



HAL
open science

Relation entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet *Spatula clypeata* en halte prénuptiale dans deux zones humides de Vendée (France)

Axelle Moreau

► To cite this version:

Axelle Moreau. Relation entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet *Spatula clypeata* en halte prénuptiale dans deux zones humides de Vendée (France). Biologie animale. Université de La Rochelle, 2023. Français. NNT : 2023LAROS004 . tel-04256010

HAL Id: tel-04256010

<https://theses.hal.science/tel-04256010>

Submitted on 24 Oct 2023

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

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



LA ROCHELLE UNIVERSITE

ÉCOLE DOCTORALE EUCLIDE

n° 618

Laboratoire Littoral ENvironnement et Sociétés (LIENSs)

THÈSE

présentée par :

Axelle MOREAU

soutenue le 28 février 2023

pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université

Discipline : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Relation entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet *Spatula clypeata* en halte pré-nuptiale dans deux zones humides de Vendée (France)

JURY :

Matthieu GUILLEMAIN	Ingénieur Expert (HDR), Office Français de la Biodiversité, Rapporteur
Christian NOZAIS	Professeur, UQAR - Université du Québec, Rimouski, Rapporteur
Gabrielle THIEBAUT	Professeure, Université de Rennes, Examinatrice
Éric FEUNTEUN	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Examineur
Céline ARZEL	Docent, Université de Turku, Examinatrice
Christine DUPUY	Professeure, La Rochelle Université, Directrice de thèse
Sébastien FARAU	Docteur, Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée, Encadrant
Pierrick BOCHER	Maître de conférences (HDR), La Rochelle Université, Encadrant

« Un marais n'est pas un marécage. Le marais, c'est un espace de lumière, où l'herbe pousse dans l'eau, et l'eau se déverse dans le ciel. Des ruisseaux paresseux charrient le disque du soleil jusqu'à la mer, et des échassiers s'en envolent avec une grâce inattendue. »

Delia Owens

Là où chantent les écrevisses (2021)

Remerciements

Après trois années de terrain, d'analyses et de rédaction, et alors qu'une nouvelle étoile vient d'illuminer le ciel, je me retrouve face à cette feuille blanche sur laquelle je me dois de remercier toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce projet en y participant ou tout simplement via leurs encouragements. Cette partie est finalement la plus difficile à rédiger car au travers de ces quelques mots, je souhaite témoigner toute ma gratitude et tout mon respect envers ces nombreuses personnes.

Dans un premier temps, je souhaite remercier les membres de mon comité de thèse ainsi que les membres de mon jury.

Je remercie **Christophe Piscart** et **Jocelyn Champagnon** pour leur participation à mon comité de thèse et pour les échanges constructifs que nous avons eu ensemble.

Pour avoir accepté d'évaluer mon travail, je remercie les membres de mon jury de thèse **Matthieu Guillemain**, **Christian Nozais**, **Gabrielle Thiébaud**, **Éric Feunteun** et **Céline Arzel**.

Dans un second temps je souhaite remercier chaleureusement mes trois encadrants.

En premier lieu, **Sébastien Farau**. Tout a commencé en janvier 2018, lorsque, depuis la Suède, j'ai décidé de postuler à une offre de stage de Master 2 que tu proposais. Depuis, tu as occupé tous les rôles d'encadrant : maître de stage, responsable de service, directeur et encadrant de thèse. Ces divers rôles que tu as occupés montrent que, sans ta confiance et ta force de persuasion, je n'en serais sûrement pas là aujourd'hui, en train de rédiger des remerciements de thèse, oui, oui, de thèse, qui l'aurait cru ? C'est ainsi que je souhaite t'adresser tous mes remerciements pour la confiance que tu m'as accordée, les opportunités que tu m'as offertes, pour ton encadrement ainsi que pour tes encouragements. Ces remerciements ne seraient pas complets si je ne te remerciais pas également pour les bons moments partagés autour de bonnes bières et de bons verres de vin.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à ma directrice de recherche, **Christine Dupuy**, qui m'a suivie dans ce projet. Merci d'avoir accepté cette thèse « peu commune ». Malgré la petite distance qui nous sépare, tu as toujours été présente, bienveillante et disponible. Merci pour tous nos échanges, notamment sur les analyses des données isotopiques et tes nombreux conseils.

Je remercie enfin mon troisième encadrant, **Pierrick Bocher**. Merci pour ton expertise avisée sur les oiseaux d'eau et ton accompagnement sur le terrain, notamment en période de confinement. Merci pour tes nombreuses relectures et tes encouragements.

Dans un troisième temps, je souhaite adresser mes remerciements aux administrateurs de la Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée (FDC85).

Il n'est pas commun de réaliser une thèse au sein d'une association. Ainsi, je remercie grandement l'ancien Président de la FDC85, **Gilles Douillard**, et l'actuel Président, **David Marchegay**. Je vous remercie pour la confiance que vous m'avez accordée et la chance que vous m'avez donnée. J'espère que le travail accompli est à la hauteur de vos attentes. Je remercie également l'ensemble des membres du **Conseil d'Administration de la FDC85** qui m'ont fait confiance afin de mener à bien ce projet de thèse.

Dans un quatrième temps, je souhaite remercier mes collègues de la Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée (FDC85).

J'adresse mes sincères remerciements aux collègues de mon service, le **Service Environnement**, qui, en trois ans, s'est bien agrandi. Merci pour votre soutien sans faille et vos nombreux conseils avisés. Merci également pour tous les moments conviviaux que nous avons passés. J'adresse un merci tout particulier à mon collègue de bureau **Maxime Bobineau** #BobineauMonPoto #BobinetteMaCopinette ainsi qu'à **Marion Dauvergne**, **Mickaël Mimaud** et **Adeline Leray** avec qui j'ai partagé de nombreux moments au cours de cette thèse : papotages sur des sujets variés autour d'un petit verre ou d'un café, partages d'expériences naturalistes, apprentissages de la vie professionnelle, baguage, etc. Merci d'avoir contribué à mon accomplissement professionnel et personnel durant ces trois années de thèse.

Remerciements

Ancien membre du Service Technique et désormais membre du Service Environnement, je remercie vivement mon acolyte, **Marc Lorieux**, avec qui j'ai partagé beaucoup de discussions sur des sujets divers et variés. Merci pour tous nos cafés et tous nos goûters car « le goûter, c'est sacré ». Merci pour le partage de ton expérience de terrain et pour tout le temps que tu as consacré à venir m'aider à échantillonner les invertébrés et à rechercher des nids de canes souchets #TeamCanetons.

Un grand merci également à mes collègues du *Service Technique* : **Vincent Rotureau, Éric Éveill , Cyril Merlet, Frédéric Lafontaine, Mathieu Régis, Philippe Verneau, Christophe Gaborieau**, qui m'ont pr t  main forte lors de l' chantillonnage des invert br s, quels que soit le jour et la m t o, et partag  leur exp rience de terrain. J'adresse chaleureusement mes remerciements   **Pascal Bonnin** sans qui l' tude sur l'alimentation du Canard souchet n'aurait pu voir le jour. Merci pour tous ces moments pass s   baguer les oiseaux durant lesquels tu m'as partag  ton savoir-faire et ta passion.

Je d sire remercier mes coll gues du *Service Administratif* : **Marie-Christine Gentreau, Lucie Carr , Delphine Giraud, C line Lambert, Bernard Perp re** pour leur bonne humeur et leurs nombreuses phrases d'encouragements. Un merci sp cial   Marie qui m'a  clair e de nombreuses fois lorsque j'avais des questions de conjugaison, de grammaire ou encore de syntaxe.

Je finirais cette partie par remercier les trois stagiaires qui m'ont accompagn e au cours de cette th se : **Oc ane Lebon, Augustin Jacquet** et **Cl ment Rousseau**. Je remercie tout particuli rement Cl ment qui a pass  six mois   mes c t s. Merci pour ton implication, ta rigueur et ta bonne humeur sur le terrain, qu'importe la m t o. Je n'oublierai pas ton app tit sans nom pour les p tisseries car gr ce   toi, nous savons dans quelle boulangerie de Vend e sont confectionn s les meilleurs croissants aux amandes !

A pr sent, je souhaite remercier toutes les personnes sans qui les phases de terrain n'auraient pu  tre possibles.

Je voudrais exprimer ma reconnaissance envers les **propri taires de plans d'eau** qui m'ont fait confiance et donn  libre acc s   leurs propri t s priv es pendant les deux ann es

d'échantillonnage d'invertébrés d'eau douce et de capture de Canard souchet. Je remercie également l'ensemble des **mécènes** ayant participé au financement des balises GPS-GSM.

Je remercie les bénévoles qui m'ont prêté main forte sur le terrain : **Michel Lebreton, Léopold Pieters, Marc Guibert** et **Jacky Amélineau**. La crise sanitaire de la COVID-19 nous a malheureusement coupé dans notre dynamique mais c'est avec un grand plaisir que j'ai pu partager à vos côtés mes dernières phases d'échantillonnage. Merci pour votre forte implication durant ces trois années de thèse.

Je remercie chaleureusement la « **Team Souchets** » et la « **Team Canetons** » pour leur implication dans la phase de pose de balises sur les Canard souchet. Je n'oublierai pas ces réveils de plus en plus tôt pour guetter les captures de Canard souchet, ni toutes ces journées à prospecter en marais à la recherche de nids en se motivant sur « Girl like me ».

Pour finir, je souhaite remercier mes proches.

Un grand merci à **mes amis** : les Martines, ma team saintaise, ma team vendéenne et ma team des quatre coins de la France. Ces trois années ne se seraient pas aussi bien passées si je ne vous avais pas eu à mes côtés. Merci pour tous ces moments partagés durant lesquels vous m'avez aidée à prendre du recul sur mon travail quand j'en avais besoin et surtout durant lesquels vous m'avez aidée à m'aérer l'esprit. Merci pour votre soutien et tout simplement pour votre amitié.

Je remercie tous les membres de **ma famille**. Sans votre présence et vos encouragements, je n'en serais sûrement pas là aujourd'hui, alors je vous dis un grand merci.

Je ne pourrais finir ces remerciements sans remercier **mes parents**. Depuis petite vous m'avez toujours encouragée à donner le meilleur de moi-même, vous m'avez donné l'opportunité de faire mes propres choix professionnels et peu importe ces choix, vous m'avez apporté un soutien sans faille même dans mes moments de doutes. Pour toutes ces raisons (et bien d'autres encore), merci !

PS : Je remercie tous les **Canard souchet** et tous les **invertébrés d'eau douce** qui ont participé à cette étude, sans vous, cette étude n'aurait pu être réalisée.

Remerciements



Merci



Remerciements



Bon voyage



Préambule

Depuis plusieurs années, la Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée (FDC85) a mis en place des programmes de gestion et de suivis d'espèces et d'espaces dans l'objectif d'assurer une meilleure gestion conservatoire tout en replaçant l'homme dans ces systèmes. De 2015 à 2018, la FDC85 a mené un suivi des oiseaux d'eau nicheurs sur dix-huit plans d'eau en Marais breton (Vendée). En partenariat avec les propriétaires et les exploitants agricoles, la FDC85 avait la charge de la gestion de l'habitat de cette avifaune aquatique sur les sites suivis. L'objectif était d'étudier le lien entre les oiseaux d'eau nicheurs et l'hétérogénéité de la végétation et des niveaux d'eau des marais. Les résultats du suivi montraient l'association des cortèges d'oiseaux nicheurs en fonction de différents niveaux d'eau et des différentes hauteurs de végétation. Cependant, ces paramètres n'expliquaient pas toujours la présence des individus nicheurs sur certains sites, ou à l'inverse des sites très accueillants n'avaient parfois que peu d'oiseaux nicheurs présents. Une réflexion a donc été menée pour comprendre le lien avec la ressource alimentaire.

En février 2018, la FDC85 a décidé de me recruter pour une durée de six mois, en tant que stagiaire de Master 2 (Master Sciences Pour l'Environnement, parcours Gestion de l'Environnement et Ecologie Littorale) de l'Université de La Rochelle afin : (1) d'étudier le lien entre les invertébrés d'eau douce et les oiseaux d'eau en période de reproduction ; (2) de communiquer avec les acteurs du territoire et d'orienter les modes de gestion des zones humides en faveur de l'avifaune aquatique nicheuse. Durant le printemps 2018, nous avons mené une étude exploratoire sur vingt sites en Marais breton afin de caractériser le site d'alimentation de six espèces d'oiseaux nicheurs (Avocette élégante *Recurvirostra avosetta*, Canard colvert *Anas platyrhynchos*, Canard souchet *Spatula clypeata*, Chevalier gambette *Tringa totanus*, Echasse blanche *Himantopus himantopus*, Foulque macroule *Fulica atra*). Bien que cette démarche exploratoire ait permis de conforter certains résultats de la littérature, plusieurs facteurs permettant d'affiner nos résultats n'avaient pas été pris en compte.

En effet, ces travaux ont été menés sur une courte période (cinq campagnes de terrain ou passages) et portaient sur seulement vingt sites du Marais breton. Les variables environnementales sélectionnées pour réaliser cette étude prenaient en compte uniquement les

caractéristiques physiques, hydriques, végétales et alimentaires (*i.e.* les invertébrés d'eau douce) des sites. Nous n'avons pas tenu compte de la chimie de l'eau ou encore du mode de gestion des prairies (pâturage extensif/intensif, fauche, etc.). Enfin, cette étude nous a conduit à de nouveaux questionnements et à de nouvelles idées de recherche.

Afin de confirmer et/ou comparer ces résultats, la reproduire dans d'autres sites connus pour la nidification des oiseaux d'eau tel que le Marais poitevin nous paraissait pertinent. Cette étude a également questionné les liens entre l'installation des nicheurs sur un site donné et les taxons d'invertébrés d'eau douce identifiés, à savoir si cette présence pouvait être due au(x) taxon(s) le(s) plus abondant(s) comme, peut-être, à celle d'un taxon sous-représenté mais néanmoins déterminant dans la présence d'une espèce en raison de son régime alimentaire. Un seuil minimal d'un taxon d'invertébrés suffirait alors à l'installation d'un couple nicheur.

Des questions sur l'utilisation des espaces par les oiseaux sont également apparues. En effet, un seul site ne satisfaisant pas toujours toutes les exigences des oiseaux d'eau (repos, alimentation, nidification, etc.), l'abondance, la diversité et le succès reproducteur des individus sur un site devaient être influencés par des sites proches. Bien que certains oiseaux d'eau soient fidèles à un habitat spécifique, ils se déplacent à l'échelle d'une zone humide pour sélectionner leur site de reproduction. La prise en compte de la superficie de la zone humide exploitée par les oiseaux d'eau nicheurs à l'aide d'outils télémétriques nous permettrait d'affirmer le rôle (repos, alimentation, nidification) et la temporalité (jour/nuit) des sites utilisés. Confirmer l'utilisation d'un site en tant que zone d'alimentation permettrait également d'affiner la recherche d'invertébrés d'eau douce et par conséquent le régime alimentaire de l'avifaune aquatique nicheuse. Enfin, une approche multi-espèces limitait potentiellement la quantité de couples nicheurs détectés par espèce. En effet, privilégier une seule espèce nicheuse nous permettrait d'augmenter significativement le nombre de couples nicheurs observés en concentrant la recherche de nid(s) sur des sites d'installation connus tout en conservant des sites témoins où l'espèce serait absente.

C'est dans l'objectif de répondre à ces nouvelles questions scientifiques que nous avons décidé de mener un projet de recherche afin d'affiner la compréhension du lien entre les habitats, les invertébrés d'eau douce et les oiseaux d'eau. Afin de réaliser ce projet, il a semblé opportun d'étudier le Canard souchet *Spatula clypeata*. Ce dernier est un oiseau d'eau présent de façon

significative en Vendée (1 600 couples de Canard souchet ont été estimés en 2015 en Marais breton ; Trolliet *et al.* 2016a), au régime alimentaire particulièrement lié aux invertébrés d'eau douce (cet anatidé dispose de lamelles pour filtrer l'eau et ingérer les invertébrés d'eau douce) et emblématique du Marais breton.

Afin de préciser cette problématique, j'ai été recrutée en septembre 2018 pour un CDD de 11 mois durant lequel j'ai continué d'étudier les invertébrés d'eau douce en Marais breton et en Marais poitevin. Conséquemment aux résultats, j'ai construit mon projet de thèse et rencontré des équipes de recherche prêtes à nous accompagner. Nous avons ainsi échangé avec Christine Dupuy et Pierrick Bocher de l'Université de La Rochelle du laboratoire Littoral ENvironnement et Sociétés (LIENSs - UMR 7266) qui nous ont suivi dans notre projet en acceptant de m'encadrer, aux côtés de Sébastien Farau, durant les trois années de ma thèse.

