

## Influence des caractéristiques paysagères sur les domaines vitaux de Gorgebleues à miroir *Luscinia svecica namnetum* dans les marais salants du Mès (Loire-Atlantique)

Sarah MONNET



Photos : Sarah Monnet

du 22 avril au 27 juin 2014

Sous la direction de :  
Laurent GODET et Matthieu MARQUET  
Parc naturel régional de Brière

et

Laboratoire de recherche Géolittomer  
LETG UMR 6554 – CNRS



## Remerciements

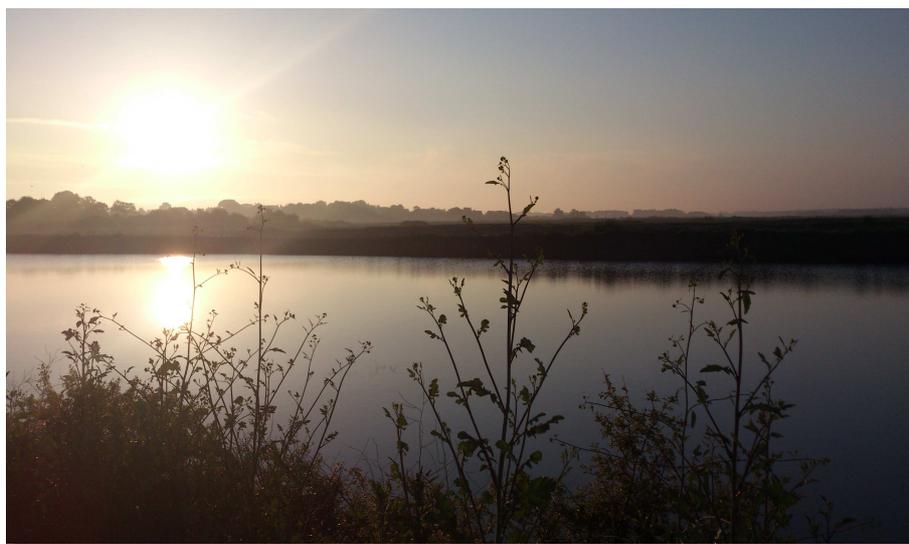
Avant toute chose, je tiens à remercier Laurent Godet et Matthieu Marquet sans qui ce stage n'aurait pas vu le jour. De même, je remercie le laboratoire Géolittomer et le Parc naturel régional de Brière pour leur accueil.

A présent, je tiens à remercier Laurent Godet et Matthieu Marquet pour leur constante bonne humeur, leur enthousiasme communicatif et leurs conseils. Ils m'ont énormément appris : que se soit en reconnaissance des espèces et de leur chant (je ne pourrai d'ailleurs plus écouter une Bouscarle de cetti sans imaginer le solo de guitare accompagnant son chant), en cartographie ou en statistiques. Par la même occasion, je remercie également Jérôme Fournier pour ses précieuses explications sur le terrain (qui m'aideront, je l'espère à reconnaître quelques autres chants d'oiseaux d'ici cet été) et pour son aide qui nous a permis de suivre et d'observer les Gorgebleues pendant trois semaines.

Merci à Elisa Grégoire qui a également travaillé sur les marais salants du Mès l'an passé et qui a suivi onze mâles pendant plus de trois semaines. Son travail a permis d'augmenter la base de données afin de réaliser des analyses statistiques sur deux années consécutives.

J'adresse également de vifs remerciements aux paludiers du Mès pour leur hospitalité et leur travail quotidien qui contribue à pérenniser cet écosystème si particulier, recueillant une faune et une flore d'une richesse insoupçonnée.

Pour finir, je tiens à remercier tout spécialement Nico, ses filles et son tracteur sans qui je serais encore dans les marais !



# Sommaire

I) Introduction.....	1
II) Matériel et Méthodes.....	3
1) Les marais salants du Mès.....	2
2) La Gorgebleue à miroir ( <i>Luscinia svecica</i> ).....	2
2.1) La Gorgebleue : une espèce polytypique.....	3
2.2) Carte d'identité du morphe <i>namnetum</i> .....	4
3) Capture, équipement et suivi des individus.....	7
4) Choix et calcul des variables.....	8
III) Résultats.....	10
1) Description des domaines vitaux et des territoires.....	10
1.1) Évolution de la taille des domaines vitaux durant le suivi de l'année 2014.....	10
1.2) Domaines vitaux des mâles en 2014.....	11
2) Influence des facteurs sur la taille des domaines vitaux.....	14
IV) Discussion.....	14
1) Possibles explications des différents comportements observés en 2014.....	14
1.1) Retour des individus sur le même site d'une année sur l'autre.....	14
1.2) Pourquoi y a-t-il des individus cantonnés... ?.....	16
1.3) ...et d'autres individus qui sont explorateurs ?.....	16
1.4) En quoi la date du 4 mai est-elle si importante ?.....	17
2) Influence des facteurs sur la taille des domaines vitaux.....	18
2.1) Les caractéristiques paysagères comme facteur explicatif principal de la taille des domaines vitaux.....	18
2.2) La distance aux autres mâles : facteur clef dans les relations intraspécifiques mais qui influence peu la taille des domaines vitaux.....	19
2.3) Caractéristiques individuelles : rôle mineur mais rôle tout de même.....	20
V) Bilan et perspectives d'étude.....	21
Bibliographie.....	22

## I) Introduction

Parmi les 48 Parcs Naturels Régionaux (PNR) présents en France, celui de Brière se distingue par bien des points. Situé sur la presqu'île de Guérande, entre les estuaires de la Vilaine et de la Loire (Fig. 1), il présente une multitude d'espaces naturels, subtil mélange de marais salants et saumâtres, de plages et de dunes, de côtes rocheuses et de vasières, mais également de bois et de landes.

Les marais salants guérandais, en bordure immédiate de ce PNR, sont reconnus comme zone humide d'importance internationale depuis le 1<sup>er</sup> septembre 1995 par la Convention de Ramsar. Les oiseaux y sont omniprésents : qu'ils soient sédentaires, hivernants ou migrateurs. Ainsi près de 300 espèces d'oiseaux, soit la moitié des espèces recensées en Europe, ont déjà été observées en presqu'île guérandaise (Potard M. et le collectif LPO, 2009). La présence de plusieurs d'entre elles, emblématiques de la presqu'île, tels que l'Aigrette garzette, la Spatule blanche, le Busard des roseaux, l'Avocette élégante, ou encore la Sterne pierragarin, est également à l'origine d'une classification des marais en Zone Importante pour la Conservation des Oiseaux (ZICO).



**Figure 1:** Localisation des Parcs régionaux français ainsi que celui de Brière comprenant les marais salants du Mès. Sources : [www.parc-naturel-briere.fr](http://www.parc-naturel-briere.fr) et [www.parcs-naturels-regionaux.tm.fr](http://www.parcs-naturels-regionaux.tm.fr)

Parmi les marais salants de la presqu'île guérandaise, se trouvent ceux du Mès. Ils présentent, comme tous les autres, un paysage très fragmenté. On peut les qualifier ainsi car les marais salants forment des paysages anthropisés très géométriques où peuvent être distingués trois entités distinctes selon les concepts de l'écologie du paysage (Burel & Baudry, 2003) : la matrice ou environnement hostile correspondant aux habitats aquatiques pour les passereaux terrestres, les patches ou habitats favorables que sont les îlots terrestres (talus et schorres), et les corridors qui connectent les patches d'habitat et qui remplissent le rôle de passage, de filtre ou de barrière suivant l'espèce considérée. L'écologie du paysage a pour objectif de comprendre les relations entre la structure et l'organisation des paysages et les fonctionnements écologiques.

Il a été mis en évidence qu'au cœur des marais, où la fragmentation est la plus importante, se trouvent une diversité et une richesse paysagère, ainsi qu'une abondance d'oiseaux, beaucoup plus pauvre qu'en bordure de marais, qui est en contact avec un grand nombre d'habitats (Dominik *et al*, 2012). Ceci est cohérent avec un grand nombre d'études démontrant que la fragmentation tend à réduire la diversité des oiseaux (e.g. Pearson, 1993) et influence significativement la structure des assemblages d'espèces.

Cependant, malgré ce paysage a priori contraignant, certains oiseaux se répartissent préférentiellement au cœur des marais salants. C'est le cas de la Gorgebleue à miroir (*Luscinia svecica*) qui est une des seules espèces de passereaux terrestres à être présente dans ce type de milieu, là où le paysage est le plus fragmenté (Dominik *et al*, 2012). Elle peut représenter jusqu'à 40% des espèces nicheuses dans ces zones (Taillandier *et al.*, 1985).

**L'objectif de cette étude est de savoir si les Gorgebleues compensent cette contrainte paysagère par une extension de leurs domaines vitaux (correspondant à l'espace utilisé par les individus pour leurs activités (Burt, 1943)), ou si la taille des domaines vitaux peut être expliquée par d'autres facteurs comme les caractéristiques de chaque individu ou leur localisation par rapport aux autres mâles.**

**Nous testerons donc la part relative de l'influence : i) des caractéristiques paysagères; ii) des caractéristiques individuelles; iii) de la localisation des autres individus, sur la taille des domaines vitaux des Gorgebleues.**

Respectivement, nous pouvons émettre les hypothèses suivantes : i) certaines contraintes paysagères (e.g. faible disponibilité en habitats terrestres) conduisent les Gorgebleues à étendre leur domaine vital par manque de ressources disponibles; ii) la proximité d'autres individus les conduit à étendre leur domaine vital pour chercher à réaliser d'autres copulations; iii) certaines caractéristiques individuelles, comme la mauvaise condition physique, ou encore, le fait de se reproduire pour la première fois (mâles de deux ans), peuvent conduire à des sélections d'habitats non optimales et donc à une extension de leur domaine vital.

## **II) Matériel et Méthodes**

### **1) Les marais salants du Mès**

Ce site d'étude de 586 hectares est particulièrement remarquable puisqu'il est le fruit de plusieurs siècles d'exploitation traditionnelle du sel, et ce depuis le IX<sup>e</sup> siècle (Poisbeau-Hémery, 1980; Thompson 1999). Elle a transformé les marais salants du Mès en un paysage très particulier composé de formes géométriques.

Celles-ci sont formées d'un environnement aquatique entouré d'un milieu terrestre qui peut être plus ou moins submergé ou non suivant sa localisation (talus et schorre) (Taillandier *et al.*, 1985). Leur structure géométrique, composée d'une succession de bassins d'évaporation plus ou moins étalés et plus ou moins entretenus à la salinité changeante, offre un paysage très particulier pour la faune, et notamment l'avifaune (Annexe 1), qui les fréquente (Bonnet, 1984).

Les passereaux terrestres nichant dans les marais profitent des talus enherbés et utilisent les buissons ou arbustes présents comme postes de chant. En général, les talus sont principalement recouverts d'Herbacées telle que la Moutarde noire (*Brassica nigra*) et de quelques buissons de ligneux comme le Prunellier (*Prunus spinosa*), la Ronce (*Rubus fruticosus*) et le Chêne vert (*Quercus ilex*). La végétation des schorres, quant à elle, est composée majoritairement d'espèces halophiles comme l'Obione (*Halimione portulacoides*), la Salicorne (*Salicornia europaea*) et la Soude (*Suaeda vera*) (Geslin *et al.*, 2002 ; observations personnelles).

De par leur grande richesse en espèces d'oiseaux et de leur rôle dans la reproduction, le nourrissage et l'hivernage de ces derniers, les marais salants du Mès ont été désignés en Zone de Protection Spéciale (ZPS). De même, les habitats naturels exceptionnels ont justifié la désignation du site en Zone Spéciale de Conservation (ZSC). Appartenant à la fois aux ZPS, relevant de la directive 2009/147/CE ou directive "Oiseaux", et aux ZSC, de la directive 92/43/CEE ou directive "Habitats Faune Flore", les marais du Mès font partie du réseau européen Natura 2000. L'animation de ce site Natura 2000 inclus dans le territoire du PnrB a été confié à Cap Atlantique.

## **2) La Gorgebleue à miroir (*Luscinia svecica*)**

### **2.1) La Gorgebleue : une espèce polytypique**

La Gorgebleue à miroir (*Luscinia svecica* Linnaeus 1758) est un passériforme migrateur de la famille des Muscicapidés (Sibley et Ahlquist, 1991) comprenant par exemple le Rougegorge familier *Erithacus rubecula*, le Rossignol philomèle *Luscinia megarhynchos* ou encore les Gobemouches du Paléarctique (*Ficedula* spp). Elle présente une large répartition géographique et se retrouve dans une grande partie du paléarctique : de l'Espagne à l'est de la Sibérie, mais également jusqu'en Alaska (Svensson *et al.*, 1992). Sa durée de vie moyenne est de trois ans ce qui lui permet d'assurer deux saisons de reproduction. Néanmoins, il n'est pas exclu d'observer des records de longévité de 9 ans (Eybert *et al.*, 2004).

Pour cette espèce, on parle de polytypisme car elle comprend plusieurs sous-espèces. Plus d'une dizaine ont été décrites sur la base de critères morphologiques, tant sur les variations de l'ornementation de la gorge du mâle (miroir blanc, roux ou absence de miroir : Zink *et al.*, 2003) ou du plumage (teinte, saturation et luminosité de l'ultraviolet et de la coloration de la gorge : Johnsen *et al.*, 2006) que sur leurs mensurations (des ailes par exemple : Arizaga *et al.*, 2006a). Des différences au niveau des chants des mâles ont également été notées (Turcokova *et al.*, 2010 et 2011). Néanmoins, certains auteurs préfèrent parler de morphotype étant donnée la faible distance génétique entre ces sous-espèces (Eybert *et al.*, 2004; Questiau *et al.*, 1998).

Trois d'entre eux peuvent être vus en France (Thomas, 2006) : *L. s. svecica* (sous-espèce à miroir roux), qui se reproduit de la Scandinavie à l'Alaska, peut être notée en migration mais reste très rare; *L. s. cyanecula* (sous-espèce à miroir blanc) se reproduit en Europe moyenne et centrale, des Pays Baltes au nord et à l'est de la France; et *L. s. namnetum* (sous-espèce à miroir blanc) occupe la façade atlantique française. Cette dernière vient de voir son statut d'endémique de la côte atlantique conforté par des particularités physiologiques (Hogner *et al.*, 2013).

