

Le succès de reproduction chez l'Effraie des clochers *Tyto alba* en Bourgogne

Julien SOUFFLOT*, Philibert SOUFFLOT*, Delphine CHENESSEAU*, Hugues BAUDVIN*,
Pierre DÜRLET* & Stéphane JOUAIRE*

Résumé

L'étude de l'Effraie des clochers menée grâce au baguage a débuté en 1971 en Côte-d'Or. Au cours des dix dernières années, l'installation de sites artificiels dans des zones cibles a permis d'augmenter significativement le nombre de captures et d'affiner les connaissances, notamment en ce qui concerne l'émancipation et la survie des poussins nés au sein de la zone d'étude et capturés comme adultes nicheurs par la suite. On constate d'une part, que le nombre de poussins retrouvés après leur envol est variable d'une année sur l'autre, d'autre part, que ceux issus des nichées précoces sont davantage pris par la suite que ceux issus des nichées tardives. Cela semble montrer que les premiers ont plus de chances de survie. La précocité de la ponte et le succès de reproduction croissent avec l'âge et l'expérience des adultes, ce qui signifie que la présence d'oiseaux âgés et expérimentés au sein d'une population joue un rôle dans la pérennité de cette population.

Ces résultats amènent la question suivante : si la progéniture issue des nichées tardives n'a que très peu de chance de survie, quelle est la pertinence des deuxièmes pontes, phénomène pourtant régulier chez l'effraie ? La perte de diversité écologique de l'habitat pourrait apporter une explication à cette question.

Mots-clés : Bourgogne, Effraie des clochers, baguage, succès de reproduction, survie.

* La Choue - Lignière - 21350 BEURIZOT - julien.soufflot@lpo.fr



Photographie 1. Portrait d'une Effraie des clochers adulte.



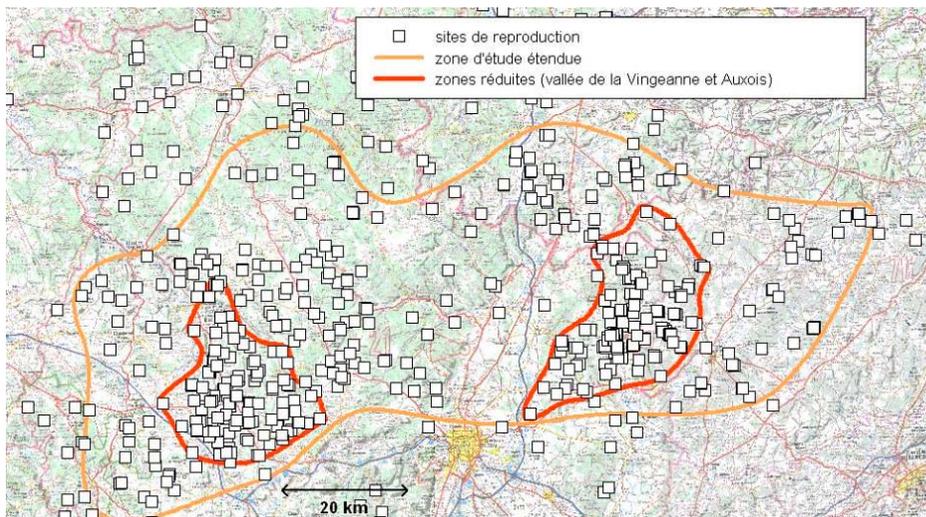
Photographie 2. Bagueage d'une nichée d'Effraie des clochers.

Introduction

L'effraie a été étudiée depuis 1971 dans l'est de la France : en Bourgogne (BAUDVIN, 1983, 1986, 1996 ; SOUFFLOT *et al.*, 2003), en Franche-Comté (CHANSON *et al.*, 1989 ; JOVENIAUX, 1996 ; MICHELAT, 1989) et en Alsace Lorraine (MÜLLER, 1987, 1996, 1999 ; REGISSER, 1991, 1996). Ces études ont fourni des résultats nombreux et très complets sur différents points, notamment la biologie de reproduction et la mortalité. Nous abordons ici, grâce aux données de baguage collectées durant onze ans d'étude dans le cadre d'un programme d'étude accordé par le CRBPO, la survie et l'émancipation des poussins ainsi que le succès de reproduction de l'effraie en fonction de l'âge des individus.

Zone d'étude

Elle se situe essentiellement dans le département de la Côte-d'Or, sur deux unités géographiques (Auxois, Vingeanne). Située entre 250 et 400 mètres d'altitude, la mosaïque de paysages y est importante : prairies, bocages, zones de cultures et massifs forestiers plus ou moins vastes. Ce sont des milieux globalement favorables à l'effraie qui y trouve nourriture, postes de chasse et sites de nidification.



Carte 1. Zone d'étude entre 1998 et 2008, les périmètres en rouge délimitent les zones Auxois à l'ouest et Vingeanne à l'est ; le périmètre orange matérialise la zone étendue.

La zone d'étude a été divisée en deux entités homogènes sur le point géographique et paysager :

L'Auxois : il s'agit d'un secteur bocager d'élevage qui garde une forte proportion de prairies permanentes. Les herbages se concentrent principalement dans les vallées ; les plateaux accueillent quant à eux davantage de cultures. Les massifs boisés, assez bien représentés, se tiennent surtout en rupture de pente. L'altitude moyenne est de 450 m.

La Vingeanne : paysage de plaine faiblement vallonnée, coupé par la vallée de la Vingeanne (affluent de la Saône) où l'on trouve une majorité de cultures et encore quelques herbages. Historiquement, c'est le secteur d'étude le plus prolifique pour l'effraie avec le val de Saône. L'altitude moyenne est de 250 m.

Matériel et méthodes

Dans les années 1970, les sites de nidification « naturels », c'est-à-dire choisis par les effraies naturellement, ont été répertoriés suite à une prospection exhaustive de toutes les églises et de quelques autres édifices propices. Par la suite, les secteurs d'étude ont progressivement fait l'objet d'un programme de pose de nichoirs. Ces sites artificiels, disposés dans des bâtiments favorables, ont pour but d'attirer les adultes reproducteurs, permettant ainsi d'assurer la protection de l'espèce en lui fournissant des sites de nidification en remplacement de ceux qui disparaissent graduellement. La forme des nichoirs a été prévue de manière à optimiser la capture des adultes. Celle-ci s'effectue grâce à une époussette placée devant le trou d'envol des sites aménagés et des nichoirs. Enfin, pour les adultes non capturés en début de saison, un piège inoffensif est utilisé lorsqu'ils viennent ravitailler leurs poussins. Cette méthode, pratiquée seulement quand les conditions sont favorables (les années avec abondance de proies), permet d'optimiser la proportion d'adultes capturés au sein de la population reproductrice suivie, notamment des mâles.

