

EFFETS DU DÉRANGEMENT PAR LA CHASSE SUR LES OISEAUX D'EAU

REVUE DE LITTÉRATURE

A. TAMISIER^{1*}, A. BÉCHET², G. JARRY³, J.-C. LEFEUVRE⁴ & Y. LE MAHO⁵

SUMMARY

Waterbird hunting is a widespread human activity over wetlands of the Eurasian continent. It has two components that can influence the population dynamics of migratory species : mortality and disturbance. Disturbance is the focus of an increasing number of detailed studies, using both experimental and theoretical approaches. They are synthesized herein. Disturbance is considered important when induced changes influence the fitness of the individuals of a species (decrease in survival or breeding success). Studies show that disturbance almost always change the geographical distribution of birds, conducting to an under-exploitation of food resources available in hunting areas. Disturbance can also favour an increase in the turnover rate of individuals on their migratory stopover. These changes in bird distribution, although precisely quantified at a local scale, have an unknown impact on the population size of the concerned species. The wide distribution of several of these species ranging over several continents makes the precise evaluation of this impact difficult. Disturbance changes behaviour either by increasing time spent in activities more costly than those done without disturbance or by decreasing time spent gaining energy. Estimation or simulation of these lost can reach 25% of the daily energy expenses. Facing disturbance, birds can develop several physiological adaptations, for instance an increased food intake, an increased efficiency of energy assimilation or an augmentation of corticosterone secretion stimulating food searching. The direct evaluation of the energy balance of these adaptations has not been made yet and it can be acknowledged that they allow birds to maintain energy gains similar to those obtained without disturbance. However, the long-term cost of this compensation is high. A recent study of the Greater Snow Goose *Anser caerulescens atlantica* on their spring stopover in Canada indicates that hunting disturbance makes geese use lower quality habitats, decreases their body condition (fat and protein) when they depart to the breeding sites and decreases their breeding success relative to individuals that have not

¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, 34293 Montpellier Cedex 5.

² Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles

³ Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, MNHN, 55 rue Buffon, 75005 Paris.

⁴ Ecologie et Gestion de la Biodiversité, MNHN, 36, rue Geoffroy St-Hilaire, 75005 Paris.

⁵ Centre d'Ecologie et Physiologie Energétiques, CNRS, 23, rue Becquerel, 67087 Strasbourg.

* Correspondance : A. Tamisier, Grand Mas d'Avignon, Le Sambuc 13200 Arles, tél. : 04 90 97 20 36.
E-mail : amc.tamisier@wanadoo.fr

experienced hunting. Uncertainties remain, for instance at the species level (few studies on waders), but all authors that emphasized them also agree to acknowledge that protection measures must be taken to counter-balance the effects of hunting disturbance. They recommend the increase of protected areas (hunt-free areas), the elaboration of a network of reserves and the establishment of non hunted zones around existing reserves to reduce to the minimum the negative effects of disturbance on birds that use these reserves. The implementation of these management actions must favour the widening of the distribution of these populations and facilitate the local and regional increase of their numbers. These protection measures are positive responses to the recommendations of the European Union birds and habitats directives.

RÉSUMÉ

La chasse aux oiseaux d'eau, activité humaine largement pratiquée sur les zones humides du continent eurasiatique, présente deux composantes pouvant affecter la dynamique des populations de ces espèces migratrices : le prélèvement (qui concerne la mortalité) et le dérangement. Ce dernier aspect fait l'objet d'études de plus en plus nombreuses et détaillées, ici synthétisées, incluant des protocoles expérimentaux et des approches conceptuelles. Le dérangement par la chasse est considéré comme important pour une espèce lorsque les modifications qu'il induit ont un effet sur la « fitness » des individus de cette espèce (diminution de la survie et/ou du succès reproducteur). Les études montrent que le dérangement modifie presque toujours la distribution géographique des oiseaux en favorisant leur regroupement (5 à 50 fois plus) sur des espaces non chassés, induisant une sous-exploitation des ressources trophiques présentes sur les espaces chassés. Le dérangement peut aussi provoquer un accroissement du taux de renouvellement (« turnover ») des individus sur leur étape migratoire. Ces transferts d'oiseaux, bien quantifiés localement, ont un impact encore inconnu sur la taille des populations concernées, la large distribution de ces populations sur plusieurs continents rendant cette évaluation difficile. Le dérangement provoque une modification comportementale soit en favorisant des activités plus coûteuses que celles pratiquées sans dérangement, soit en diminuant le temps passé à des activités qui permettent d'acquérir de l'énergie. Les estimations ou simulations de ces pertes peuvent atteindre 25 % de la dépense énergétique journalière. Les oiseaux dérangés développent des capacités d'adaptation physiologique face aux contraintes associées au dérangement, par exemple une augmentation de la prise alimentaire, une augmentation du rendement de l'assimilation énergétique ou une augmentation de la sécrétion de corticostérone qui stimule l'activité de recherche de nourriture. L'évaluation directe du bilan énergétique de ces adaptations n'a pas encore été réalisée et l'on peut admettre qu'elles permettent à l'oiseau de maintenir un apport énergétique analogue à celui obtenu sans dérangement ; mais le coût à terme de cette acquisition est élevé. Ainsi, une étude récente sur la Grande Oie des neiges *Anser caerulescens atlantica* au Canada révèle que lorsque les individus sont dérangés par la chasse sur leur étape migratoire de printemps, ils sont contraints d'exploiter des sites moins riches que s'il n'y avait pas de chasse ; ils sont alors dans de moins bonnes conditions corporelles (lipidiques et protéiniques) lors du départ vers leurs lieux de reproduction et ils ont finalement un moindre succès de reproduction que les individus n'ayant pas subi le dérangement par la chasse. Certes, des lacunes et des incertitudes persistent, par exemple au niveau spécifique (peu d'études sur les limicoles), mais tous les auteurs qui les ont mises en évidence s'accordent aussi pour reconnaître que, pour contrebalancer les effets du dérangement par la chasse, des mesures de protection doivent être prises. Ils préconisent notamment, indépendamment de ce qui concerne la réglementation de la chasse, l'accroissement des espaces protégés (non chassés), la constitution d'un réseau de réserves le long des corridors de migration et l'établissement de zones de non-chasse autour des réserves afin de réduire au minimum les effets négatifs du dérangement sur les oiseaux qui exploitent ces réserves. L'application de ces mesures doit favoriser l'élargissement de la distribution de ces populations d'oiseaux d'eau, faciliter l'accroissement local et régional des effectifs et garantir le fonctionnement optimum des populations d'oiseaux d'eau. Ces mesures de protection sont des réponses positives aux recommandations de la Directive Oiseaux et de la Directive Habitats de l'Union Européenne.