Ensemble, nous avons affiné le projet et fixé un grand objectif de recherche : « ***Comprendre la relation entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet Spatula clypeata en halte prénuptiale dans deux zones humides de Vendée, le Marais breton et le Marais poitevin*** ».

Nous avons ensuite décliné ce grand objectif en trois sous-objectifs : **(1) Etudier, de façon saisonnière, l'abondance et la diversité des invertébrés d'eau douce mais également les facteurs environnementaux qui influent sur la présence de ces espèces** ; (2) Etudier les relations proies prédateurs entre le Canard souchet et les invertébrés d'eau douce en période de reproduction. Cependant, notre posture a dû évoluer au cours de la thèse. Les captures de Canard souchet étaient initialement prévues de mars à juin 2020 et 2021 afin de couvrir la période de migration prénuptiale et de reproduction. En 2020, elles n'ont pu avoir lieu que durant les premiers jours de mars en raison du confinement lié à la crise sanitaire de la COVID-19. En 2020, nous n'avons ainsi pu équiper que 10 individus en migration et aucun individu en reproduction. De plus, les prises de sang par capillarité n'ont pas pu être réalisées cette même année. En 2021, les captures en migration prénuptiale se sont bien déroulées mais le manque de recul sur les captures en période de reproduction nous a conduit à équiper uniquement 5 individus. Nous avons donc dû réorienter notre sujet d'étude sur la période de migration prénuptiale exclusivement. Ainsi, le second objectif est donc : **(2) d'étudier, en halte prénuptiale, les caractéristiques environnementales et nutritives des habitats utilisés par le Canard souchet ainsi que sa niche isotopique**. Enfin, nous avons défini un troisième et dernier objectif qui correspond à des perspectives de gestions de l'habitat : **(3) Définir des**

mesures de gestion de l'habitat en faveur de l'ensemble des cortèges d'espèces étudiées.

Les nouvelles connaissances acquises sur l'habitat du Canard souchet et des invertébrés d'eau douce viennent compléter les connaissances générales déjà acquises par la FDC85 sur les habitats favorables pour divers groupes d'espèces tel que les oiseaux d'eau, les odonates ou encore les amphibiens. Ainsi, à partir de l'ensemble des connaissances acquises par la FDC85 en faveur des différents cortèges animaliers associés aux zones humides, l'objectif est de proposer, aux acteurs du territoire (propriétaires et exploitants agricoles), des mesures de gestion adaptées à l'ensemble de ces cortèges. Si sur certains sites, des mesures de gestion en faveur majoritairement d'une espèce doivent être mises en place, des recommandations de gestion plus précises pourront être apportées.

Ce travail de thèse s'intéresse ainsi à la « *Relation entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet Spatula clypeata en halte pré-nuptiale dans deux zones humides de Vendée (France)* ». L'ensemble des illustrations et des photographies présenté dans ce document a été réalisé par mes soins.

Bonne lecture !

Table des matières

Remerciements	1
Préambule	7
Table des matières	11
Index des figures (hors articles)	14
Index des tableaux (hors articles)	16
<hr/>	
Chapitre n°1. Etat de l'art	17
<hr/>	
1. Les zones humides 18	
1.1. Les zones humides mondiales et nationales : état des lieux.....	18
1.2. Le Marais breton et le Marais poitevin.....	20
2. Les invertébrés d'eau douce, taxons essentiels des écosystèmes aquatiques	25
2.1. Définition	25
2.2. Stratégies du cycle de vie	26
2.3. Relation avec les variables environnementales	30
2.4. Ressource alimentaire de nombreuses espèces	33
3. Les anatidés migrateurs	34
3.1. Cycle annuel.....	34
3.2. Stratégies d'alimentation	40
3.3. Régime alimentaire	42
4. Etude de cas : le Canard souchet.....	45
4.1. Distribution	45
4.2. Migration pré-nuptiale	47
4.3. Période de reproduction.....	47
4.4. Régime alimentaire	50
5. Structure et objectifs du manuscrit de thèse	53

Chapitre n°2. Matériel et méthodes	57
1.La zone d'étude.....	58
1.1. Les plans d'eau du suivi annuel des invertébrés d'eau douce	58
1.2. Les sites utilisés par les Canard souchet en haltes prénuptiales	59
Fiche technique n°1. Maintien d'un réseau de propriétaires.....	67
2.Les paramètres environnementaux	68
3.Méthodes d'échantillonnage des invertébrés d'eau douce (suivi annuel)	71
3.1. Période d'étude	71
3.2. Acquisition des données sur le terrain	71
3.3. Identification des invertébrés au laboratoire.....	72
Fiche technique n°2. L'organisation des phases de terrain pour le suivi annuel des invertébrés.....	74
4.Méthodes de capture et de suivi des Canard souchet.....	75
4.1. Les Canard souchet en halte migratoire	75
4.2. Les Canard souchet en période de reproduction	80
Fiche technique n°3. L'organisation des captures de Canard souchet.....	84
Chapitre n°3. Les invertébrés d'eau douce des zones humides.....	85
1.Caractéristiques morphologiques et nutritives des invertébrés d'eau douce	86
* Morphological, calorific and nutritive characteristics of 656 freshwater invertebrates taxa.....	89
2.Structure et dynamique des communautés d'invertébrés d'eau douce	109
* Variability of the characteristics of attractive freshwater wetlands for waterbirds in Vendée, France: A spatiotemporal assessment of the relationship between freshwater invertebrates and environmental characteristics.....	112
3.Synthèse du chapitre n°3.....	142
Chapitre n°4. Les habitats utilisés par les Canard souchet en haltes prénuptiales	143
1.Les habitats de haltes prénuptiales.....	144
* Home range sizes and nycthemeral habitat uses by the Northern shoveler <i>Spatula clypeata</i> on prenuptial stopovers in Vendée marshes, western France	146
2.Synthèse du chapitre n°4.....	174

Chapitre n°5. Relations trophiques entre le Canard souchet et les invertébrés d'eau douce.....	175
1.Niche isotopique du Canard souchet en halte pré-nuptiale.....	176
* Isotopic niches of the Northern shoveler <i>Spatula clypeata</i> in spring migratory stopover sites in the Marais Breton, France	179
2.Dynamique annuelle des taxons préférentiels du Canard souchet.....	197
3.Synthèse du chapitre n°5.....	200
Chapitre n°6. La migration du Canard souchet.....	201
Chapitre n°7. Discussion générale	211
1.La ressource alimentaire et les habitats disponibles dans le Marais breton et le Marais poitevin.....	214
2.Le Canard souchet en halte pré-nuptiale dans le Marais breton et le Marais poitevin	219
2.1. L'utilisation de l'espace par le Canard souchet en halte pré-nuptiale...	219
2.2. Les habitats exploités par les Canard souchet.....	222
3.L'alimentation du Canard souchet au printemps	230
4.L'impact du changement climatique.....	234
Chapitre n°8. Perspectives.....	237
Bibliographie (hors articles).....	244
Annexes	268
Annexe n°1. Liste des communications orales et écrites	268
Annexe n°2. Fiche de renseignements	288
Annexe n°3. Cahier de suivi	289
Annexe n°4. Exemple d'informations envoyées aux propriétaires.....	296
Annexe n°5. Charte de mécénat pour les suivis télémétriques	303

Index des figures (hors articles)

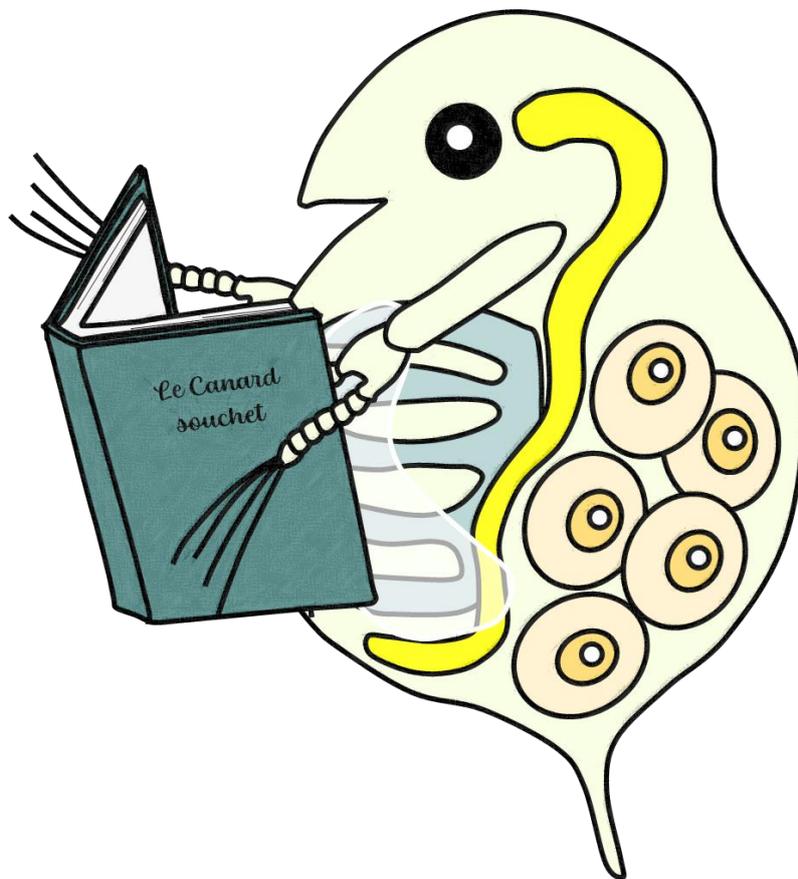
Figure 1. Localisation des deux zones humides vendéennes étudiées : le Marais breton et le Marais poitevin.....	24
Figure 2. Invertébrés d'eau douce présents en zones humides et classe de taille associée	26
Figure 3. Cycle annuel théorique des anatidés migrateurs.....	34
Figure 4. Stratégies migratoires en période de migration prénuptial : « income breeders » vs « capital breeders ».....	38
Figure 5. Interactions entre les variables de l'habitat définies comme affectant majoritairement l'utilisation d'une zone humide par l'avifaune aquatique.....	40
Figure 6. Schéma des méthodes d'alimentation des anatidés de surface (① à ⑤) et plongeurs (⑥) qui consomment des invertébrés dans les zones humides.....	42
Figure 7. Cycle annuel et exigences alimentaires des anatidés omnivores.....	44
Figure 8. Cycle biologique annuel du Canard souchet <i>Spatula clypeata</i> mâle et femelle	49
Figure 9. Morphologie du bec du Canard souchet.....	52
Figure 10. Régime alimentaire annuel du Canard souchet à partir des données issues de la littérature.....	52
Figure 11. Localisation des sites étudiés au sein des deux zones humides du littoral Atlantique, situées en Vendée, le Marais breton (au nord du département) et le Marais poitevin (au sud du département).....	60
Figure 12. Exemple de suivi photographique. Site MB01 situé dans le Marais breton.....	61
Figure 13. Exemple de suivi photographique. Site MB06 situé dans le Marais breton.....	62
Figure 14. Exemple de suivi photographique. Site MB09 situé dans le Marais breton.....	63
Figure 15. Exemple de suivi photographique. Site MB12 situé dans le Marais breton.....	64
Figure 16. Exemple de suivi photographique. Site MP03 situé dans le Marais poitevin.....	65
Figure 17. Exemple de suivi photographique. Site MP04 situé dans le Marais poitevin.....	66
Figure 18. Méthodes d'échantillonnage des invertébrés d'eau douce de la colonne d'eau ① et du sédiment (② à ⑥).....	73
Figure 19. Chiffres clés du suivi des invertébrés d'eau douce.....	74
Figure 20. Système de capture des Canard souchet en migration prénuptiale	77
Figure 21. Schéma explicatif de la fixation de la balise GPS-GSM sur le dos d'un Canard souchet.....	77

Figure 22. Système de capture des femelles de Canard souchet sur nid.	81
Figure 23. Photo provenant du système de surveillance (caméra NATURACAM – STDX2) disposé à proximité des cages de capture en période de reproduction.....	82
Figure 24. Dynamique annuelle (a, c, e) dans les deux zones humides étudiées des taxons préférentiels du Canard souchet	199
Figure 25. Trajets migratoires de l'ensemble des individus (n = 26) équipés de balises GPS-GSM au printemps 2020 et 2021.....	206
Figure 26. Trajets migratoires de deux individus équipés de balises GPS-GSM en Marais breton, le 05 mars 2021.	207
Figure 27. Trajet migratoire d'une femelle adulte équipée d'une balise GPS-GSM en Marais breton, le 12 mars 2020.	208
Figure 28. Trajet migratoire d'une femelle juvénile capturée sur son nid et équipée d'une balise GPS-GSM en Marais breton, le 08 juin 2021.	209
Figure 29. Trajets migratoires de deux individus équipés de balises GPS-GSM en Marais poitevin, le 11 mars 2020.	210
Figure 30. Schéma de synthèse des principaux résultats : Cycle annuel du Canard souchet et disponibilité des invertébrés d'eau douce dans le Marais breton et le Marais poitevin.....	218
Figure 31. Schéma de synthèse des principaux résultats : Habitats disponibles et leurs utilisations par le Canard souchet en halte pré-nuptiale dans le Marais breton et le Marais poitevin.....	229

Index des tableaux (hors articles)

Tableau 1. Liste récapitulative et importance relative des services écosystémiques des marais et marécages (zones humides intérieures) (Convention de Ramsar sur les zones humides 2018) ainsi que quelques exemples de services écosystémiques fournis par les Anatidae (Green et Elmberg 2014).....	24
Tableau 2. Paramètres environnementaux (paramètres abiotiques et biotiques) mesurés sur chaque site d'échantillonnage.	69
Tableau 3. Intervalle de temps programmé entre deux points GPS.....	76
Tableau 4. Bilan des nids trouvés de Canard souchet, des tests de captures et de la prédation observée durant l'année 2021.....	82
Tableau 5. Données techniques des Canard souchet capturés et équipés de balises GPS-GSM en migration pré-nuptiale et reproduction.	83
Tableau 6. Synthèse des paramètres environnementaux et des densités et diversités d'invertébrés mesurées sur les quatre types d'habitats définis lors du suivi annuel des invertébrés d'eau douce.....	227
Tableau 7. Capacité d'accueil, pour les Canard souchet, des plans d'eau à vocation cynégétique du Marais breton et du Marais poitevin en période de halte pré-nuptiale.	233

Chapitre n°1. Etat de l'art



1. LES ZONES HUMIDES

1.1. Les zones humides mondiales et nationales : état des lieux

Espace de transition des milieux terrestres et aquatiques, les zones humides sont définies par l'article L.211-1 du Code de l'environnement comme des « *terrains exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre, de façon permanente ou temporaire ; la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année* ». Le Conseil d'Etat a précisé dans un arrêté (CE, 22 février 2017, n° 386325) « *qu'une zone humide ne peut être caractérisée, lorsque de la végétation y existe, que par la présence simultanée de sols habituellement inondés ou gorgés d'eau et, pendant au moins une partie de l'année, de plantes hygrophiles* ».

D'après le système de classification Ramsar, à l'échelle de la planète, il existe 42 types de zones humides. Les zones humides intérieures et côtières présentent une superficie mondiale de plus de 12,1 millions de km² soit une aire supérieure à celle du Canada (Convention de Ramsar sur les zones humides 2018). A l'échelle mondiale, 54 % des zones humides sont permanentes et 46 % sont saisonnières, 92,8 % sont des systèmes intérieurs et 7,2 % des systèmes marins et côtiers. L'Europe abrite 12,5 % de la superficie mondiale des zones humides (Davidson *et al.* 2018). La France compte de nombreuses zones humides de grand intérêt sur une surface de plus de 3 millions d'hectares, dont 1 500 000 ha de zones littorales et d'estuaires et, 1 695 000 ha de zones continentales (Degré 2006).