L'âge des adultes est déterminé avec certitude lors de la recapture des individus bagués poussins. Pour les autres, un âge minimal est attribué en fonction de l'usure du plumage et du schéma de mue (PIECHOCKI *in* TAYLOR, 1994). De cette manière, il est possible d'estimer l'âge jusqu'à 3 ans. Si l'usure du plumage n'est pas « lisible », nous avons admis



Photographie 3. Effraie capturée grâce à une épuisette.

qu'ils étaient au moins dans leur seconde année calendaire (+ 1A) lors de leur première capture. Pour les effraies de cette seconde catégorie, il s'agit donc d'un âge minimum. La désignation de l'âge dans le texte est fondée sur l'âge réel, c'est-à-dire l'âge des oiseaux à partir de leur année de naissance et non selon l'année calendaire. La terminologie utilisée par les spécialistes en matière de baguage d'oiseaux détermine l'âge à partir du 1^{er} janvier : un oiseau né au printemps 2007 fait partie de la classe « 1 an » jusqu'au 31 décembre 2007, « 2 ans » après le 1^{er} janvier 2008

et de la classe « 3 ans » après le 1^{er} janvier 2009. Pour plus de clarté dans nos explications nous avons gardé le terme « 1 an » pour un oiseau né en 2007 et retrouvé entre le 1^{er} janvier et le 31 décembre 2008, et ainsi de suite.

Le sexe est défini d'après plusieurs critères : la présence de la plaque incubatrice chez la femelle, la masse en général plus élevée chez la femelle, ou, dans quelques rares cas, grâce à des critères du plumage. Il arrive que le sexe de certains individus ne puisse être attribué avec certitude.

La date de ponte a été calculée en comptant 32 jours d'incubation à partir de la ponte du premier œuf et 2,5 jours d'intervalle entre chaque œuf pondue. L'âge des poussins a été déterminé en tenant compte de la longueur de la deuxième rémige primaire (FODIMBI, 1991).

Dans le développement du texte, le terme « bagué » s'applique à un individu capturé pour la première fois, et donc marqué à l'aide d'une bague à cette occasion. Le terme « contrôle » ou « contrôlé » correspond à un individu capturé pour la deuxième fois ou plus, et donc déjà porteur d'une bague. L'ensemble des données de contrôles permet d'obtenir des informations sur l'histoire de vie de chaque individu. Les données de « reprises », c'est-à-dire d'individus marqués retrouvés morts, ne sont pas traitées dans ce travail.

Résultats

Nombre d'adultes bagués et contrôlés

De 1998 à 2008, 2313 individus ont été capturés. 1058, soit 45,7 %, correspondaient à des contrôlés. Un adulte contrôlé plusieurs fois la même année n'est comptabilisé qu'une seule fois dans le total annuel. Ces 1058 effraies contrôlées se répartissent entre 349 mâles, 684 femelles et 25 individus de sexe indéterminé. Parmi les oiseaux contrôlés, 215 ont été bagués poussins et retrouvés adultes nicheurs dans la zone d'étude. Pour une commodité de langage, nous nommerons ces individus dans la suite de l'article : contrôles de jeunes.

Année	Adultes capturés			Total	Pourcentage de contrôlés
	Bagués	Contrôles d'adultes	Contrôles de jeunes		
1998	68	24	9	101	32,7 %
1999	81	41	6	128	36,7 %
2000	162	71	24	257	37,0 %
2001	134	101	22	257	47,9 %
2002	125	116	13	254	50,8 %
2003	88	101	23	212	58,5 %
2004	82	52	13	147	44,2 %
2005	136	73	23	232	41,4 %
2006	55	40	11	106	48,1 %
2007	130	87	34	251	48,2 %
2008	194	121	53	368	47,3 %
Total	1255	827	231	2313	45,7 %

Succès de la reproduction annuelle

L'effraie a une stratégie démographique qui se rapproche du modèle qualifié de type « R » par les spécialistes, mortalité importante, espérance de vie faible, fort potentiel de reproduction et forte fluctuation de la population (cf. tableau II). Chez l'effraie, le succès de reproduction est conditionné par la disponibilité en proies (TAYLOR, 1994) et par les conditions météorologiques (BAUDVIN, 1986 ; MULLER, 1996). Les variations d'une année sur l'autre suivent le cycle de pullulation du Campagnol des champs *Microtus arvalis* qui se renouvelle en moyenne tous les trois ans (BAUDVIN, 1986 ; TAYLOR, 1994). Cette fluctuation des densités de Campagnols des champs n'a pas été entreprise dans le cadre de cette étude. Cette estimation demande de réaliser un échantillonnage par piégeage des micromammifères, travail très lourd en terme de temps. Un échantillonnage par la recherche d'indices de présence est en cours de réalisation. Un paramètre permet cependant de percevoir l'abondance de proies : il s'agit du surplus de proies au nid. Il n'assure pas d'avoir une représentation quantitative précise de l'état des populations de rongeurs, mais suffit à en percevoir l'abondance.

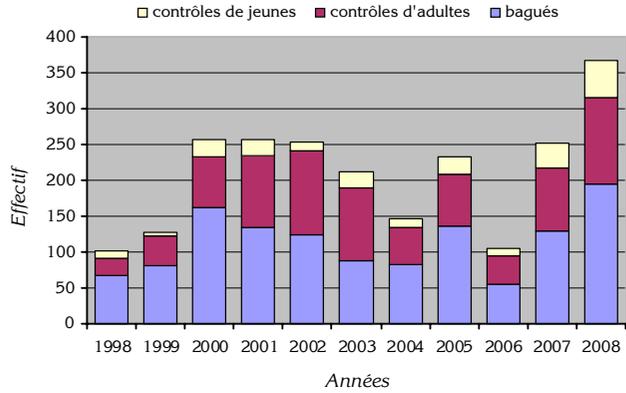
Du fait de ces fluctuations, on peut donc identifier des « bonnes » et des « mauvaises » années, entrecoupées d'années intermédiaires.

Météorologie et abondance de proies influencent :

- la taille des pontes, et par conséquent celle des nichées,
- la date de ponte : il en découle des années précoces ou tardives,
- le nombre de couvées entreprises dans la même année.