INTRODUCTION

La recherche des facteurs anthropiques susceptibles d'agir sur le fonctionnement et le devenir des populations animales est un des enjeux majeurs en biologie de la conservation. De nombreuses activités humaines peuvent provoquer du dérangement et affecter la faune sauvage, espèces gibiers comme espèces protégées (Lefeuvre, 2000). Les dérangements ont pour origine soit des activités économiques (agriculture, aquaculture marine, pêche à pied professionnelle, navigation maritime et fluviale, toute forme d'aéronefs...) soit des activités récréatives telles que le nautisme (motonautisme, voile, planche à voile, kayak...), les promenades équestres ou à vélo (V.T.T.), certaines randonnées pédestres, la photographie ou l'observation faite par certains naturalistes sans précaution, ainsi que la pêche de loisir et la chasse. Cette dernière activité trouve une résonance particulière dans le cas de la chasse aux oiseaux migrateurs pour lesquels la nécessaire adéquation de la réglementation cynégétique aux contraintes de la Directive Européenne dite Directive Oiseaux (1979) pose un certain nombre de problèmes. Les effets de la chasse sur les populations d'espèces chassées sont rangés selon deux composantes : les effets liés au prélèvement (mesurés par exemple à partir des tableaux de chasse) et les effets liés au dérangement. Il est vrai que les premiers sont les plus visibles, voire les plus spectaculaires, comme l'indique le nombre d'oiseaux d'eau prélevés sur le territoire français pendant une seule saison de chasse (2,9 millions en 1998-99, ONCFS 2000). De tels chiffres ont retenu l'attention des scientifiques pendant longtemps (Geis, 1963 ; Anderson & Burnham, 1976 ; Bellrose, 1980 ; Nichols, 1991). Il apparaît toutefois que les seconds (les effets du dérangement) prennent une place croissante dans les analyses les plus récentes de l'impact de la chasse sur la dynamique de certaines populations d'oiseaux migrateurs (Bell & Owen, 1990 ; Davidson & Rothwell 1993 ; Baldassarre & Bolen, 1994 ; Madsen & Fox, 1995 ; Gill *et al.*, 1996 ; Fox & Madsen, 1997 ; Madsen, 1998).

Le but de cet article est double : 1) faire le point des travaux scientifiques qui traitent des effets du dérangement par la chasse sur les oiseaux d'eau migrateurs à l'échelle internationale en y associant les résultats contradictoires et les zones d'inconnues qui subsistent dans ce domaine, et 2) en tirer les conséquences qui s'imposent en termes de protection des populations. Cette analyse fait suite aux données présentées dans le rapport du Comité Lefeuvre (2000) en y adjoignant les informations nouvelles publiées au cours des trois dernières années.

Le dérangement d'origine humaine est défini comme un stimulus qui déclenche chez l'animal dérangé un changement d'état comportemental. Le dérangement par la chasse, qui est seul traité ici, peut avoir plusieurs origines : 1) mouvements d'humains, avec ou sans chien, sur les lieux de repos diurne ou de gagnage nocturne (notamment dans le cas de la chasse de nuit) ; 2) coups de feu ; 3) mouvement + coup de fusil, l'oiseau qui a déjà subi une blessure de chasse pouvant faire l'association entre ces deux événements (ce qui différencie la chasse des autres activités humaines) ; 4) envol de quelques individus pouvant déclencher l'envol de tous les individus. Le dérangement devient important pour la conservation des oiseaux d'eau s'il a un impact sur la dynamique de population de ces espèces par réduction de leur survie et/ou du succès de leur reproduction (Madsen & Fox, 1997). Autrement dit, on ne parlera d'effet significatif du dérangement sur les oiseaux que dans la mesure où il diminue leur « fitness ».

L'effet du dérangement par la chasse peut être un changement majeur de la distribution des oiseaux par rapport à une situation observée sans dérangement, mais

ce changement peut aussi ne pas avoir lieu. En effet, à la suite d'études de terrain détaillées, Gill *et al.* (1996, 2001a) proposent une réflexion conceptuelle sur les modalités d'action de la variable dérangement (Gill *et al.*, 2001b). Considérant qu'un animal dérangé quitte généralement le lieu où il subit ce dérangement, ces auteurs font remarquer que le départ intervient seulement si l'animal dispose d'un lieu de remplacement ; à l'inverse, l'animal reste d'autant plus sur le site dérangé que le fait de quitter ce site lui est plus coûteux en terme de survie et/ou de reproduction. Concrètement, le départ d'un oiseau après dérangement par la chasse signifie qu'il a trouvé une solution de rechange plus ou moins satisfaisante ; inversement, le fait qu'il ne parte pas peut signifier qu'il n'a pas de solution de rechange, ou bien que cette solution est trop coûteuse : faute de mieux, il « fait alors le pari » de rester, au risque de se faire tuer. L'évaluation de ce coût étant rarement directe, on procédera par étapes successives avant de parvenir à une compréhension globale des effets du dérangement.

EFFETS SUR LA DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET LES EFFECTIFS LOCAUX

L'hypothèse généralement avancée est que le dérangement par la chasse peut influencer la distribution spatio-temporelle des oiseaux. On prévoit donc que les oiseaux dérangés par la chasse quittent les sites chassés au profit de sites non chassés. Cette hypothèse est très généralement confirmée : le nombre d'oiseaux présents sur les sites chassés est 5 à 50 fois inférieur à celui mesuré sur les sites non chassés (Madsen, 1998 ; Tamisier & Dehorter, 1999 ; Väänänen, 2001 ; Evans & Day, 2002). Et ce facteur d'appauvrissement est observé sur des sites non chassés dès que le statut de chasse y est appliqué. Inversement, le nombre des oiseaux stationnant sur un site chassé augmente immédiatement et de façon significative dès que le site acquiert un statut de protection. C'est l'effet « réserve », illustré par exemple au lac du Bourget (Savoie) où les stationnements d'oiseaux d'eau sont régulièrement suivis depuis 1988 : les effectifs ont augmenté d'un facteur 2,1 pour les canards de surface et d'un facteur 5,0 pour les fuligules en relation avec l'extension des réserves de chasse dont la surface est passée de 16 à 45 % de la surface totale du lac (Lefevre, 2000 ; Garin & Tournier, 2002). Sur le lac de Grand-Lieu (Loire-atlantique), la fermeture provisoire de la chasse en janvier 2000 (mise en place en lien avec les dégâts occasionnés par l'échouage du pétrolier Erika près des côtes atlantiques françaises) s'est traduite par un accroissement de 55 à 65 % des effectifs par rapport à ceux observés en janvier 1998 et 1999 respectivement ; dans le même temps, le nombre d'espèces est passé à 23, contre 14 et 19 respectivement (Paillisson *et al.* 2002). Au Danemark, Frikke & Laursen (*in* Fox & Madsen, 1997) ont montré que même une faible pression de chasse (caractérisée par la présence d'un seul chasseur sur 1 km de côte, ou une fréquence de coups de feu inférieure à 50 coups/heure le soir) provoquait la désertion quasi complète du site par les canards de surface. De nombreuses publications analysées par Bell & Fox (1991) permettent de considérer que le dérangement par la chasse est loin d'être négligeable, même si Tamisier & Dehorter (1999) précisent que cette évaluation est difficile.

D'ailleurs, quelques contre-exemples sont fournis sur des sites où le statut de non chasse s'accompagne d'un autre facteur de dérangement (mauvaise gestion du tourisme ou de l'eau, par exemple), témoignant ainsi du fait que d'autres activités humaines peuvent avoir un effet fortement dérangeant. Ainsi la distance de fuite de certains oiseaux dans certaines circonstances peut être plus grande face à une planche à voile que face à un chasseur (Madsen, 1998, p. 393-5), ou encore le passage

d'un avion de transport peut provoquer l'envol d'une proportion plus grande d'oiseaux qu'un coup de feu (Bélanger & Bédard, 1989). De même, pour la Bernache cravant *Branta b. bernicla* hivernant sur la côte du Norfolk (G.B.), la chasse, mesurée en termes de fréquence des coups de feu, provoque des dérangements moins importants que le passage des avions et des promeneurs (Riddington *et al.*, 1996). S'il est évident que cette hiérarchie parmi les facteurs de dérangement varie avec l'intensité de chacun d'eux (évaluée en termes de nombre d'interventions, de fréquence, de période, etc., selon les caractéristiques propres à chaque dérangement), il demeure que la chasse, même dans les conditions de faible intensité, constitue toujours une des causes importantes de dérangement pour les oiseaux. Dans certains cas, comme au Danemark après une étude expérimentale sur un ensemble de sites variés, « la chasse, surtout à partir d'affûts mobiles, a été identifiée comme l'activité humaine la plus perturbatrice pour les stationnements d'oiseaux d'eau dans cette région. Des résultats similaires ont été obtenus dans une autre zone d'étude comparable » (Madsen, 1998, p. 386).