## 2.2) Carte d'identité du morphe *namnetum*

### Répartition géographique

*L. s. namnetum* (Mayaud, 1934), appelé Gorgebleue à miroir de Nantes, est donc endémique de la façade atlantique française et se rencontre du bassin d'Arcachon à la baie de Douarnenez (Eybert *et al.*, 2004), son foyer principal de reproduction se situant dans les marais salants de Guérande (Eybert & Questiau 1999; Geslin *et al.*, 2002). Au début du XX<sup>e</sup> siècle, la limite septentrionale de sa répartition était constituée par les marais salants de Guérande (Eybert, 2014). Après un retrait de cette limite vers le sud de l'estuaire de la Loire suite au déclin de l'exploitation salicole (Geslin *et al.*, 2002), elle recolonise ces milieux et progresse vers les abords du golfe du Morbihan dans les années 1960 avec la reprise de l'extraction de sel (Poisbeau-Hémery, 1980). Depuis les années 1970, elle poursuit son expansion côtière pour atteindre le Finistère, puis la baie du Mont Saint-Michel en 1997, faisant la jonction avec la sous-espèce *cyanecula* (Eybert *et al.*, 1999), mais elle pénètre aussi dans l'intérieur des terres. Cette reconquête du milieu continental s'est accompagnée de l'installation du morphotype *namnetum* dans de nouveaux habitats plus secs tels des champs cultivés, et d'une croissance très significative de ses effectifs (Eybert, 2014).

La Gorgebleue à miroir de Nantes est plutôt inféodée aux milieux littoraux ouverts, marqués par une salinité importante (Thomas, 2006) incluant des secteurs à fortes variations de niveau d'eau (Joyeux *et al.*, 2010). Mayaud (1958) souligne d'ailleurs que "là où cesse l'influence marine qui l'a modelé (le milieu), là aussi cesse l'habitat de la Gorgebleue". On la retrouve donc dans les zones humides avec des roseaux (Arizaga *et al.*, 2006b) ou dans les marais salants. Typiquement, elle a besoin d'une végétation d'une hauteur inférieure à 2 mètres, à proximité de plans d'eau, paraissant dense vue de l'extérieur mais permettant le déplacement au sol des oiseaux, (Arizaga *et al.*, 2013; Thomas, 2006) Elle l'utilise en tant que poste de chant, de lieu de nidification et de site d'alimentation (Allano *et al.*, 1994; Eybert, 2014).

### Reproduction

La Gorgebleue est socialement monogame et possède un haut niveau de soin parental (Geslin *et al.*, 2004b). Les mâles arrivent fin mars - début avril sur le site de reproduction, une dizaine de jours avant les femelles, afin d'établir leur territoire pour les y attirer (Geslin, 2002; Geslin *et al.*, 2004a). C'est donc au début avril que les activités de chant, les interactions entre individus, les parades nuptiales et les accouplements s'intensifient. La parade nuptiale joue un rôle prépondérant dans la formation des couples (Sorjonen & Merilä, 2000). Au cours de cette période, le mâle chante

intensément sur de nombreux postes de chant, ce qui lui permet d'attirer les femelles tout en éloignant les potentiels intrus masculins (Merilä & Sorjonen, 1994).

Rechercher un partenaire représente une forte dépense énergétique, que ce soit pour le mâle ou la femelle. Le quitter implique donc un surcoût, une perte de temps et le risque de perdre un bon territoire. De ce fait, il y a plus d'avantages à reprendre le même partenaire (Eybert *et al.*, 2004). Ainsi, on peut dire que la Gorgebleue est une espèce monogame où mâle et femelle restent ensemble sur le même territoire et nourrissent les mêmes jeunes. Mais elle ne l'est que socialement. En effet, un mâle apparié peut maximiser sa valeur sélective, c'est à dire augmenter le nombre de ses descendants, en fécondant d'autres femelles dans le cadre de relations extraconjugales. Ces fertilisations extrapaires ne sont d'ailleurs pas rares puisqu'environ 60% de toutes les couvées contiennent au moins un oisillon dont le père n'est pas le mâle social du couple (Questiau, 1999). Le mâle territorial nourrit alors des jeunes qui ne sont pas les siens.

Après la copulation, ou plus généralement les copulations, la femelle construit son nid seule, au sol, sous haute surveillance du mâle (Geslin *et al.*, 2004b). Il la garde de manière intensive pendant toute la période proche de la ponte, la suivant à moins d'un mètre de distance, 60% du temps (Krokene *et al.*, 1996). Cela lui permet de minimiser la fertilisation de sa femelle par d'autres mâles tout en lui permettant d'effectuer des parades nuptiales, des accouplements et des phases d'alimentation (Eybert *et al.*, 2004). Deux pontes de 3 à 6 oeufs sont déposées entre avril et juillet, avec un possible remplacement en cas d'échec (Bonnet, 1984). La femelle couve seule, mais les deux parents participent au nourrissage des oisillons, qui dure toute la journée et augmente avec l'âge des jeunes (Geslin *et al.*, 2004a). Les poussins sortent du nid au bout de deux semaines, mais n'étant pas aptes à voler puisque leurs ailes et leur queue n'ont pas encore atteint leur taille définitive, ils se cachent dans la végétation. Les parents continuent de les surveiller et de les nourrir au cours de la quinzaine suivante (Eybert *et al.*, 2004).

### **Régime alimentaire et prédation**

Pour nourrir leurs jeunes, les parents prospectent essentiellement les plages de vase nue en bordure de bassin. Les proies y sont très diverses mais sont essentiellement constituées d'Arthropodes à 96% (Diptères, Orthoptères, Coléoptères, Lépidoptères, Arachnides et Crustacés; Allano *et al.*, 1988). Cette nourriture est tout à fait semblable à celle prélevée par les adultes pour se nourrir.

Comme chez beaucoup d'espèces de Turdidés et de Muscicapidés, les poussins ont un plumage très sombre leur permettant de mieux se camoufler des prédateurs au milieu de la végétation. Néanmoins, comme toutes les espèces qui construisent un nid au sol, la Gorgebleue subit une prédation importante. Les principaux prédateurs des œufs et des jeunes au nid sont les rongeurs, les Corvidés (Pie bavare *Pica pica* et Corneille noire *Corvus corone*) et surtout les petits Mustélidés (Belette *Mustela nivalis* et Hermine *Mustela herminea*). Le Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) est également à l'affût des jeunes sortis du nid, pour nourrir ses propres petits (Eybert *et al.*, 2004).

## Mue et migration

Les oiseaux passent par plusieurs stades de plumage : il y a d'abord le duvet à la naissance, puis le premier vrai plumage qui est celui du juvénile, suivi d'un plumage immature ou subadulte et enfin le plumage adulte qui est régulièrement renouvelé par les mues. Il existe différentes stratégies de mue chez les passereaux, mais la Gorgebleue à miroir appartient au groupe de la stratégie de type 3 ou C (suivant les auteurs). Cette stratégie est caractérisée par une mue partielle du juvénile (limitée généralement à la tête, au dos, au ventre et aux couvertures) à la fin de l'été puis une autre en hiver; tandis que l'adulte subit une mue complète durant l'été suivant sa naissance (mue postnuptiale), suivie d'une mue pré-nuptiale partielle en hiver (Fiquet, 2008). Ce processus est particulièrement important dans la mesure où les plumes assurent des fonctions vitales comme le vol ou la thermorégulation, mais servent aussi dans les parades nuptiales grâce à leur coloration vive (Eybert *et al.*, 2004).

Cette mue estivale permet donc à ce passereau d'effectuer sa migration. Cependant, celle-ci est très coûteuse en énergie. Les individus se regroupent donc dans les roselières, zones abritées offrant des ressources trophiques abondantes, qui permettent de couvrir cette énergie, investie dans la croissance des plumes et le maintien de la température corporelle (Lindström *et al.*, 1993). Ils stockent également de la graisse (jusqu'à augmenter leur poids de 25%) qui leur servira par la suite à la migration en tant que telle (Lindström *et al.*, 1994). Le morphe *namnetum* hiverne principalement sur les schorres et dans les roselières de la péninsule ibérique (sud de l'Espagne, sud et ouest du Portugal et notamment dans l'estuaire du Tage) et en Afrique du nord (Constant & Eybert, 1995). Ils arrivent sur leur zone d'hivernage fin octobre – début novembre (Geslin *et al.*, 2004b). En janvier – février, juste avant la migration de retour, s'effectue une mue partielle de la tête et de la poitrine, conférant ainsi une coloration vive aux futurs reproducteurs. Cette mue-ci concerne principalement les zones importantes dans la communication entre individus (compétition territoriale, attraction des partenaires) (Eybert *et al.*, 2004). Les femelles muent également, mais avec un retard d'une dizaine de jours par rapport aux mâles (Geslin, 2002), expliquant le retard de l'arrivée des femelles sur les zones de reproduction.

## Statut de protection

Même si actuellement les populations françaises se portent plutôt bien, la Gorgebleue à miroir demeure une espèce vulnérable du fait des pressions exercées sur les zones humides qu'elle fréquente en période de reproduction mais également en période d'hivernage (Eybert & Questiau, 1999). Les fluctuations de son abondance, la fragmentation de la population et la détérioration des zones humides sont les trois facteurs qui menacent directement cette espèce (Constant & Eybert, 1994). Ceci justifie qu'elle soit protégée en France depuis 1981 ; classée en priorité régionale élevée de conservation pour les Pays de la Loire, en raison de l'importance des effectifs nicheurs régionaux (Marchadour & Séchet, 2008; Constant & Eybert, 1994); en annexe I de la Directive 2009/147/CE ou Directive Oiseaux de 2009, nécessitant la création d'une ZPS ; et en annexe II de la convention de Berne de 1979. Mais, de par sa distribution au niveau mondial, la Gorgebleue ne bénéficie que d'un statut IUCN de préoccupation mineure (BirdLife International, 2012).

De plus, la sous-espèce de Nantes a été promue comme espèce parapluie des salines dans l'ouest de la France, signifiant que les mesures de gestion assurant sa durabilité sont de nature à assurer le fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème (Dominik *et al.*, 2012; Geslin *et al.*, 2002).

### 3) Capture, équipement et suivi des individus

Seuls les mâles ont été étudiés ici et ce, pour plusieurs raisons. Ils sont facilement localisables par leur chant, et les femelles, en pleine incubation lors du suivi, auraient été inutiles pour une étude sur le domaine vital du fait de leur immobilité. Les mâles ont été capturés dans le cadre du programme personnel de Marie-Christine Eybert (Axe 3 du Programme National de Recherches Ornithologiques du CRBPO (Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux)), à l'aide de pièges poteau et de filets près desquels, des repasses ont diffusé le chant de l'espèce (Fig. 2).

Chaque individu est équipé d'une bague en aluminium (bague du Muséum National d'Histoire Naturelle) portant un numéro unique, ainsi que de trois bagues de couleur facilitant sa reconnaissance individuelle lors des contacts visuels (Fig. 2). Ces bagues n'auront par la suite aucune incidence sur le succès d'appariement des mâles (Johnsen *et al.*, 1997). Les oiseaux sont également pesés ( $\pm 0,1$  g) et mesurés : longueur de l'aile ( $\pm 0,5$  mm), du tarso-métatarse ( $\pm 0,1$  mm) et du bec ( $\pm 0,05$  mm). Enfin deux classes d'âge sont distinguées suivant le plumage de l'individu : les mâles dits « 2A » sont les mâles subadultes et sont dans leur deuxième année civile, ils se reproduisent pour la première fois. Les autres mâles sont dits « +2A » (Svensson, 1992) (Fig. 2).

En plus d'être bagués, mesurés, et âgés, les mâles piégés ont été équipés d'émetteurs radio VHF de la société *Biotrack*<sup>TM</sup> (Fig. 2). D'un poids de 0,46 g, ils sont bien dans la limite permise des 5% du poids total de l'oiseau (3,22% pour un poids moyen des mâles de 14,28 g  $\pm$  0,58 g; Caccamise & Hedin, 1985). Les émetteurs sont collés sur le rachis des deux rectrices centrales afin d'assurer une bonne fixation et de permettre à l'oiseau de s'en débarrasser facilement lors de la mue post-nuptiale (Fournier *et al.*, 2013). Il a déjà été montré sur la Paruline de Swainson (*Limnothlypis swainsonii*) que les transmetteurs n'avaient aucune influence sur le comportement ou la survie de l'oiseau équipé (Anich *et al.*, 2009a).

Les oiseaux ont été suivis quotidiennement pendant la durée de vie des émetteurs grâce à des antennes télémétriques (antenne Yagi 4MHz) reliées à des récepteurs (récepteur Sika 4MHz) (Fig. 3). Le suivi de 2013, réalisé par Elisa Grégoire, a débuté dès le 14 avril, et le suivi 2014, dès le 22 avril. Les individus ont été repérés par triangulation et/ou approche directe dès que possible, en prenant soin de limiter au maximum le dérangement des oiseaux. Leur localisation ainsi que leur comportement ont été reportés sur une carte du site au 1:12000 puis répertoriés sous SIG (Système d'Information Géographique) grâce au logiciel QuantumGIS 1.7.4 Wrocław. Le suivi a débuté au plus tôt vers 7h20 et s'est achevé au plus tard vers minuit afin d'avoir des localisations de jour comme de nuit et de repérer les dortoirs des mâles.

Ces contacts visuels, et même sonores, nous ont donc permis de définir le comportement des individus suivis. De ce fait, 2 types d'entités pourront être mis en évidence : le domaine vital et le

territoire de chaque individu. Le domaine vital est défini comme étant la zone utilisée par un individu pour toutes ses activités dites « normales », comprenant la recherche de nourriture et de partenaire, et les déplacements pour les soins aux jeunes (Burt, 1943). Un autre concept majeur aide à décrire l'utilisation de l'espace d'un animal : il s'agit du territoire. D'une surface plus petite, il est compris dans le domaine vital et correspond à la zone défendue (Noble, 1939), le plus souvent par le mâle, par des comportements territoriaux comme le chant, les parades ou la chasse des intrus. Les individus utilisent ce territoire pour obtenir des ressources alimentaires, pour attirer et se reproduire avec un partenaire, pour protéger le nid et pour élever les jeunes (Nice, 1941).