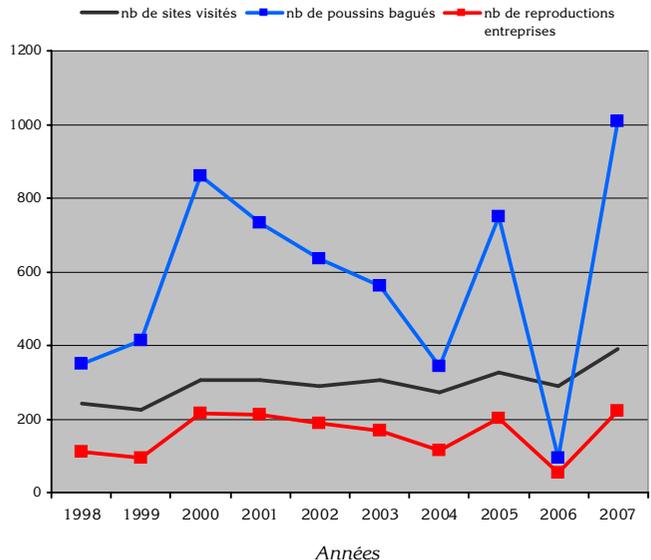
En conséquence, durant les « bonnes années », les pontes sont précoces, la taille des nichées plus importante et une majorité de couples mène 2 nichées à l'envol. *De facto*, avec la même pression de capture sur une même zone, le nombre de captures d'oiseaux adultes et de poussins bagués varie fortement.

Le succès de reproduction varie de 1,88 poussin à l'envol par nichée entreprise en 2006 à 4,79 en 2007. Le



Graphique 1. Proportion annuelle d'adultes bagués, contrôlés et de contrôles de jeunes.

Année	Nombre de jeunes bagués			
	Nb de poussins bagués	Nb moyen de poussins par nichée entreprise	Nb de reproductions entreprises	Nb de sites visités
1998	351	3,76	110	243
1999	412	4,00	94	224
2000	859	4,25	215	305
2001	734	3,74	211	305
2002	634	3,40	187	290
2003	560	3,54	167	307
2004	343	3,36	114	273
2005	750	4,16	202	326
2006	94	1,88	54	288
2007	1009	4,79	221	391



Graphique 2. Proportion annuelle de poussins bagués et de sites visités.

nombre de poussins bagués est proportionnel au nombre de couples reproducteurs et au succès de reproduction. Ces deux facteurs vont augmenter les bonnes années. Cependant, la proportion de sites occupés biaise légèrement ce résultat (tableau II ; graphique 2) car le nombre de nichoirs disponibles s'accroît entre 2000 et 2007. L'année 2001 par exemple, qui totalise 734 poussins bagués, est atypique avec un succès de reproduction relativement faible mais un nombre de couples reproducteurs, et donc de sites occupés, important, d'où un grand nombre de poussins à l'envol. En 2006, le succès de reproduction est si bas que les mauvais sites, c'est-à-dire ceux à reproduction habituellement médiocre, ont été laissés de côté pour se concentrer sur ceux où elle est régulière. L'installation des couples ayant été tardive et progressive, le suivi de ces sites nécessitait nettement plus de temps que les autres années.

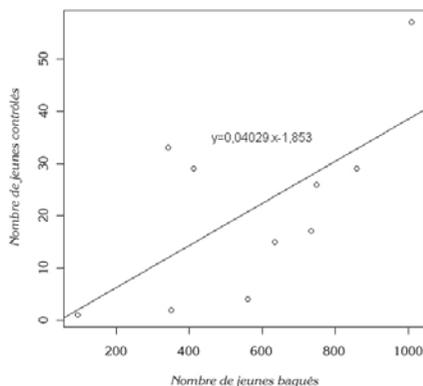
Variation annuelle du taux de contrôles de jeunes

Une petite partie des poussins bagués est retrouvée les années suivantes parmi les adultes reproducteurs : « les contrôles de jeunes ». Sur les 10 ans étudiés, nous avons retrouvé en moyenne 21,3 contrôles de jeunes par an, soit 3,6 % des poussins bagués. La proportion varie selon les années, de 0,57 % à 9,62 %. Cette fluctuation est probablement liée à une variation du taux de survie, relatif à l'abondance des proies, comme cela a été montré sur la Chouette hulotte *Strix aluco* en Ecosse (PETTY, 1992). Malheureusement, ce taux de survie n'a pas pu être calculé dans la présente étude.

Les résultats attestent que le nombre de jeunes retrouvés adultes est corrélé avec le nombre de jeunes à l'envol de l'année (test de Pearson; $p = 0,044$). Il n'est donc pas démontré, avec le jeu actuel de données, qu'il y ait une variation propre à chaque année en fonction des conditions environnementales. Il est nécessaire d'avoir davantage de recul pour vérifier ce paramètre.

Tableau III. Variation annuelle du taux de contrôles de jeunes.

Année	Nombre de contrôles de jeunes par an				
	Nb de poussins bagués	Nb moyen de poussins par nichée entreprise	Nb d'individus contrôlés les années suivantes	% de poussins retrouvés adultes	Nb de sites visités
1998	351	3,76	2	0,57 %	243
1999	412	4,00	29	7,04 %	224
2000	859	4,25	29	3,38 %	305
2001	734	3,74	17	2,32 %	305
2002	634	3,40	15	2,37 %	290
2003	560	3,54	4	0,71 %	307
2004	343	3,36	33	9,62 %	273
2005	750	4,16	26	3,47 %	326
2006	94	1,88	1	1,06 %	288
2007	1009	4,79	57	5,65 %	391



Graphique 3. Nombre de jeunes retrouvés en fonction du nombre de jeunes bagués l'année précédente.

Survie des poussins en fonction de leur position dans la nichée

Le rang des poussins dans la fratrie a été analysé afin de savoir si celui-ci pouvait être un facteur favorisant la survie. Comme chez la plupart des rapaces, les poussins d'effraie naissent échelonnés, la femelle couvant dès la ponte du premier œuf. Le laps de temps entre chaque œuf pondu (en moyenne de 2 jours et demi) se répercute par la suite à l'éclosion, donnant plus de chances de survie aux aînés qui sont favorisés par leur taille dans l'accès à la nourriture. Dans une nichée comptant 8 poussins, l'écart entre l'aîné et le cadet est de 17,5 jours. Cette stratégie permet d'optimiser la reproduction en éliminant les faibles. Si la nourriture se fait rare, les aînés ne sont pas pénalisés et conservent une forme physique constante. Ainsi le nombre de poussins qu'un couple peut mener à l'envol est le reflet de l'abondance de proies.

On peut donc supposer que les aînés auraient plus de chance de survie puisqu'ils s'envolent en meilleure forme physique que les derniers.

