraints and not a genotypic attribute of the Charadrii suborder. The causes of low BMR (sheltered habitat vs. nocturnal activity) cannot be determined yet.

26th Congress of the International Union of Game Biologists

Braga (Portugal), 1^{er}-6 Septembre 2003.

Winter habitat selection of Eurasian woodcocks: a tool for a sustainable management of a game species.

DURIEZ, O., FRITZ, H., FERRAND, Y., & CLOBERT, J.

The Eurasian woodcock *Scolopax rusticola* is a vulnerable game species which is reported to suffer from a high hunting pressure and long-term modifications of its habitats. However, the ecology and behaviour of the species during winter (i.e. the season of highest concentration of birds and highest hunting pressure) are still unknown. Prior to adequate sustainable management of the populations, it is necessary to better understand what are the important factors affecting individual survival. During three consecutive winters, we followed 65 individual woodcocks fitted with radio-tags, in Brittany, one of the main wintering area in Western Europe. This is the first extensive study of woodcock ecology in winter. Habitat selection was analysed using GIS and compositional analysis. We confirmed that woodcocks used different habitats during the day and during the night. During the day, the habitat selection in forest was made according to the humus type (preference for mulls, richer in earthworms biomass) and dense scrub layer (better protection). At night, grazed meadows were by far the preferred habitat, containing also the highest biomasses of earthworms compared to cultivated fields. Therefore, it appears that woodcocks use a mosaic of habitats but select those with high food abundance, and good cover during the day. However, these habitats suffer threats and the most serious concern is the diminution of the “bocage” in Western Europe: disappearance of permanent meadows and destruction of the hedges network. The actual agricultural practices (pesticides, deep ploughing) reduce earthworm biomasses in cultivated fields compared to meadows. At last, the surface of forest is increasing but the common practice of replacing deciduous by coniferous trees impoverishes the humus and earthworms biomasses.

3rd International Wildlife Management Congress

Christchurch (Nouvelle-Zélande), 1^{er}-5 décembre 2003.

Individual wintering strategies in the Eurasian woodcock *Scolopax rusticola*.

DURIEZ, O., FRITZ, H., FERRAND, Y., TREMBLAY, Y., & CLOBERT, J.

Many studies of wildlife conservation and management have proved the interest to apply behavioural ecology approaches. To survive in winter, each bird has to resolve an adaptive trade-off between the need to feed and the avoidance of predation. In the woodcock, this trade-off is expressed at the level of habitat selection. The monitoring of radio-tagged birds indicated two strategies of over-wintering. Most of the woodcocks were active during the day (in forest) and at night (in meadows), but some of them were completely diurnal and stayed in the forest at night. An estimation of daily energetic expenditure did not show a difference of cost between both strategies. The risk of predation was higher in meadows than in the forest. The biomass of food (earthworms) was ten times higher in meadows than in the forest. The biomass of earthworms in the diurnal sites of the birds who usually stayed in the forest at night was higher than in the sites used by the birds who go to meadows.

The decision to go to meadows at night seemed to be taken every evening, according to the success of foraging during the day in the forest. In case of successful feeding day, in a good patch of food, the bird was not obliged to take the risk to go to meadows. When the patch started to be depleted, then the bird could not achieve all its needs and was obliged go to meadows at night (where there was always enough food) and/or change of diurnal site. Therefore, the trade-off between feeding and predation risk depends on the efficiency of the bird to find a good patch of food in the forest and to exploit it during the day.