Bien que les zones humides constituent 4,6 % du territoire métropolitain Français (Derex 2006) et seulement moins de 1 % de la superficie mondiale, elles sont indispensables en raison des divers services écosystémiques qu'elles fournissent (*i.e.* biogéochimiques, hydrologiques, captation et séquestration du carbone, flux d'énergie et productivité primaire, etc.) (**tableau 1**) leurs conférant des valeurs biologiques, hydrologiques et économiques importantes (Watson *et al.* 1990 ; Degré 2006). Elles sont des réservoirs de biodiversité remarquable, où le cycle global de l'eau permet l'accomplissement du cycle de vie pour de nombreuses espèces telles que les amphibiens, l'avifaune, les plantes aquatiques (Denny 1994 ; Briers et Biggs 2003). Elles

possèdent la plus forte productivité primaire naturelle de la planète et une grande richesse biologique (Whittaker et Likens 1973 ; Gibbs 1993). Les zones humides jouent ainsi un rôle crucial dans les processus hydrologiques. Elles retiennent, libèrent et échangent de l'eau, et peuvent améliorer de manière significative la qualité de l'eau (Whigham *et al.* 1988), notamment en éliminant les nutriments provenant des rejets agricoles et urbains. Les sols des zones humides sont le siège de processus biogéochimiques remarquables. Ils stockent, transforment et exportent les nutriments et autres composés. De plus, à l'échelle de la planète, les zones humides et plus particulièrement les tourbières, stockent l'essentiel des réserves de carbone du sol grâce à un équilibre entre la production primaire et la respiration ou la décomposition de la matière organique (Joosten *et al.* 2016). Bien que les zones humides soient devenues un pôle majeur du stockage du carbone à l'échelle globale (Mitra *et al.* 2005), les écosystèmes marins, dits du *carbone bleu*, sont les principaux puits de carbone au sein des écosystèmes aquatiques (Robert et Saugier 2003 ; Commissariat général au développement durable 2019). Cependant, en raison du changement global, les modifications des températures et des précipitations pourraient faire évoluer cet équilibre et transformer les zones humides en sources de carbone. Le stockage du carbone en zones humides pourrait être neutralisé par l'émission, dans l'atmosphère, de méthane produit par des microorganismes méthanogènes. Les zones humides produiraient ainsi 20 à 25 % des émissions mondiales de méthane (Moomaw *et al.* 2018). Ces espaces constituent également un patrimoine social et culturel qui influencent l'identité régionale (Degré 2006). Elles jouent un rôle économique en offrant des activités de loisir, en favorisant le tourisme ou encore en fournissant une grande diversité de produits alimentaires tel que le poisson.

Cependant, les zones humides sont aujourd'hui fragilisées et dégradées, notamment par les activités anthropiques (Crofts et Jefferson 1999 ; Gallet *et al.* 2017), ainsi que par l'abandon des terres, l'augmentation des polluants et la modification des régimes pluviométriques due au changement climatique (Manneville *et al.* 2006). A la fin des années 1900, la régression d'environ la moitié des zones humides françaises et mondiales (Taft et Haig 2003 ; Gardner *et al.* 2015) a entraîné de multiples déséquilibres dans les processus et fonctionnement des zones humides (Derex 2006). La communauté scientifique internationale s'est alors mobilisée afin d'acquérir de nouvelles connaissances sur ces territoires dans l'optique d'y établir une gestion et une conservation efficaces. C'est plus précisément dans les années 1960 que les scientifiques nord-américains ont commencé l'étude de la fonctionnalité de ces milieux naturels, suivis dans

les années 1980 des scientifiques européens (Bernard 1994 ; Bazin et Mermet 1999). Les scientifiques et les naturalistes ont ainsi démontré que les aménagements territoriaux, industriels ou agricoles pouvaient menacer ces espaces. Des règlements nationaux et européens ont alors été établis en conséquent. La gestion des zones humides a ainsi été prise en compte dans les politiques publiques (Plan National d'Action en faveur des milieux humides, Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux, Natura 2000, Life-Tourbières, etc.) (Cizel 2017). Ces démarches s'appuient sur des obligations légales (Loi sur l'eau, Directive Cadre sur l'Eau de la Communauté Européenne, Directive Habitat, etc.) (Anras *et al.* 2004). Depuis le début du XXI^{ème} siècle, les zones humides suscitent un fort intérêt de la part des scientifiques (Derex 2001).

De nombreuses espèces dépendantes des zones humides sont aujourd'hui en déclin ou menacées d'extinction. Selon la liste rouge de l'IUCN (International Union for Conservation of Nature), 25 % des espèces dépendantes des zones humides sont menacées d'extinction et 6 % des espèces dépendantes des zones humides intérieures sont classées « en danger critique ». L'IUCN a évalué, en fonction de la région du monde, la proportion de taxons inféodés aux zones humides menacées. Les résultats en Europe montrent que 36 % sont concernés et, plus précisément, 40 % des lycopodes et fougères, 8 % des plantes vasculaires d'eau douce, 59 % des mollusques non marins, 67 % des écrevisses, 41 % des crevettes d'eau douce, 16 % des libellules, 40 % des poissons d'eau douce, 23 % des amphibiens et 15 % des oiseaux d'eau (Convention de Ramsar sur les zones humides 2018).

1.2. Le Marais breton et le Marais poitevin

Situé sur la côte atlantique, le département de la Vendée englobe plusieurs zones humides dont une partie du Marais breton situé au nord du département et une partie du Marais poitevin au sud (**figure 1**).

Le Marais breton est une zone humide d'une superficie d'approximativement 32 000 ha (Verger 2005), située au nord-ouest de la Vendée et, pour une petite partie, à l'extrême sud-ouest de la Loire-Atlantique. Initialement, il était intégré à la Baie de Bretagne mais, durant la préhistoire, la sédimentation fluviale provenant de la Charente et de la Loire a créé une zone de

dépôt, fermant petit à petit la baie (Barbier 2009). Aujourd'hui, cette zone humide possède un vaste réseau hydraulique composé essentiellement de plans d'eau et de prairies naturelles humides à caractère inondable protégés par des dunes et des digues (Le Floch et Candau 2001) et entrecoupés d'un réseau dense de canaux¹, de fossés² et d'étiers³ principalement d'eau douce (Trolliet *et al.* 2016a). Avec 80 exploitations agricoles, principalement d'élevage, le Marais breton est confronté à la déprise agricole pouvant entraîner un enrichissement et une modification du paysage humide qui a fait sa renommée. Cependant, le Marais breton est l'un des principaux sites français pour la reproduction des limicoles en termes d'abondance et de diversité et est devenu remarquable pour la reproduction des anatidés (Trolliet *et al.* 2016a ; b). A titre d'exemple, en 2015, il a été estimé la présence d'environ 1 600 couples reproducteurs de Canard souchet *Spatula clypeata*, 95 à 105 couples de Barge à queue noire *Limosa limosa limosa*, soit 60 à 80 % des effectifs nicheurs à l'échelle nationale pour ces deux espèces, et 2 500 couples de Vanneau huppé *Vanellus vanellus*, soit 14 à 20 % de l'effectif national (Trolliet *et al.* 2016a ; b). Cette zone humide semble être un site d'accueil favorable pour les oiseaux d'eau en période de reproduction en raison de sa surface et de sa qualité en milieux humides. D'autres facteurs exercent une influence sur la présence des oiseaux d'eau en Marais breton, mais également en Marais poitevin, tel que la ressource alimentaire. A ce jour et à notre connaissance, aucune étude quantifiant la ressource alimentaire, et plus particulièrement les invertébrés d'eau douce, n'a été réalisée dans ces deux marais.

Le Marais poitevin constitue la plus vaste zone humide des « Marais de l'Ouest » avec une surface d'environ 120 000 ha (Loucougaray 2003). Il est situé sur le littoral Atlantique des départements de la Vendée et de la Charente-Maritime et s'étend jusque dans les Deux-Sèvres. De manière similaire au Marais breton, il faisait partie du Golfe des Pictons avant d'être comblé naturellement par des apports marins (Loucougaray 2003). A l'inverse du Marais breton, le Marais poitevin est détérioré par l'intensification de l'agriculture, la conversion des surfaces prairiales en terres agricoles arables et par une gestion de l'eau orientée vers le drainage (Loucougaray 2003).

¹ **Canal** : « Cours d'eau artificiel reliant des plans d'eau, utilisé pour la navigation, l'irrigation, la production d'énergie ou d'autres applications. » (Triplet 2022).

² **Fossé** : « Ouvrage artificiel (canal) destiné à drainer l'eau d'une zone, à recueillir les eaux d'écoulement ou à réguler le niveau de la nappe superficielle. » (Triplet 2022).

³ **Étier** : « Petit canal par lequel un marais salant communique avec la mer » (Triplet 2022).

Ces nouvelles pratiques (agricoles et touristiques) ont ainsi modifié le paysage humide et la richesse écologique associée à ces deux territoires (Duncan *et al.* 1999). Malgré ces menaces, les marais vendéens figurent comme zones humides d'importance internationale au regard de la diversité d'habitats et d'espèces (floristiques et faunistiques), démontrant notamment leur grand intérêt ornithologique (Duncan *et al.* 1999 ; Trollet *et al.* 2016a ; b). Ces deux territoires ont été classés comme Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) puis ont été définis comme site d'intérêt communautaire et zone Natura 2000 (Marais breton: FR5212009; Marais poitevin : FR5200659). En février 2017, le Marais breton a été désigné comme une zone d'intérêt international au titre de la convention Ramsar (Ramsar 2283).

Ces deux zones humides sont constituées de quelques espaces naturels protégés, gérés par des collectivités, institutions ou associations mais, la majorité du foncier appartient à des propriétaires privés, souvent gestionnaires de leurs espaces. Ils peuvent être agriculteurs (*e.g.* éleveurs), simples particuliers ou encore chasseurs. La prise en considération de ces espaces naturels non protégés semble primordiale pour concourir à l'objectif de préservation de l'environnement et de la biodiversité à l'échelle d'une entité humide (connectivité, résilience, etc.). Bien que ces espaces soient aujourd'hui considérés comme naturels, de nombreux plans d'eau ont une origine artificielle. En effet, ils ont principalement été créés par des particuliers entre les années 1980 et 1995. Les baisses et les plans d'eau de ces deux zones humides sont, en partie, utilisés pour la chasse du 21 août au 31 janvier.

Tout au long de l'année, les propriétaires gèrent leurs parcelles (prairies et plans d'eau) via diverses opérations (*e.g.* fauche, pâturage, coupe de *Juncus sp.* / *Eleocharis sp.*, entretien des roselières, etc.). La gestion des niveaux d'eau dépend de la pluviométrie, du propriétaire et des autorités locales (autorisation/restriction en fonction de la ressource en eau). De plus, des travaux d'aménagement sont souvent effectués par ces propriétaires privés tels que la création d'îlots ou encore la création de roselières (inondation naturelle et développement des phragmitaies par absence d'entretien). Des travaux hydrauliques sont également réalisés tel que : le reprofilage des berges des plans d'eau en pente douce afin d'accroître les surfaces de

sédiments accessibles aux oiseaux d'eau nicheurs et migrateurs ; le curage⁴ ou l'étrépage⁵ du plan d'eau ou des fossés de la parcelle lorsque ces entités sont menacées d'envasement ou de comblement suite à une accumulation de sédiment et de matière organique en décomposition ; la création d'ouvrages hydrauliques (*e.g.* buses, batardeaux, trop-plein) afin de conserver ou évacuer l'eau. Les propriétaires œuvrent également au maintien de l'ouverture paysagère (*e.g.* fauche, débroussaillage, dessouchage, etc.) et à la gestion des espèces exotiques envahissantes (*e.g.* *Baccharis halimifolia*, Jussie rampante *Ludwigia peploides*, Jussie à grandes fleurs *Ludwigia grandiflora*, etc.). Le fait de gérer ces milieux anthropisés, à travers certains modes de gestion ou par la création d'aménagements, permet d'augmenter la connectivité des habitats, d'assurer une continuité écologique et par conséquent, permet d'augmenter la diversité faunistique et floristique des sites. Ainsi, bien que ces sites soient utilisés une partie de l'année à des fins cynégétiques, impactant quasi-exclusivement certaines espèces d'anatidés et de limicoles, les propriétaires contribuent tout au long de l'année à la préservation et à l'entretien du Marais breton et du Marais poitevin, et par conséquent à une valorisation de la biodiversité (avifaune protégée, amphibiens, odonates, flore, etc.). De plus, les zones humides mondiales ne sont pas simplement des « réservoirs de biodiversité », elles rendent également de nombreux services écosystémiques. En fonction du type de zone humide, les services rendus sont plus ou moins importants. Sur la base d'avis d'experts et de l'Evaluation des écosystèmes pour le Millénaire de 2005, la Convention de Ramsar sur les zones humides (2018) a quantifié les services écosystémiques des différents types d'écosystèmes de zones humides montrant l'importance des zones humides intérieures et plus particulièrement des marais (**tableau 1**). Les services écosystémiques des zones humides ont ainsi été bien étudiés mais le rôle des oiseaux d'eau au sein de ces écosystèmes aquatiques a souvent été négligé (Green et Elmberg 2014). Cependant, les oiseaux d'eau, et notamment les Anatidae, rendent de nombreux services écosystémiques à la société humaine (**tableau 1**). Ainsi, les propriétaires de plans d'eau contribuent à valoriser ces bénéfices écosystémiques rendus par les zones humides et les oiseaux d'eau en préservant leurs parcelles.

⁴ **Curage** : « Opérations dont l'objectif est d'enlever les sédiments qui s'accumulent : dans le lit des cours d'eau ; dans les zones où le courant se ralentit brutalement ; lorsque la charge solide excède, occasionnellement, ce que la capacité de transport permet d'évacuer notamment aux embouchures des fleuves ; dans les réseaux de collecte des eaux usées ; dans les bassins naturels sans filtration. » (Triplet 2022).

⁵ **Etrépage** : « Technique de restauration écologique des milieux. Elle consiste à enlever mécaniquement les couches supérieures d'un sol pour le rajeunir. » (Triplet 2022).

Tableau 1. Liste récapitulative et importance relative des services écosystémiques des marais et marécages (zones humides intérieures) (Convention de Ramsar sur les zones humides 2018) ainsi que quelques exemples de services écosystémiques fournis par les Anatidae (Green et Elmberg 2014). Les différentes catégories se réfèrent à la classification standard telle que décrite dans l'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (Millennium Ecosystem Assessment (MEA) 2005). Les codes couleurs désignent l'importance relative (● = inconnue ; ● = faible ; ● = moyenne ; ● = élevée).

Catégorie	Services écosystémiques rendus par les marais et marécages	Services écosystémiques rendus par les Anatidae
<i>Services d'approvisionnement</i>	Aliments	● Aliments ●
	Eau douce	● Plumes pour les vêtements et les ornements ●
	Fibres et combustibles	●
	Produits biochimiques	●
	Ressources génétiques	●
<i>Services de régulation</i>	Climat	● Lutte contre les parasites ●
	Régimes hydrologiques	● Surveillance des maladies ●
	Lutte contre la pollution	●
	Protection contre l'érosion	●
	Réduction des risques naturels	●
<i>Services culturels</i>	Spirituels et d'inspiration	● Chasse récréative ●
	Esthétiques	● Observation des oiseaux ●
	Pédagogiques	● Ecotourisme ●
<i>Services d'appui</i>	Biodiversité	● Dispersion des propagules animales et végétales ●
	Formation des sols	● Stimuler la décomposition ●
	Cycles des nutriments	● Diversité végétale et animale ●
	Pollinisation	● Bioindicateurs des plantes, des animaux et des contaminants ●

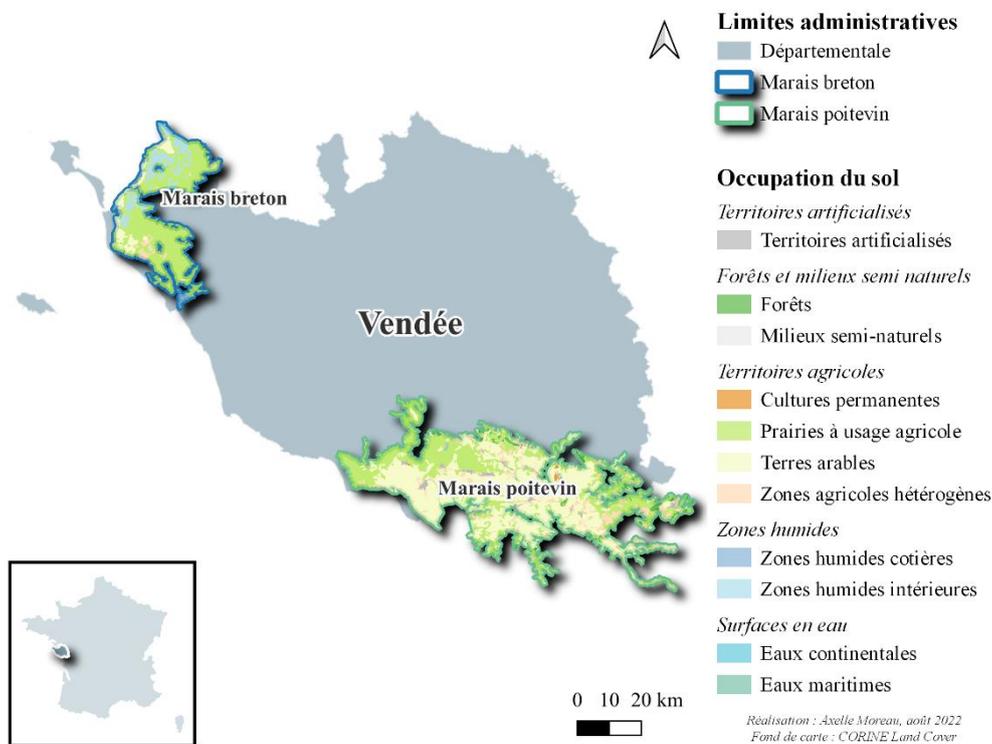


Figure 1. Localisation des deux zones humides vendéennes étudiées : le Marais breton et le Marais poitevin.