Dans le tableau suivant, les contrôles de jeunes sont classés en fonction de leur rang dans la fratrie. La taille des nichées considérées est établie au moment de l'envol des jeunes. Pour chaque taille de nichée, le nombre de jeunes contrôlés adultes nicheurs les années suivantes a été déterminé pour chacun des rangs dans la fratrie (tableau IV).

On constate que les aînés ne sont pas, contrairement à ce qu'on pourrait attendre, les plus fréquemment retrouvés adultes, ce sont davantage les 2^e, 3^e ou 4^e. Les nichées comptant plus de 6 jeunes sont assez rares, et il devient difficile de tirer des conclusions, on remarque toutefois qu'au-delà de 6 jeunes, les derniers nés n'ont jamais été retrouvés.

Tableau IV. Nombre de poussins retrouvés en fonction de leur position dans la fratrie.

1^{re} colonne : taille de la nichée dont sont issus les contrôles de jeunes ; 2^e colonne : rang des poussins dans la nichée (l'aîné est noté 1 sur 2 dans une nichée de deux, le cadet 2 sur 2 et ainsi de suite) ; 3^e colonne : nombre de poussins contrôlés adultes pour chaque cas ; 4^e colonne : pourcentage pour chaque cas.

Taille de la nichée (nb de jeunes)	Ordre dans la nichée	Nombre de poussins retrouvés	Pourcentage
2	1 sur 2	1	50 %
	2 sur 2	1	50 %
Total de jeunes retrouvés		2	
3	1 sur 3	5	38 %
	2 sur 3	5	38 %
	3 sur 3	3	23 %
Total de jeunes retrouvés		13	
4	1 sur 4	8	25 %
	2 sur 4	10	31 %
	3 sur 4	10	31 %
	4 sur 4	4	13 %
Total de jeunes retrouvés		32	
5	1 sur 5	10	18 %
	2 sur 5	9	16 %
	3 sur 5	12	21 %
	4 sur 5	13	23 %
	5 sur 5	12	21 %
Total de jeunes retrouvés		56	
6	1 sur 6	8	20 %
	2 sur 6	6	15 %
	3 sur 6	7	18 %
	4 sur 6	12	30 %
	5 sur 6	4	10 %
	6 sur 6	3	8 %
Total de jeunes retrouvés		40	
7	1 sur 7	3	16 %
	2 sur 7	3	16 %
	3 sur 7	6	32 %
	4 sur 7	1	5 %
	5 sur 7	0	0 %
	6 sur 7	6	32 %
	7 sur 7	0	0 %
Total de jeunes retrouvés		19	
8	1 sur 8	0	0 %
	2 sur 8	0	0 %
	3 sur 8	1	20 %
	4 sur 8	0	0 %
	5 sur 8	1	20 %
	6 sur 8	2	40 %
	7 sur 8	1	20 %
	8 sur 8	0	0 %
Total de jeunes retrouvés		5	

Jean-Philippe ARDOIN



Photographie 4. Une nichée d'Effraie des clochers dans un nichoir, remarquer la différence de taille.

Tableau V. Nombre de poussins retrouvés en fonction de leur position dans la fratrie.

1^{re} colonne : taille de la nichée dont sont issus les contrôles de jeunes ; 2^e colonne : nombre de poussins retrouvés adultes faisant partie de la première moitié de la nichée (aînés), 3^e colonne : nombre de poussins retrouvés adultes faisant partie de la seconde moitié de la nichée (cadets).

Taille de la nichée (nb de jeunes dans la nichée)	1 ^{ère} moitié (aînés)	2 ^{ème} moitié (cadets)
2	1	1
3	5	5
4	18	14
5	19	25
6	21	19
7	12	6
8	1	4

Tableau VI. Comparaison de la date moyenne de ponte générale et de la date moyenne de ponte des contrôles de jeunes (= date de naissance).

Date de ponte générale (1 ^{ères} pontes)	Date moyenne de ponte des poussins recapturés	Nb de cas
09/05/1998	03/05/1998	2
18/04/1999	11/04/1999	22
13/04/2000	12/04/2000	29
24/04/2001	08/04/2001	16
21/04/2002	17/04/2002	14
01/05/2003	15/04/2003	4
04/05/2004	03/05/2004	32
18/04/2005	08/04/2005	25
25/05/2006	05/05/2006	1
30/03/2007	24/03/2007	35
Date de ponte générale (2 ^{èmes} pontes)	Date moyenne de ponte des poussins recapturés	Nb de cas
30/06/2000	01/07/2002	2
12/07/2005	16/07/2005	1
29/06/2007	25/06/2007	14

ont été prises en compte pour les années où les secondes pontes sont rares et où leur déclenchement se confond avec les pontes les plus tardives ; dans le cas des bonnes années (2000, 2005 et 2007), les premières pontes et les pontes de remplacement ont été séparées des secondes pontes.

Les contrôles de jeunes concernent des individus issus de pontes en moyenne plus précoces de 6 jours pour les 1^{res} pontes. Dans le cas des 2^{es} pontes, le test ne se vérifie que pour 2007, avec un échantillonnage assez conséquent (14 contrôles de jeunes). Le résultat est inversé pour 2000 et 2005 mais avec un nombre de jeunes retrouvés très faible. En général, très peu de jeunes de 2^{es} pontes sont retrouvés, ce qui signifierait que ces derniers ont peu de chances de survie après leur envol.

Cela revient à dire que les poussins qui s'envolent plus tôt auraient davantage de chances de survie.

Pour l'analyse des données, les nichées ont été séparées en 2 groupes : les aînés et les cadets. Les jeunes en position intermédiaire (le 2^e dans une nichée de trois, le 3^e dans une nichée de 5, etc.) ont été soustraits de cette analyse (tableau V). Après envol, les aînés et les cadets ont la même probabilité d'être retrouvés (test exact de Fisher, $p = 0,52$).

Les chances de survie ne semblent donc pas conditionnées par la position dans la nichée. À partir du moment où ils s'envolent, les jeunes effraies ont la même capacité à passer le premier hiver.

Une constatation identique a été faite pour la Chouette hulotte en Bourgogne (BAUDVIN & JOUAIRE, 2005).

Taux de survie en fonction de la date de ponte

Ensuite, la date d'éclosion des poussins retrouvés a été comparée à la date de ponte moyenne de chaque année. L'hypothèse étant de savoir si les jeunes qui s'envolent tardivement en saison ont autant de chance de survie que les autres.

En effet, selon les années, le déclenchement de la reproduction est plus ou moins précoce. Elle est souvent liée à la courbe des températures moyennes relevées au cours de l'hiver (BAUDVIN, 1986 ; MULLER, 1988, 1996). Les hivers rudes déciment les populations de micromammifères et rendent la chasse plus difficile pour l'effraie. Un printemps froid et tardif ralentira donc le déclenchement de la reproduction ; les années les plus précoces correspondent généralement aussi aux bonnes années.