**Figure 2 :** a - piège poteau; b - bague métallique en haut du tarso-métatarse gauche et bagues couleurs ; c - émetteur collé sur le rachis des deux rectrices centrales; d - individu « 2A » ou subadulte reconnaissable aux tâches rousses apicales des grandes couvertures alaires, qui disparaîtront chez les adultes ou « +2A » avec la mue post-nuptiale ; e - suivi des individus grâce à une antenne Yagi. Photos : d = [www.javierblasco.arrakis.es](http://www.javierblasco.arrakis.es); a, b, c = Sarah Monnet; e = Mikael Kassas.

#### 4) Choix et calcul des variables

La taille du domaine vital a été utilisée dans toutes les analyses comme variable dépendante. Celle-ci a été estimée par la méthode du Polygone Minimal Convexe (MCP) (Mohr, 1947 ; White & Garrot, 1990). Les MCP ont été réalisés et représentés sur R 3.1.0 grâce au package « adehabitatHR », puis importés sur le logiciel de Système d'Informations Géographiques (SIG) QGIS. Le domaine vital est alors défini en reliant, pour chaque mâle, les localisations les plus extrêmes obtenues par radiopistage, sans créer d'angle interne au polygone supérieur à 180°. De même, les territoires ont été délimités en ne prenant en compte que les localisations où un comportement territorial du mâle (chant) a été observé (Anich *et al.*, 2009b). Cependant, bien que cette méthode soit très simple d'utilisation, elle peut être grandement influencée par les localisations périphériques (Worton, 1987). Burt (1943) suggère d'ailleurs que ces points extrêmes peuvent surestimer sa taille réelle car des excursions hors de cette surface ne sont pas rares mais ne font partie intégrante du domaine vital. Pour régler ce problème, des MCP représentant de 95, 90, 80, 85, 80, 75 et 70% des localisations ont également été estimés.

Trois autres variables ont été utilisées comme variables indépendantes (facteurs) pour tester leur influence sur la taille des domaines vitaux : il s'agit des caractéristiques paysagères, de la distance aux autres mâles et des caractéristiques individuelles.

### **Caractéristiques paysagères**

Une division du paysage en maille de 100 m par 100 m a été réalisée sur une orthophotographie des marais datant de 2009, grâce au logiciel QGIS. Pour chacune d'entre elles, cinq indices paysagers simples ont été calculés : i) les superficies en bassin, ii) en digue, iii) en étier et iv) en schorre ont été calculés. Enfin, v) la diversité paysagère a été calculée pour chaque maille à partir de l'indice H' de Shannon (1948), en prenant en compte la surface recouverte par chaque habitat dans la maille. Pour finir, chaque MCP a été intersecté avec la grille. Pour chaque MCP, la moyenne de chacun de ces cinq indices paysagers, pondérée par la surface recouverte par le MCP dans chaque maille, a été calculée.

### **Proximité aux autres mâles**

Deux distances ont été utilisées : la distance moyenne et la distance au plus proche mâle. Pour les obtenir, le barycentre de chaque MCP a été calculé et une matrice de distance a été réalisée grâce aux logiciels QGIS. Les mâles non marqués (non capturés) observés sur le terrain durant le suivi ont également été pris en compte pour calculer ces indices de proximité.

### **Caractéristiques individuelles**

Plusieurs de ces caractéristiques ont été utilisées lors de cette étude. L'Indice de Condition Physique (ICP), le comportement territorial, l'âge, ainsi que la hauteur et la largeur du miroir ont été choisis. Les trois derniers facteurs ont été déterminés lors de la capture des individus, mais les autres ont nécessité un calcul. Le comportement territorial est simplement représenté par le pourcentage du nombre de localisations où l'oiseau a été observé chanteur par rapport au nombre total de localisations (Taux de chant).

L'ICP a été calculé pour chaque individu selon la méthode décrite par Jakob *et al.* (1996). Une régression linéaire (Chambers, 1992) a permis de corriger la masse en fonction de l'heure de la pesée ( $r^2 : 0,42$  ;  $p < 0,01$  ;  $N : 22$ ). Les valeurs ont été arbitrairement standardisées à 8h. La longueur de l'aile et la longueur du tarse n'étant pas significativement corrélées ( $p : 0,85$ ) une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée (sur R grâce au package « vegan » dont l'auteur est Jari Oksanen) afin de savoir quelle mesure biométrique résume le mieux la taille corporelle (Rising & Somers, 1989). Les coordonnées sur l'axe 1 de l'ACP (expliquant 71,23% de la variance totale) ont été utilisées. L'ICP correspond alors aux résidus d'une nouvelle régression linéaire entre la masse corrigée et la taille corporelle ( $r^2 : 0,19$  ;  $p < 0,05$  ;  $N : 22$ ).

## **Hierarchisation de l'importance de ces facteurs sur la taille des domaines vitaux**

Un partitionnement hiérarchique de variance (Chevan & Sutherland, 1991) a été utilisé afin d'identifier quel(s) facteur(s) est(sont) le(s) plus influent(s) sur la taille des domaines vitaux en déterminant la proportion de variance expliquée indépendamment par chacun d'entre eux. Elle a été effectuée sur R à partir du package « hier.part » (auteur : Chris Walsh) avec un nombre de randomisations égal à 100. Pour effectuer cette analyse statistique, les bases de données des suivis des années 2013 et 2014 ont été utilisées mais pas l'ensemble des individus : seuls les mâles localisés au moins quarante fois lors du suivi ont été choisis. De même, afin d'obtenir des données indépendantes, les mâles capturés et équipés lors des deux suivis consécutifs n'ont été utilisés que pour l'année ayant obtenu le plus de localisations. Concernant les données en tant que telles, les surfaces des MCP, n'étant pas distribuées normalement (test de normalité de Shapiro-Wilk (Royston, 1982),  $W : 0.870$ ,  $p : 0.018$ ), ont été log-transformées afin de les rendre normales ( $W : 0.958$ ,  $p : 0.557$ ).

### **III) Résultats**

#### **1) Description des domaines vitaux et des territoires**

En 2013, onze mâles ont été suivis quotidiennement sur une période de 24 jours (du 15 avril au 8 mai) sur une zone de près de 170 ha. Au total, 796 localisations ont été notées avec une moyenne de  $61 \pm 16$  par mâle équipé (Grégoire, 2013). En 2014, nous avons suivi quotidiennement onze mâles sur une période de 21 jours (22 avril au 13 mai) sur une zone de 130 ha. 970 localisations ont été notées avec une moyenne de  $83 \pm 42$  pour les mâles équipés. Les MCP 100, c'est-à-dire construits à partir de l'ensemble de ces localisations, comprenant mâles équipés et non équipés sont représentés sur les cartes de la figure 5. Les territoires des mâles suivis y sont également présents : d'une moyenne de  $0,87 \pm 0,88$  ha, ils sont 9 fois plus petits que les domaines vitaux.

En 2014, trois mâles, déjà équipés en 2013, ont été recapturés. Malheureusement, un des mâles n'a pu être suivi l'an passé à cause d'un émetteur défectueux. Cependant, les deux autres mâles nous ont permis de savoir si leurs domaines vitaux différaient d'une année sur l'autre. Les mâles 32 (ancien 21) et 40 (ancien 29) sont revenus sur le même secteur. Toutefois, le mâle 32 a agrandi son domaine vital de 70% en passant de 4 à 14 ha tout en réduisant son taux de chant de 72% (de 28 à 8%). Le mâle 40 a eu un comportement inverse en diminuant son domaine vital de 79% (de 12 à 2 ha) et son taux de chant avoisine cette année les 1% contre 31% l'an passé.

#### **1.1) Évolution de la taille des domaines vitaux durant le suivi de l'année 2014**

Malheureusement, les mâles 31 et 34 n'ont pu être suivis que la première semaine pour cause de disparition des oiseaux le 27 avril. Ils n'ont donc pas été utilisés dans les analyses statistiques pour cause de manque de données (moins de 40 localisations ont été notées pour ces deux oiseaux). Le mâle 36 a, quant à lui, été suivi jusqu'au 6 mai, avant la perte de son signal. Les huit mâles restants ont été traqués pendant trois semaines. Quatre d'entre eux (mâles 33, 39, 40 et 41) ne montrent pas de grande

extension de leur domaine vital au cours de l'étude. Par contre, la surface cumulée des domaines vitaux des mâles 32 et 37 augmente progressivement avant de se stabiliser autour du 2 mai. Le mâle 35, quant à lui, avait un domaine vital de petite taille, allant de son buisson de capture à la petite roselière lui servant de dortoir, avant de le voir multiplié subitement par 10 aux alentours du 2 mai. Pour finir, le mâle 38 possédait également un domaine vital qui s'étend au fil du suivi, mais ces résultats sont à prendre avec précaution puisque cet oiseau n'était souvent pas localisable suggérant que le MCP 100 n'est sans doute pas représentatif de l'ensemble de son domaine vital.

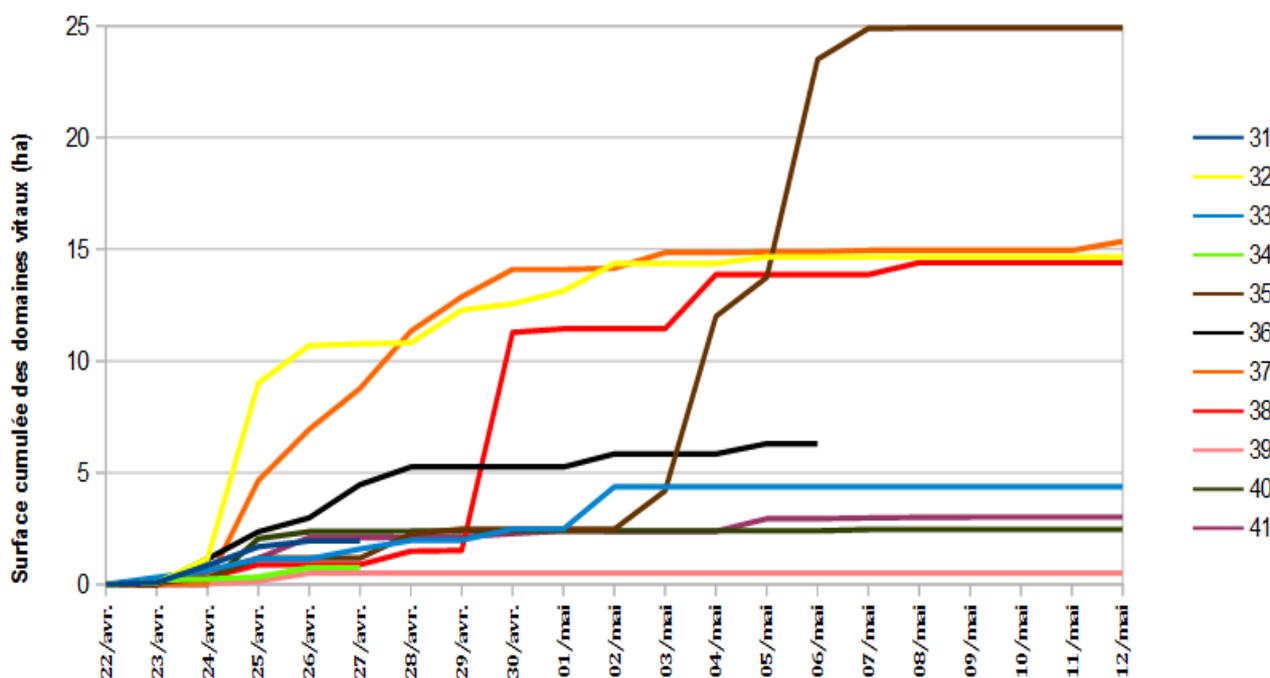


Figure 3 : Évolution de la taille des domaines vitaux des onze mâles pendant les 21 jours de suivis.

### 1.2) Domaines vitaux des mâles en 2014

Les mâles ne présentent pas le même comportement tout au long du suivi. Certains restent très cantonnés sur un petit domaine vital alors que d'autres explorent une grande superficie de marais. De plus, quelques uns ne semblent montrer aucun comportement territorial alors que d'autres sont particulièrement territoriaux.

#### Les individus cantonnés

Le mâle 39 possède le plus petit domaine vital avec 0,5 ha (5000 m<sup>2</sup>). De plus, il n'a jamais chanté au cours des trois semaines de suivis. Il en est de même pour le mâle 40 avec 2,5 ha et 1% de taux de chant. Cependant, d'autres mâles comme les 33 et 41, possèdent également un domaine restreint (de 4,4 et 3 ha respectivement), mais ceux-ci ont de forts comportements territoriaux (taux de chant égal à 17 et 29%).

## Les individus « explorateurs »

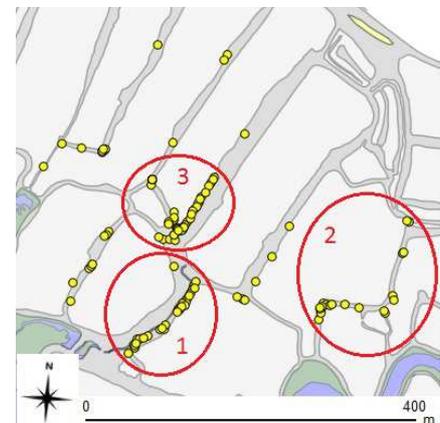
Le mâle 36, à la date du 6 mai, utilisait une zone de 6,3 ha. Bien que le suivi n'ait pas duré aussi longtemps que les autres mâles, il semble que le MCP représente tout de même une juste estimation de la taille de son domaine vital puisque sa surface cumulée atteint une asymptote. Ce mâle est le premier à pouvoir être qualifié d'explorateur de par son comportement. En effet, bien que son territoire se trouve à l'extrême est du site, il n'était pas exclu de le voir faire des excursions plus à l'ouest et notamment au niveau du mâle 39 où il a été vu accompagné d'une femelle.