Cette variation des effectifs d'oiseaux présents sur un site donné en fonction d'une modification du niveau de dérangement peut refléter seulement un changement de distribution locale au profit de sites non dérangés, et ne pas s'accompagner nécessairement d'une augmentation (ou d'une diminution) de l'effectif total présent dans la zone. Ainsi en Camargue, la création de trois réserves au cours des vingt dernières années a provoqué un glissement des lieux de stationnement de canards au profit de ces réserves sans que la taille des populations hivernant dans l'ensemble de la région en ait été visiblement affectée (Tamisier & Dehorter, 1999 ; Mathivet & Tamisier, 2002). En revanche, une étude récente, menée sur un ensemble de sites finlandais exploités comme étapes migratoires par des canards de surface, montre que le dérangement provoque un départ anticipé de 75 % des oiseaux dès l'ouverture de la chasse, départ qui n'est pas compensé par l'augmentation des stationnements sur les sites protégés (Väänänen, 2001).

Le nombre de canards observés là où s'exerce la chasse de nuit, pratiquée sur la moitié des départements côtiers de France, est 10 fois inférieur à celui observé sur les autres départements côtiers où la chasse de nuit n'est pas pratiquée (Tamisier & Saint Gérard, 1981). Yésou (1983), traitant ces mêmes données selon une méthodologie différente, parvient à une conclusion identique : la chasse de nuit réduit sensiblement les effectifs d'oiseaux stationnant sur les sites où elle est pratiquée. Pour autant, il n'a jamais été possible de vérifier si les oiseaux manquant sur ces sites se retrouvaient en nombre équivalent sur les sites voisins non chassés la nuit.

De même, le dérangement lié à la chasse contraint les Grandes Oies blanches *Anser caerulescens atlantica* en migration dans la vallée du Saint Laurent (Canada) à une augmentation de leurs mouvements à la recherche de sites non chassés tels que ceux fréquentés avant l'ouverture. Ces mouvements ne permettent pas aux oies d'éviter le dérangement par la chasse et les conduit également à utiliser des sites moins riches car déjà exploités par elles avant l'ouverture de la chasse (Béchet *et al.*, sous presse).

EFFETS SUR LA TAILLE DES POPULATIONS

Lorsque cette modification de distribution se fait à un niveau régional comme présentée de façon schématique par Madsen & Fox (1997), il est encore plus difficile de la corrélérer à une éventuelle variation des effectifs des populations concer-

nées. Ceux-ci, évalués sur chaque site, sont en effet connus avec une précision d'autant plus faible que les sites sont nombreux, dispersés, étendus et peu accessibles (Dervieux *et al.*, 1980 ; Ganter & Madsen, 2001) et la « disparition » de 100 000 ou 200 000 oiseaux sur un site particulier peut parfaitement passer inaperçue au niveau des populations de plusieurs millions d'individus réparties sur plusieurs continents. Ainsi la dégradation du lac de l'Ichkeul (Tunisie) au cours des quinze dernières années à la suite d'un changement de la gestion hydraulique a provoqué l'effondrement quasi-total de sa fonction de quartier d'hiver pour les canards, oies et foulques (effectif moyen total de l'ordre de 150 000 individus, Tamisier *et al.*, 2000). Malgré l'importance de cette perte, il n'a pas été possible de savoir si ces oiseaux ont trouvé ailleurs des solutions de rechange (malgré un léger gonflement des effectifs sur un site voisin en Algérie) ou si leurs populations respectives ont été numériquement affaiblies. Il en est de même avec les Oies rieuses *Anser albifrons* disparues de leurs principales zones d'hivernage en France pour cause d'assèchement et de drainage de zones humides (marais Redon), par disparition des prairies humides et mise en culture (baie du Mont Saint Michel) ou par fermeture du milieu après abandon de l'élevage (marais Vernier).

A ce niveau d'analyse, on peut conclure que le dérangement occasionné par la chasse sur les oiseaux d'eau provoque presque toujours un déplacement des oiseaux, donc une diminution des stationnements sur les sites chassés corrélativement à une augmentation sur les sites non chassés, mais que, pour des raisons techniques d'évaluation numérique, il n'est pas possible de corrélérer directement ces résultats à une diminution générale des effectifs à l'échelle des populations. Cela n'empêche pas Madsen & Fox (1997, p. 208) de conclure ainsi leur revue sur le sujet : « étant donné que la perturbation par la chasse provoque une sous-exploitation des sites d'affouragement [alimentation] potentiel là où l'on observe une réduction de la population, on a une preuve indirecte qu'une telle perturbation a un impact sur le niveau de la population ». Certes, la réalité de cet impact repose sur une hypothèse de densité-dépendance qui n'a pu être vérifiée que rarement (essentiellement à cause de l'étendue extrême des espaces couverts par ces oiseaux à chacune des périodes du cycle annuel), et l'ampleur de cet impact n'est pas quantifiée. Mais les auteurs poursuivent en considérant que « la création de zones sans perturbation peut engendrer une augmentation considérable de l'effectif régional d'oiseaux d'eau en escale d'automne et en hivernage, les premiers bénéficiaires étant les espèces-gibier, oies et canards, mais également les limicoles grégaires » (Madsen & Fox, 1997, p. 208). La création de zones sans perturbation (chasse et autres activités récréationnelles étant par conséquent interdites) et d'une taille suffisante est donc un moyen efficace pour compenser l'appauvrissement spécifique de la communauté des oiseaux d'eau sur laquelle la chasse s'exerce, pour augmenter la durée de séjour des oiseaux sur les étapes migratoires ainsi que, de façon plus générale, pour améliorer la valeur de conservation et la biodiversité des zones humides importantes pour les oiseaux d'eau (Fox & Madsen, 1997 ; Madsen, 1998 ; Väänänen, 2001).

EFFETS SUR LES ACTIVITÉS

Les oiseaux qui adoptent la stratégie de rester sur les sites dérangés par la chasse subissent ensuite les effets du dérangement sur leurs activités. Le dérangement provoque en général une modification du comportement soit vers des activités plus coûteuses que celles pratiquées sans dérangement, soit en diminuant le temps

passé à des activités permettant d'acquérir de l'énergie. En particulier, le dérangement par la chasse va souvent provoquer l'envol des oiseaux et ceux-ci ne recommenceront pas immédiatement à s'alimenter une fois posés. Il a ainsi été montré que les Grandes Oies des neiges stationnées sur une réserve dans l'estuaire du Saint Laurent, sont contraintes de voler pendant 52 secondes après chaque coup de feu tiré sur les bordures de la réserve, et attendent en moyenne 7,8 minutes avant de reprendre leur alimentation (38 minutes quand le dérangement provient d'un chasseur en mouvement) (Bélanger & Bédard, 1989). Pour ces oiseaux qui se nourrissent en partie de jour, les dérangements liés à la chasse et aux avions réduisent la durée diurne d'alimentation de 4 à 51 % selon les cas (Bélanger & Bédard, 1990).