Dans le tableau VI, la date moyenne générale comprend toutes les pontes pour lesquelles la date de ponte du premier œuf (1^{re} colonne) a pu être déterminée. Dans la 2^e colonne figure la date de ponte moyenne des poussins qui ont été retrouvés les années suivantes ; dans la 3^e colonne figure le nombre de poussins retrouvés adultes dont la date de naissance est connue et qui ont servi pour calculer la date de ponte figurant dans la deuxième colonne. Toutes les dates de pontes

Pour réaliser une analyse statistique, nous avons dû définir la médiane pour séparer en deux moitiés l'ensemble des dates de ponte afin d'appliquer le test de Wilcoxon. La médiane s'établit au 21 avril (109^e jour après le 1^{er} janvier) pour l'ensemble des dates de pontes et au 18 avril (106^e jour) pour les dates de pontes des contrôles de jeunes. Le test de Wilcoxon est non significatif ($p = 0,20$).

Distance de dispersion des jeunes en fonction de leur date de naissance

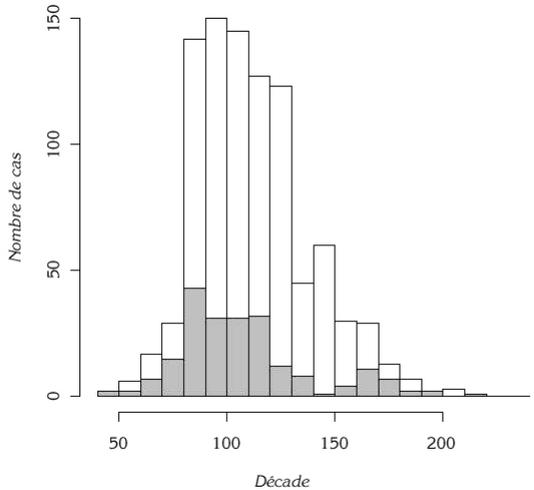
Une autre hypothèse demande à être vérifiée, il s'agit de savoir si les poussins nés tardivement n'auraient pas tendance à s'éloigner davantage de leur site de naissance. Ce qui pourrait s'expliquer par le fait que tous les territoires alentour sont investis par les poussins émancipés avant eux et ayant déjà pris possession de territoires et de sites vacants.

Nous avons donc comparé la distance moyenne de dispersion des poussins (distance entre site de naissance et leur premier site de reproduction) en fonction de leur date de naissance. Dans le tableau VII, les contrôles de jeunes ($n=219$) sont classés selon la précocité de leur date de naissance par tranches de 15 jours.

La distance moyenne calculée à partir de l'ensemble des contrôles de jeunes est de 13,0 km. Les poussins les plus précoces, issus de pontes déclenchées avant fin mars, ont parcouru une distance légèrement supérieure à la moyenne. À partir du mois d'avril, la distance moyenne décroît jusqu'à 8,3 km pour les contrôles de jeunes nés la 2^e quinzaine de mai. La valeur la plus forte est cependant atteinte la quinzaine suivante, avec presque 20 km. Pour les plus tardifs, la distance moyenne devient légèrement supérieure à la moyenne générale. Au vu de ces résultats, aucune tendance n'est statistiquement significative. Il semble donc que la distance de dispersion n'est pas liée à la date d'éclosion.

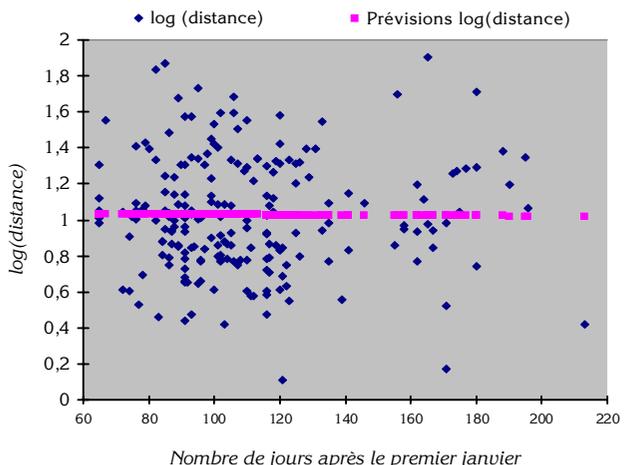
Pour établir un test statistique, nous avons transformé la distance en valeur logarithmique puis réalisé une courbe de régression. La courbe obtenue montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les jeunes nés précocement et ceux nés tardivement. Tout au moins en ce qui concerne les limites de la zone d'étude.

Les conclusions de la présente étude confortent les résultats obtenus à partir des données de reprises (individus retrouvés morts) des poussins bagués entre 1971 et 1979 en Bourgogne (BAUDVIN, 1986). La distance séparant le site de naissance et celui de la reprise n'était pas significativement différente entre les jeunes issus des premières pontes (précoces) et ceux issus des secondes (tardifs). La distance moyenne pour les cas de reprises est bien



Graphique 4. Comparaison de la fréquence de contrôles de jeunes retrouvés (en gris) en fonction de leur date de naissance (par décades) avec les dates de pontes générales (blanc).

	Distance moyenne d'émancipation	Nb de cas
Tous les contrôles de jeunes	13,0 km	219
né avant le 15/03	13,8 km	15
né entre 15/03 et 31/03	13,9 km	54
né entre 01/04 et 15/04	12,2 km	51
né entre 16/04 et 30/04	12,8 km	49
né entre 01/05 et 15/05	11,9 km	20
né entre 16/05 et 31/05	8,3 km	4
né entre 01/06 et 15/06	19,8 km	10
né entre 16/06 et 30/06	13,5 km	12
né après le 30/06	14,3 km	6



Graphique 5. Courbe de régression établie à partir des distances de déplacement des jeunes Effraies et de leur date de naissance (distance en logarithme).

supérieure à celles de nos contrôles de jeunes (80,1 km en moyenne pour 316 cas). En effet, les reprises proviennent de l'ensemble de la France et même parfois de l'étranger, tandis que celle des contrôles ne dépasse pas les limites de notre zone d'étude.

Succès de reproduction en fonction de l'âge des adultes

Enfin, la moyenne des dates de pontes selon l'âge des adultes a été calculée à partir des contrôles de jeunes, seuls individus pour lesquels l'âge est connu avec précision

Dans le tableau VIII, les dates de pontes moyennes (colonne centrale) ont été calculées, toutes années confondues, en groupant tous les oiseaux de même tranche d'âge. Cette moyenne est établie seulement sur les 1^{res} pontes et les pontes de remplacement, ce qui inclut les échecs ; les secondes pontes ont été écartées.