Comme dit précédemment, le mâle 38 est un cas à part puisque l'ensemble de ses localisations n'a pu être relevé car il disparaissait régulièrement de la zone d'étude. Cependant, on peut tout de même noter qu'il possède un vaste domaine de 14,4 ha sans avoir de territoire défini, puisqu'il ne manifestait quasiment aucun comportement territorial (2%). Il se trouvait régulièrement dans le sud, près de l'étier, mais n'hésitait pas à s'aventurer plus vers le nord (Fig. 5).

Le mâle 37 présente un comportement particulier qui a déjà été relevé l'an passé avec le mâle 24. Depuis sa capture, le 23 avril, il restait cantonné à la digue où les pièges ont été posés. Mais, il a effectué des allers-retours deux jours de suite (25 et 26 avril) vers une roselière située à près de 750 m au nord-ouest (Fig. 4). L'individu 24 de 2013 faisait de même, mais de façon quotidienne, le soir, afin d'y passer la nuit. Par la suite, après la disparition du mâle 34, il a décalé son territoire vers l'est au niveau de celui du 34, en même temps que le mâle non marqué situé à proximité décalait le sien vers le 37. Il a également été observé à de nombreuses reprises dans des bosquets de chênes, à l'extrême Nord de son domaine vital (Fig. 5).

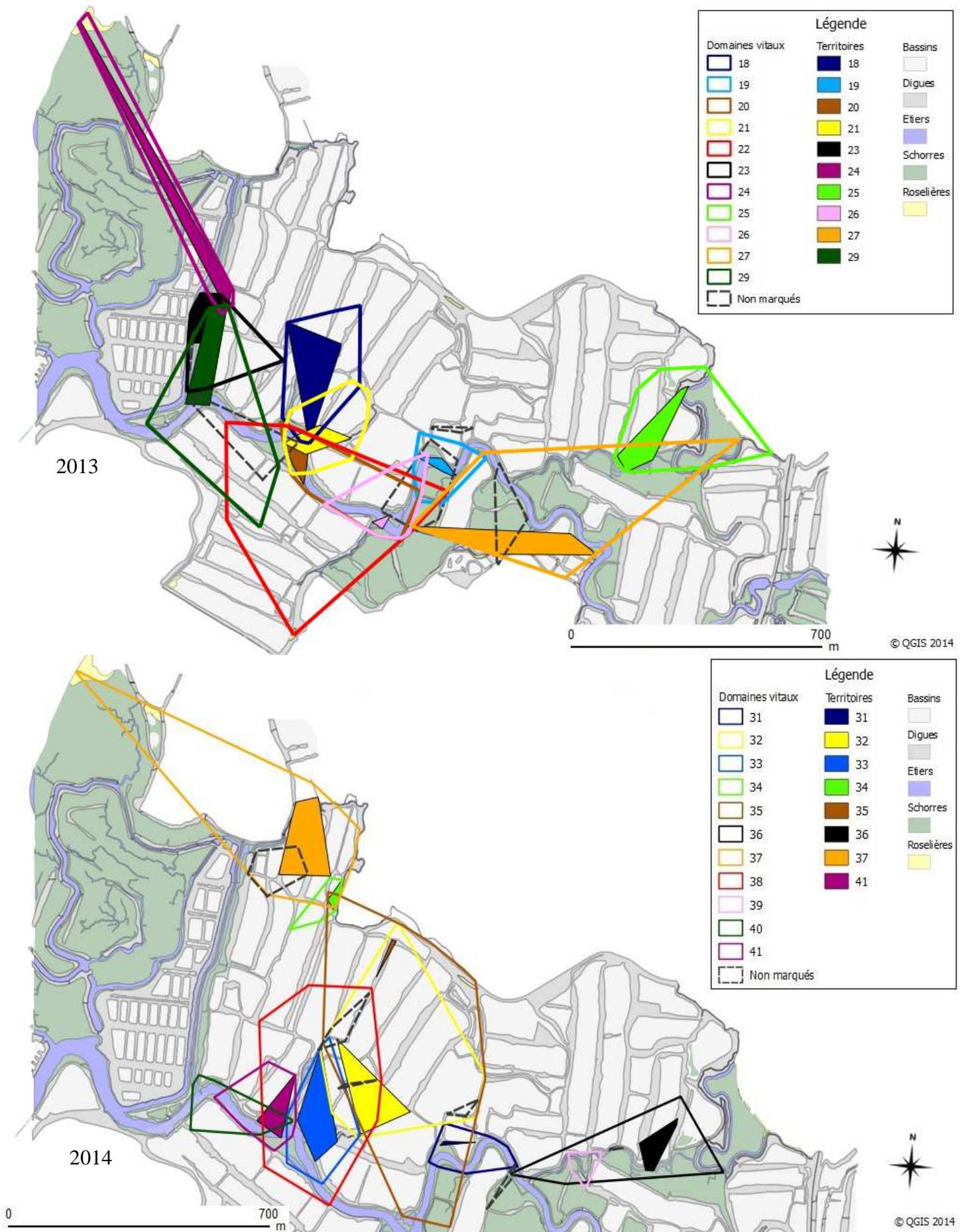
Pour finir, le mâle 32 (ancien 21) était l'an passé, cantonné à une zone mais en 2014, il en a changé trois fois de suite. Il a tout d'abord été présent au niveau du buisson de sa capture (zone 1) du 22 au 26 avril, puis il s'est retranché dans l'est jusqu'au 2 mai (zone 2), avant de se fixer dans la zone 3 (Fig. 4).

**Figure 4 :** Localisations du mâle 32 et représentation des trois zones d'occupation du territoire en fonction de la date : zone 1 du 22 au 26 avril, zone 2 du 26 avril au 2 mai ; et zone 3 à partir du 2 mai.



### 4 mai 2014 : date charnière dans le comportement des mâles

A partir du 4 mai 2014, certains oiseaux qui présentaient un comportement très territorial, comme les 33 et 41, n'ont plus chanté. De plus, ceux-ci restaient constamment dans une même zone : des herbes hautes pour le 41 et de moutarde pour le 33, qui a d'ailleurs été vu en train de donner la becquée à partir du 7 mai. De même, le mâle 39, qui possédait déjà le plus petit territoire, ne bougeait plus d'un pied de Soude vraie. Le mâle 32, décrit précédemment, s'est donc fixé définitivement autour de cette date dans la zone 3 (Fig. 4) et a également été vu donnant la becquée à partir du 13 mai. Au contraire, le mâle 35, qui était très cantonné au début du suivi, a effectué entre le 4 et 7 mai de longs trajets vers le sud, vers une zone de schorre, multipliant par là même la taille de son domaine vital par 10.



**Figure 5** : Cartographie des domaines vitaux des mâles Gorgebleues à miroir sur les marais salants du Mès déterminés par la méthode des MCP 100 : année 2013 en haut et année 2014 en bas.

## 2) Influence des facteurs sur la taille des domaines vitaux

Les histogrammes résultant du partitionnement hiérarchique de variance (Fig. 6 et annexe 3), nous permettent de déterminer la part explicative de chacun des facteurs sur la taille des domaines vitaux.

Commençons par les facteurs paysagers. Toutes les analyses montrent que les surfaces de bassin et de digue sont positivement corrélées avec la taille des domaines vitaux. Ainsi, plus ces surfaces sont importantes et plus le domaine vital du mâle considéré sera étendu. Par contre, les surfaces d'étier, de schorre et la diversité paysagère sont négativement corrélées avec leur taille. La présence de ces deux éléments et une haute diversité diminue donc la surface du domaine. Par ailleurs, ces facteurs paysagers sont les seuls à être significativement corrélés. De plus, notons que la surface d'étier est à chaque fois corrélée significativement, ce qui l'élève au rang de principal facteur de la structure paysagère mais également à l'échelle de l'ensemble des facteurs. En effet, il contribue à expliquer en moyenne 19,5% de la variance totale de l'ensemble des facteurs. Pour finir, on observe bien, que les différents MCP ne fournissent pas les mêmes résultats, bien que le paysage y joue toujours un rôle important.

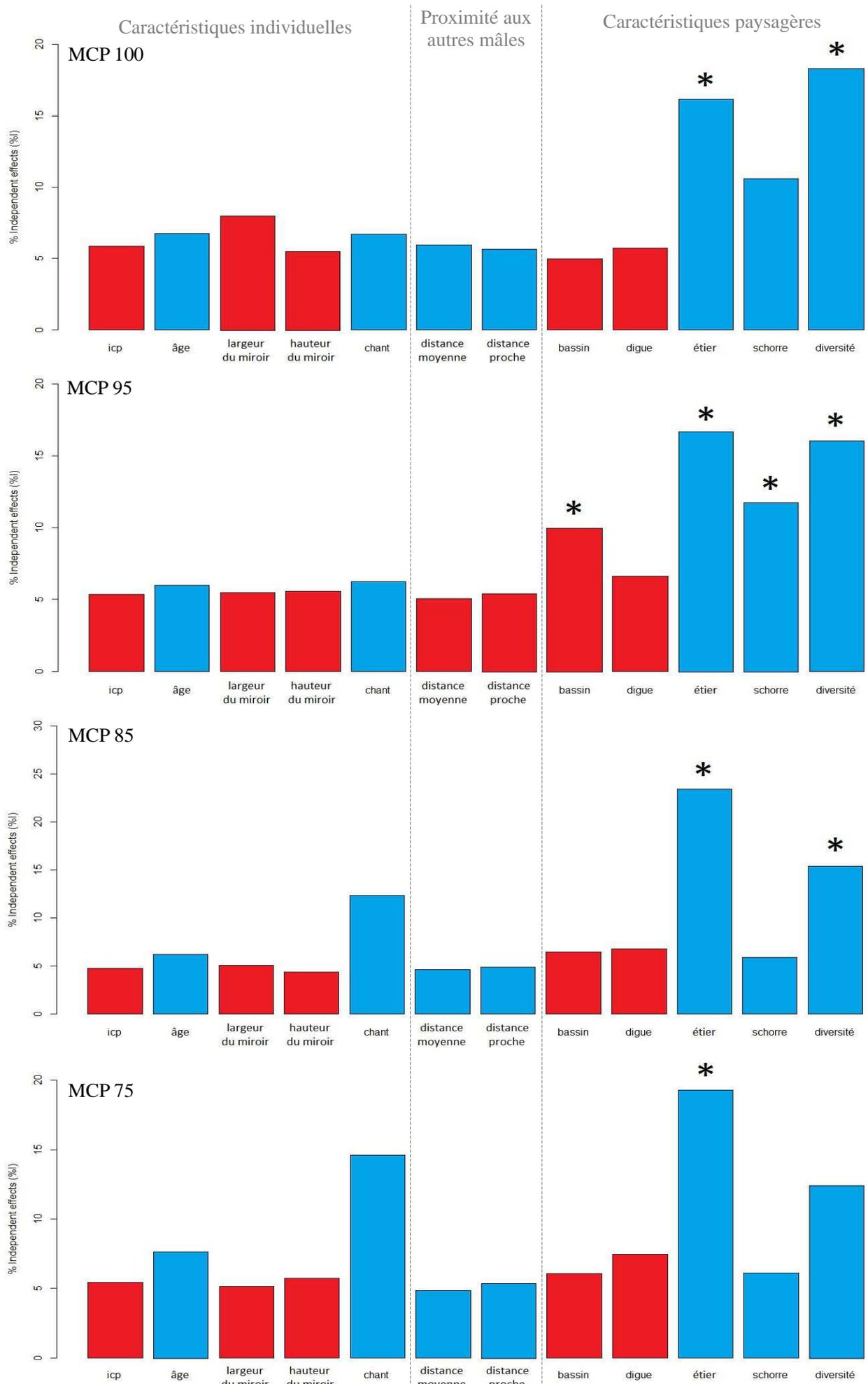
Pour toutes les tailles de MCP, la part de variance expliquée par les distances aux autres mâles est toujours faible (autour de 5%) et n'est jamais significative. De même, aucune caractéristique individuelle n'explique significativement la taille des domaines vitaux. Cependant, nous pouvons constater que l'ICP et la hauteur du miroir sont corrélées positivement avec la taille des domaines vitaux et que l'âge et le taux de chant le sont négativement. Il reste à noter que plus le MCP se réduit et plus le taux de chant explique la variance (6,2% pour le MCP 95 et 16,2% pour le MCP 70).

## IV) Discussion

### 1) Possibles explications des différents comportements observés en 2014

#### 1.1) Retour des individus sur le même site d'une année sur l'autre

Les mâles 32 et 40 sont donc revenus sur le même secteur malgré un voyage hivernal de plusieurs centaines de kilomètres au Portugal. Malgré cet exploit apparent, ceci n'est pas rare chez les Gorgebleues. En effet, cette espèce possède une très grande fidélité territoriale que ce soit sur son site de reproduction ou sur son site d'hivernage : 50,9% des mâles et 72,7% des femelles qui reviennent sur le site de reproduction occupent le même emplacement que celui de l'année précédente (Eybert *et al.*, 1989; Geslin, 2002; Taillandier & Taillandier, 1997). Cette capacité à reconnaître et conserver les mêmes zones n'est pas une exclusivité de la Gorgebleue mais se vérifie aussi chez d'autres espèces migratrices. Cette fidélité aux sites apporte vraisemblablement une certaine sécurité aux oiseaux qui exploitent des secteurs qu'ils connaissent déjà, et ceci permet probablement d'augmenter leur survie (Eybert *et al.*, 2004). Certains événements biologiques comme la mue, la migration, la compétition et l'effort parental, affectent négativement la condition physique des individus. Cette fidélité joue donc un rôle particulièrement important dans ces périodes cruciales de dépenses énergétiques (Geslin, 2002), mais également dans la réassociation des deux partenaires (Eybert *et al.*, 2004).



**Figure 6** : Histogrammes résultant du partitionnement hiérarchique de variance montrant l'influence des différents facteurs sur la taille des domaines vitaux réalisés par la méthode des MCP (100, 95, 85 et 75 de haut en bas).