De même les Fuligules milouins *Aythya ferina* stationnés sur une réserve en Irlande consacrent en moyenne 3,5 fois moins de temps diurne à l'alimentation pendant la période de chasse (autour de la réserve) que lorsque la chasse est fermée (Evans & Day, 2001). Sur la partie chassée du même lac irlandais, le temps passé en alimentation est 15 fois plus faible pendant la période de chasse qu'en dehors de cette période. Pour le Fuligule morillon *Aythya fuligula*, ces valeurs sont respectivement 3,5 et 2,1. Dans les deux cas, la moindre activité alimentaire s'accompagne d'un changement dans la sélection d'habitat (zones plus éloignées du rivage, plus profondes, moins abritées et moins favorables à l'alimentation pendant la période de chasse) (Evans & Day, 2001). Malgré les modifications du comportement alimentaire observées, le dérangement a un impact très faible sur la balance énergétique. En effet, les écarts, quoique élevés, portent sur des valeurs absolues faibles (les fuligules se nourrissent peu pendant le jour) et les auteurs observent, à juste titre, que l'accroissement des durées d'alimentation après la fermeture de la chasse correspond aussi à une période où les oiseaux doivent stocker des réserves avant la migration. Ils considèrent que le surplus d'alimentation pourrait ne correspondre qu'à ce dernier paramètre, et être simplement simultané de la fin de la période de chasse. Pourtant, les mêmes auteurs concluent qu'il serait utile de réduire la chasse autour du lac afin d'augmenter son attractivité pour les stationnements de fuligules, estimant qu'une telle mesure pourrait en outre favoriser l'alimentation des canards de surface (qui se nourrissent davantage le jour) (Evans & Day, 2001).

Triplet *et al.* (1999) ont habilement montré que le dérangement *s.l.* subi par des Huîtriers-pies *Haematopus ostralegus* sur la Réserve de Baie de Somme est associé à une augmentation sensible de la prise alimentaire (nombre de coques capturées/minute) pendant environ un quart d'heure après le dérangement. Mais ce changement ne semble se produire que lorsque les conditions d'alimentation sont déjà limitantes (année de faible production de coques) ; les autres années, le dérangement n'a pas d'effet mesuré sur ce paramètre du comportement alimentaire des oiseaux (Triplet *et al.*, *loc. cit.*).

Le dérangement agit encore en perturbant le sommeil. Les canards, qui dorment essentiellement pendant les heures du jour, ouvrent l'œil plusieurs dizaines de fois par minute (10 à 40 fois selon les espèces et la période) afin de conserver un contact quasi permanent avec leur environnement. Cette vigilance semble, en dehors de la période de reproduction, essentiellement orientée vers les voisins, mais elle augmente avec l'intensité des dérangements (prédateurs, chasseurs, etc.). Pendant les moments de forts dérangements, le sommeil est interrompu par de longues phases d'éveil et d'alerte (Gauthier-Clerc, 1998 ; Gauthier-Clerc *et al.*, 1998, 2000).

Le dérangement par la chasse agit aussi sur les horaires des vols crépusculaires des canards entre remises et gagnages. On sait que ces oiseaux sont le jour sur les remises où ils se consacrent essentiellement à des activités de confort, et se dispersent le soir sur les gagnages où ils se nourrissent pendant tout ou partie de la nuit.

La chasse aux canards est en grande partie adaptée à ce comportement, les chasseurs attendant les oiseaux à leur arrivée sur les gagnages. Les horaires des vols du soir, mesurés sur trois grands quartiers d'hiver (delta du Sénégal, marais de Louisiane aux Etats-Unis, et Camargue) diffèrent sensiblement : 10 à 30 minutes après l'heure du coucher du soleil dans les deux premiers sites, 40 à 80 minutes dans le troisième. Ce décalage vers des déplacements plus nocturnes réduit la vulnérabilité des canards à la chasse ; il est considéré comme une adaptation des oiseaux à la pression cynégétique, beaucoup plus forte en Camargue que dans les deux autres sites. Un décalage symétrique se retrouve pour les vols du matin qui ont lieu plus tôt en Camargue qu'ailleurs (Tamisier & Dehorter, 1999). Ainsi, le temps moyen de stationnement d'un canard sur ses lieux d'alimentation nocturnes est-il inférieur d'une heure à une heure et demie à celui observé au Sénégal ou en Louisiane.

EFFETS SUR LES ASPECTS ÉNERGÉTIQUES

De façon indirecte, on a déjà vu que le dérangement peut être rapidement associé à des coûts énergétiques. Le seul envol provoqué par le dérangement est déjà en soi une dépense supplémentaire que subit l'oiseau dérangé : l'activité initiale de l'individu (repos ou alimentation, pour simplifier) est remplacée par une activité plus coûteuse (le vol) qui appauvrit nécessairement le bilan énergétique instantané, soit en augmentant la dépense énergétique, soit en réduisant l'apport d'énergie, soit en agissant simultanément sur les deux composantes du bilan. Ce coût énergétique est d'autant plus élevé que la durée du vol est plus longue (même si l'envol est la phase la plus consommatrice d'énergie) et que l'oiseau met davantage de temps à reprendre son activité initiale (cf. § précédent). Ainsi la dépense énergétique engendrée par les dérangements sur des Bernaches cravants du Norfolk (G.B.) augmente de 11 à 38 % selon les cas (Riddington *et al.*, 1996). Les simulations indiquent une augmentation de l'ordre de 25 % de la dépense énergétique journalière pour un dérangement total inférieur à 50 minutes par jour (Boos *et al.*, 2002). L'Huîtrier-pie peut, face à un dérangement, sélectionner un comportement de marche qui l'éloigne du danger avec un coût énergétique moindre que le vol (Fitzpatrick & Bouchez, 1998). Chez les canards, l'accroissement de vigilance pendant le sommeil à cause des dérangements pourrait, en sus des conséquences physiologiques d'une privation de sommeil, avoir également un impact sur la balance énergétique. Un raccourcissement du temps de sommeil signifie en effet une réduction de la durée de la phase d'économie maximale d'énergie (Gauthier-Clerc, 1995). De même la chasse de nuit pratiquée sur les terrains d'alimentation nocturne empêche ou entrave la recherche de nourriture (Mudge, 1989), induisant un manque énergétique important (Tamisier, 1999). Au lac de Grand-Lieu, Paillisson *et al.* (2002) ont montré que la pratique de la chasse diminue l'exploitation potentielle des prairies adjacentes du lac pour l'alimentation des canards ; la fermeture provisoire de la chasse en janvier 2000 a permis à ces gagnages de retrouver leur fonction alimentaire.

ADAPTATIONS PHYSIOLOGIQUES ET COMPORTEMENTALES. COMPENSATIONS ÉNERGÉTIQUES

Une revue approfondie des différents processus physiologiques qui peuvent éventuellement permettre de rééquilibrer le budget énergétique de l'oiseau à l'issue du dérangement a été réalisée par Boos (2002). Le premier est bien sûr une augmentation de la prise alimentaire. Comme dans le cas de la réalimentation après un

jeûne, une augmentation du rendement d'assimilation énergétique peut éventuellement permettre de réduire le temps nécessaire pour retrouver la condition corporelle initiale. Enfin, le stress subi par l'oiseau dérangé accroît la sécrétion de corticostérone qui, en retour, stimule l'activité de recherche alimentaire.