La date de ponte moyenne obtenue à partir de tous les âges confondus s'établit le 24 avril. Les oiseaux d'un an pondent en moyenne autour de début mai, tandis que ceux de 2 ans pondent dès mi avril. Ensuite, la moyenne se stabilise dans la 2^e décade d'avril. Les oiseaux dépassant 5 ans étant beaucoup plus rares, ils ont été traités en un seul groupe (24 cas allant jusqu'à 13 ans). Enfin une précision pour le cas des oiseaux de 4 ans dont la date moyenne de ponte est le 23 avril, c'est-à-dire plus tardive que ceux de 2 ans, 3 ans et au-delà de 4 ans : le biais s'explique par le fait que les années où les contrôles de jeunes âgés de 4 ans étaient capturés en nombre correspondent à des mauvaises années, années au cours desquelles les dates de pontes moyennes sont moins précoces. Les poussins nés en 1999 et 2000, années pour lesquelles les poussins survivants sont nombreux, atteignent leur 4^e année en 2003 et 2004, où la date de ponte moyenne est relativement tardive.

Il apparaît nettement que l'expérience acquise avec l'âge permet aux effraies de déclencher plus précocement leur reproduction. La différence la plus probable s'établit à 9 jours entre les oiseaux d'un an et de plus d'un an (test de Wilcoxon, $p = 0.003$).

Tableau VIII. Date moyenne de ponte en fonction de l'âge des reproducteurs.

1ère ponte et ponte de remplacement		
Date de ponte moyenne selon l'âge		
Age	Date	Nb de cas
Tous âges confondus	24-avr	240
1 an	04-mai	105
2 ans	19-avr	39
3 ans	11-avr	33
4 ans	21-avr	24
5 ans	16-avr	12
6 ans et plus	14-avr	27

Tableau IX. Succès de reproduction en fonction de l'âge et du sexe des adultes.

Toutes pontes confondues						
Age	Sexe	Taille des pontes	Taille des nichées	Nb de cas	Date moyenne de ponte	Nb de dates de ponte
1 an	mâle	7,15	4,31	13	09-mai	13
	féfemelle	6,63	4,41	32	26-avr	32
plus d'1 an	mâle	6,88	5,13	24	21-avr	24
	féfemelle	5,96	4,39	46	26-avr	44
1 an	mâle & féfemelle	6,78	4,38	45	07-mai	45
plus d'1 an	mâle & féfemelle	6,27	4,64	70	24-avr	68

Succès de reproduction en fonction de l'âge

Le succès de reproduction augmente avec l'expérience acquise par les adultes. Sur la même zone d'étude, une première analyse avait laissé entendre que les adultes de plus de deux ans élevaient des nichées de taille sensiblement identique mais pouvaient plus tôt que ceux d'un an (SOUFFLOT *et al.*, 2003).

Le succès de reproduction des effraies en fonction de leur âge et de leur sexe a été analysé dans les tableaux IX et X. Encore une fois, seuls les contrôles de jeunes sont pris en compte en raison du fait que leur âge précis est connu. Ne sont analysés que les cas de reproduction qui se rapportent de manière certaine aux individus considérés. Les cas litigieux, par exemple lorsque la capture a eu lieu longtemps après la capture des adultes sans que ceux-ci soient repris au moment de la couvaison ou du nourrissage, ont été écartés. De même, seules les pontes complètes, c'est-à-dire lorsque le nombre total

Tableau X. Succès de reproduction en fonction de l'âge et du sexe des adultes.

1ères pontes						
Age	Sexe	Taille des pontes	Taille des nichées	Nb de cas	Date moyenne de ponte	Nb de dates de ponte
1 an	mâle	7,15	4,31	13	09-mai	13
	féfemelle	6,61	4,61	28	30-avr	28
plus d'1 an	mâle	6,2	4,8	20	07-avr	20
	féfemelle	5,51	4,1	39	16-avr	37
1 an	mâle & féfemelle	6,78	4,51	41	03-mai	41
plus d'1 an	mâle & féfemelle	5,75	4,34	59	13-avr	57

d'œufs pondus est renseigné, ont été gardées. Nous avons distingué deux groupes, d'une part les oiseaux d'un an, d'autre part ceux de deux ans et plus. Le tableau IX établit la comparaison sur l'ensemble des pontes, le tableau X uniquement sur les premières pontes.

On constate une taille des pontes généralement inférieure chez les adultes de plus de deux ans alors que la taille des nichées à l'envol est identique, voire légèrement supérieure. Comme nous l'avons vu plus haut, la date moyenne des pontes est plus précoce chez les individus expérimentés. Plus elles sont précoces, moins elles sont fournies, car l'abondance de proies est plus limitée en début de saison. Elle s'accroît par la suite et les couples qui se reproduisent plus tard pondent davantage d'œufs.

Dans le tableau IX, on observe que les mâles expérimentés élèvent des nichées de taille supérieure à partir de pontes moins fournies que les mâles d'un an. Les femelles expérimentées élèvent des nichées de taille similaire à celles âgées d'un an, mais également à partir de pontes moins importantes. En cumulant les deux sexes, on obtient les mêmes différences que chez les mâles mais avec un écart moins important pour la taille des nichées à l'envol. Les dates de ponte sont plus précoces chez les individus expérimentés, sauf pour les femelles où elles sont identiques.

Dans le tableau X, la différence de taille des pontes est plus marquée, en revanche, si le nombre moyen de jeunes élevés par les oiseaux de plus d'un an est toujours supérieur chez les mâles, il est cette fois légèrement inférieur chez les femelles. Cependant, l'écart entre les dates de ponte s'allonge à une vingtaine de jours entre les expérimentés et les inexpérimentés.

Il est possible que l'un des sexes joue un rôle plus important que l'autre dans le succès de reproduction. Le mâle qui approvisionne en nourriture la femelle aurait peut être plus d'influence ? Il faudrait isoler les couples constitués d'oiseaux de même âge pour obtenir des résultats plus probants, mais le jeu de données dont nous disposons n'est pas encore suffisant pour élaborer des analyses statistiques.

Discussion

Le nombre de poussins bagués chaque année comparé avec le nombre de ceux retrouvés nicheurs les années suivantes (certains individus ne sont capturés que plusieurs années après) n'est pas constant d'une année sur l'autre (tableau III).