### **1.1) Pourquoi y a-t-il des individus cantonnés... ?**

Les observations effectuées sur les neuf mâles suivis soulignent le fait qu'il peut y avoir deux stratégies différentes au sein de la même espèce. Une partie des individus reste cantonnée et défend leur territoire, alors que l'autre partie est composée d'individus menant une vie plus transitoire sans montrer le moindre comportement territorial. Les premiers sont considérés comme étant des résidents et les seconds comme des « flottants » (Campioni *et al.*, 2010). L'existence de ces deux stratégies à l'intérieur d'une même espèce n'est pas rare et se rencontre dans des taxons aussi divers que les poissons, les mammifères et les oiseaux (Sergio *et al.*, 2009).

Les mâles 33 et 41 peuvent être qualifiés de résidents puisqu'ils possèdent des territoires restreints avec de forts taux de chant. De plus, ils déclarent ouvertement leur statut de titulaires de territoire en se plaçant sur des endroits visibles et en y restant jusqu'à ce que l'intrus abdique. Par exemple, le mâle 33 est resté plus d'une heure sur un buisson à découvert alors qu'on l'observait à faible distance ; et le mâle 41 commençait à chanter lorsque nous entrions dans son territoire et ne cessait que lorsque nous en sortions.

Par contre, les mâles 39 et 40 peuvent être comparés à des individus flottants du fait de leur discrétion à errer, inaperçus parmi les territoires occupés par d'autres mâles. Ils se comportent comme des individus insaisissables, ne déclarant pas leur présence, dont la stratégie est de rechercher un site de reproduction vide tout en réduisant les risques associés aux agressions entre congénères (Campioni *et al.*, 2010). Il se peut donc que le mâle 39 se soit implanté discrètement dans le domaine vital du mâle 36; à moins que ce ne soit ce dernier, en recherche de partenaire, qui sorte de son territoire pour aller visiter celui du voisin afin d'aller en chercher.

### **1.2)...et d'autres individus qui sont explorateurs ?**

Un autre individu peut être qualifié de flotteur, mais celui-là n'est pas cantonné : il s'agit du mâle 38. Il ne manifeste effectivement aucun comportement territorial marqué, mais dispose d'un vaste domaine vital. De nature très discrète, puisque très peu de contacts visuels ont pu être établis avec cet oiseau, il se peut que sa stratégie soit également celle d'un flotteur. Cependant, il n'hésite pas à explorer son habitat. En effet, Norris et Stutchbury (2001) expliquent que les oiseaux sont de nature à aller au-delà de leurs territoires afin d'obtenir des informations sur les voisins et les habitats adjacents, de solliciter des copulations extrapaires, et d'acquérir des ressources alimentaires supplémentaires. Jusqu'alors, les flotteurs étaient vus comme des individus de qualité inférieure par rapport aux résidents, mais leur stratégie est à présent considérée en tant que réel compromis entre coûts énergétiques de la reproduction (défense de la femelle, soins parentaux...) et possibilité d'appariement extrapaire (Sergio *et al.*, 2009).

Le mâle 32 peut être considéré comme un flotteur ayant atteint son but. Lors de quelques jours suivant sa capture, il présentait des comportements territoriaux pouvant être la conséquence d'une stimulation de la repasse. Mais très vite, il semble avoir déplacé son territoire à l'est puis au nord

avant de se fixer dans cette dernière zone : ceci correspond à une phase d'errance suivie d'une phase d'arrêt (Delgado & Penteriani, 2008) pouvant signifier qu'il a réussi à trouver un site de reproduction innocué.

Les mâles 35 et 37 sont, quant à eux, des explorateurs d'un nouveau genre. Le mâle 35 était, au début du suivi, très cantonné à un groupe de buissons qu'il défendait. Cependant, il se rendait en soirée (aux alentours de 22h) dans une roselière 200 m plus à l'est pour y passer la nuit. Ce comportement, bien qu'atypique, n'est pas unique : des excursions nocturnes dans les roselières ont déjà été rapportées l'an passé avec le mâle 24 (Grégoire, 2013). Le mâle 37 a également été localisé deux jours de suite dans une roselière située, elle, à 750 m de son territoire habituel, mais aussi dans des bosquets de chênes à de nombreuses reprises. Les roselières font déjà partie des habitats utilisés en période pré-migratoire et en haltes migratoires par des Gorgebleues qui y trouvent de quoi renouveler leurs réserves d'énergie (Chenaval et al., 2011; Eybert et al., 2004). Cependant, elles ne sont pas souvent utilisées par des individus qui nichent au cœur des marais salants en pleine saison de reproduction. Ces explorations dans des milieux peu utilisés par l'espèce, tant en roselière que dans des bosquets de chêne, rejoignent l'idée de Thomas (2006) disant que la Gorgebleue à miroir de Nantes semble posséder des capacités d'adaptation qui lui permettent d'étendre son aire de répartition dans une large gamme d'habitats jusqu'alors inutilisés. Cette conquête a peut-être été rendue possible par des comportements comme ceux présentés par les mâles 35 et 37. Cette plasticité de niche écologique au sein d'une même espèce peut entraîner des phénomènes de divergence et de spéciation rapide : des stratégies comportementales microévolutives peuvent ainsi, au long terme, engendrer des modèles macroévolutifs de spéciation et de rayonnement adaptatif (Bolnick et al., 2003 ; Morris, 2003).

### **1.3) En quoi la date du 4 mai est-elle si importante ?**

Cette date est un tournant dans le comportement des mâles mais également dans la saison de reproduction de la Gorgebleue des marais salants du Mès. En effet, ils ont cessé toute activité de chant et certains restaient fixes alors que d'autres parcouraient plusieurs hectares. Cette période a de forte chance de correspondre à l'éclosion des œufs. En effet, leur discrétion leur permettrait de ne pas attirer l'attention sur eux et donc sur leurs jeunes. De plus, les mâles 32 et 33 ont été vus entrain de donner la becquée, accompagnés de leurs femelles, aux dates respectives du 13 et du 7 mai. Le couple étant occupé à chercher à manger, le mâle n'a donc plus de raison, ni le temps, de défendre son territoire pour garder sa femelle et chasser les intrus. Quant à la différence de comportement observée entre les mâles fixes et mobiles, il se peut qu'elle soit expliquée par les ressources trophiques présentes sur le territoire de chaque mâle. Les mâles 32 et 33 se situent dans des zones riches où se trouvent des schorres entourant l'étier et des vases nues bordant les bassins. Ces schorres et ces slikkes, régulièrement inondées lors des marées, fourmillent de proies en tout genre et permettent aux mâles de trouver l'ensemble des ressources nécessaires aux nourrissages des jeunes : ils n'ont donc pas besoin de se déplacer sur de longues distances contrairement au mâle 35. Celui-ci est situé au nord de la zone d'étude, loin de l'étier et de ces riches zones de schorre. De plus il est situé aux abords de

salines peu entretenues, n'offrant que peu de vasières nues et donc peu de proies potentielles. Sa brusque extension du territoire aux alentours du 4 mai peut donc être expliquée par une recherche de nourriture en vue de l'éclosion des jeunes. Cette explication peut être appuyée par le fait que ce mâle ait justement agrandi son domaine vital vers le sud, en suivant l'étier jusqu'à trouver une zone de schorre recouverte d'obione.

Cette date ne correspond pas à l'éclosion de l'ensemble des couvées sur la presqu'île guérandaise mais uniquement à celle sur les marais salants du Mès. En effet, elle est corrélée à la date d'arrivée des individus sur les sites de reproduction et aux conditions météorologiques qui peuvent modifier l'habitat en le rendant défavorable aux nichées (Matthieu Marquet, *Comm. Pers.*). De ce fait, la date de ponte est plus avancée dans les marais salants de Guérande situés plus au sud, puisque corrélée avec la date d'arrivée précoce des individus ; et elle est plus tardive sur la réserve Pierre Constant située plus loin dans les terres et soumise à de fortes inondations en début de saison.

Bien que ce comportement n'ait pas été observé lors du suivi, il faut également savoir que, comme chez beaucoup d'espèces d'oiseaux pratiquant des soins biparentaux, la Gorgebleue réalise une division de la couvée (McLaughlin & Montgomerie, 1985; Smith, 1978), à la suite de laquelle, chaque parent s'occupe exclusivement de certains jeunes (Anthonisen *et al.*, 1997). Cette division se produit uniquement après la dispersion spatiale des jeunes à la sortie du nid. Des études suggèrent que ce phénomène est une stratégie anti-prédateur, ainsi qu'une aide pour réduire les coûts énergétiques des soins parentaux en diminuant les trajets. En effet, des jeunes dispersés sont beaucoup moins détectables que ce soit par l'ouïe, la vue ou l'odorat. Au mieux, un prédateur qui traquerait un des parents pour localiser les jeunes, ne trouverait que la moitié de la couvée (McLaughlin & Montgomerie, 1985).

## **2) Influence des facteurs sur la taille des domaines vitaux**

### **2.1) Les caractéristiques paysagères comme facteur explicatif principal de la taille des domaines vitaux**

Eybert *et al.* en 1989 montraient déjà que les sites de fréquentation préférentielle des Gorgebleues se situaient dans des zones où il y a le plus de longueur d'étier et la présente étude confirme ce résultat. En effet, sur les 9 mâles suivis, 6 sont répartis en bordure d'étier. De plus, ce dernier joue un rôle significatif sur la taille des domaines vitaux puisque sa surface y est inversement corrélée. De même, les schorres qui y sont associés peuvent avoir le même rôle si l'on considère le MCP 95. Ces deux facteurs ne sont pas mis en avant par hasard : à eux deux, ils constituent la plus grande superficie de vases exondées qui représentent, avec la zone de transition talus-bassins, les principales zones de nourrissage de l'espèce (Allano *et al.*, 1988). La disponibilité en ressources alimentaires apparaît donc comme un facteur déterminant pour l'installation des Gorgebleues. Ainsi, lorsque les proies sont en quantité suffisante, les mâles occupent un territoire de plus petite taille (Bibby & Green, 1980 dans Arizaga *et al.*, 2013), ce qui est cohérent avec la relation négative des surfaces d'étier et de schorres et la taille des domaines vitaux. Cet effet est d'autant plus marqué, que

c'est dans ces schorres que se trouvent les zones à Obiones régulièrement immergées lors des marées. Or l'Obione fait partie de la végétation idéale pour les Gorgebleues : paraissant dense vue de l'extérieur, elle permet le déplacement au sol des oiseaux qui y récoltent les proies fraîchement arrivées par la marée. Il n'est donc pas étonnant d'y rencontrer régulièrement le mâle 38, ainsi que le mâle 33 qui prospectent ces habitats pour le nourrissage des jeunes. Par là-même, il est encore moins surprenant que le mâle 39 soit fixé sur 0,5 ha, puisqu'en plus de son statut d'individu flottant, il est situé sur une vaste zone d'obione, habitat d'intérêt trophique important.

Geslin *et al.* (2002) ont également montré que les Gorgebleues sélectionnent les secteurs ayant un plus grand nombre d'intersections de talus. Ces sites sont en effet plus facilement défendables et fournissent plus de nourriture et d'abris contre les prédateurs ou les intempéries (Allano *et al.*, 1994; Bonnet, 1984). Par contre, la surface de bassin est positivement corrélée avec la taille du domaine vital. Ce résultat est logique étant donné la fonction écologique des bassins pour l'espèce : ils représentent la matrice, le milieu hostile dans lequel elle ne peut ni se reproduire, ni se nourrir, ni même se poser. Les individus vivant dans des zones possédant une grande superficie de bassins doivent donc compenser cette contrainte paysagère en agrandissant leur domaine vital afin de couvrir une surface assez vaste pour subvenir à leur exigences écologiques. La diversité paysagère résume d'ailleurs bien ce concept de compensation. Les résultats montrent que plus la diversité est importante et plus la taille du domaine vital est restreinte. Des zones de petites tailles constituées d'un grand nombre d'habitats suffisent donc aux individus qui vont diminuer la surface de leur domaine vital et réduisant par la même occasion les coûts liés aux déplacements et à l'exposition aux prédateurs, tout en augmentant leur survie (Fearer & Stauffer, 2003).

## **2.2) La distance aux autres mâles : facteur clef dans les relations intraspécifiques mais qui influence peu la taille des domaines vitaux**

La proximité aux autres mâles n'est pas un facteur significatif sur l'influence de la taille du domaine vital. Cependant, elle est déterminante dans les relations entre individus au sein de l'espèce. Les mâles évitent que leurs territoires ne se chevauchent, mais la distance les séparant reste néanmoins relativement faible. En effet, les copulations extrapaires sont courantes pour de nombreuses espèces d'oiseaux avec 90% de descendance qui y sont issus. Même parmi les espèces monogames, environ 11% des jeunes proviennent de paternité extrapaire (Griffith *et al.*, 2002 ; Petrie & Kempenaers, 1998). C'est une réelle stratégie de reproduction puisque ces accouplements apportent des allèles hétérozygotes et de meilleure qualité ainsi qu'une descendance de plus haute valeur reproductive (Jennions & Petrie, 2000 ; Foerster *et al.*, 2003; Schmoll, 2011). La Gorgebleue fait partie de ces espèces : il n'est effectivement pas rare de trouver des couvées contenant au moins un jeune issu d'une fécondation hors couple (60%) voire même certaines couvées qui sont complètement fécondées par des mâles extérieurs (Questiau *et al.*, 1998). Chez cette espèce, ces appariements extrapaires apportent également de réels avantages d'un point de vue génétique (augmentation de l'immunocompétence ; Fossøy *et al.*, 2008 ; Johnsen *et al.*, 2000) et semblent même être obligatoires (Fossøy *et al.*, 2006). Smiseth & Amundsen (1995) notent que chez la Gorgebleue à miroir les deux sexes y participent activement en se rendant régulièrement sur les territoires voisins.