Bélanger & Bédard (1990) ont ainsi montré par modélisation que les Grandes Oies des neiges peuvent compenser un surcoût énergétique de 20 %, soit en augmentant leur efficacité alimentaire pendant l'alimentation diurne habituelle, soit en s'alimentant partiellement la nuit, soit les deux. De même les Bernaches cravants sur la côte du Norfolk (U.K.) peuvent compenser les effets du dérangement en s'alimentant de nuit pendant plusieurs dizaines de minutes et jusqu'à une heure lorsque les conditions le permettent (Riddington *et al.*, 1996). Les Huîtriers-pies en baie de Somme semblent également pouvoir compenser le coût du dérangement, au moins dans certaines conditions, en augmentant leur efficacité alimentaire (Triplet *et al.*, 1999).

Cependant, les éventuelles conséquences de l'aptitude de l'oiseau à corriger un déséquilibre de sa balance énergétique sur son succès reproducteur ou sa survie sont encore inconnues (Boos *et al.*, 2002). Or, comme le montre une abondante littérature en biologie évolutive, les oiseaux adoptent, dans les limites de leur perception, les comportements les plus appropriés à leur environnement, c'est-à-dire ceux dont le rapport coût/bénéfice est le plus faible pour un rendement ultime (« fitness ») maximum. Avec un dérangement, les comportements sélectionnés peuvent, dans le meilleur des cas, permettre de conserver le même bénéfice, mais à un coût supérieur, entraînant ainsi une perte de « fitness » par rapport à une situation sans dérangement. Ainsi, l'accroissement de durée d'alimentation des Grandes Oies des neiges (Bélanger & Bédard, 1990) ou des Bernaches cravants (Riddington *et al.*, 1996) peut leur permettre de conserver le même poids, mais à un coût plus élevé, puisque l'alimentation excédentaire se fait au détriment d'un temps de sommeil ou de repos moins coûteux en énergie. De même les Huîtriers-pies qui augmentent leur efficacité alimentaire après dérangement par un nombre de captures de coques plus élevé (Triplet *et al.*, 1999) augmentent leur niveau de dépense énergétique au-delà de celui observé dans une situation sans dérangement (Goss-Custard, 1977).

Qui plus est, les données de la littérature et les simulations permettant d'estimer que les oiseaux sont capables de compenser un surcoût énergétique n'ont de valeur que dans la mesure où l'intensité du dérangement et l'accessibilité de nourriture sont similaires à celles rapportées dans les études (Boos *et al.*, 2002). Ainsi, le Canard siffleur ne peut le même jour compenser une perte journalière de 25 % du temps d'alimentation résultant de dérangements répétés, et son aptitude à compenser ultérieurement est inconnue (Madsen, 1998). Par ailleurs, au-delà de deux dérangements par heure, il semble impossible pour les Grandes Oies des neiges de compenser un déficit énergétique atteignant 35 % (Bélanger & Bédard, 1990).

En outre, l'oiseau dérangé sélectionne généralement des habitats plus sûrs mais souvent moins riches en termes alimentaires (Madsen, 1994 ; Evans & Day, 2002 ; Béchet, 2002 ; Béchet *et al.*, sous presse), et cette modification dans la sélection d'habitat a évidemment un coût énergétique (Madsen & Fox, 1997). Madsen (1994) a évalué ce coût sur les Oies à bec court *Anser brachyrhynchus* au cours de leur étape migratoire norvégienne où elles achèvent le stockage de réserves avant la reproduction. L'auteur a tiré partie de dérangements réalisés sur certains espaces agricoles qui servaient de terrain d'alimentation aux oies. En outre, comme ces comparaisons portent sur l'évolution respective des masses corporelles d'oiseaux dérangés ou non dérangés, l'auteur s'affranchit du biais inhérent à de nombreuses études qui ne prennent pas en compte l'évolution spontanée de la masse corporelle

de l'oiseau non dérangé. Exploitant une corrélation établie entre le profil abdominal de l'oiseau et sa masse corporelle (Owen, 1981 ; van Eerden *et al.*, 1991), Madsen (1994) met en effet en évidence que la masse corporelle des oiseaux qui exploitent des sites non dérangés augmente pendant toute la durée du séjour alors que celle des oiseaux exploitant des sites dérangés reste stable. Mainguy *et al.* (2002) relatent des résultats similaires avec les Grandes Oies des neiges pendant leur halte dans l'estuaire du Saint Laurent, Canada, en route vers leur lieux de reproduction : les individus dérangés par la chasse sont contraints d'exploiter des sites moins riches et ne peuvent reconstituer leurs réserves dans d'aussi bonnes conditions que les individus non chassés (Béchet, 2002). De même Gaston (1991) a pu montrer que, chez les Canards chipeaux *Anas strepera* hivernant en Louisiane, USA, les réserves lipidiques augmentent en décembre pendant les années où la chasse est fermée, mais restent stables lorsque la chasse est ouverte.

EFFETS SUR LA SURVIE ET LE SUCCÈS DE REPRODUCTION

Une équipe de chercheurs canadiens vient d'exploiter avec pertinence, dans une étude récente, une situation particulière relative à une espèce modèle (la Grande Oie des neiges) particulièrement bien suivie sur la frange atlantique du Canada et des Etats-Unis depuis plusieurs décennies. Cette population est en phase de croissance démographique forte depuis près de quinze ans au point de faire craindre une dégradation des habitats naturels fragiles utilisés sur les aires de reproduction (toundra arctique). De telles dégradations ont été constatées sur plusieurs centaines d'hectares sur les aires de reproduction de la Petite Oie des neiges *Anser c. caerulescens* (Jano *et al.*, 1998). Afin de limiter la croissance de la population de la Grande Oie des neiges et de revenir à une stabilité des effectifs, le gouvernement canadien a ouvert une chasse printanière dite de conservation sur l'étape migratoire de cette espèce. Cette mesure visait à influencer directement la survie adulte car la mortalité par la chasse est, pour cette espèce, additive à la mortalité naturelle (Menu *et al.*, 2002 ; Gauthier *et al.*, 2001). Deux ensembles de recherches ont alors été entreprises, d'une part sur l'étape migratoire, d'autre part sur les lieux de reproduction, afin de tester l'efficacité de la chasse pour limiter les effectifs des oies et d'en contrôler les effets secondaires. Les techniques les plus efficaces ont été employées (suivis individuels d'oiseaux marqués, télémétrie au sol et en hélicoptère, études comportementales, conditions corporelles, état des gonades, quantification des ressources alimentaires).

Sur l'étape migratoire, Béchet *et al.* (sous presse) et Féret *et al.* (sous presse) démontrent que le coût énergétique immédiat lié au dérangement par la chasse subi par les oies est le triple cumul des coûts du déplacement, de l'interruption dans la prise alimentaire et de la moindre qualité alimentaire des habitats utilisés suite aux dérangements. Ce coût est suffisamment élevé pour réduire la condition corporelle des oiseaux dérangés : on a mesuré une diminution des réserves lipidiques (de 29 à 48 %) et protéiniques (5 à 11 %) chez les femelles durant les années de chasse par rapport aux années sans chasse. Sur les lieux de reproduction, Mainguy *et al.* (2002) démontrent, à partir de ces individus qui ont subi la chasse mais n'y ont pas succombé, que la seule variable dérangement exercée par la chasse sur ces oiseaux lors de leur étape migratoire sur le Saint Laurent provoque à la fois :

— une disparition d'un petit nombre d'individus qui n'arrivent pas sur les lieux de reproduction,

- une disparition rapide, sur les sites de reproduction, d'un petit nombre d'individus qui ne meurent pas mais ne se reproduisent pas,
- une arrivée plus tardive des oiseaux sur les lieux de reproduction,
- des conditions corporelles moins favorables (masse corporelle, graisse abdominale, muscles pectoraux),
- un effort de reproduction moindre : poids de l'oviducte, nombre d'ovocytes, taille de ponte potentielle (3,4 au lieu de 4,8 œufs), masse des œufs, poids de l'albumen et du jaune,
- une date de ponte plus tardive,
- une taille de ponte moindre (Lepage *et al.*, 2000),
- un succès de reproduction moindre (Mainguy *et al.*, 2002).