Le nombre de poussins retrouvés les années suivantes est très probablement lié à la disponibilité en proies ainsi qu'aux conditions climatiques de l'hiver qui suit leur envol. L'exemple de l'année 1999 est parlant : malgré une reproduction moyenne, 7 % des poussins sont retrouvés adultes par la suite, ce qui représente une proportion importante. Elle est suivie d'une bonne année de reproduction, c'est à dire abondante en proies, ce qui signifie que la disponibilité en nourriture s'est accrue entre l'automne 99 et le printemps 2000, favorisant ainsi la survie des poussins. Le cas se reproduit en 2004, très mauvaise année suivie d'une bonne ; là encore, la proportion de contrôles de jeunes est élevée puisqu'elle atteint 10 %. La disponibilité en proies au cours de l'hiver qui suit l'envol des poussins joue probablement un rôle important dans le taux de survie de ces derniers. Si l'accroissement de la population de rongeurs commence au cours de l'hiver qui précède la saison de reproduction, on peut supposer que les conditions de survie sont encore meilleures.

A contrario, les années qui précèdent une mauvaise saison de reproduction donnent un taux de contrôle très bas, les plus catastrophiques étant 1998 et 2002, années à reproduction très faible, suivies d'années similaires, laissant peu de chances aux jeunes oiseaux inexpérimentés. En ce qui concerne les bonnes années, bien que le nombre de jeunes envolés soit important, leur survie est moyenne. C'est le cas pour les années 2000, 2005 et 2007.

Attardons nous sur un cas particulier, l'année 2006, la plus mauvaise saison de reproduction au cours des dix années d'étude, immédiatement suivie de la meilleure ; pourtant un seul poussin fut retrouvé. Mais le nombre de jeunes à l'envol fut tellement faible en 2006 et la nourriture si rare, que malgré l'année exceptionnelle qui a suivi, presque aucun ne fut retrouvé, et on peut penser que la majorité des effraies nées en 2006 sont mortes peu de temps après l'envol.

Ajoutons enfin que le taux de contrôle de jeunes de l'année 2007 est supérieur à la moyenne et qu'il n'est pas définitif puisque nous n'avons que le recul de l'année 2008, il

est donc probable que d'autres seront retrouvés à l'avenir. Cette proportion relativement élevée peut s'expliquer par le fait que l'année 2008 fut une année moyenne, permettant un bon taux de survie.

Soumis à l'analyse statistique, ces hypothèses ne sont pas valides, puisque le nombre de contrôles de jeunes est lié au nombre de poussins bagués. Toutefois, si l'on retire l'année 2007 de l'analyse, cette corrélation n'est plus vraie. Les variations annuelles des conditions environnementales ont donc probablement une influence sur la proportion de jeunes survivant à l'hiver mais le jeu de données actuel ne permet pas de le démontrer.

Au-delà de ces différences interannuelles, les chances de survie varient individuellement. Nous avons vu que la position dans la nichée n'est pas un facteur qui intervient dans les capacités de survie (tableaux IV et V). À partir du moment où ils s'envolent, les jeunes effraies auraient la même capacité à passer le premier hiver.

En revanche, la précocité de la ponte semble avoir une influence puisque les poussins qui s'envolent plus tôt ont davantage de chance de survie. Cet exemple est illustré dans le tableau VI où l'on se rend compte que les contrôles de jeunes sont issus des pontes en moyenne plus précoces, ainsi que dans le tableau VII qui montre que l'essentiel des contrôles de jeunes provient des pontes comprises entre le 15 mars et le 30 avril. À leur envol, courant juin, la nourriture est abondante et ils sont à même de se forger une solide expérience avant la mauvaise saison. Ce n'est pas le cas des poussins des secondes pontes qui s'envolent avant l'automne (octobre, voire novembre).

Ce constat amène une question : pourquoi l'effraie produit elle une deuxième ponte si les poussins qui s'en envolent sont presque tous voués à disparaître ? Cette stratégie de reproduction est rare chez les rapaces, la plupart n'élevant qu'une nichée par an. Vu les résultats chez l'effraie, on est en droit de se demander si cette stratégie, qui demande un investissement fort de la part des adultes en terme de risque et de dépense d'énergie, est pertinente pour la dynamique de reproduction.

Une hypothèse se dessine pour répondre à cette question. Elle vient de la différence de succès de reproduction des secondes pontes entre le secteur de l'Auxois, région de bocage, et celui de la Vingeanne, région de cultures. Lors de nos visites pour baguer les poussins, nous remarquons qu'une fois les terres labourées, après la moisson, l'abondance de proies diminue rapidement, ce qui par contrecoup va provoquer la diminution de la taille des nichées que les adultes n'arrivent plus à nourrir. Ce phénomène est plus marqué sur le secteur Vingeanne, tandis que dans l'Auxois, des nichées de 7 à 8 jeunes peuvent s'envoler sans problème au mois d'octobre. Ajoutons que parmi les poussins nés de ces secondes pontes, une proportion plus importante est retrouvée dans l'Auxois également.

À l'avenir, nous essayerons d'orienter nos recherches sur les habitats des différentes zones où nous travaillons pour essayer de vérifier cette hypothèse.

La possibilité que les jeunes qui s'envolent tardivement échappent davantage à notre contrôle parce qu'ils seraient contraints de s'émanciper à plus grande distance a été écartée (tableau VII).

Une hypothèse pourrait pourtant apporter un biais, il s'agit du fait que les poussins issus des pontes précoces auraient plus d'opportunités de s'approprier les sites et territoires vacants, obligeant ceux qui s'envolent plus tard à attendre qu'un site soit déserté. Ces derniers constitueraient donc une « réserve » d'individus non reproducteurs, disponibles en cas de disparition d'un oiseau apparié et territorial. Mais dans le cadre de notre étude, nous ne capturons que très rarement des effraies non reproductrices puisque c'est au nid que s'opère l'essentiel des captures. Il est donc possible que les poussins issus des pontes tardives aient un taux de survie plus important que ne le laissent supposer nos calculs mais que le biais vienne du fait qu'ils aient moins de chances d'être contrôlés dans leur première année. Et, s'ils se reproduisent à la deuxième ou troisième année, ils sont évidemment beaucoup moins nombreux qu'après leur premier hiver.

Cette hypothèse est confirmée par le fait que lorsque la nourriture est rare, beaucoup d'effraies ne se reproduisent pas, seuls les adultes occupant des territoires très favorables font des tentatives. La part de la population non reproductrice peut devenir très importante. On peut s'en rendre compte en voyant la différence interannuelle du nombre de reproductions entreprises sur notre zone d'étude passant de 54 à 220 entre 2006 et 2007 (tableau II).