2. LES INVERTEBRES D'EAU DOUCE, TAXONS ESSENTIELS DES ECOSYSTEMES AQUATIQUES

2.1. Définition

Les invertébrés d'eau douce métazoaires (désignés « invertébrés d'eau douce » par la suite) sont un groupe phylogénétiquement et biologiquement disparate. Le terme « invertébré d'eau douce » regroupe le plancton (organismes vivant dans la colonne d'eau et incapables de nager contre un courant), le necton (organismes capables de nager activement et librement sans dériver avec les courants), le neuston (organismes vivants à l'interface eau/air) ainsi que le benthos (organismes associés aux sédiments) (Grant 2002). Ils se retrouvent dans presque toutes les eaux douces ; seules les eaux les plus polluées et les eaux souterraines profondes connaissent des abondances moindres. Les densités d'invertébrés sont de l'ordre de 10^6 individus/m² dans le sédiment et de 10^5 à 10^6 individus/m³ dans la colonne d'eau (Strayer 2006). Bien qu'environ 90 000 espèces aient été officiellement décrites, représentant 17 phylums et 570 familles, beaucoup d'espèces d'invertébrés d'eau douce restent à découvrir. Les groupes les plus représentés sont les larves d'insectes (en particulier l'ordre des Diptera), les crustacés, les mollusques et les acariens (Strayer 2006).

Dans les zones humides, les invertébrés d'eau douce de plusieurs phylums se développent (**figure 2**), incluant les Turbellaria (vers plats), Rotifera (rotifères), Nematoda (vers ronds), Annelida (vers segmentés et sangsues), Mollusca (escargots et bivalves) et les Arthropoda (crustacés, acariens, insectes). Par convention, les invertébrés ont été regroupés selon leur taille : les microinvertébrés mesurent moins de 1 mm de long (rotifères, nématodes, petits crustacés, etc.) et les macroinvertébrés plus de 1 mm de long (grands vers plats, annélides, mollusques, grands crustacés, acariens, insectes, etc.). Cependant, ce regroupement n'a pas de valeur scientifique. Cette métrique reflète simplement la façon dont les organismes sont échantillonnés et plus spécifiquement la taille de la maille du filet ou du tamis. Les microinvertébrés des zones humides ont été moins étudiés que les macroinvertébrés. Les compositions des microinvertébrés dans la colonne d'eau et le sédiment sont très différentes. Dans la colonne d'eau, les rotifères planctoniques et les microcrustacés dominent en termes de

biomasse et de richesse en espèces. Dans le substrat, les nématodes sont les microinvertébrés dominants.



Figure 2. Invertébrés d'eau douce présents en zones humides et classe de taille associée (Nudds et Bowlby 1984 ; Moreau *et al.* 2021). (1) Cladocera (0,1 à 2,5 mm), (2) Ostracoda (0,1 à 2,5 mm), (3) Gammaridae (2,6 à 7,5 mm), (4) Hydracarina (0,1 à 2,5 mm), (5) Oligochaeta (41 à 60 mm), (6) Ceratopogonidae (larve - 7,6 à 12,5 mm), (7) Physidae (7,6 à 12,5 mm), (8) Asellidae (7,6 à 12,5 mm), (9) Pleidae (2,6 à 7,5 mm), (10) Copepoda (0,1 à 2,5 mm), (11) Corixidae (7,6 à 12,5 mm), (12) Ephemeroptera (larve - 7,6 à 12,5 mm), (13) Culicidae (nymph - 7,6 à 12,5 mm), (14) Lymnaeidae (7,6 à 12,5 mm), (15) Trichoptera (larve dans son fourreau - 7,6 à 12,5 mm). Photos d'après Axelle Moreau.

2.2. Stratégies du cycle de vie

2.2.1. Cycle de vie

Les invertébrés d'eau douce demeurent un groupe essentiel des zones humides. Cependant, les connaissances sur leur cycle de vie et leur écologie temporelle et spatiale sont limitées (Bouchard 2004). En effet, bien que les stratégies du cycle de vie aient été étudiées pour plusieurs taxons d'invertébrés d'eau douce, leur présence et abondance sont variables dans le temps et dans l'espace. Ainsi, d'une zone humide à l'autre, la dynamique des invertébrés d'eau douce fluctue. Comprendre cette dynamique à l'échelle locale revêt donc d'un enjeu primordial

afin de comprendre l'utilisation de l'habitat, aussi bien par les invertébrés d'eau douce que leurs prédateurs, mais également pour adapter les mesures de gestion des zones humides à l'échelle locale, *i.e.* dans cette étude, du Marais breton et du Marais poitevin.

Les invertébrés d'eau douce peuvent passer tout leur cycle vital en milieu aquatique ou uniquement à certains stades. Bien que le cycle de vie de la majorité des invertébrés soit inférieur à un an, il peut varier de quelques semaines à plusieurs décennies. Néanmoins, excepté pour les insectes, cette information est souvent peu décrite (Tachet *et al.* 2010). Les populations d'invertébrés d'eau douce sont plus abondantes au printemps et en été (de mars à juillet) qu'en hiver (Brooks 1967 ; DuBowoy 1988). En hiver, plusieurs espèces d'invertébrés d'eau douce hivernent sous forme d'œufs, de minuscules larves ou de nymphes. Les éclosions et émergences d'invertébrés ont essentiellement lieu à partir du printemps avec de grandes abondances comme pour les Chironomidae (Danell et Sjöberg 1977 ; Wartinbee 1979 ; Dykman et Hann 1996), rendant ces espèces disponibles pour les prédateurs aquatiques et aériens. Les espèces à courte durée de vie ont tendance à se reproduire une seule fois et à produire de nombreux jeunes, tandis que les espèces à longue durée de vie se reproduisent plusieurs fois au cours de leur vie. Selon l'espèce et les conditions environnementales, une espèce d'invertébré peut produire une, deux ou plusieurs générations par an mais, parfois, une seule génération peut nécessiter plusieurs années pour être produite. En fonction des espèces, les invertébrés peuvent se reproduire de manière sexuée, asexuée (bourgeonnement, scissiparité, paratomie, etc.) ou par parthénogénèse.

2.2.2. *Stratégies alimentaires*

Les réseaux trophiques aquatiques sont basés sur des sources de production primaire autochtones (internes ; *e.g.* les algues et les macrophytes aquatiques) et allochtones (externes ; *e.g.* la matière organique provenant de plantes terrestres vivantes ou décomposées). Les invertébrés d'eau douce se nourrissent de ces sources primaires. En effet, la majorité des études sur le réseau trophique dans les zones humides indiquent que les algues, constituent la principale source de nourriture des invertébrés d'eau douce (Batzer et Boix 2016). Cependant, les cyanobactéries, de nombreuses plantes aquatiques et les macroalgues filamenteuses sont parfois toxiques ou physiquement difficiles à consommer et/ou digérer pour les invertébrés d'eau douce. Enfin, les invertébrés d'eau douce s'alimentent également d'autres invertébrés (Bouchard 2004).

Il existe quatre types d'alimentation chez les invertébrés d'eau douce (Tachet *et al.* 2010) : (1) les prédateurs carnivores (*e.g.* Oligochaeta, Odonata, Hemiptera, Trichoptera) s'alimentent d'autres invertébrés tel que le zooplancton (*e.g.* Cladocera, Copepoda), (2) les détritivores (*e.g.* Oligochaeta, Ephemeroptera, Trichoptera, Chironomidae) se nourrissent de détritus, de cadavres et de matières organiques dissoutes, (4) les herbivores (*e.g.* Ephemeroptera, Coleoptera, Gastropoda) se nourrissent d'algues et de tissus végétaux, (5) les omnivores (*e.g.* Ephemeroptera, Coleoptera, Chironomidae) se nourrissent à la fois de végétaux et d'animaux.

Les régimes alimentaires des invertébrés peuvent être étudiés par le biais : (1) d'observations comportementales (« qui mange qui ? ») mais cette méthode est difficile à mettre en place chez la plupart des espèces, (2) d'analyses du contenu du tractus digestif ; or, cette méthode fournit des informations sur ce qui est ingéré plutôt qu'assimilé et se limite aux éléments consommés pendant environ 24 heures et, (3) d'analyses chimiques telles que celles des isotopes stables, des lipides et de l'ADN environnemental. Ces méthodes fournissent une image de l'alimentation à plus long terme mais sont moins précises quant aux espèces consommées.

2.2.3. *Stratégies respiratoires*

Les invertébrés d'eau douce, comme tous les êtres vivants hétérotrophes, ont besoin d'oxygène pour vivre. Des adaptations ont ainsi été développées pour l'acquérir mais, en raison de la diversité des invertébrés d'eau douce, les stratégies respiratoires sont variées. De nombreuses espèces dépendent uniquement de l'échange d'oxygène à travers la cuticule (Batzer et Boix 2016). Elles peuvent donc être mal adaptées à la vie dans des eaux faiblement oxygénées. Par conséquent, certains organismes ont de longs corps tubulaires qui présentent un rapport surface/volume élevé pour faciliter le transfert d'oxygène (*e.g.* Annelida présents dans le sédiment). Quelques taxons ont de l'hémoglobine, qui a une fonction respiratoire, dans leur hémolymphe (*e.g.* Chironomidae) (Resh *et al.* 2008). D'autres taxons peuvent utiliser la respiration anaérobie lorsque les réserves d'oxygène deviennent trop faibles (Mendelssohn *et al.* 2014). Enfin, de nombreux invertébrés d'eau douce ont une respiration aérienne. Par exemple, les larves de Dytiscidae ont des siphons terminaux pour accéder à l'oxygène contenu dans l'air. Les Corixidae et les Notonectidae adultes capturent des bulles d'air afin de respirer l'oxygène contenu dans ces bulles. Les gastéropodes tel que les Physidae, Planorbidae et

Lymnaeidae respirent grâce à des « poumons », ils migrent périodiquement vers la surface de l'eau et « aspirent » l'air dans des sacs pulmonaires qu'ils utilisent ensuite sous l'eau. La respiration aérienne est une stratégie largement utilisée par les invertébrés pour exploiter les eaux pauvres en oxygène des zones humides. Cependant, ce mode de respiration rend les espèces sûrement accessibles et visibles pour les potentiels prédateurs.

2.2.4. Stratégies de dispersion et de résistance

Certaines zones humides sont en eau de façon temporaire. Par conséquent, lorsque les eaux de l'écosystème s'évaporent, les espèces doivent, afin de survivre, se disperser dans un nouvel écosystème aquatique, entrer dans un stade de résistance (*e.g.* diapause), ou encore pondre des œufs (Batzner et Boix 2016). Cependant, certaines espèces vivant dans des habitats aquatiques majoritairement permanents ne se sont pas adaptées à la dispersion. Les invertébrés d'eau douce ont ainsi mis en place trois stratégies pour faire face à l'assèchement des zones humides (Wiggins *et al.* 1980) : (1) les organismes annuels peuvent tolérer la sécheresse mais ne se dispersent pas activement (*e.g.* Gastropoda, Annelida, Crustacea). Lorsque les zones humides s'assèchent, ces organismes peuvent s'enfouir dans des substrats humides pour entrer en diapause, mais ils produisent plus souvent des œufs ou des kystes résistants à la sécheresse (qui, si nécessaire, peuvent persister dans des substrats secs pendant des années) ; (2) les organismes estivaux hivernants peuvent tolérer la sécheresse. Ces espèces sont amphibiotiques avec un stade adulte aérien. En période estivale, les adultes émergent et colonisent par voie aérienne un nouvel habitat en pondant des œufs sur l'eau au printemps ou sur des substrats en voie d'assèchement en été (*e.g.* Libellulidae, Limnephilidae, Chironomidae). Lorsque leur habitat est asséché, ces organismes persistent à l'état d'œuf ou de larve ; (3) les organismes estivaux non-hivernants ne peuvent pas tolérer la sécheresse. Au printemps, les adultes colonisent par voie aérienne des zones humides inondées pour y pondre des œufs. Les immatures achèvent ensuite rapidement leur développement avant l'assèchement saisonnier, émergent et migrent vers d'autres plans d'eau pour passer l'hiver (*e.g.* Corixidae, Notonectidae, Dytiscidae, Baetidae, Hydrophilidae, Libellulidae).

2.3. Relation avec les variables environnementales

Plusieurs facteurs environnementaux influencent l'abondance et la diversité des communautés d'invertébrés d'eau douce tels que la longueur de l'hydropériode (Neckles *et al.* 1990), la chimie de l'eau (*e.g.* salinité, pH, oxygène dissous), la profondeur, la surface de la zone humide, les caractéristiques sédimentaires (Batzer et Wissinger 1996 ; Bolduc et Afton 2004 ; Bella *et al.* 2005), l'enrichissement en nutriments (Pettigrew *et al.* 1997), la richesse des espèces de macrophytes, les résidus chimiques issus de l'agriculture (Dieter *et al.* 1996) ou d'autres activités humaines, la gestion des terres par l'Homme (de Szalay et Resh 1996), ainsi que la présence des prédateurs telle que les poissons (Hanson et Riggs 1995). Comprendre comment les variables environnementales influencent la présence des communautés d'invertébrés d'eau douce au sein du Marais breton et du Marais poitevin est ainsi devenu un enjeu primordial pour adapter les mesures de gestion en faveur de ces taxons.

2.3.1. L'hydropériode

L'hydropériode correspond à la durée pendant laquelle l'eau superficielle et stagnante est présente dans une zone humide, quelle qu'en soit la source. Les invertébrés d'eau douce vivent principalement en association avec l'eau de surface des zones humides. Ainsi, l'hydropériode est un facteur particulièrement important qui contrôle les communautés d'invertébrés. En Marais breton et en Marais poitevin, trois aspects de l'hydropériode définis par Batzer *et al.* (1999) exercent une influence majeure : (1) la permanence de l'eau (permanente, semi-permanente, temporaire) a un contrôle primaire sur les invertébrés car si une zone humide s'assèche, les espèces des eaux permanentes sont éliminées (bien qu'elles puissent les recoloniser) tandis que celles qui ont des stratégies de résistance à la dessiccation peuvent persister ; (2) la prévisibilité du remplissage et de l'assec (imprévisible, saisonnier, au cours des cycles climatiques) est un aspect important pour les invertébrés. En effet, si le remplissage ou l'assèchement est imprévisible et bref (*e.g.* les milieux humides éphémères), seules les espèces très opportunistes qui peuvent exploiter et se développer rapidement dans un nouvel habitat pendant les brèves périodes d'inondation seront présentes. Cependant, si l'assec et le remplissage sont prévisibles, de nombreux taxons d'invertébrés peuvent adapter leur cycle de vie à cette hydropériode ; (3) la durée des phases humides et sèches sont également des facteurs

de contrôle. La durée de la période humide est importante car certaines espèces peuvent se développer rapidement et exploiter des habitats sur une très courte durée (*e.g.* les microcrustacés), tandis que d'autres ont besoin de plusieurs mois pour se développer (*e.g.* les Libellulidae). La durée de la phase sèche est également importante car si la période sèche est très longue (des mois ou des années), seules quelques espèces d'invertébrés peuvent être capables de persister.