Ces auteurs apportent ainsi pour la première fois la démonstration formelle que le dérangement par la chasse peut agir immédiatement sur les oiseaux en modifiant leurs comportements et leur distribution (sur l'étape migratoire), et par voie de conséquence, plusieurs semaines plus tard, sur les sites de nidification, en réduisant leur succès de reproduction à cause de la plus grande faiblesse des conditions corporelles des individus affectés. Le lien entre les conditions corporelles des oiseaux en fin d'hiver et/ou sur les étapes migratoires et le succès de reproduction avait déjà été suggéré puis établi (Heitmeyer & Fredrickson, 1981 ; Heitmeyer, 1985 ; Ankney *et al.*, 1991). Le fait nouveau est que ces conditions corporelles peuvent être contrôlées par les pressions de dérangements, et notamment par la chasse. Certes, il s'agit ici d'une chasse qui a lieu en avril-mai, donc à une période plus tardive qu'en Europe, et qui porte sur des oiseaux qui se reproduisent en partie sur capital (« capital breeders »), c'est-à-dire en utilisant pour une grande part des réserves corporelles accumulées au préalable. Mais ces travaux mettent en évidence le processus par lequel la seule variable dérangement liée à l'activité cynégétique peut diminuer la capacité des oiseaux à stocker les réserves dont ils ont besoin pour garantir un meilleur succès de reproduction. Ces effets pourraient donc être les mêmes lors des périodes de transit migratoire et de début et fin d'hivernage, qui sont les périodes de plus forte demande énergétique (Tamisier & Dehorter, 1999). C'est la raison pour laquelle le rapport du comité Lefeuvre (2000), document majeur pour la France, commandé par le Premier Ministre en 1998 et réalisé par un groupe de huit experts nommés par lui, comprenant des scientifiques du CNRS, du Muséum national d'Histoire naturelle, de l'Université et de l'Office national de la Chasse et de la Faune sauvage, a proposé de réduire l'activité cynégétique à la période comprise entre le 1^{er} octobre et le 31 janvier au plus tard.

CONCLUSION

Le dérangement occasionné par la chasse sur les oiseaux d'eau a fait l'objet d'un nombre élevé d'études réalisées par des organismes de recherche fondamentale et appliquée du monde entier ; ces travaux ont donné lieu à de multiples publications dans des revues scientifiques internationales. L'hypothèse initiale était que la chasse *s.l.* pouvait avoir un effet réducteur sur les effectifs des oiseaux qui la subissent et modifier leur distribution au profit d'espaces non chassés. Les résultats obtenus, autant sur le terrain par les observations directes et par la voie expérimentale, qu'à travers des procédures de simulation-modélisation ou encore de façon purement conceptuelle, convergent globalement vers le fait que la seule compo-

sante dérangement de l'activité cynégétique, indépendamment donc des effets de la chasse sur la mortalité directe, agit 1) sur les effectifs en les réduisant, 2) sur la distribution en favorisant la concentration des oiseaux sur les espaces protégés, et 3) sur la capacité des oiseaux à satisfaire leur demande énergétique par limitation de l'accès aux ressources alimentaires. Ces trois effets sont interactifs. Or les études suggèrent que la non satisfaction des besoins énergétiques induit, à travers les mécanismes imbriqués des stratégies d'hivernage et de reproduction, une perte d'efficacité de l'individu dans sa stratégie de reproduction. La capacité des oiseaux à compenser le déséquilibre énergétique lié à un dérangement suppose des conditions optimales difficilement remplies (dérangement réduit, existence de zones riches en nourriture et sans dérangement en dehors des zones de dérangement) et/ou s'accompagne en toute probabilité d'une réduction de leur « fitness ». Enfin, pour les oiseaux se reproduisant en partie sur capital, l'étude la plus récente démontre, au niveau individuel, l'existence de ce lien entre une étape migratoire et le site de reproduction.

La chasse agit donc à deux niveaux distincts. Par la mortalité qu'elle induit (tableaux de chasse), elle diminue la survie d'autant plus que la pression de chasse est élevée (mortalités additives). Par le dérangement, elle affecte à terme le succès de reproduction. Or survie et succès de reproduction sont les deux variables qui contrôlent la dynamique de population des espèces.

Hoffmann (1960) avait déjà émis ces idées à propos des canards hivernant dans le plus important quartier d'hiver de canards en France (la Camargue) : « ...la chasse entraîne une nuisance non seulement par le prélèvement mais également par le dérangement constant des oiseaux qui ne trouvent alors plus le temps nécessaire pour s'alimenter, se toiletter, dormir, parader, etc.... ». Les travaux réalisés depuis 35 ans sur ces canards ont été synthétisés dans un ouvrage qui comprend un chapitre de 40 pages entièrement consacré aux effets de la chasse sur ces oiseaux et leurs habitats (Tamisier & Dehorter, 1999). Les auteurs ne disposent pas de preuve formelle du rôle de la chasse, mais ils observent que tous les éléments analysés confortent l'hypothèse que la chasse serait le facteur limitant de ces populations : « La chasse peut être facteur limitant précisément parce qu'elle contrôle les ressources, donc l'approvisionnement énergétique des oiseaux. Par le dérangement, elle réduit le nombre de [canards] qui peuvent exploiter la Camargue » (Tamisier & Dehorter, *loc. cit.* p. 282).

Les conclusions du rapport Lefeuvre (2000) vont dans le même sens : « L'impact négatif du dérangement va donc présenter un maximum en début et en fin d'hivernage, périodes qui, répétons-le, coïncident avec des besoins énergétiques accrus » (Lefeuvre, 2000, p. 59). Et pour signifier le poids qu'ils accordent à cette conclusion, les auteurs du rapport en déduisent notamment que la pratique de la chasse en France ne doit pas coïncider avec ces périodes de début et de fin d'hivernage.

Certes, la chasse n'est pas la seule activité humaine susceptible d'engendrer des dérangements sur les populations d'oiseaux d'eau. On a même vu que dans certains cas, les autres formes d'utilisation de ces espaces telles que les activités nautiques, les planches à voile, les promeneurs ou les avions peuvent localement ou temporairement causer des perturbations plus importantes que la chasse. Par ailleurs, il existe encore des lacunes, des incertitudes et des contre-exemples qui mettent en lumière la nécessité de poursuivre les recherches relatives au dérangement par la chasse sur les oiseaux d'eau, autant sur le terrain que par modélisation, afin d'élargir le champ d'étude, l'ouvrir à de nouvelles espèces (notamment aux limicoles) et mieux connaître les mécanismes par lesquels les oiseaux réagissent aux contraintes qu'ils subissent. Ainsi, il reste difficile de prévoir l'amplitude

exacte des effets négatifs du dérangement pour une espèce donnée, car cette amplitude dépendra en partie des traits d'histoire de vie de l'espèce. Mais tous les auteurs qui ont mis en exergue ces insuffisances de connaissance ont aussi établi que l'on disposait désormais de suffisamment de données scientifiques convergentes pour conclure : le dérangement par la chasse a une importance forte sur la dynamique des populations d'oiseaux d'eau et il importe de mettre en place des mesures de conservation nouvelles pour réduire cet impact.