Liste des publications

➤ Articles

- **DURIEZ, O.**, PASTOUT-LUCCHINI, L., BOOS, M., CHASTEL, O., FRITZ, H., FERRAND, Y., & CLOBERT, J. (accepté sous révisions). Low levels of energy expenditures in a nocturnal, forest-dwelling wader, the Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola*. Ardea.
- **DURIEZ, O.**, FERRAND, Y., BINET, F., CORDA, E., GOSSMANN, F. & FRITZ, H., (soumis). Habitat selection of the Eurasian Woodcock in winter in relation to its main preys: the earthworms. Journal of Applied Ecology.
- **DURIEZ, O.**, Cyril ERAUD, C. & Yves FERRAND (soumis). Additive hunting effects on winter survival rates of Eurasian Woodcock in Western France. Biological Conservation.
- **DURIEZ, O.**, FRITZ, H., SAID-DELCROS, S., & FERRAND, Y. (à soumettre). Spatial use and movements by Eurasian woodcocks wintering in a mixed forest-agriculture landscape, in Brittany, western France.
- **DURIEZ, O.**, FRITZ, H., BINET, F., TREMBLAY, Y. & FERRAND, Y. (à soumettre). Individual Activity rates in wintering Eurasian Woodcocks: do they reflect a trade-off between starvation and predation risks?
- **DURIEZ, O.**, BRETAGNOLLE, V. & ATTIE, C. (en préparation). Low metabolic rates in the Stone-Curlew *Burhinus oedicephalus*, a nocturnal continental wader.

➤ Communications orales lors de congrès

- **DURIEZ, O.**, PASTOUT-LUCCHINI, L., FRITZ, H., FERRAND, Y., & BRETAGNOLLE, V. Low levels of energy expenditures in nocturnal continental waders. 4th European Ornithologists Union Conference, Chemnitz (Allemagne), 16-21 Aout 2003.
- **DURIEZ, O.**, FRITZ, H., FERRAND, Y., & CLOBERT, J. Winter habitat selection of Eurasian woodcocks: a tool for a sustainable management of a game species. 26th Congress of the International Union of Game Biologists, Braga (Portugal), 1^{er}-6 Septembre 2003.
- **DURIEZ, O.**, FRITZ, H., FERRAND, Y., TREMBLAY, Y., & CLOBERT, J. Individual wintering strategies in the Eurasian woodcock *Scolopax rusticola*. 3rd International Wildlife Management Congress, Christchurch (Nouvelle-Zélande), 1^{er}-5 décembre 2003.

➤ Posters présentés lors de congrès

- **DURIEZ, O.**, FRITZ, H., FERRAND, Y., TREMBLAY, Y., & CLOBERT, J. Strategies of over-wintering in the Eurasian woodcock *Scolopax rusticola*. 4th European Ornithologists Union Conference, Chemnitz (Allemagne), 16-21 Aout 2003.
- **DURIEZ, O.**, FRITZ, H., FERRAND, Y., TREMBLAY, Y., & CLOBERT, J. Individual wintering strategies in the Eurasian woodcock *Scolopax rusticola*. 26th Congress of the International Union of Game Biologists, Braga (Portugal), 1^{er}-6 Septembre 2003.
- **DURIEZ, O.**, FRITZ, H., FERRAND, Y., & CLOBERT, J. Winter habitat selection of Eurasian woodcocks: a tool for a sustainable management of a game species. 3rd International Wildlife Management Congress, Christchurch (Nouvelle-Zélande), 1^{er}-5 décembre 2003.

Summary

The Eurasian Woodcock (*Scolopax rusticola* L.) is a migratory bird species with an uncertain conservation status, whose ecology and behaviour are mostly unknown in winter. Woodcocks are known to be sensitive to frost, and are threatened by habitat loss and high hunting pressures in winter, which is a period of enhanced vulnerability due to the concentration of populations. This study aims to understand the behavioural strategies in winter by combining eco-physiology and behavioural ecology approaches, to propose accurate management and conservation measures. Birds must resolve a trade-off between feeding and predator avoidance according to their energetic requirements. The trade-off could thereby impact on habitat selection. Studies of energetic expenditures in laboratory (basal metabolic rate and thermoregulation) and in the field revealed that woodcocks were well insulated and had a rather low energy expenditure compared to other wader species. Woodcocks live in two types of habitat in winter: wooded habitats during the day (woodland and hedges) and agricultural habitats at night. Habitat selection, spatial use, survival and time-budget have been studied during three winters in Brittany, using about a hundred woodcocks fitted with radio-transmitters. Diurnal habitats were selected according to their richness in earthworms (their main food item) and in shrub cover (for protection). At night, grazed meadows were preferred to crops for their richness in earthworms. Natural mortality by predation occurred mostly in the fields at night and survival rates suggested an additive mortality due to hunting. The trade-off between starvation and predation risk lead individuals to adopt different behavioural strategies of space use and time-budget management. Some individuals only used one site while others visited several sites, alternatively or successively. The choice of strategy seems to depend on the efficiency of individuals to forage and escape predators. The use of meadows at night, which varies among individuals, gives another explanation to the starvation / predation trade-off. Depending on their energetic needs (function of air temperature) and their own foraging efficiency, individuals that increased their foraging effort during the day, could decide to stay in the forest at night in order to minimise predation risks. These results are discussed in scientific and conservation perspectives. Solutions of habitat management are proposed for a sustainable use of woodcock populations.