Il se pourrait donc qu'il existe une distance optimale entre les territoires qui soit assez faible pour autoriser ces appariements, tout en restant assez importante pour limiter la compétition entre les mâles. En effet, cette dernière est particulièrement importante en période de reproduction lorsque les mâles défendent leur territoire et la femelle qui s'y trouve et peut même amener l'abandon d'un territoire par un mâle au profit d'un autre. C'est ainsi que le mâle 37 a pu voir son territoire se décaler suite à une trop forte pression de compétition du mâle non marqué situé à proximité. De plus, le domaine vital peut également être influencé négativement par la taille de la population et donc par le degré de compétition (Arizaga *et al.*, 2013).

### **2.3) Caractéristiques individuelles : rôle mineur mais rôle tout de même**

Pour commencer, la disparition des mâles 31 et 34 peut peut-être être expliquée par leurs caractéristiques individuelles. Tous deux étaient des mâles 2A possédant un mauvais ICP. Ce lien entre âge et ICP n'est pas rare puisqu'en général, les mâles +2A ont une meilleure condition physique que les mâles 2A, ce qui s'explique notamment par la fidélité au site d'hivernage qui leur permet une meilleure défense des zones d'alimentation en hiver (Geslin, 2002). La connaissance des caractéristiques du territoire permet ainsi aux +2A de se nourrir d'une manière plus efficace que les jeunes oiseaux. Leur mauvais ICP, couplé à un taux de prédation plus élevé chez les jeunes, a donc peut-être eu raison d'eux.

En ce qui concerne les autres mâles suivis, le 33 peut être considéré comme un cas typique de mâle +2A avec un fort comportement de défense de son domaine vital qui est d'ailleurs de taille réduite. Son bon ICP, résultant peut-être de la fidélité au site d'hivernage, l'aide à le défendre tout en lui permettant de réaliser des sorties hors de son territoire à la recherche d'autres partenaires pour effectuer des copulations extrapaires. Les mâles plus âgés sont d'ailleurs plus compétents dans la garde de leur femelle, mais également dans la réalisation de fécondations extrapaires (Johnsen *et al.*, 2001 et 2003). Ces caractéristiques individuelles, liées à son comportement, correspondent bien aux résultats trouvés lors du partitionnement hiérarchique de variance nous révélant que des individus plus âgés, avec un fort taux de chant, ont des domaines vitaux de taille plus réduite que des jeunes individus au taux faible. Toutefois, le mâle 41 possède également un petit domaine vital qui est extrêmement bien défendu malgré son mauvais ICP et son jeune âge. Il semblerait que, seul, un fort taux de chant puisse également expliquer ce résultat.

D'autres individus, comme les mâles 35 et 36, qui sont de jeunes mâles à l'ICP faible, défendent d'abord un petit domaine avant d'entreprendre une phase d'exploration par la suite. Il se peut que celle-ci ait également pour but de réaliser des copulations extrapaires, et ce d'autant plus que le mâle 35 possède un large miroir pouvant être de ce fait plus attractif que les autres mâles. De même, le 37 a commencé par défendre un territoire avant de se faire chasser par le mâle non marqué situé à côté. Cela est sans doute dû à son mauvais ICP. Mais, n'ayant pas l'ICP du voisin, nous ne pouvons que supposer la cause de son décalage.

Le mâle 32 est très intéressant car, comme il a été capturé deux années de suite, nous avons pu relever un changement dans son comportement. Il était déjà un +2A l'an passé et possédait un

territoire cantonné. En 2014, il possédait le meilleur ICP de l'ensemble des mâles, ICP qui a d'ailleurs augmenté depuis l'année dernière, et semble suivre la stratégie d'un individu flottant. Les propos, suggérant que les flottants sont des mâles de mauvaise qualité n'ayant d'autres choix que d'errer parmi les territoires des autres mâles, ne concordent pas du tout avec le comportement de ce mâle. De plus, celui-ci possède la plus grande largeur de miroir le rendant potentiellement plus attractif des femelles et ayant donc plus de chance de les fertiliser. Effectivement, même si la condition physique entre en jeu dans la sélection sexuelle (formation des couples et succès d'appariement), de très nombreuses études ont montré que chez cette espèce, le choix des femelles est grandement influencé par l'ornementation du mâle en termes de symétrie, de coloration ultraviolette, de la couleur et de l'importance du miroir, etc (Andersson & Amundsen, 1997; Fiske et Amundsen, 1997; Johnson & Lifjeld, 1995; Johnsen et al., 1998; Johnsen et al., 2001; Rohde et al., 1999). De plus, la réflexion des UV est significativement plus forte chez les mâles plus âgés, leur conférant ainsi une attractivité supplémentaire envers les femelles (Andersson & Amundsen, 1997). Le mâle 32 est donc doublement attractif vis à vis de son miroir mais également de son âge. Ces résultats concordent également avec ceux obtenus lors du partitionnement révélant qu'une bonne condition physique influence l'exploration du territoire tout comme une importante largeur de miroir. Les individus flottants semblent donc choisir une réelle stratégie qui leur permet de réduire les coûts de la compétition tout en ayant la possibilité de fertiliser les femelles à proximité. Ainsi, même des individus de faible attractivité et possédant un mauvais ICP, qu'ils soient jeunes ou âgés (mâles 38, 39 et 40), peuvent réussir à assurer leur descendance via cette stratégie.

Pour finir, on peut noter également que les mâles +2A (32, 33, 38 et 40) ont plus tendance à être localisés au sud du marais dans la zone où se trouve l'étier alors que les jeunes (34, 35 et 37) sont plutôt localisés au nord dans des zones probablement plus pauvres en ressources trophiques, bien que certains soient, dès la première année, situés près de l'étier (31, 36, 39 et 41). Ceci peut être expliqué par le fait que les individus les plus âgés arrivent plus tôt sur les sites de reproduction que les jeunes car ils réalisent leur mue pré-nuptiale à une date plus précoce (Geslin, 2002 ; Geslin et al., 2004a). Les mâles âgés, en meilleure condition physique et connaissant déjà la zone du fait de leur fidélité au territoire, qui arrivent plus tôt sur le site de reproduction sont donc plus à même de choisir les zones remplissant le mieux leurs exigences écologiques.

## **V) Bilan et perspectives d'étude**

Cette étude souligne une fois de plus l'adaptation du morphotype nantais aux paysages particulièrement géométriques des marais salants. Effectivement, les individus de cette population compensent la taille de leur domaine vital en fonction des caractéristiques paysagères : il sera plus étendu là où la surface disponible en étier ou en schorres est faible et où celle en bassins est importante. La distribution des Gorgebleues semble également résulter d'une stratégie d'évitement de la compétition inter et intraspécifique pour les ressources trophiques mais aussi pour la reproduction. Les individus sont localisés au cœur des marais salants où ils adoptent deux stratégies comportementales différentes : certains sont des résidents, défendant leur territoire qui est parfois de

taille restreinte; tandis que d'autres sont des flottants, pouvant occuper tout ou partiellement les territoires et domaines vitaux d'autres mâles. La taille de leur domaine vital est donc également sensible à la stratégie retenue par chaque individu qui peut être fonction de la proximité aux autres mâles. Pour finir, elle est également influencée par les caractéristiques individuelles représentées ici par leur condition physique, leur âge, leur taux de chant et l'ornementation de leur plumage. Cependant, il y a bien une hiérarchisation de l'importance de ces trois facteurs (par ordre croissant : caractéristiques paysagères, proximité des autres mâles et caractéristiques individuelles) et le paysage est le seul facteur à expliquer de manière significative la taille des domaines vitaux.

Notre étude amène un certain nombre de réponses, mais des questions restent encore en suspens. Il serait en effet particulièrement intéressant de déterminer si leurs choix stratégiques sont adaptatifs ou non, et s'ils apportent un réel avantage au niveau du succès de reproduction. Il serait donc pertinent de poursuivre le suivi en prenant en compte à la fois la stratégie de reproduction des mâles mais également leur succès reproducteur en déterminant les relations filiales des couvées. De plus, poursuivre le suivi dans les marais salants du Mès permettrait de déterminer le taux de retour des individus et d'observer l'évolution de ces différentes stratégies, que ce soit la stratégie de reproduction ou la stratégie d'adaptation à de nouveaux habitats.

## Bibliographie

- Allano L., Bonnet P., Constant P. & Eybert M.C., 1988. Premières données sur le régime alimentaire des jeunes gorgebleues (*Luscinia svecica namnetum*, Mayaud) au nid dans un marais salant exploité (Guérande, Loire-Atlantique). *C. R. Acad. Sci. Paris*. 306: 369–374.
- Allano L., Bonnet P., Constant P. & Eybert M.C., 1994. Structure de l'habitat et densité de population chez la Gorgebleue à miroir *Luscinia svecica namnetum* Mayaud. *Terre et Vie*. 49 : 21-33.
- Andersson S. & Amundsen T., 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in Bluethroats. *Proc. R. Soc Lond. B*. 264 : 1587-1591.
- Anich N.M., Benson T.J. & Bednarz J.C., 2009a. Effect of radio-transmitters on return rates of Swainson's Warblers. *Journal of Field Ornithology*. 80: 206–211.
- Anich N.M., Benson T.J. & Bednarz J.C., 2009b. Estimating territory and home-range sizes: do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? *The Auk*. 126 (3) : 626-634.
- Anthonisen K., Krokene C. & Lifjeld J.T., 1997. Brood division is associated with fledging dispersion in the Bluethroat (*Luscinia s. svecica*). *The Auk*. 114(4) : 553-561.
- Arizaga J., Campos F. & Alonso D., 2006a. Variations in wing morphology among subspecies might reflect different migration distances in Bluethroat. *Ornis Fenica*. 83 : 162-169.
- Arizaga J., Alonso D., Campos F., Unamuno J.M., Monteagudo A., Fernandez G., Carregal X.M. & Barba E., 2006b. Do subspecies of bluethroat *Luscinia svecica* show a geographic segregation during the autumn migration period in Spain? *Ardeola*. 53: 285-291.
- Arizaga J., Andueza M., & Tamayo I., 2013. Spatial behaviour and habitat use of first-year Bluethroats *Luscinia svecica* stopping over at coastal marshes during the autumn migration period. *Acta Ornithologica*. 48 : 17-25.
- Bibby C.J. & Green R.E., 1980. Foraging behaviour of migrant pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories. *J. Anim. Ecol.* 49: 507-521.
- BirdLife International, 2012. *Luscinia svecica*. In IUCN, 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2.
- Bolnick D.I., Svanbäck R., Fordyce J.A., Yang L.H., Davis J.M., Hulsey C.D. & Forister M.L., 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American naturalist*. 161(1) : 1-28.
- Bonnet P., 1984. Les passereaux marqueurs d'anthropisation dans un marais salant de l'Ouest de la France (Guérande). PhD thesis, University of Rennes I.

- Burel F. & Baudry J.**, 2003. Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications. *Tec & Doc, Paris*.
- Burt W. H.**, 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*. 24 : 346–352.
- Caccamise D.F. & Hedin R.S.**, 1985. An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. *Wilson Bull.* 97: 306–318.
- Campioni L., Delgado M.D.M. & Penteriani V.**, 2010. Social status influences microhabitat selection : breeder and floater Eagle Owls *Bubo bubo* use different post sites. *Ibis*. 152 : 569-579.
- Chambers J.M.**, 1992. Linear models. Chapter 4 of Statistical Models. In S eds. Chambers J.M. and Hastie T. J.. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Chenaval N., Lorrilliere R., Dugue H. & Doxa A.**, 2011. Phénologie et durée de halte migratoire de quatre passereaux paludicoles en migration post-nuptiale en estuaire de la Loire. *Alauda*. 79(2) : 149-156.
- Chevan A. & Sutherland M.**, 1991. Hierarchical Partitioning. *The American Statistician* 45, 90–96.
- Constant P. & Eybert M.C.**, 1994. Gorgebleue. In Yeatman-Berthelot, D., Jarry, J. (Eds.), *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs. Société d'Etudes Ornithologiques de France, Paris*, pp. 504–505.
- Constant P. & Eybert M.C.**, 1995. Données sur la reproduction et l'hivernage de la Gorgebleue *Luscinia svecica namnetum*. *Alauda*. 63 : 29-36.
- Delgado M.M. & Penteriani V.**, 2008. Behavioral states help translate dispersal movements into spatial distribution patterns of floaters. *Am. Nat.* 172: 475-485.
- Dominik C., Ménanteau L., Chadenas C. & Godet L.**, 2012. Influence of landscape structures of the salinas on terrestrial bird distribution in the Guérande basin (Northwestern France). *Bird Study*. 59 : 483-495.
- Eybert M.C., Constant P. & Allano L.**, 1989. Premières données sur le territorialisme hivernal observé chez la Gorgebleue (*Luscinia svecica* L.). *C.R. Acad. Sci.* 309: 243–249.
- Eybert M.C. & Questiau S.**, 1999. Gorgebleue à miroir blanc de Nantes *Luscinia svecica namnetum*. In Rocamora G., Yeatman-Berthelot D. (Eds.). Oiseaux menacés et à surveiller en France. Listes rouges et recherche de priorités. Populations. Tendances. Menaces. Conservation. S.E.O.F./L.P.O. Paris, 560p.
- Eybert M.C., Geslin T., Questiau S. & Beau-Fils M.**, 1999. La Baie du mont Saint-Michel : nouveau site de reproduction pour deux morphotypes de gorgebleu à miroir blanc (*Luscinia svecica namnetum* et *Luscinia svecica cyanecula*). *Alauda*, 67: 81-88.
- Eybert M.C., Bonnet P., Geslin T. & Questiau S.**, 2004. La Gorgebleue. *Edition Belin Eveil Nature*. 71p.
- Eybert M.C.**, 2014. Gorgebleue à miroir *Luscinia svecica*. In Marachadour B. (coord.). Oiseaux nicheurs des Pays de la Loire. Coordination régionale LPO Pays de la Loire, *Delachaux et Niestlé*, Paris. 350-352.
- Fearer T.M. & Stauffer F.**, 2003. Relationship of Ruffed Grouse (*Bonasa umbellus*) home range size to landscape characteristics. *American Midland Naturalist*. 150(1) : 104-114.
- Fiske P. & Amundsen T.**, 1996. Female Bluethroats prefer males with symmetric colour bands. *Anim. Behav.* 54 : 81-87.
- Foerster K., Delhey K., Johnsen A., Lifjed J.T. & Kempenaers B.**, 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*. 425 : 714-717.
- Fosseø F., Johnsen A. & Lifjeld J.T.**, 2006. Evidence of obligate female promiscuity in a socially monogamous passerine. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60 : 255-259.
- Fosseø F., Johnsen A. & Lifjeld J.T.**, 2008. Multiple genetic benefits of female promiscuity in a socially monogamous passerine. *Evolution*. 62(1) : 145-156.
- Fiquet P.**, 2008. Les principales stratégies de mue chez les passereaux. Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.
- Fournier J., Godet L., Grégoire E., Marquet M. & Eybert M.C.**, 2013. Radiopistage sur la Gorgebleue à miroir *Luscinia svecica namnetum* : une technique robuste et fiable pour la pose d'émetteurs. *Alauda* 81 : 139-142
- Geslin T., Lefeuvre J.C., Le Pajolec Y., Questiau S. & Eybert M.C.**, 2002. Salt exploitation and landscape structure in a breeding population of the threatened bluethroat (*Luscinia svecica*) in salt pans in western France. *Biol. Conserv.* 107: 283–289.
- Geslin T.**, 2002. Territorialité en périodes de reproduction et d'hivernage chez la Gorgebleue à miroir (*Luscinia svecica*): aspects écologique, démographique et physiologique. PhD thesis, University of Rennes I.
- Geslin T., Questiau S. & Eybert M.C.**, 2004a. Age-related improvement of reproductive success in the Bluethroat *Luscinia svecica*. *Bird Study* in press.