2.3.2. La végétation

La végétation dominante des habitats d'une zone humide influence la présence des communautés d'invertébrés d'eau douce. La flore des zones humides est composée de cinq catégories principales contrôlées par l'hydrologie (Batzer et Boix 2016) : (1) les algues, y compris les cyanobactéries, s'établissent rapidement et peuvent persister dans toutes les conditions hydrologiques, elles se retrouvent dans la majorité des habitats, (2) les arbres ligneux et arbustes (*e.g.* *Salix* sp.) des zones humides boisées ont tendance à se trouver dans des habitats qui ne sont inondés qu'en hiver et au printemps, (3) les macrophytes annuels émergents (uniquement les végétaux supérieurs, *e.g.* *Polygonum* sp.) se développent dans les habitats saisonniers et les prairies humides à courte hydropériode (semaines à mois), (4) les macrophytes vivaces émergents (uniquement les végétaux supérieurs, *e.g.* *Carex* sp., *Phragmites* sp.), se développent dans les marais à hydropériode intermédiaire (mois à années), (5) les macrophytes submergés (uniquement les végétaux supérieurs, *e.g.* *Myriophyllum* sp., *Potamogeton* sp.) se développent dans les marais à longues hydropériodes (généralement plusieurs années). Les macrophytes aquatiques (végétaux supérieurs et algues filamenteuses), *i.e.* les hydrophytes⁶ et les ceintures d'hélophytes⁷, sont très présents en Marais breton et Marais poitevin. Cette végétation influence la richesse taxonomique et la densité de biomasse des communautés d'invertébrés d'eau douce (Cyr et Downing 1988 ; Wilcox et Meeker 1992 ; Streever *et al.* 1995 ; Zimmer *et al.* 2000). La végétation aquatique représente un habitat de prédilection pour les invertébrés qui l'utilisent comme une source d'alimentation directe, comme un abri contre les prédateurs ou encore comme un site de fixation (Batzer et Wissinger 1996 ; Haury et

⁶ **Hydrophyte** : « Plante qui se développe dans l'eau ou sur un substrat qui est périodiquement déficitaire en oxygène en raison de l'excès d'eau. » (Triplet 2022).

⁷ **Hélophyte** : « Plante semi-aquatique dont l'appareil végétatif et reproducteur est totalement aérien et dont les racines ou rhizomes se développent dans la vase ou dans une terre gorgée d'eau. » (Triplet 2022).

Baglinière 1996 ; Lamberti 1996). De plus, les ceintures d'hélophytes constituent un habitat pour les invertébrés affiliés à la végétation aquatique, durant la période où la végétation immergée et flottante est absente (Broyer et Curtet 2011, 2012).

2.3.3. La température

La variabilité de la température est importante dans les eaux peu profondes et non ombragées (Batzer et Boix 2016) tel que les eaux présentes dans les deux zones humides étudiées. Les invertébrés sont relativement tolérants aux températures élevées mais très peu d'espèces supportent des températures supérieures à 40 °C pendant de longues périodes. En effet, les températures élevées sont généralement létales pour les invertébrés d'eau douce, bien souvent en raison d'une réduction de la quantité d'oxygène dans l'eau disponible. Les faibles températures influencent le taux de croissance mais tuent rarement un invertébré aquatique. La température, lors de l'émergence des invertébrés d'eau douce, joue un rôle sur leur productivité. La tolérance aux fluctuations de température varie selon que l'espèce soit sténotherme (ne peuvent supporter que des variations de température de faible amplitude) ou eurytherme (capable de supporter des variations de température).

2.3.4. L'oxygène

L'oxygène dissous disponible peut affecter la distribution, la diversité et l'abondance des invertébrés d'eau douce (Batzer et Boix 2016). La teneur en oxygène varie considérablement entre les environnements naturels et pollués, en fonction de la température, de l'intensité de la décomposition de la matière organique par l'activité bactérienne et de l'intensité de la production primaire. En effet, les algues et les plantes produisent de l'oxygène pendant la journée par le processus de la photosynthèse mais en absorbent la nuit. Lorsque les niveaux de productions primaires sont faibles (conditions oligotrophes) ou modérés (conditions mésotrophes), les niveaux d'oxygène restent suffisamment élevés dans la colonne d'eau pour les invertébrés. Cependant, lorsque la production primaire est très élevée (conditions eutrophes), les niveaux d'oxygène nocturnes peuvent chuter à des niveaux létaux pour les organismes. Ce phénomène est aggravé par la mort des algues et la décomposition bactérienne qui s'ensuit (tendance vers l'eutrophisation). Les deux zones humides étudiées sont des milieux à forte variabilité en quantité d'oxygène dissous.

2.4. Ressource alimentaire de nombreuses espèces

Les invertébrés d'eau douce jouent plusieurs rôles importants dans le fonctionnement des écosystèmes d'eau douce. Ils ont une influence importante sur la production primaire par le broutage (contrôle top-down des invertébrés), sur la décomposition de la matière organique selon le régime alimentaire des invertébrés et ils peuvent affecter le cycle des nutriments (recyclage des nutriments dans un habitat ou déplacement des nutriments entre les habitats ou les écosystèmes) (Vanni 2002). De plus, comme les invertébrés d'eau douce sont fortement affectés par la température et les hydropériodes, ils peuvent être utilisés comme bioindicateurs de la qualité du milieu. Ils peuvent être des indicateurs particulièrement utiles des impacts des changements globaux et entre autre du changement climatique sur les zones humides (Ruhí *et al.* 2013). Enfin, les invertébrés d'eau douce ont un rôle de première importance en étant la ressource alimentaire de nombreux organismes, tels que les poissons, les amphibiens (Diehl 1992) et les vertébrés terrestres vivant dans les zones humides tel que les oiseaux d'eau (Bolduc et Afton 2004). Cependant, la part que représente chaque taxon d'invertébrés d'eau douce dans le régime alimentaire de leurs prédateurs n'est pas toujours bien connue et diffère en fonction de la période de l'année. Par exemple, la consommation d'invertébrés varie considérablement selon les espèces de canards de surface et la phase de leur cycle annuel (Danell et Sjöberg 1977 ; Eldridge 1990).

La prédation peut avoir une influence omniprésente sur les invertébrés des zones humides (contrôle top-down) (Batzer et Wissinger 1996). La présence de poissons dans les zones humides éliminerait les grands invertébrés actifs car les poissons utilisent des repères visuels pour trouver leurs proies (Wellborn *et al.* 1996). Ainsi, la présence de poissons permet de réguler la présence des grands invertébrés (ainsi que les amphibiens) qui sinon, deviendraient les principaux prédateurs de ces écosystèmes. Les zones humides temporaires sont des habitats présentant de nombreux prédateurs (Brendonck *et al.* 2002 ; Boix *et al.* 2016) pour structurer les communautés d'invertébrés de ces zones humides (Wilcox 2001). Les insectes colonisateurs aériens sont des prédateurs courants dans les zones humides temporaires (Schneider et Frost 1996), et peuvent exercer un contrôle important sur l'écosystème (Magnusson et Williams 2009).

3. LES ANATIDES MIGRATEURS

3.1. Cycle annuel

Le cycle annuel des anatidés migrateurs est rythmé par cinq grandes phases, effectuées dans différentes régions du globe terrestre et dans divers habitats (Dingle et Drake 2007) : la migration prénuptiale, la reproduction, la mue, la migration postnuptiale et l'hivernage (**figure 3**). La migration aviaire a été définie selon Newton (2007) comme « *un mouvement saisonnier régulier entre des zones de nidification et d'autres zones* ». Pour ce faire, les oiseaux migrateurs utilisent des voies de migration, définies par Boere et Stroud (2006) comme « *une voie où l'ensemble des espèces d'oiseaux migrateurs (ou de groupes d'oiseaux associées ou différentes populations d'une seule espèce) se déplacent annuellement des sites de nidification vers les sites d'hivernage, y compris les sites intermédiaires de repos et d'alimentation* ». Au sein des voies de migration, une diversité de sites est utilisée, chacun d'entre eux ayant une fonction différente lors du cycle annuel des canards. Les fonctions les plus importantes des sites sont : la nidification, la mue, l'hivernage et les haltes migratoires.

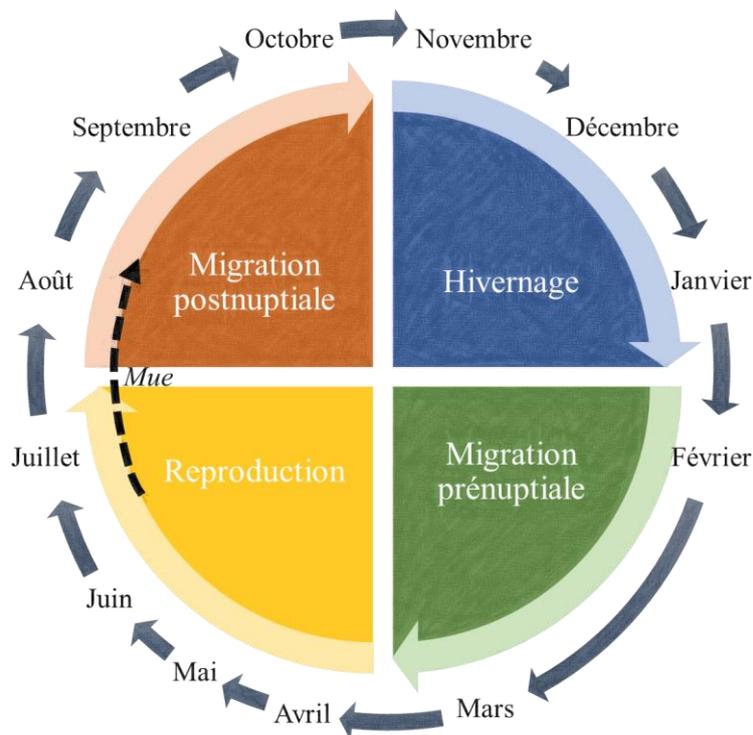


Figure 3. Cycle annuel théorique des anatidés migrateurs.

3.1.1. La reproduction

La majorité des Anatidae sont monogames et arrivent sur leurs lieux de reproduction entre fin mars et début mai (Newton 2007). Les mâles deviennent agressifs lorsqu'ils aperçoivent d'autres individus de la même espèce, défendant soit les zones en eau de leur domaine vital, soit l'espace autour du nid de leur femelle. Ces interactions agressives amènent les oiseaux à se répartir dans l'habitat de reproduction. Ainsi, cet espacement visuel limite le nombre de couples qu'une zone peut accueillir (Owen et Black 1990). Cependant, les facteurs influençant la sélection d'un site de reproduction par les anatidés ne sont pas toujours bien connus.

Les habitats de reproduction comportent de nombreux plans d'eau sur lesquels les canards peuvent s'isoler. Les couples isolés étant vulnérables, beaucoup d'entre eux dissimulent leurs nids dans la végétation dense près ou dans les zones en eau (Baldassarre et Bolen 2006). Les femelles explorent de nombreux sites potentiels, mais n'en choisissent qu'un seul pour construire leur nid. La plupart des canards pondent un seul œuf par jour jusqu'à ce qu'une ponte de 9 à 11 œufs en moyenne soit complète (Baldassarre et Bolen 2006).

Une alimentation énergétique et protéinée est essentielle pendant les périodes de nidification et de ponte. Ainsi, les canards s'alimentent d'invertébrés d'eau douce, qui peuvent constituer 75 à 100 % du régime alimentaire de la femelle (Ringelman 1992). De nombreuses espèces maximisent l'acquisition de nourriture pendant cette période en profitant des pics saisonniers d'abondance des invertébrés aquatiques qui diffèrent selon les types de zones humides. Par exemple, les zones humides peu profondes et temporaires peuvent n'exister que quelques semaines mais, pendant cette période, elles se réchauffent rapidement et développent des populations d'invertébrés bien avant les plans d'eau permanents. En se déplaçant entre les zones humides et en choisissant celles qui présentent la faune d'invertébrés la plus riche, les canards sont en mesure d'acquérir rapidement les protéines nécessaires à la production d'œufs. Ainsi, les petites zones humides peu profondes apportent autant aux canards pendant la période de reproduction que les grandes zones humides permanentes (Ringelman 1992).

Lorsque la ponte est presque terminée, les femelles anatidés entament une période d'incubation qui dure de 23 à 30 jours pour la majorité des espèces (Baldassarre et Bolen 2006). Les nids de canards sont souvent détruits par des prédateurs mammifères, aviaires ou reptiliens. Si leur

ponde initiale est détruite pendant sa constitution ou au début de l'incubation, la majorité des canards renicheront (ponde de recoquetage). Chez certaines espèces, les femelles qui ont réussi leur reproduction (succès de la couvée) reviennent souvent à proximité de leur nid l'année suivante (philopatrie) (Greenwood 1980 ; Blums *et al.* 1996).

Les canetons quittent le nid peu de temps après l'éclosion pour rejoindre les plans d'eau d'élevage des couvées (nurseries) (Baldassarre et Bolen 2006). Ils se nourrissent presque exclusivement d'invertébrés d'eau douce jusqu'à l'âge d'un mois environ. Par la suite, les canetons des espèces de canards de surface augmentent progressivement leur consommation de graines et d'autres végétaux (Ringelman 1992). La prédation et l'exposition peuvent entraîner une mortalité élevée chez les canetons. Dans de nombreux habitats, 20 à 50 % des couvées de canards sont entièrement détruites et généralement, seule la moitié des canetons restants survit (Ringelman 1992). L'habitat utilisé par les couvées diffère selon les espèces, mais elle est généralement liée au besoin de zones protégées des prédateurs et des intempéries.

3.1.2. La mue

Après la reproduction, les anatidés changent leurs rémiges primaires et secondaires de manière synchrone. La mue synchrone rend les canards incapables de voler et sont ainsi très vulnérables aux prédateurs jusqu'à l'arrivée des nouvelles plumes. La perte et le remplacement de toutes ces plumes peuvent durer de deux à sept semaines (Hohman *et al.* 1992). Les nouvelles plumes sont de couleur terne et considérées comme le plumage de base d'un canard. Au début du printemps, juste au début de la saison de reproduction, une perte partielle de plumes se produit lorsque les canards mâles sont en plumage nuptial. Les plumes sont en grande partie constituées de protéines et représentent près d'un tiers de toutes les protéines du corps (Newton 2011). Le besoin de grandes quantités d'aliments riches en protéines peut être l'une des raisons pour lesquelles les mâles et les femelles qui ont fait face à un échec de nidification voire de reproduction quittent les aires de reproduction pour des aires de mue, réduisant ainsi la concurrence pour les ressources protéiques limitées (Newton 2011).

3.1.3. L'hivernage

La zone d'hivernage correspond à la destination finale du cycle annuel des oiseaux mais également la zone d'où ils repartiront lorsqu'ils rejoindront leur zone de nidification. Après la période de reproduction, lorsque les températures deviennent froides (en automne/hiver) et que la disponibilité en ressources alimentaires est réduite, les anatidés migrent vers des climats plus chauds (Newton 2007). Les sites de prédilection doivent être relativement productifs et capables d'abriter un grand nombre d'oiseaux pendant un certain temps. Lorsque les zones d'hivernage sont dégradées, cela peut avoir un impact direct sur la réussite de la reproduction lors de la saison suivante.

3.1.4. La migration

La migration permet aux anatidés de relier leurs sites de reproduction aux sites d'hivernage. La migration est déclenchée par des facteurs tel que la température, les précipitations et la sécheresse qui jouent tous un rôle important en particulier sur la disponibilité des ressources saisonnières. Ainsi, la migration est une stratégie qui permet aux oiseaux d'utiliser à leur avantage les variations climatiques saisonnières et les variations de disponibilité des ressources naturelles. Elle permet aux individus de faire face aux mauvaises conditions météorologiques, à la sécheresse, aux prédateurs, aux parasites et, dans certains cas, elle permet de réduire la compétition inter- et intraspécifique pour la ressource alimentaire. Les migrations sur de longues distances sont très éprouvantes physiquement pour les oiseaux. Des mécanismes d'engraissement efficaces et des sites de ravitaillement (sites de haltes) sont donc essentiels.