Key words : adaptive trade-off, Brittany, earthworms, energetics, foraging efficiency, habitat selection, hunting, individual strategy, Lumbricidae, radio-tracking, *Scolopax rusticola*, survival, time-budget, woodcock.

Résumé

La Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) est une espèce d'oiseau migrateur au statut de conservation incertain, dont l'écologie et le comportement sont largement méconnus en hivernage. La Bécasse, connue pour être sensible au gel, est menacée par la perte de ses habitats et une forte pression de chasse en hiver, période de vulnérabilité accrue du fait de la concentration des populations. Cette étude a pour but de mieux comprendre les stratégies comportementales d'hivernage, en combinant des approches d'éco-physiologie et d'écologie comportementale, afin de proposer des mesures de gestion et de conservation adéquates. Selon leurs besoins énergétiques, les oiseaux doivent résoudre un compromis entre s'alimenter efficacement et éviter la prédation. Ce compromis peut avoir des répercussions sur la sélection de l'habitat. Une étude des dépenses énergétiques en laboratoire (métabolisme de base et thermorégulation) et sur le terrain a montré que la Bécasse était bien isolée thermiquement et avait une dépense énergétique relativement faible. La Bécasse fréquente deux types d'habitat (remises) en hiver : des milieux boisés en journée (bois et haies) et des milieux agricoles la nuit. La sélection et l'utilisation de l'habitat, la survie et le budget-temps ont été étudiés sur une centaine de bécasses équipées de radio-émetteurs, pendant trois hivers en Bretagne. La sélection de l'habitat diurne s'effectue selon la richesse en vers de terre (proie favorite) et en couvert arbustif (pour la protection). La nuit, les prairies pâturées sont préférées aux cultures pour leur richesse en vers de terre. La mortalité naturelle par prédation a lieu principalement de nuit en prairie et les taux de survie suggèrent une mortalité additive due à la chasse. Le compromis entre alimentation et risque de prédation amène les individus à choisir entre différentes stratégies comportementales d'utilisation de l'espace et de gestion du budget-temps. Certains individus ne fréquentent qu'une seule remise alors que d'autres en utilisent plusieurs, de manière successive ou alternative. Le choix de la stratégie semble dépendre de l'efficacité des individus à rechercher leur nourriture et à échapper à la prédation. La fréquentation des prairies la nuit, variable selon les individus, constitue une autre réponse au compromis entre alimentation et prédation. En fonction de leurs besoins énergétiques (résultant de la température de l'air) et de leur efficacité de recherche alimentaire, les individus peuvent décider de rester en forêt la nuit pour minimiser le risque de prédation, en augmentant leur effort d'alimentation diurne. Ces résultats sont discutés en termes de perspectives scientifiques et de conservation. Des aménagements d'habitats sont proposés pour une gestion durable des populations de bécasses.

Mots-clés : Bécasse des bois, Bretagne, budget-temps, chasse, compromis adaptatif, efficacité alimentaire, énergétique, Lumbricidae, radio-télémétrie, *Scolopax rusticola*, sélection d'habitat, stratégie individuelle, survie, vers de terre,