- Geslin T., Chastel O. & Eybert M.C.**, 2004b. Sex-specific patterns in body condition and testosterone level changes in a territorial migratory bird : the Bluethroat *Luscinia svecica*. *Ibis*. 146 : 632-641.
- Grégoire E.**, 2013. Caractéristiques spatiales des territoires et domaines vitaux de la Gorgebleue à miroir dans un paysage fragmenté de marais salants. Master 2 thesis.
- Griffith S.C., Owens I.P.F. & Thuman K.A.**, 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptative function. *Molecular Ecology*. 11 : 2195-2212.
- Hogner S., Laskemoen T., Lifjeld J.T., et al.**, 2013. Rapid sperm evolution in the bluethroat (*Luscinia svecica*) subspecies complex . *Behavioral Ecology And Sociobiology*. 67 (8) : 1205-1217).
- Jakob E., Marshall S. & Uetz G.**, 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos*. 77 : 61–67.
- Jennions M.D. & Petrie M.**, 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol. Rev.* 75: 21-64.
- Johnsen A. & Lifjeld J.T.**, 1995. Unattractive males guard their mates more closely : an experiment with Bluethroats (Aves, Turdidae : *Luscinia S. svecica*). *Ethology*. 101 : 200-212.
- Johnsen A., Lifjeld J.T. & Rohde P.A.**, 1997. Colour leg bands affect mate-guarding behaviour in the bluethroat. *Anim. Behav.* 54 : 121-130.
- Johnsen A., Andersson S., Örnborg J. & Lifjeld J.T.**, 1998. Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (Aves: *Luscinia s. svecica*): a field experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 265 : 1313-1318.
- Johnsen A., Anderson V., Sunding C. & Lifjeld J.T.**, 2000. Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. *Nature*. 406 : 296-299.
- Johnsen A., Lifjeld J.T., Andersson S., Örnborg J. & Amundsen T.**, 2001. Male characteristics and fertilisation success in Bluethroats. *Behaviour*. 138 : 1371-1390.
- Johnsen A., Lifjeld J.T. & Krokene C.**, 2003. Age-related variation in mate-guarding intensity in the Bluethroat (*Luscinia s. svecica*). *Ethology*. 109 : 147-158.
- Johnsen A., Andersson S., Fernandez J.G., Kempnaers B., Pavel V., Questiau S., Raess M., Rindal E. & Lifjeld J.T.**, 2006. Molecular and phenotypic divergence in the bluethroat (*Luscinia svecica*) subspecies complex. *Molecular Ecology*. 15 : 4033–4047.
- Joyeux E., Corre F., Marquis J., Mercier F., Sudraud J., Thomas A., Meunier F., Yésou P. & Texier A.**, 2010. La Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia svecica namnetum* en marais poitevin. *Alauda*. 78 : 197-205.
- Krokene C., Anthonisen K., Lifjeld J.T. & Amundsen T.**, 1996. Paternity and paternity assurance in the bluethroat, *Luscinia s. svecica*. *Anim. Behav.*. 52: 405-417.
- Lindström A., Visser H. & Daan S.**, 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportionnal to basal metabolic rate. *Physiological Zoology*. 66 : 491-510.
- Lindström A., Daan S. & Visser H.**, 1994. The conflict between moult and migratory fat deposition : a photoperiod experiment with bluethroats. *Animal Behaviour*. 48 : 1173-1181.
- Marchadour B. & Sechet E.**, 2008. Avifaune prioritaire en Pays de la Loire. Coordination régionale LPO Pays de la Loire, Conseil régional des Pays de la Loire : 221 p.
- Mayaud N.**, 1934. Description of a new Bluethroat. *Bull. B. O. C.*. 54 : 179-180.
- Mayaud N.**, 1958. La Gorgebleue à miroir, *Luscinia svecica*, en Europe, évolutions de ses populations, zones d'hivernage. *Alauda*. 26 (4) : 290-301.
- McLaughlin R.L. & Montgomerie R.D.**, 1985. Brood division by Lapland Longspurs. *The Auk*. 102 : 687-695.
- Merilä J. & Sorjonen J.**, 1994. Seasonal and diurnal patterns of singing and song-flight activity in bluethroats (*Luscinia svecica*) . *The Auk*. 111 : 556-562 .
- Mohr C.O.**, 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midl. Nat.*. 37 : 223-249.
- Morris D.W.**, 2003. Toward an ecological synthesis: a case of habitat selection. *Oecologia*. 136 : 1-13.
- Nice M.M.**, 1941. The role of territory in bird life. *American Midland Naturalist*. 26 : 441–487.
- Noble G.K.**, 1939. The rôle of dominance in the social life of birds. *The Auk*. 56, 263-273.
- Norris D.R. & Stutchbury B.J.M.**, 2001. Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Conservation Biology*. 15: 729-736.

- Pearson S.M.**, 1993. The spatial extent and relative influence of landscape-level factors in wintering bird populations. *Landscape Ecol.* 8 : 3–18.
- Petrie M. & Kempenaers B.**, 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends Ecol. Evol.* 13 : 52–58.
- Poisbeau-Hémery J.**, 1980. Saliculture en presqu'île guérandaise; salines et techniques de récoltes. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, Supplément Hors Série.* 47–71.
- Potard M. et le collectif LPO**, 2009. La nature en presqu'île guérandaise. *Editions OUEST-FRANCE*, Découverte nature. 48p.
- Questiau S., Eybert M.C., Gaginskaya A.R., Gielly L. & Taberlet P.**, 1998. Recent divergence between two morphologically differentiated subspecies of bluethroat (Aves: Muscicapidae: *Luscinia svecica*) inferred from mitochondrial DNA sequence variation. *Molecular Ecology.* 7, 239-245.
- Questiau S.**, 1999. Amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers reveal extra-pair parentage in a bird species : the bluethroat (*Luscinia svecica*). *Molecular Ecology.* 8 : 1331-1339.
- Rising J.D., & Somers D.J.T.**, 1989. The measurement of overall body size in birds. *The Auk.* 106 : 666–674.
- Rohde P.A., Johnsen A., Lifjeld J.T.**, 1999. Parental Care and Sexual Selection in the Bluethroat, *Luscinia s. svecica*. A Field-experimental Test of the Differential Allocation Hypothesis. *Ethology.* 105 : 651-663.
- Royston P.**, 1982. Algorithm AS 181: The *W*test for Normality. *Applied Statistics.* 31 : 176–180.
- Schmoll T.**, 2011. A review and perspective on context-dependant genetic effects of extra-pair mating in birds. *J. Ornithol.* 152(1) : 8265-8277.
- Shannon C.**, 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27: 379–423.
- Sergio F., Blas J. & Hiraldo F.**, 2009. Predictors of floater status in a long-lived bird: a cross-sectional and longitudinal test of hypotheses. *Journal of animal ecology.* 78 : 109-118.
- Sibley C.G. & Ahlquist J.E.**, 1991. Phylogeny and Classification of Birds. *Molecular Evolution*, Yale University Press, New Haven.
- Sorjonen J. & Merilä J.**, 2000. Response of male Bluethroats *Luscinia svecica* to song playback : evidence of territorial function of song and song flights. *Ornis Fennica.* 77 : 43-47.
- Smiseth T. & Amundsen T.**, 1995. Female Bluethroats (*Luscinia s. svecica*) regularly visit territories of extrapair males before egg laying. *The Auk.* 112 : 1049-1053.
- Smith, J.N.M.**, 1978. Division of labour by Song Sparrows feeding fledged young. *Canadian Journal of Zoology.* 56: 187-191.
- Svensson L.**, 1992. Identification guide to European passerines. Lars Svensson, Stockholm.
- Taillandier J., Bonnet P., Constant P., Eybert M.C. & Daval I.**, 1985. Contribution à l'étude écologique des passereaux dans les marais salants de Guérande (Loire atlantique). *Oiseau R.F.O.* 55: 205–234.
- Taillandier J. & Taillandier R.**, 1997. Le parc national du Souss Massa : les passereaux paludicoles migrateurs et hivernants. *Rapport du Ministère de l'Agriculture, du développement rural et des pêches maritimes, chargé des eaux et forêts*, Rabat (Maroc)
- Thomas A.**, 2006. Milieux de nidification de la Gorgebleue à miroir *Luscinia svecica* dans le Marais poitevin. Bilan d'observations réalisées entre 1992 et 2003. *La Gorgebleue.* 21, 35-40.
- Thompson I.B.**, 1999. The role of artisan technology and indigenous knowledge transfer in the survival of a classic cultural landscape: the salt-marsh of Guérande, Loire–Atlantique, France. *Journal of Historical Geography.* 25 (2), 216–234.
- Turcokova L., Osiejuk T.S., Pavel V., Glapan J. & Petruskova T.**, 2010. Song divergence of two bluethroat subspecies (*Luscinia s. svecica* and *L. s. cyanecula*). *Ornis Fenn.* 87: 168–179.
- Turcokova L., Pavel V., Chutny B., Petrusek A. & Petruskova T.**, 2011. Differential response of males of a subarctic population of Bluethroat *Luscinia svecica* to playbacks of their own and foreign subspecies. *J Ornithol.* 152: 975–982.
- White G. & Garott R.**, 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. *Academic Press, New York.* 383p..
- Worton B.J.**, 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling.* 38 : 277–298.
- Zink R.M., Drovetski S.V., Questiau S., Fadeev I., Nesterov E.V., Westberg M.C. & Rohwer S.**, 2003. Recent evolutionary history of the bluethroat (*Luscinia svecica*) across Eurasia. *Molecular Ecology.* 12, 3069-3075.

*Annexe 1 : Avifaune rencontrée dans les marais salants du Mès au mois d'Avril-Mai.*  
*Photographe : Pascale Becue; Galerie : <http://pascale.becue.oiseaux.net/>*