En période de migration prénuptiale, il existe deux types d'oiseaux migrateurs appelés « reproducteurs sur capital » (capital breeders) et « reproducteurs sur revenu » (income breeders) (Drent et Daan 1980) (**figure 4**). Les reproducteurs sur capital sont les anatidés de grande taille (*e.g.* Oie cendrée *Anser anser*, Bernache cravant *Branta bernicla*, etc.) qui peuvent emmagasiner une grande quantité d'énergie (ou de calories) leur permettant de parcourir des milliers de kilomètres et d'être prêts, à destination, pour la ponte et la couvaison en puisant dans leur réserve (Bonnet *et al.* 1998). Les reproducteurs sur revenu sont des canards de petite taille, *i.e.* la majorité des Anatinae (Meijer et Drent 1999). Ils ne peuvent pas stocker et transporter de grandes quantités de réserves de graisses pour aller des sites d'hivernage aux sites de

nidification. Le coût lié au transport de graisse contraint les oiseaux à perdre en agilité et à être plus vulnérables aux prédateurs durant le trajet migratoire (Lindstrom et alerstam 1992 ; Witter et Cuthill 1993). Par conséquent, ils sont voués à faire de nombreuses haltes migratoires afin de regagner la masse perdue durant le vol. En arrivant sur les sites de nidification, les reproducteurs sur revenu doivent rechercher une alimentation riche en protéines et en calcium (*i.e.* les invertébrés aquatiques), qui leur apporte les nutriments nécessaires pour produire une couvée. La disponibilité d'habitats et de ressources alimentaires le long de la route de migration est essentielle, bien que l'emplacement et la distance entre les sites de halte varient en fonction des stratégies migratoires employées. De plus, le nombre de haltes migratoires nécessaires est variable selon les espèces mais peut également varier entre individus (Arzel 2006).

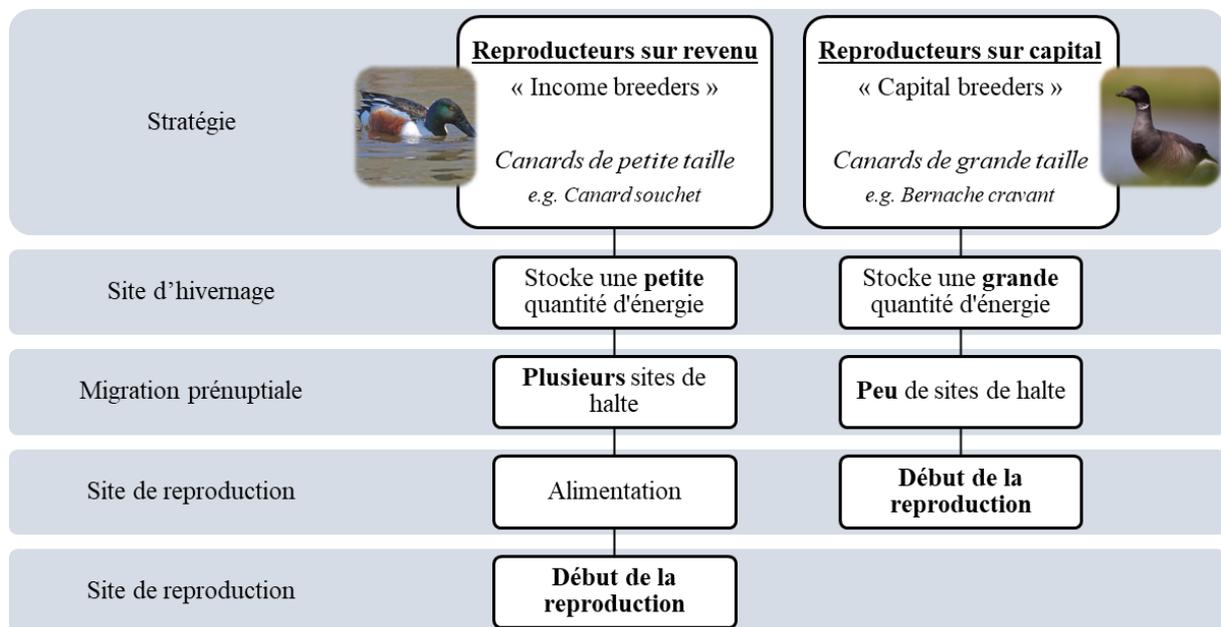


Figure 4. Stratégies migratoires en période de migration prénuptial : « income breeders » vs « capital breeders ».

3.1.5. Les haltes migratoires

Les zones de haltes migratoires désignent tous les lieux où les oiseaux s'arrêtent, pour une durée plus ou moins longue, lors de leur migration, entre leurs sites de nidification et d'hivernage. Les sites de haltes sont d'une importance cruciale pour les anatidés migrants (Moore *et al.* 1990) car les oiseaux devront trouver des zones à la fois pour se reposer, appelées « zones de remise », et pour s'alimenter, appelées « zones de gagnage ». La stratégie de « remise/gagnage » a surtout été démontrée en hivernage (Tamisier et Tamisier 1981 ;

Guillemain *et al.* 2002a) même si des schémas identiques ont également été observés en migration pré-nuptiale (Arzel 2006). Les sites de haltes utilisés sont susceptibles de présenter des caractéristiques très hétérogènes (variations de disponibilités alimentaires, de conditions environnementales, phénomènes de densité-dépendance) contraignant ainsi les anatidés migrants à faire preuve d'une certaine plasticité comportementale pour bénéficier des ressources alimentaires les plus disponibles et favorables sur chacun de ces sites (Arzel 2006).

De nombreux facteurs contrôlent la sélection de l'habitat, aussi bien en période de halte migratoire que de nidification (Dow et Fredga 1985 ; Legagneux 2007 ; Safine et Lindberg 2008 ; Holopainen *et al.* 2015) tels que la taille des zones humides ou encore la disponibilité et l'accessibilité de la ressource alimentaire. Ces deux derniers facteurs sont eux-mêmes influencés par les caractéristiques environnementales de l'habitat comme la hauteur d'eau (Perry et Deller 1996 ; Elphick et Oring 1998 ; Collazo *et al.* 2002) (**figure 5**). En effet, l'épaisseur de la lame d'eau détermine directement l'accessibilité aux ressources trophiques pour les oiseaux d'eau en raison de leurs différences morphologiques. Les canards de surface sélectionnent des habitats peu profonds pour se nourrir, leur accessibilité à la ressource alimentaire du sédiment étant limitée par la hauteur d'eau (White et James 1978 ; Weber et Haig 1996 ; Safran *et al.* 1997). La profondeur de l'eau affecte également l'apport énergétique net des oiseaux d'eau. L'efficacité de la recherche de nourriture de même que la détectabilité des proies diminue avec l'augmentation de la profondeur de l'eau, d'autant plus si la turbidité de l'eau est élevée. De plus, les proies peuvent aussi bien s'échapper horizontalement (comme dans les fines lames d'eau) que verticalement. Pour les canards de surface, l'efficacité alimentaire en eau profonde (> 40 cm) est également réduite (Arzel et Elmberg 2004). Lorsque la profondeur d'eau est faible, ils plongent uniquement leur tête et leur cou pour se nourrir. Lorsque le niveau d'eau augmente, ils doivent incliner l'intégralité de leur corps vers l'avant (mouvement de bascule ; cf. « **Chapitre n°1. Etat de l'art | 3.2.2. Méthodes d'alimentation** »). Ainsi, le taux d'absorption de nourriture est réduit tandis que la dépense énergétique augmente (Guillemain et Fritz 2002 ; Nolet *et al.* 2002).

Enfin, les zones de haltes doivent être « sûres ». En effet, si les oiseaux sont régulièrement perturbés (perturbations anthropiques, prédation, etc.), ils ne seront pas en mesure de stocker de l'énergie pour leur voyage. Cela peut influencer la date du départ et peut les forcer à quitter le site dans un état sous-optimal.

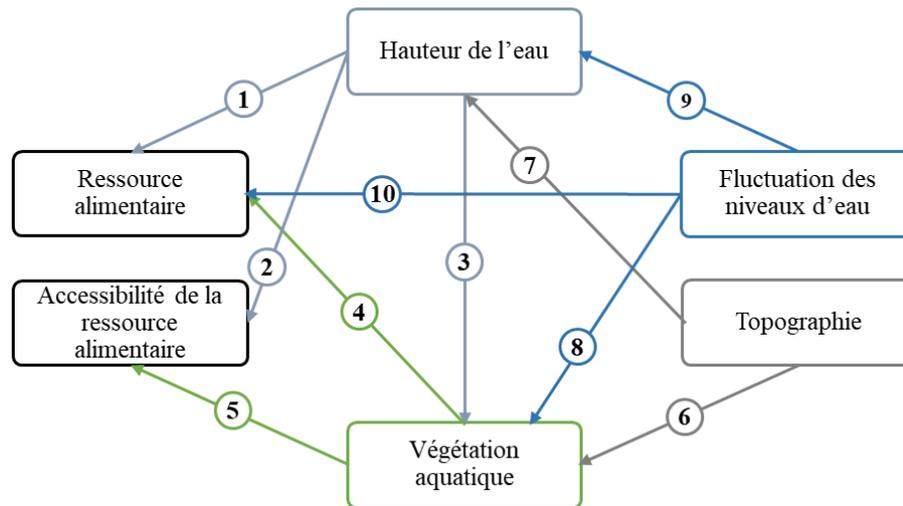


Figure 5. Interactions entre les variables de l'habitat définies comme affectant majoritairement l'utilisation d'une zone humide par l'avifaune aquatique (modifiée à partir de Ma *et al.* (2010)). (1) La hauteur de l'eau impacte la distribution des invertébrés qui servent de ressource alimentaire. (2) La hauteur de l'eau limite l'accessibilité à la ressource alimentaire. (3) La hauteur de l'eau impacte la distribution de la végétation aquatique. (4) La végétation aquatique contient une forte abondance et une forte diversité d'invertébrés. (5) Une végétation aquatique dense obstrue la recherche de proies. (6) La topographie impacte la distribution de la végétation aquatique dans la colonne d'eau. (7) La topographie impacte la variabilité des niveaux d'eau. (8) La fluctuation des niveaux d'eau affecte la croissance des plantes ainsi que la physionomie et la structure de la végétation. (9) La fluctuation des niveaux d'eau entraîne des modifications de la hauteur d'eau. (10) La fluctuation des niveaux d'eau affecte l'abondance de la ressource alimentaire.

3.2. Stratégies d'alimentation

3.2.1. Théorie de l'approvisionnement optimal

Comprendre pourquoi certaines stratégies sont maintenues par sélection naturelle à l'intérieur d'une population et pourquoi certaines sont éliminées constitue un axe important de l'écologie comportementale (Legagneux 2007). La théorie de l'approvisionnement optimal (Optimal Foraging Theory) des individus peut être définie comme « *la capacité d'un organisme à adapter avec succès son comportement aux variations en disponibilité alimentaire à la fois qualitativement et quantitativement parlant* » (MacArthur et Pianka 1966 ; Arzel 2006). Cette théorie permet d'analyser ou de présager le comportement alimentaire d'un individu dans son biotope (Emlen 1966 ; MacArthur et Pianka 1966 ; Charnov 1976) mais également d'émettre des prédictions sur la taille et le nombre de proies sélectionnées ainsi que sur la durée de résidence dans une parcelle (Kacelnik 1984 ; Meire et Ervynck 1986). La capacité à prédire les décisions des individus à des problématiques telles que « dans quels lieux se nourrir ? », « quelle

alimentation choisir ? » et « durant combien de temps se nourrir ? » demeure un axe de recherche fondamentale pour appréhender les traits d'histoire de vie des individus et donc des populations (Stearns 1992). L'exploitation des ressources alimentaires par les êtres vivants place l'individu face à une multitude de choix au regard du type d'habitat, du type de parcelles à exploiter, du type de ressources et enfin de la période optimale pour rechercher de la nourriture (Stephens et Krebs 1986 ; Arzel 2006). La caractéristique des ressources se trouve dans l'hétérogénéité de leur répartition ou de leur qualité, à la fois dans un cadre spatial et temporel (Li et Reynolds 1995). Cette hétérogénéité spatiale des ressources va conduire l'effort de recherche pour l'alimentation du consommateur sur les parcelles les plus productives (van Gils *et al.* 2004).

3.2.2. Méthodes d'alimentation

Les anatidés présentent un large éventail de régimes alimentaires allant d'entièrement herbivores (composé de graines et de végétation) à presque entièrement carnivores (composé d'invertébrés aquatiques). La composition en invertébrés aquatiques dans le régime alimentaire des anatidés est déterminée par deux facteurs principaux : les adaptations interspécifiques pour la recherche de nourriture et les variations inter-saisonniers de la demande en nourriture. Il existe deux stratégies générales de recherche de nourriture utilisées par les canards dans les systèmes aquatiques : (1) la plongée chez les canards plongeurs (*e.g.* le Fuligule milouin *Aythya ferina*) et, (2) l'alimentation en surface chez les canards de surface (*e.g.* le Canard souchet) (**figure 6**). Les canards de surface peuvent cependant atteindre des profondeurs jusqu'à environ 40 cm en utilisant la bascule (Pöysä 1983).

Les variations morphologiques entre les différentes espèces d'anatidés ont une influence sur l'efficacité ou les profondeurs fonctionnelles de recherche de nourriture et structurent ainsi les communautés d'oiseaux d'eau dans les zones humides (Siegfried 1976 ; Pöysä 1983 ; Nudds et Bowlby 1984 ; Torrence et Butler 2006). La forme et la structure du bec, la longueur du cou et la longueur du corps sont les principaux facteurs morphologiques influençant le régime alimentaire des anatidés. Ces critères déterminent les profondeurs de recherche de nourriture et sont particulièrement prononcés chez les canards se nourrissant en surface. Ces derniers sont caractérisés par un bec plat composé d'une densité variable de lamelles afin de faciliter la filtration des proies à la surface de l'eau. Ces différences morphologiques forcent les anatidés

à s'alimenter à différentes profondeurs dans la colonne d'eau, entraînant la création de guildes interspécifiques d'alimentation (Pöysä 1983 ; Pöysä *et al.* 1994 ; Isola *et al.* 2000). Enfin, chez les canards de surface, la densité de lamelles, et plus particulièrement l'espacement inter lamellaire, influence la consommation des invertébrés aquatiques. Par exemple, le Canard colvert *Anas platyrhynchos* possède un bec composé de peu de lamelles (8 lamelles/cm) et consomme ainsi des invertébrés de grandes tailles (Batzer *et al.* 1993) tandis que le Canard souchet *Spatula clypeata* peut capturer et consommer des microinvertébrés (invertébrés de petites tailles) tels que des rotifères en raison d'une forte densité de lamelles dans son bec (21 lamelles/cm) (Nudds et Bowlby 1984).

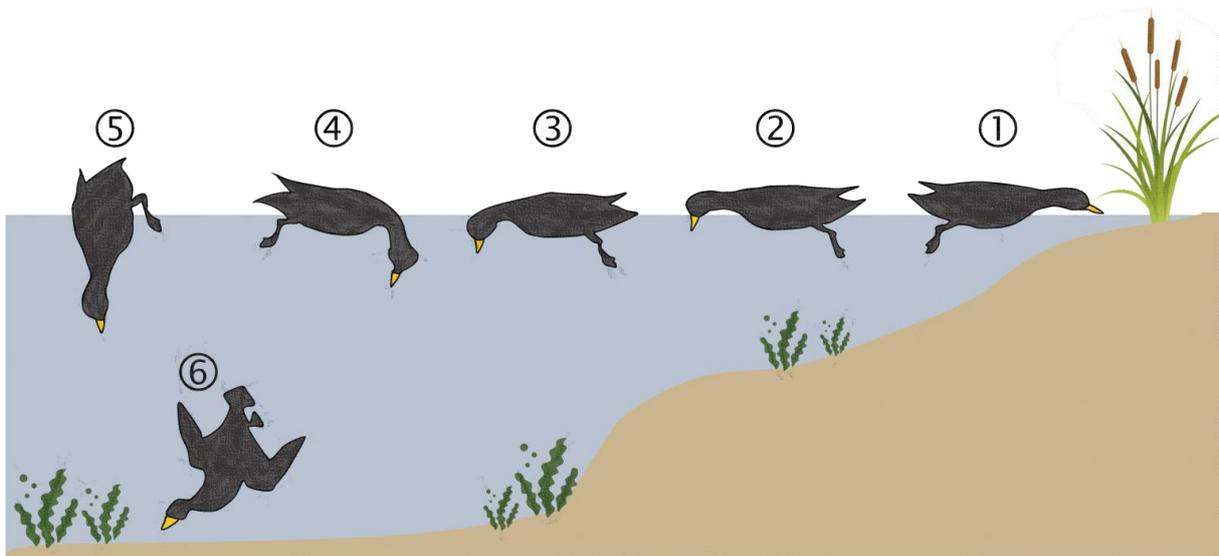


Figure 6. Schéma des méthodes d'alimentation des anatidés de surface (① à ⑤) et plongeurs (⑥) qui consomment des invertébrés dans les zones humides : ① filtration à la surface de l'eau, ② bec immergé, ③ tête immergée, ④ cou immergé, ⑤ bascule et ⑥ plongeon (modifié à partir de Pöysä (1986)).