Or dans ce cas particulier, pour ne prendre que cet exemple, beaucoup d'effraies ont été contrôlées en 2007 dans le même site qu'en 2005 alors que ne s'étant pas reproduites en 2006, elles n'y avaient pas été capturées. Il faudrait organiser des séances de capture aléatoire sur les terrains de chasse afin de vérifier le bien fondé de cette hypothèse.

La stratégie de reproduction des adultes répond aux constats que nous venons de développer puisque avec l'expérience, les effraies déclenchent leur reproduction le plus tôt possible, offrant ainsi à leur progéniture plus de chances de survie. Les résultats exposés dans les tableaux IX et X indiquent clairement que l'âge influe sur la précocité de la ponte. Non seulement les effraies expérimentées se reproduisent plus tôt, mais elles élèvent autant de jeunes que les oiseaux d'un an à partir de pontes de taille plus réduite. Ce constat montre que la proportion d'oiseaux âgés et expérimentés dans la population joue un rôle important dans la survie de l'espèce. En d'autres termes, la proportion d'oiseaux âgés au sein de la population constitue une garantie de la viabilité de cette population.

Conclusion

En tant que passionnés, nous sommes aussi des protecteurs, et nous nous demandons si, malgré la forte dynamique de reproduction de l'effraie, la surmortalité qu'elle subit (impact routier, produits phytosanitaires, modification des pratiques culturelles, etc.) et qui touche toutes les classes d'âges et pas seulement les oiseaux inexpérimentés, n'est pas encore plus néfaste qu'elle n'y paraît.

On s'aperçoit que la population d'effraie en Côte-d'Or montre des signes d'affaiblissement. Ceux-ci sont difficiles à démontrer en raison des mœurs nocturnes de l'espèce et de la difficulté à trouver tous les sites qu'elle occupe. Il s'avère pourtant que les sites potentiels diminuent, ne serait-ce que les clochers, qui sont petit à petit condamnés par la pose de grillage, ainsi que le bâti traditionnel. En outre, certains clochers qui hébergeaient jadis régulièrement des nichées, sont délaissés bien qu'ils soient toujours accessibles, ce qui semble bien signifier un recul de l'effraie dans notre région. En parallèle, le cycle de pullulation des campagnols, qui jusqu'alors se déroulait sur trois ans d'une manière relativement régulière, s'est dérégulé depuis 1996. Ce phénomène dont la cause est encore inconnue mais qui ne laisse pas d'inquiéter les naturalistes, s'observe ailleurs en France et en Europe.

Il est à craindre que malgré sa forte dynamique de reproduction lui donnant capacité à regonfler ses effectifs après des événements catastrophiques (hiver rude, effondrement des populations proies) l'effraie, sous l'influence de plusieurs facteurs défavorables, ne connaisse actuellement un déclin de sa population.

Les variations d'effectifs dues à une reproduction fluctuante rendent plus délicate encore la perception de ce déclin. La poursuite sur plus de trente ans de l'étude sur l'effraie en Bourgogne prend ici tout son sens et mérite encore des approfondissements.

Remerciements

Nous tenons à remercier particulièrement le C.R.B.P.O. et le ministère en charge de l'environnement qui nous fournissent autorisation de capture, bagues et conseils. Un grand merci à tous les participants aux activités de terrain pour leur aide précieuse ainsi qu'à tous les propriétaires qui ont accepté l'installation d'un nichoir chez eux et ont supporté nos visites.

Cet article est dédié à André FODIMBI, passionné d'effraie, trop tôt disparu.

Bibliographie

BAUDVIN H. 1983. Le régime alimentaire de la Chouette effraie (*Tyto alba*). *Le Jean-Le-Blanc* 22: 1-108.

BAUDVIN H. 1986. La reproduction de la Chouette effraie (*Tyto alba*). *Le Jean-Le-Blanc* 25: 128 p.

BAUDVIN H. 1996. La mortalité autoroutière en région Champagne et Lorraine : Constat et propositions. *Actes du colloque international sur la Chouette effraie*: 4-11.

BAUDVIN H. & JOUAIRE S. 2005. Résultats obtenus sur les Chouettes hulottes *Strix aluco* adultes et bagués jeunes dans les forêts bourguignonnes. *Rev. sci. Bourgogne-Nature* 1: 17-21.

CHANSON J.M., COURBET P., GIRAUDOUX P., MICHAUD G. & MICHELAT D. 1988. Etude sur la reproduction et les déplacements de la Chouette effraie *Tyto alba* en Franche-Comté : réflexions méthodologiques. *Alauda* 56: 197-225.

FODIMBI A. 1991. Détermination de l'âge d'une jeune Effraie par la mesure du tube associée à celle de la plume. *Albavarde* 5: 8-12.

JOVENIAUX A. 1996. Mortalité de la Chouette effraie sur l'Autoroute A36 en Bourgogne Franche-Comté : bilan de 15 années d'observation. *Actes du colloque international sur la Chouette effraie*: 17-35.

- MICHELAT D. 1989. Etude de l'utilisation de l'espace chez la Chouette effraie *Tyto alba* en période de reproduction par télémétrie. D.E.A. Strasbourg, 37p.
- MULLER Y. 1988. Fluctuations d'abondance de la Chouette effraie (*Tyto alba*) en Alsace-Lorraine (France) de 1977 à 1988. *AVES Actes*: 133-141.
- MULLER Y. 1996. Variations annuelles dans la reproduction de la Chouette effraie *Tyto alba* en Alsace-Lorraine *Actes du colloque international sur la Chouette effraie*: 79 - 93.
- PETTY S.J. 1992. The ecology of the Tawny Owl *Strix aluco* in the spruce forests of Northumberland and Argyll. PhD dissertation. Milton Keynes Open University.
- REGISSER B. 1991. Bilan de treize années de protection et de suivi de la Chouette effraie dans le Haut-Rhin de 1978 à 1990. *Actes du 30^e colloque interrégional d'ornithologie de Porrentruy de nov. 1990*. Ed. Nos Oiseaux: 217-226.
- REGISSER B. 1996. L'action Chouette effraie continue, bilan annuel, lien Ornithologique d'Alsace, pp 41-64.
- SOUFFLOT J., SOUFFLOT P. & BAUDVIN H. 2003. Informations fournies par les contrôles de Chouettes effraies *Tyto alba* en Bourgogne. *Aulauda* 71(2): 191-200
- TAYLOR I. 1994. Barn Owls, Predator-Prey Relationships and Conservation, Cambridge University Press, 332p.



Jean-Philippe CLERTEAU

Photographie 5. Portrait en pied des auteurs.



Philippe SOUFFLOT

Photographie 6. Portrait d'un poussin âgé de 50 jours.



Vincent PARENT

Photographie 7. Portrait d'un adulte.