Ces mesures, telles qu'elles sont proposées par ces auteurs, convergent pratiquement toujours, indépendamment de ce qui concerne la réglementation de la chasse, vers l'établissement de nouvelles zones de non-chasse (réserves), mais aussi vers l'instauration de zones tampon, non chassées, autour des réserves déjà constituées, et cela d'autant plus lorsque ces réserves sont de petite taille, afin de réduire au minimum les effets délétères du dérangement sur les oiseaux qui y stationnent (Fox & Madsen, 1997). Par ailleurs, la chasse pratiquée par intermittence, solution avancée dans une recherche de compromis entre chasse et conservation, ou pratiquée seulement sur les bordures des zones protégées, est évaluée comme un mécanisme moins efficace que l'instauration de zones sans chasse pour favoriser l'exploitation d'un site par les oiseaux d'eau (Fox & Madsen, 1997). Enfin, plusieurs auteurs insistent sur l'intérêt de veiller à inclure dans les réserves à la fois les aires de repos et les aires d'alimentation (Evans & Day, 2002) afin de garantir le rôle des « unités fonctionnelles » *sensu* Tamisier (1985) (Fox & Madsen, 1997) ; ils préconisent aussi de prévoir une répartition de ces réserves en corridor le long des voies de migration (Madsen & Fox, 1997 ; Madsen, 1998 ; Väänänen, 2001) afin de permettre aux oiseaux de réaliser leurs déplacements migratoires dans les meilleures conditions. Ces mesures de conservation, associées à une réduction maximale de toute autre forme de dérangement sur les espaces bénéficiant d'un statut de protection, sont considérées comme susceptibles de favoriser l'état optimum des populations, et donc de mieux répondre aux objectifs de la Directive Oiseaux. Sachant qu'elles accroissent la capacité d'accueil des sites où elles sont appliquées (en nombre d'oiseaux, mais aussi en diversité spécifique, Madsen, 1998, Väänänen, 2001), ces mesures de protection constituent en outre une réponse positive aux recommandations de la Directive Habitats.

RÉFÉRENCES

- ANDERSON, D.R. & BURNHAM, K.P. (1976). — *Population ecology of the mallard. VI. The effect of exploitation on survival*. US Fish & Wildlife Service, Resources Publication n° 128.
- ANKNEY, C.D., AFTON, A.D. & ALISAUSKAS, R.T. (1991). — The role of nutrient reserves in limiting waterfowl reproduction. *Condor*, 93 : 1029-1031.
- BALDASSARRE, G.A. & BOLEN, E.G. (1994). — *Waterfowl Ecology and Management*. Wiley & Sons, New-York.
- BÉCHET, A. (2002). — *Ecologie et comportement de la Grande Oie des neiges lors de sa migration pré-nuptiale dans le Québec méridional*. Ph.D. Thesis. Univ. Québec, Montréal, Canada.
- BÉCHET, A., GIROUX, J.F., GAUTHIER, G., NICHOLS, J.D. & HINES, J. (sous presse). — A spring hunt changes the regional movements of migrating greater snow geese in southern Quebec. *J. Appl. Ecol.*
- BÉLANGER, L. & BÉDARD, J. (1989). — Responses of staging greater snow geese to human disturbance. *J. Wildl. Manage.*, 53 : 713-719.
- BÉLANGER, L. & BÉDARD, J. (1990). — Energetic cost of man-induced disturbance to staging snow geese. *J. Wildl. Manage.*, 54 : 36-41.
- BELL, D.V. & FOX, P. (1991). — *Shooting disturbance : an assessment of its impact and effects on overwintering waterfowl populations and their distribution in the United Kingdom*. WWT/BASC Report, Slimbridge-Rossett Publishers.

- BELL, D.V. & OWEN, M. (1990). — Shooting disturbance, a review. Pp. 159-171 in G.V.T. Matthews (ed) *Managing waterfowl populations*, IWRB Spec. Pub. N° 12, Slimbridge, UK.
- BELLROSE, F.C. (1976). — *Ducks, geese and swans of North-America*. Stackpole Books, Illinois.
- BOOS, M. (2002). — *Effet du dérangement sur l'énergétique et les possibilités de compensation nutritionnelle chez les oiseaux*. Rapport de Convention FNC/CNRS.
- BOOS, M., ARNAUDUC, J.-P., ROBIN, J.-P. & LE MAHO, Y. (2002). *Conclusions faisant suite à la réunion ad'hoc sur la chasse*. Bruxelles 17 septembre 2002.
- DAVIDSON, N. & ROTHWELL, P. (1993). — Disturbance to waterfowl on estuaries. *Wader Study Group Bulletin*, 68 : 1-106.
- DERVIEUX, A., LEBRETON, J.D., & TAMISIER, A. (1980). — Technique et fiabilité des dénombrements aériens de canards et de foulques hivernant en Camargue. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34 : 69-99.
- EERDEN, M. VAN, ZIJLSTRA, M. & LOONEN, M.J.J.E. (1991). — Individual patterns of staging during autumn migration in relation to body condition in greylag geese *Anser anser* in the Netherlands. *Ardea*, 79 : 216-264.
- EVANS, D.M. & DAY, K.R. (2001). — Does shooting disturbance affect diving ducks wintering on large shallow lakes ? A case study on Lough Neagh, Northern Ireland. *Biol. Conserv.*, 98 : 315-323.
- EVANS, D.M. & DAY, K.R. (2002). — Hunting disturbance on a large shallow lake : the effectiveness of waterfowl refuges. *Ibis*, 144 : 2-8.
- FÉRET, M., GAUTHIER, G., BÉCHET, A., GIROUX, J.F. & HOBSON, K. (sous presse). — Impact of a spring hunt on nutrient storage by greater snow geese in southern Quebec. *J. Wildl. Manage.*
- FITZPATRICK, S. & BOUCHEZ, B. (1998). — Effects of recreational disturbance on the foraging behaviour of waders on a rocky beach. *Bird Study*, 45 : 157-171.
- FOX, A.D. & MADSEN, J. (1997). — Behavioural and distributional effects of hunting disturbance on waterbirds in Europe : implications for refuge design. *J. Appl. Ecol.*, 34 : 1-13.
- FRIKKE, J. & LAURSEN, K. (1994). — *Forlandsjagt i Vadehavet. Med en analyse af betydningen for andefugle*. Danmarks Miljøundersøgelser Faglig Rapport 102.
- GANTER, B. & MADSEN, J. (2001). — An examination of methods to estimate population size in wintering geese. *Bird Study*, 48 : 90-101.
- GARIN, C. & TOURNIER, H. (2002). — *Documents d'objectifs, Zone de Protection Spéciale, « Bourget, Chautagne, Haut Rhône »*. Rapport, CORA et Conservatoire Patrimoine Naturel de Savoie.
- GASTON, G.R. (1991). — Effects of environment and hunting on body condition of non-breeding gadwalls (*Anas strepera*, Anatidae) in south-western Louisiana. *The Southern Naturalist*, 36 : 318-322.
- GAUTHIER, G., PRADEL, R., MENU, S. & LEBRETON, J.D. (2001). — Seasonal survival of greater snow geese and effect of hunting under dependence in sighting probability. *Ecology*, 82 : 3105-3119.
- GAUTHIER-CLERC, M. (1998). — *Contribution à l'étude du sommeil vigilant des canards*. Thèse de Doctorat Vétérinaire. Univ. Claude Bernard, Lyon I.
- GAUTHIER-CLERC, M., TAMISIER, A. & CÉZILLY, F. (1998). — Sleep-vigilance trade-off in Green-winged Teal (*Anas c. crecca*). *Can. J. Zool.*, 76 : 2214-2218.
- GAUTHIER-CLERC, M., TAMISIER, A. & CÉZILLY, F. (2000). — Sleep-vigilance trade-off in Gadwall during winter period. *Condor*, 102 : 307-313.
- GEIS, A.D. (1963). — Role of hunting regulations in migratory bird management. *Trans. North Am. Wildl. Nat. Res. Conf.*, 28 : 164-171.
- GILL, J.A., NORRIS, K. & SUTHERLAND, W.J. (2001a). — The effects of human disturbance on habitat use by black-tailed godwits *Limosa limosa*. *J. Appl. Ecol.*, 38 : 846-856.
- GILL, J.A., NORRIS, K. & SUTHERLAND, W.J. (2001b). — Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance ? *Biol. Conserv.*, 97 : 265-268.
- GILL, J.A., SUTHERLAND, W.J. & WATKINSON, A.R. (1996). — A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *J. Appl. Ecol.*, 33 : 786-792.
- GOSS-CUSTARD, J.D. (1977). — Optimal foraging and the size selection of worms by redshank *Tringa totanus* in the field. *Anim. Behav.*, 25 : 10-29.
- HEITMEYER, M.E. & FREDRICKSON, L.H. (1981). — Do wetland conditions in the Mississippi Delta hardwoods influence Mallard recruitment ? *Trans. North Amer. Wildl. Nat. Res. Conf.*, 46 : 4-57.
- HEITMEYER, M.E. (1985). — *Wintering strategies of female mallards related to dynamics of lowland hardwood wetlands in the Upper Mississippi Delta*. PhD. Thesis, Univ. Missouri, Columbia.
- HOFFMANN, L. (1960). — Untersuchungen an Enten in der Camargue. *Orn. Beob.*, 57 : 37-50.
- JANO, A.P., JEFFERIES, R.L. & ROCKWELL, R.F. (1998). — The detection of vegetational change by multi-temporal analysis of LANDSAT data : the effects of goose foraging. *J. Ecol.*, 86 : 93-99.