3.3. Régime alimentaire

En fonction des périodes de l'année, les populations d'anatidés requièrent des besoins énergétiques supérieurs aux besoins métaboliques initiaux (Kear 2005 ; Arzel 2006). Les canards obtiennent leurs besoins en énergie en utilisant une variété d'habitats et de ressources alimentaires. Cependant, l'utilisation des différents types d'habitats et la part des différentes ressources alimentaires utilisées par les canards ne sont pas toujours bien comprises et renseignées. Les anatidés migrants consomment trois catégories de ressources : les plantes agricoles, les plantes des zones humides et les matières animales (Baldassarre et Bolen 2006).

Les matières animales figurent en tant que source de nourriture à la plus haute teneur en protéines et en acides aminés mais, présentent une plus faible disponibilité et requièrent une durée d'alimentation plus importante.

Le régime alimentaire des anatidés peut varier considérablement au cours de l'année, en fonction de leur motivation à rechercher de la nourriture. Cette dernière est liée aux principaux événements du cycle annuel (*e.g.* la migration, la ponte des œufs, la mue des plumes), ainsi qu'à la composition et la disponibilité des proies dans les habitats utilisés. En effet, les femelles nicheuses dépendent fortement des protéines et des lipides contenus dans les invertébrés pour la production d'œufs, les canetons nouvellement éclos trouvent dans les invertébrés des proies nutritives et faciles à capturer pendant leurs premières semaines de développement, les oiseaux en mue dépendent des invertébrés pour les protéines nécessaires à la croissance des plumes et, les canards migrateurs qui hivernent privilégient les invertébrés afin d'obtenir une quantité d'énergie suffisante pour effectuer leurs vols de retour vers les zones de nidification (Baldassarre et Bolen 2006 ; Stafford *et al.* 2016).

Au fil de l'année, les mâles et les femelles anatidés ont des besoins en nourritures très variables. D'une manière générale, le besoin en protéines des canards augmente graduellement entre le début de la migration pré-nuptiale et la période de reproduction, avec un pic de consommation d'invertébrés aquatiques sur le site de reproduction (**figure 7**). Ainsi, en raison de leur forte valeur nutritive (Ankney et Afton 1988 ; Batzer et Boix 2016 ; Moreau *et al.* 2021), les invertébrés d'eau douce dominent le régime alimentaire des anatidés en période de reproduction (Swanson 1985 ; Eldridge 1990 ; Euliss *et al.* 1997). Durant la période d'apprentissage des jeunes, la quantité d'invertébrés aquatiques ingérée par les adultes diminue. Par exemple, les adultes de Canard colvert ne consomment plus que 50 % d'invertébrés aquatiques tandis qu'ils étaient la principale source d'alimentation des juvéniles (90 %) (Chura 1962). Les jeunes canards commencent à se nourrir d'invertébrés (aquatiques et adultes émergents) dans les 24 heures suivant l'éclosion. La distribution et l'abondance des invertébrés aquatiques pendant les périodes d'élevage des jeunes peuvent ainsi influencer l'utilisation de l'habitat, le comportement et les taux de croissance des canetons (Cox *et al.* 1998).

Les besoins en protéines augmentent également après la reproduction, lorsque les mâles et les femelles adultes (*i.e.* individus de deuxième année) réalisent une mue synchrone les rendant

incapables de voler. Durant cette courte période, les anatidés sélectionnent des zones humides abondantes en invertébrés. A la fin de la mue, les canards entament leur migration postnuptiale et la majorité des espèces se nourrissent de matière végétale et de graines, souvent complétés par des céréales dans les champs agricoles. L'utilisation d'invertébrés pendant cette période semble être limitée aux espèces dont le régime alimentaire est carnivore tel que le Fuligule milouin ou le Canard souchet (Ankney *et al.* 1991). Chez la majorité des espèces d'anatidés, le régime alimentaire majoritairement herbivore persiste tout au long de la période d'hivernage jusqu'au shift susmentionné de régime alimentaire (herbivore vers carnivore) en prévision de la migration ou de la reproduction au printemps. Malgré la prédominance des matières végétales dans l'alimentation des anatidés en automne et en hiver, la consommation d'invertébrés pendant cette période est omniprésente (Baldassarre *et al.* 1983 ; Euliss et Harris 1987 ; Ballard *et al.* 2004) et est probablement nécessaire pour obtenir les acides aminés essentiels au métabolisme des individus (Loesch et Kaminski 1989 ; Heitmeyer et Fredrickson 1990 ; Richardson et Kaminski 1992).

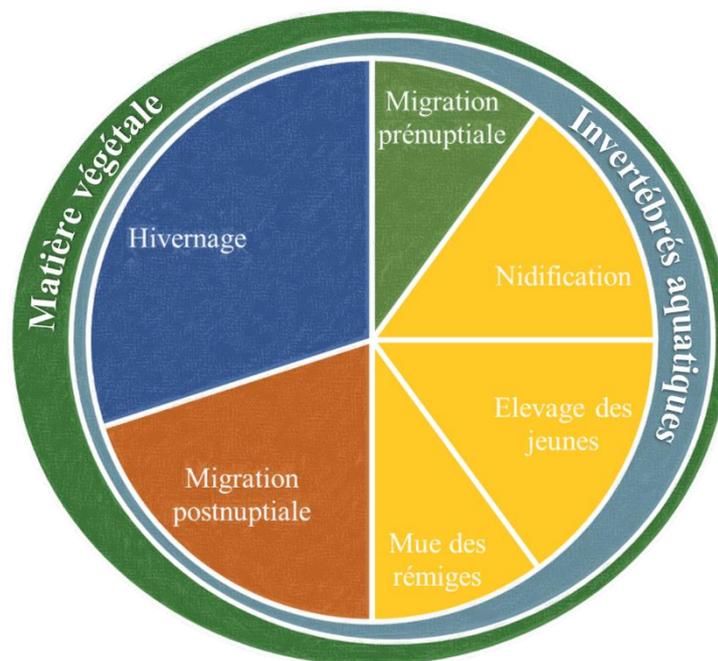


Figure 7. Cycle annuel et exigences alimentaires des anatidés omnivores. La taille relative des cercles vert et bleu illustre la dépendance relative des anatidés aux ressources nutritives végétales (végétation et graines) ou invertébrés durant chaque phase de leur cycle annuel. Bien qu'il existe de nombreuses exceptions, ce modèle général de dépendance croissante aux invertébrés pendant la saison de reproduction et à la matière végétale pendant l'hivernage est le même pour de nombreuses espèces d'anatidés omnivores (modifié à partir de Stafford *et al.* (2016)).

4. ETUDE DE CAS : LE CANARD SOUCHET

4.1. Distribution

Le Canard souchet *Spatula clypeata* est un canard de surface appartenant à la famille des anatidés, principalement considéré comme migrateur et majoritairement présent en zone holarctique (Cramp et Simmons 1977). En hivernage, sa population est distribuée de l'Europe de l'Ouest à l'Afrique de l'Ouest. En période de reproduction, il se retrouve dans la majeure partie du Néarctique et du Paléarctique, excepté le haut-Arctique. Sa population mondiale est estimée entre 6 500 000 et 7 000 000 individus tandis que sa population européenne est estimée entre 170 000 et 233 000 couples (BirdLife International 2021). La tendance globale de la population est à la baisse, bien que certaines populations puissent augmenter. En Amérique du Nord, l'espèce a connu une augmentation importante et significative au cours des 40 dernières années. La tendance de la population européenne est estimée stable (BirdLife International 2021). Enfin, son cycle annuel et les dates auxquelles les grandes étapes de son cycle biologique ont lieu sont relativement bien documentés (**figure 8**).

Les marais vendéens figurent parmi les zones d'hivernage et de reproduction majeures en France pour de nombreux limicoles et anatidés, et plus précisément pour le Canard souchet où près de 80 % des effectifs nicheurs nationaux ont été estimés en Marais breton (Trolliet *et al.* 2016a). La densité était ainsi de 5 couples/km² sur l'ensemble du Marais breton. Cette valeur est remarquable car les densités européennes supérieures à 5 couples/km² n'ont été identifiées que dans des réserves aménagées (Trolliet *et al.* 2016a). Plus au sud, le Marais poitevin offre également un potentiel d'accueil d'importance internationale pour l'accueil des oiseaux d'eau, à la fois en période d'hivernage, de migration et de reproduction (Duncan *et al.* 1999). En 2010, la présence de 44 couples nicheurs a été estimée (Guéret 2010). Il est toutefois probable que ce nombre de couples nicheurs soit plus important. Cette estimation possiblement basse est due au protocole d'échantillonnage par carré échantillon (*i.e.* comptage des individus nicheurs dans 10 carrés de 4 km² répartis sur l'ensemble du Marais poitevin), mené initialement pour les limicoles à l'échelle du Marais poitevin, mais peu adapté pour le recensement des anatidés ; la majeure partie des nicheurs n'étant pas détectée. Cette méthode consiste en un comptage au sol des couples nicheurs en utilisant des jumelles et des longues-vues pendant une période donnée

et sur plusieurs carrés d'échantillonnage. Le nombre de couples comptabilisé dans les carrés est ensuite extrapolé à l'ensemble de la zone étudiée. En raison du manque d'études antérieures, il n'est pas possible de connaître l'évolution de cette espèce en Marais poitevin. L'effectif nicheur départemental est ainsi plus élevé que dans le reste du pays, la Vendée, et plus particulièrement le Marais breton, regroupant la grande majorité des Canard souchet nichant en France (Marchadour 2014). Ces chiffres expliquent le choix de cette espèce et de cette région pour la présente étude.

De tels effectifs, couplés à des méthodes de captures adaptées, permettent d'obtenir un échantillonnage représentatif de cette espèce et d'envisager l'obtention de données significatives concernant la migration, le domaine vital, l'utilisation de l'habitat ou encore la niche isotopique du Canard souchet. De plus, l'espèce dispose d'une stabilité ou d'une augmentation de ces populations en Vendée, à l'inverse de zones où son état de conservation est questionné. A l'échelle européenne, selon la liste rouge de l'IUCN, le Canard souchet est classé « LC : préoccupation mineure » mais la tendance de sa population est en déclin (BirdLife International 2021). En Grande-Bretagne et en Irlande, cette espèce est menacée par la perte d'habitat (Kear 2005). En France, la perte d'habitat a également été la cause du déclin de certaines populations. Historiquement, c'est en Dombes⁸ que le Canard souchet était le plus présent. Dans les années 1970-1980, la Dombes accueillait de nombreux couples nicheurs et de nombreux individus en hivernage mais, la situation s'est vite détériorée. Dans les années 1990, alors que la population nationale était stable ou en augmentation, la population en Dombes a décliné fortement due aux conditions locales (Fournier *et al.* 2009). En effet, l'effondrement de la population en Dombes est très probablement dû à l'évolution des pratiques agricoles (*i.e.* fauches précoces et multiples, raréfaction des prairies).

Ainsi, comprendre l'écologie d'une espèce à la dynamique favorable sur un site donné peut permettre d'affiner les mesures de gestions et de préservation qui contribuent à son bon état de conservation et, peut permettre de ne pas recommencer les « erreurs du passé ». A l'inverse de la Dombes, c'est à partir des années 1970 que le Canard souchet a colonisé le Marais breton (Marchadour 2014). Depuis, le Canard souchet est devenu une espèce emblématique du Marais

⁸ **La Dombes** est une vaste étendue argileuse parsemée de près d'un millier d'étangs, localisée dans le sud-ouest du département de l'Ain (France).

breton, et de façon générale de la Vendée. Il semblait légitime de s'intéresser à cette espèce pour la préservation de la population, et en quelque sorte de ce « patrimoine ».

4.2. Migration pré-nuptiale

Le Canard souchet est considéré comme un « reproducteur sur revenu » (Ganter et Cooke 1996 ; Gauthier *et al.* 2003 ; Arzel 2006). Ils sont ainsi voués à faire de nombreuses haltes migratoires afin de rejoindre leurs sites de reproduction dans les meilleures conditions. Ces diverses haltes migratoires leur permettent de regagner la masse perdue durant le vol migratoire. Pour cette espèce et l'ensemble des « reproducteurs sur revenu », l'efficacité d'alimentation sur les sites durant les haltes migratoires est essentielle pour poursuivre la migration, et à un degré moins documenté, pour débiter la reproduction dans des conditions optimales (Drent *et al.* 2003). Différents travaux ont démontré le rôle crucial de ces haltes migratoires pour la survie des oiseaux bien qu'elles soient exploitées durant un pas de temps très court au cours du cycle annuel (Moore *et al.* 1990 ; Arzel *et al.* 2006 ; Tidwell *et al.* 2013 ; Schepker *et al.* 2019). Cependant, les habitats ainsi que les ressources alimentaires utilisés par les Canard souchet en haltes pré-nuptiales n'ont que peu été étudiés. Le nombre de haltes migratoires nécessaires est variable selon les espèces mais peut également varier entre individus (Arzel 2006).

4.3. Période de reproduction

En période de reproduction, les Canard souchet sont localisés dans les plans d'eau peu profonds des prairies des zones humides. Les individus reproducteurs favorisent les grandes surfaces en eau peu profonde (profondeur maximale de 1,5 m), eutrophes, avec au fond un sédiment meuble et présentant comme végétation aquatique principale les myriophylles (*Myriophyllum* sp.), les potamots (*Potamogeton* sp.) et les élodées (*Elodea* sp.) (Keith 1961 ; Hildén 1964). Le Canard souchet est apte à se reproduire dès l'âge d'un an (Johnsgard 2017) et son espérance de vie a été estimée à 16,6 ans à partir des données issues du baguage (Zammuto 1986). La formation de couples peut commencer dès la mi-décembre dans les zones d'hivernage et se poursuit jusqu'au départ des individus pour leurs zones de reproduction. Une étude menée en Californie (États-Unis) a montré que le pic de parades nuptiales était au mois de novembre et que 90 % des Canard souchet étaient accouplés au début du mois de janvier (Titman *et al.* 2021). L'union

entre le mâle et la femelle peut persister après l'éclosion. Les femelles peuvent commencer à chercher des sites de nidification appropriés dès 27 jours avant le début de la ponte. En général, 6 à 8 jours sont consacrés à la construction du nid et, les œufs sont ensuite pondus au rythme d'un par jour. Les femelles pondent en moyenne entre 8 et 10 œufs (Williams et Marshall 1938 ; Keith 1961) et la période d'incubation est d'environ 28 jours (Clark *et al.* 1988). Le mâle n'accompagne pas la femelle au nid mais il fait preuve d'un comportement de défense de sa partenaire (Johnsgard 2017). Les plans d'eau d'une superficie inférieure à 0,5 ha sont généralement utilisés par un seul couple de Canard souchet tandis que les plans d'eau d'une superficie comprises entre 0,5 et 0,8 ha sont généralement occupés par deux couples reproducteurs (Johnsgard 2017). Le mâle et la femelle se retrouvent lorsqu'elle s'éloigne du nid pour réaliser ses activités d'alimentation ou de confort (repos, toilettage). En fin d'incubation, la femelle est de plus en plus réticente à quitter le nid, même lorsqu'elle est dérangée et, elle y reste probablement jusqu'au dernier jour de l'incubation. A cette période, les domaines vitaux des couples sont en moyenne de 20 ha (Johnsgard 2017). Il est possible que la forte tendance des Canard souchet à la dispersion soit influencée par leur corps de petite taille en comparaison à la plupart des autres espèces de canards de surface. Les Canard souchet doivent probablement « travailler plus » pour se nourrir et doivent être capables de chercher leur nourriture sur une plus grande surface que les autres canards de surface. Le mâle reste souvent avec la femelle et les jeunes pendant une courte période après l'éclosion mais, il n'est pas connu pour participer aux soins de la couvée. Les jeunes Canard souchet prendront leur envol environ 50 jours après l'éclosion (Clark *et al.* 1988). En période de reproduction, environ 62 % des femelles donneront naissance à des nichées, en tenant compte des pontes de recoquetage (Keith 1961).

Le Canard souchet est soumis à la prédation aviaire et terrestre. Les taux de mortalité après l'envol ne sont pas encore bien établis (Johnsgard 2017). Cependant, sur un échantillon pluriannuel de femelles immatures en Europe, Blums *et al.* (1996) ont estimé un taux de survie de 38 %. Les adultes sont également sujet à un taux de mortalité élevé. En Europe, il a été estimé que le taux de survie des femelles adultes était de 58 %, ces dernières étant soumises à une prédation importante en période de reproduction (Blums *et al.* 1996).