*Accenteur mouchet*  
*Prunella modularis*



*Aigrette garzette*  
*Egretta garzetta*



*Alouette des champs*  
*Alauda arvensis*



*Avocette élégante*  
*Recurvirostra avosetta*



*Barge rousse*  
*Limosa lapponica*



*Bécasseau variable*  
*Calidris alpina*



*Bergeronnette grise*  
*Motacilla alba*



*Busard des roseaux*  
*Circus aeruginosus*



*Canard colvert*  
*Anas platyrhynchos*



*Chardonneret élégant*  
*Carduelis carduelis*



*Chevalier gambette*  
*Tringa totanus*



*Chevalier aboyeur*  
*Tringa nebularia*



***Cisticole des joncs***  
*Cisticola juncidis*



***Corneille noire***  
*Corvus corone*



***Coucou gris***  
*Cuculus canorus*



***Courlis corlieu***  
*Numenius phaeopus*



***Échasse blanche***  
*Himantopus himantopus*



***Fauvette grisette***  
*Sylvia communis*



***Goéland argenté***  
*Larus argentatus*



***Goéland marin***  
*Larus marinus*



***Gorgebleue à miroir de Nantes***  
*Luscinia svecica namnetum*



***Grand cormoran***  
*Phalacrocorax carbo*



***Grand gravelot***  
*Charadrius hiaticula*



***Héron cendré***  
*Ardea cinerea*



***Hirondelle rustique***  
*Hirundo rustica*



***Linotte mélodieuse***  
*Carduelis cannabina*



***Martinet noir***  
*Apus apus*



***Mouette mélanocéphale***  
*Ichthyaetus melanocephalus*



***Mouette rieuse***  
*Chroicocephalus ridibundus*



***Pie bavarde***  
*Pica pica*



***Pipit farlouse***  
*Anthus pratensis*



***Sterne pierregarin***  
*Sterna hirundo*



***Tadorne de Belon***  
*Tadorna tadorna*



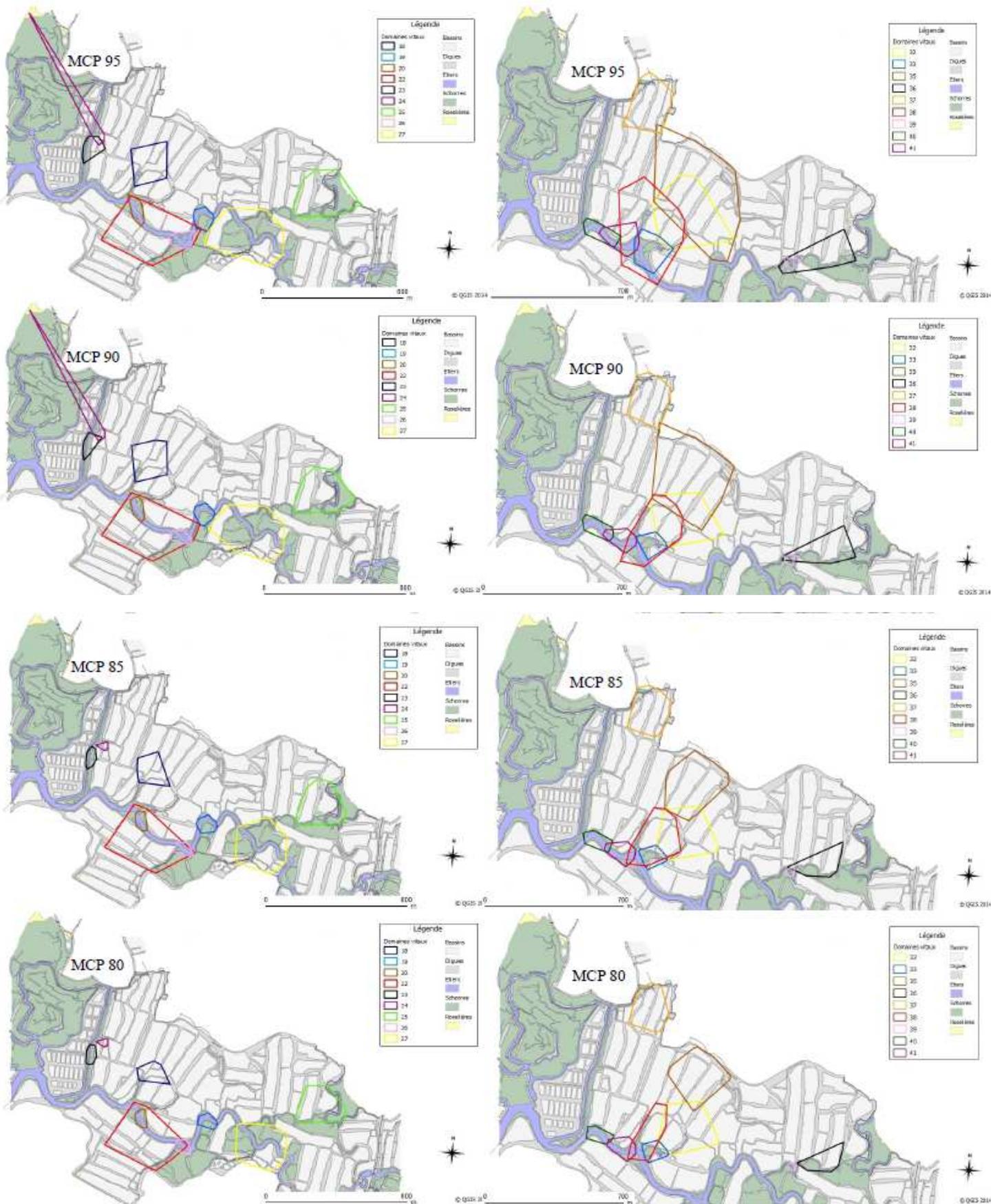
***Tarier pâtre***  
*Saxicola rubicola*



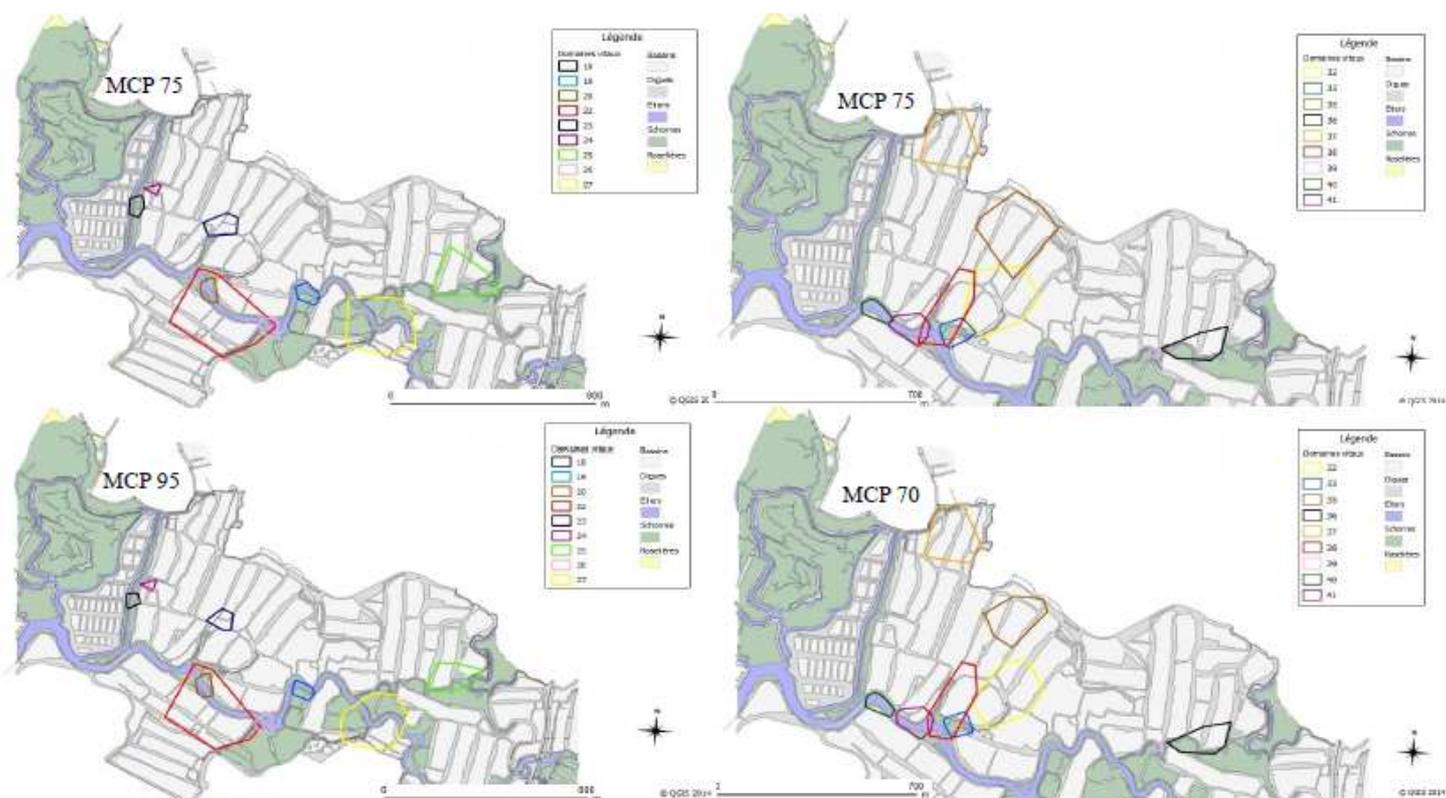
***Tournepierre à collier***  
*Arenaria interpres*



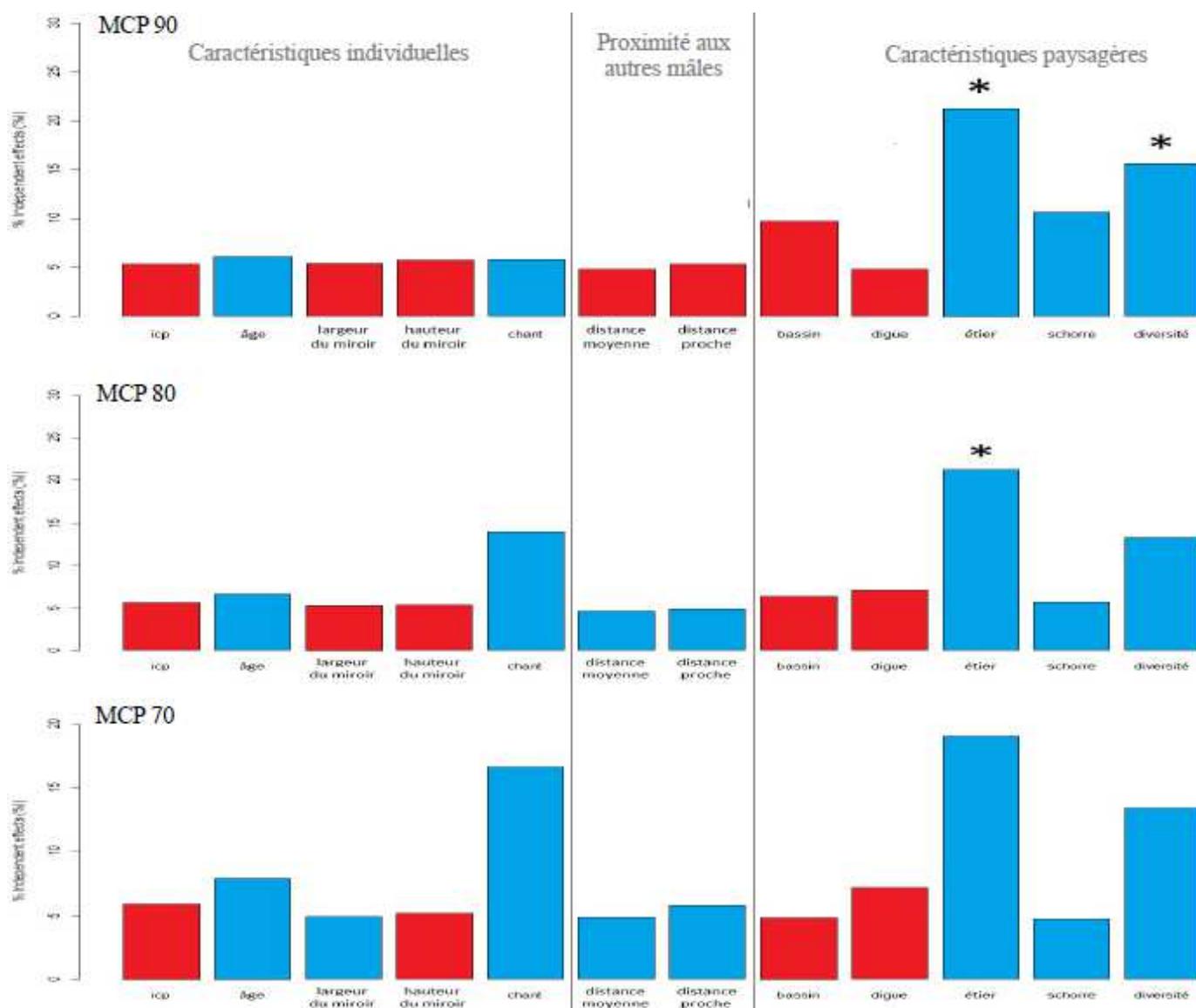
***Traquet moiteux***  
*Oenanthe oenanthe*



**Annexe 2 : Cartographies des domaines vitaux des mâles Gorgebleues à miroir sur les marais salants du Mès déterminés par la méthode des MCP : année 2013 à gauche et année 2014 à droite. Les MCP, de 95 à 70, sont représentés par ordre décroissant de haut en bas.**



**Annexe 2 (suite) :** Cartographies des domaines vitaux des mâles Gorgebleues à miroir sur les marais salants du Mès déterminés par la méthode des MCP : année 2013 à gauche et année 2014 à droite. Les MCP, de 95 à 70, sont représentés par ordre décroissant de haut en bas.



**Annexe 3 :** Histogrammes résultant du partitionnement hiérarchique de variance montrant l'influence des différents facteurs sur la taille des domaines vitaux réalisés par la méthode des MCP (90, 80 et 70 de haut en bas).

## Résumé

La Gorgebleue à miroir de Nantes (*Luscinia svecica namnetum*) est un morphotype endémique de la façade atlantique. Elle a l'habitude de vivre au cœur des marais salants, là où les caractéristiques paysagères sont les plus contraignantes pour la majorité des passeraux. Ainsi, cette étude cherche à savoir si la taille des domaines vitaux des mâles de cette espèce est influencée par les caractéristiques paysagères de ce milieu. Elle cherche également à hiérarchiser l'importance de ce facteur par rapport à l'influence des caractéristiques individuelles des mâles (âge, condition physique, etc.) et la proximité d'autres mâles. Pour ce faire, un partitionnement hiérarchique de variance a été effectué pour connaître l'importance de chacun de ces trois facteurs sur la variable « taille du domaine vital ». Les analyses ont été réalisées grâce aux données recueillies par radiopistage sur les marais salants du Mès lors de deux suivis consécutifs au cours des mois d'avril et mai 2013 et 2014. Cette étude a ainsi montré que : i) seules les caractéristiques paysagères (et surtout la surface d'étier) expliquent significativement la taille des domaines vitaux; ii) deux stratégies coexistent au sein d'une même population : certains mâles sont des résidents alors que d'autres sont des individus flottants ; iii) les mâles peuvent changer de stratégie d'une année sur l'autre ; et iv) la date d'éclosion des œufs modifie grandement la localisation et la taille des domaines vitaux des mâles.

**Mots clefs :** *Luscinia svecica namnetum*, radiopistage, marais salants du Mès, fragmentation, compensation, domaine vital.

## Abstract

The Bluethroat of Nantes (*Luscinia svecica namnetum*) is an endemic morphotype of the Atlantic seaboard. It used to live in the heart of salt marshes, where the landscape features are the most restrictive for the majority of passerines. Thus, this study seeks to determine whether the home range's size of males of this species is influenced by landscape features of this environment. It also searches to prioritize the importance of this factor in relation to the influence of individual characteristics of males (age, physical condition, etc.) and proximity to other males. To do this, a hierarchical partitioning of variance was performed to determine the importance of each of these three factors on the variable "home range's size". The analyzes were carried out using data collected by radiotracking on the Mès' salt marshes of two consecutive monitoring during the months of April and May 2013 and 2014. This study revealed that: i) only landscape features (and especially channel's surface) explain significantly home ranges' size; ii) two strategies coexist within the same population: some males are territory holders while others are floaters; iii) males can change their strategy from one year to another; and iv) the date of hatching greatly affect the location and size of home ranges of males.

**Key words :** *Luscinia svecica namnetum*, radiotracking, Mès' salt marshes, fragmentation, compensation, home range.