- LEFEUVRE, J.-C. (2000). — *Rapport scientifique sur les données à prendre en compte pour définir les modalités de l'application des dispositions légales et réglementaires de chasse aux oiseaux d'eau et oiseaux migrateurs en France.* (La Documentation Française, sous presse).
- LEPAGE, D., GAUTHIER, G. & MENU, S. (2000). — Reproductive consequences of egg-laying decisions in Snow Geese. *J. Anim. Ecol.*, 69 : 414-427.
- MADSEN, J. (1994). — Impacts of disturbance on migratory waterfowl. *Ibis*, 137 : 67-74.
- MADSEN, J. (1998). — Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. *J. Appl. Ecol.*, 35 : 386-417.
- MADSEN, J. & FOX, A.D. (1995). — Impacts of hunting disturbance on waterbirds : a review. *Wildlife Biology*, 1 : 193-207.
- MADSEN, J. & FOX, A.D. (1997). — The impact of hunting disturbance on waterbird populations. The concept of flyway networks of disturbance-free areas. *Gibier Faune Sauvage-Game Wildlife*, 14 : 201-209.
- MAINGUY, J., BÊTY, J., GAUTHIER, G. & GIROUX, J.F. (2002). — Are body condition and reproductive effort of laying greater snow geese affected by the spring hunt ? *Condor*, 104 : 156-162.
- MATHEVET, R. & TAMISIER, A. (2002). — Creation of a Nature Reserve, its effects on hunting management and waterfowl distribution in the Camargue (southern France). *Biodiversity and Conservation*, 11 : 509-519.
- MENU, S., GAUTHIER, G. & REED, A. (2002). — Changes in survival rates and population dynamics of greater snow geese over a 30-year period : Implications for hunting regulations. *J. Appl. Ecol.*, 39 : 91-102.
- MUDGE, G.P. (1989). — *Night shooting of Wildfowl : an Assessment of its Prevalence, Intensity and Disturbance Impact.* Report to NCC, Wildfowl & Wetlands Trust, Slimbridge, UK.
- NICHOLS, J.D. (1991). — *Responses of North American duck populations to exploitation.* Univ. Press., Oxford.
- O.N.C.F.S. (2000). — Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. Saison 1998-1999. *Bull. Techn. et Juridique, Office National Chasse et Faune Sauvage*, 251 : 1-216.
- OWEN, M. (1981). — Abdominal profile : A condition index for wild geese in the field. *J. Wildl. Manage.*, 45 : 227-230.
- PAILLISSON, J.-M., REEBER, S. & MARION, L. (2002). — Bird assemblages as bio-indicators of water regime management and hunting disturbance in natural wet grassland. *Biol. Conserv.*, 106 : 115-127.
- RIDDINGTON, R., HASSAL, M., LANE, S.J. & TURNER, P.A. (1996). The impact of disturbance on the behaviour and energy budgets of Brent Geese *Branta b. bernicla*. *Bird Study*, 43 : 269-279.
- TAMISIER, A. & DEHORTER, O. (1999). — *Camargue, canards et foulques. Fonctionnement d'un prestigieux quartier d'hiver.* COGard, (ed.), Nîmes.
- TAMISIER, A. & SAINT-GÉRAND, Th. (1981). — Stationnements d'oiseaux d'eau et chasse de nuit sur les départements côtiers de France. *Alauda*, 49 : 81-93.
- TAMISIER, A. (1985). — Some considerations on the social requirements of ducks in winter. *Wildfowl*, 36 : 104-108.
- TAMISIER, A. (1999). — Impact de la chasse de nuit sur les canards en France. Réévaluation dans un contexte bioénergétique. *Nos Oiseaux*, 46 : 211-218.
- TAMISIER, A., DEHORTER, O., DEFOSSÉ, A., POYDENOT, F., GRAVEZ, V. & BOUDOURESQUE, C.-F. (2000). — Modelling aquatic ecosystems : benefits, costs and risks for a field biologist. Ichkeul lake, Tunisia, a case study. Pp. 185-203 in Comin F.A., Herrera J.A. & Ramirez J. (eds) *Limnology and Aquatic Birds. Monitoring, Modelling and Management*, Universidad Autonoma de Yucatan, Merida-Celestun, Mexico.
- TRIPLET, P., BACQUET, S., LENGIGNON, A., OGET, E. & FAGOT, C. (1999). — Effets de dérangements sur l'Huîtrier-pie (*Haematopus ostralegus*) en baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage-Game Wildlife*, 16 : 45-64.
- VÄÄNÄNEN, V.-M. (2001). — Hunting disturbance and the timing of autumn migration in *Anas* species. *Wildlife Biology*, 7 : 3-9.
- YÉSOU, P. (1983). — Anatidés et zones humides de France métropolitaine. *Bull. Mens. Office National de la Chasse*, N° spécial.