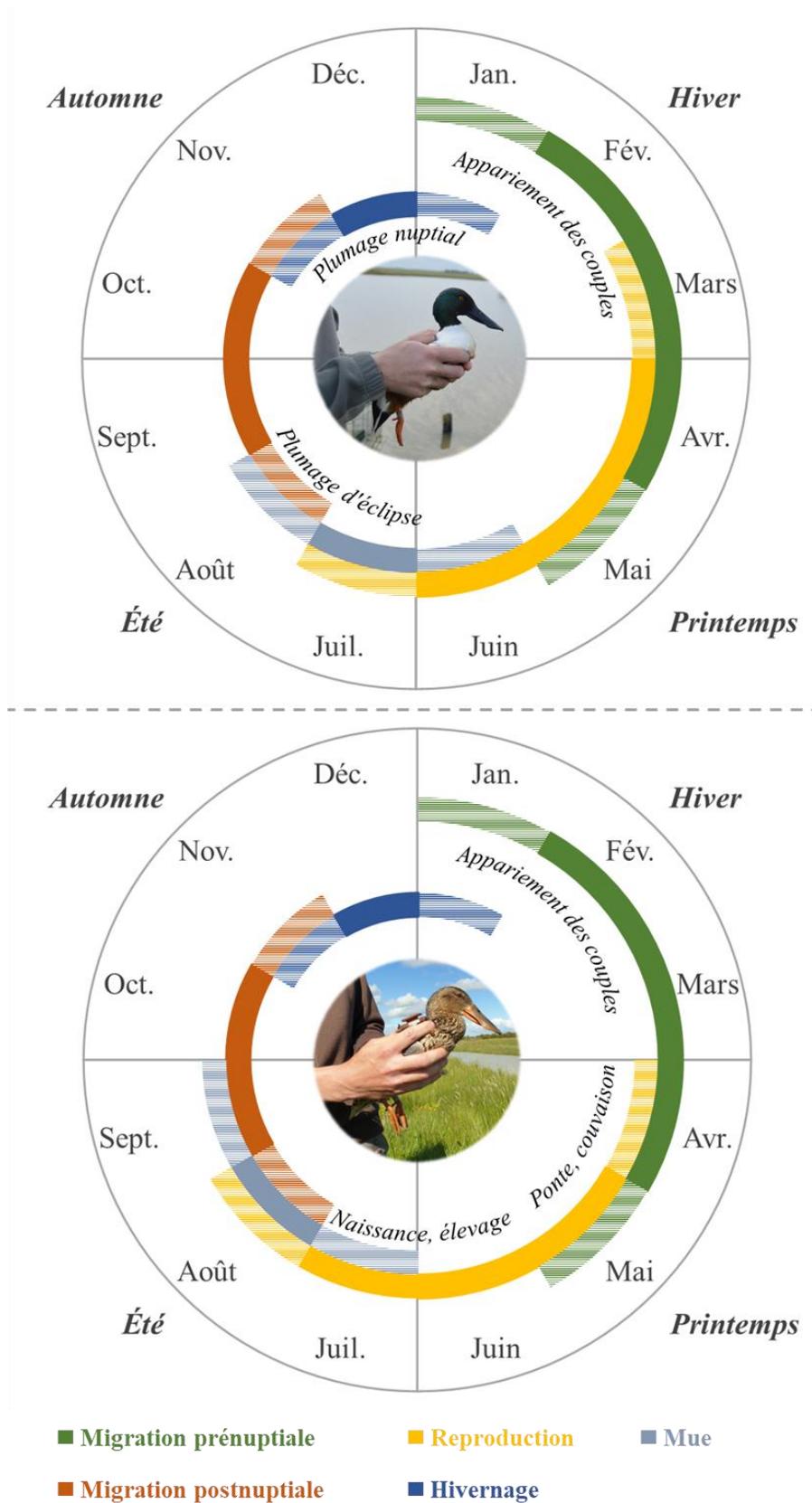


Figure 8. Cycle biologique annuel du Canard souchet *Spatula clypeata* mâle et femelle (réalisé à partir de Museum National d'Histoire Naturelle et Office National de la Chasse (1989) et Fouque *et al.* (2004)).

4.4. Régime alimentaire

Le Canard souchet, comme la majorité des oiseaux d'eau, sélectionnerait de manière non aléatoire des habitats présentant des caractéristiques qui maximisent la diversité, l'abondance, la biomasse ainsi que l'accessibilité de sa ressource alimentaire (Taft et Haig 2003 ; Smith *et al.* 2012). La morphologie de son bec (**figure 9**), en forme de spatule et doté de nombreuses fines lamelles, élastiques et très serrées, *i.e.* $21,48 \pm 2,41$ lamelles/cm² (Nudds et Bowlby 1984) est adaptée au tamisage. Il filtre la surface de l'eau afin de prélever sa ressource alimentaire. Cette particularité lui confère une niche alimentaire spécifique par rapport à d'autres espèces d'anatidés. Cependant, en raison de la forme hautement spécialisée de leur bec, les Canard souchet n'entrent probablement que très peu en compétition avec les autres espèces d'Anatidés pour la nourriture.

Le Canard souchet possède un régime alimentaire majoritairement composé de petits invertébrés d'eau douce et particulièrement de microcrustacés tels que les Cladocera et les Ostracoda (DuBowoy 1985 ; Pirot et Pont 1987 ; Ankney et Afton 1988 ; Baldassarre et Bolen 2006) (**figure 10**). Les insectes comme les Coleoptera aquatiques, les Corixidae, les larves de Trichoptera, les larves d'Odonata et les petits mollusques peuvent également être des proies. Il s'alimente également de graines (*Scirpus*, *Carex*, *Potamogeton*) et d'une infime quantité de parties végétatives de plantes (*Potamogeton*, *Ruppia*) (Stewart 1962) en fonction de la saison et de la localisation des individus (Johnsgard 2017). En effet, une différence dans le régime alimentaire des Canard souchet existe entre les populations de Camargue (France) et de Russie, ces dernières ayant une part plus importante de végétation aquatique dans leur alimentation (Petit-Renaud et Guillou 2000).

Il existe cependant des incertitudes quant au régime alimentaire du Canard souchet, notamment en période de halte migratoire et de reproduction. En effet, la majorité des analyses du régime alimentaire ont été réalisées en utilisant des méthodes conventionnelles. Les analyses conventionnelles du régime alimentaire des canards, telles que les analyses du contenu des intestins (Callicutt *et al.* 2011) permettent d'évaluer la contribution relative des différentes ressources alimentaires par la biomasse (Ando *et al.* 2022). Cependant, le régime alimentaire global des canards n'est pas bien pris en compte dans ce type d'études car certaines ressources

alimentaires sont trop difficiles à identifier car fortement dégradées (digestion rapide) ou trop petites (Ando *et al.* 2022). Les connaissances sur le régime alimentaire du Canard souchet montrent une sélection de Cladocera, d'Ostracoda et de Copepoda, c'est-à-dire de petits crustacés qui sont très facilement digérés.

Afin de déterminer le régime alimentaire du Canard souchet en surmontant le biais de l'approche par le tractus digestif, plusieurs méthodes existent telles que l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote ou l'analyse de l'ADN environnemental. Le métabarcodage de l'ADN fécal à récemment été accepté comme un outil permettant de déterminer les régimes alimentaires des animaux (Pompanon *et al.* 2012 ; Ando *et al.* 2020). En analysant l'ADN des fèces, il est possible d'accéder à un ensemble de données génétiques de l'ADN des proies qui ont été ingérées et consommées. En détectant les espèces auxquelles ces séquences appartiennent, il est possible de déduire le régime alimentaire de l'individu échantillonné. L'approche par l'ADN environnementale peut ainsi permettre une meilleure compréhension du schéma de dispersion des organismes liés à la migration ou aux déplacements quotidiens de chaque espèce de canard dans une zone (Ando *et al.* 2022 ; Briscoe *et al.* 2022 ; Szabó *et al.* 2022). Cependant, cette technique était difficile à mettre en œuvre car le Canard souchet défèque dans l'eau et il n'est pas possible d'obtenir des canards morts en période pré-nuptiale. De plus, cette technique est encore relativement onéreuse. Ainsi, afin de détecter des ressources alimentaires qui pourraient être difficiles à identifier via les méthodes conventionnelles, l'analyse des isotopes stables est un outil très pertinent.

L'analyse des isotopes stables est devenue une méthode « essentielle » pour l'étude de la structure des communautés et du fonctionnement des écosystèmes (Fry 1991 ; Hobson et Clark 1992 ; Post 2002). Dans les études d'écologie trophique, les isotopes les plus lourds d'un élément donné augmentent en abondance par rapport aux isotopes les plus légers grâce au processus de fractionnement isotopique. Le rapport isotopique de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) est donc couramment utilisé pour estimer les positions trophiques et le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) pour déterminer l'origine de la ressource alimentaire. Ainsi, en partant du principe que « *vous êtes ce que vous mangez* » (Peterson et Fry 1987), les études de reconstruction de régime alimentaire utilisent la différence des rapports isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (pour le carbone et l'azote, respectivement) entre les consommateurs et leurs ressources, appelée facteur d'enrichissement trophique (TEF). Selon la classe de consommateurs et le tissu analysé, les

signatures isotopiques différent. Dans le cas des oiseaux, la signature des plumes ou des griffes correspond au régime alimentaire au moment de la formation du tissu (Mizutani *et al.* 1990), alors que le plasma sanguin a une signature de quelques jours (maximum une semaine ; Hobson et Clark 1993). En effet, le ^{13}C issu de l'alimentation a une demi-vie courte de 2,9 jours dans le plasma sanguin. La mesure isotopique du plasma sanguin fournit donc une information alimentaire à court-terme reflétant une intégration sur environ une semaine (Hobson et Clark 1993). Enfin, cette méthode a l'avantage d'être non invasive et non létale pour l'oiseau.



Figure 9. Morphologie du bec du Canard souchet. Le Canard souchet possède un bec en forme de spatule, *i.e.* massif, allongé, aplati et élargi à son extrémité (photo de gauche). Le bec du souchet est équipé, à l'intérieur des mandibules, d'un grand nombre de fines lamelles (photo de droite).

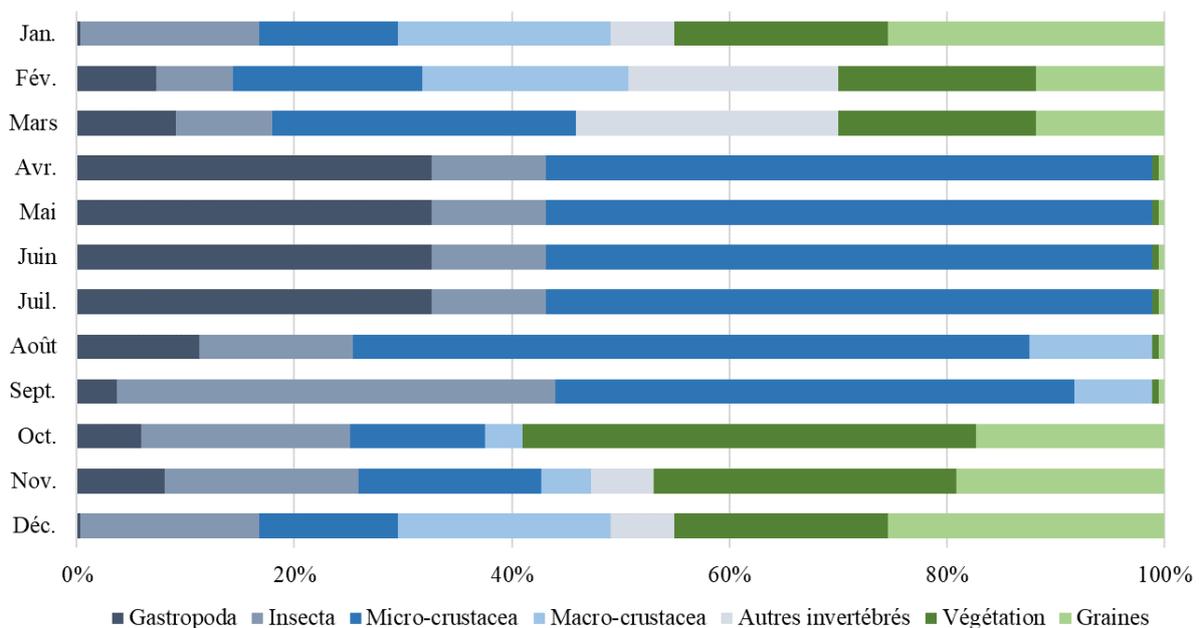


Figure 10. Régime alimentaire annuel du Canard souchet à partir des données issues de la littérature (DuBowy 1985 ; Pirot et Pont 1987 ; Ankney et Afton 1988 ; Fredrickson et Reed 1988 ; Eldridge 1990 ; Euliss *et al.* 1991 ; Tietje et Teer 1996).

5. STRUCTURE ET OBJECTIFS DU MANUSCRIT DE THESE

Le Canard souchet est une espèce dans un bon état de conservation en Vendée (*i.e.* stabilité de la population nicheuse) (Marchadour *et al.* 2014). Cependant, dans un contexte de changement global, comprendre les fonctionnements des espèces en bon état de conservation est pertinent afin d'apporter aux gestionnaires des méthodes de suivis et de gestion permettant de s'adapter aux évolutions du milieu. Pour ce faire, notre réflexion s'est articulée autour d'un grand objectif de recherche « Comprendre la relation entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet en halte prénuptiale dans deux zones humides de Vendée, le Marais breton et le Marais poitevin », décliné par la suite en trois sous-objectifs : (1) Etudier, de façon saisonnière, l'abondance et la diversité des invertébrés d'eau douce mais également les facteurs environnementaux qui influent sur la présence de ces espèces ; (2) Etudier, en halte prénuptiale, les caractéristiques environnementales et nutritives des habitats utilisés par le Canard souchet ainsi que sa niche isotopique ; (3) Définir des mesures de gestion de l'habitat en faveur de l'ensemble des cortèges d'espèces étudiées. Les deux premiers sous-objectifs sont rapportés, dans ce manuscrit, en trois chapitres (Chapitre n°3 à Chapitre n°5), chacun d'eux associé à une publication scientifique.

Tout d'abord, le **Chapitre n°1** (vu précédemment) de ce manuscrit a illustré les connaissances déjà acquises sur les zones humides, les invertébrés d'eau douce, les canards migrateurs et enfin plus spécifiquement le Canard souchet. Le **Chapitre n°2** présentera l'ensemble du matériel et des méthodes utilisés afin de mener ce travail de thèse.

Dans le **Chapitre n°3**, nous aborderons les **caractéristiques des invertébrés dans les écosystèmes d'eau douce**. Les invertébrés d'eau douce constituent la ressource alimentaire de nombreuses espèces, comme les poissons et les oiseaux. La connaissance de leurs caractéristiques morphologiques, énergétiques et nutritives permet de mieux comprendre leur sélection par les prédateurs (taille, apport énergétique, etc.), mais aussi d'améliorer la gestion des zones humides. Afin de faciliter l'accessibilité à ces données et, ainsi, optimiser et accélérer les projets de recherche incluant les invertébrés d'eau douce, nous avons réalisé une synthèse bibliographique décrivant 14 caractéristiques morphologiques et nutritives (taille, poids sec,

énergie brute, protéines brutes, etc.) pour 656 taxons d'invertébrés d'eau douce (**article n°1**). De plus, peu d'attention est accordée au cycle de vie, à l'écologie et à la conservation des invertébrés d'eau douce. Plusieurs études ont évalué l'abondance et la diversité des invertébrés d'eau douce, mais toujours sur une période spécifique (par exemple une saison) ou un groupe (par exemple les invertébrés benthiques ou un seul taxa). Ainsi, c'est dans le but de conserver les écosystèmes d'eau douce et les espèces qui y sont liées, mais aussi pour répondre à la problématique du changement global, que nous avons réalisé une étude de la dynamique annuelle des invertébrés d'eau douce (diversité, abondance, énergie brute) dans trente plans d'eau artificiels situés dans le Marais breton et le Marais poitevin (**article n°2**). Durant deux années consécutives (mars 2019 - février 2021), à l'aide de mes collègues et de bénévoles, j'ai suivi 20 plans d'eau en Marais breton et 10 en Marais poitevin, à raison d'un suivi mensuel d'août à février et d'un suivi bimensuel de mars à juillet. À la suite du confinement dû à la crise sanitaire de la COVID-19, je n'ai pas pu réaliser trois passages en mars/avril 2020. Sur les deux années de suivi, j'ai ainsi réalisé 33 passages sur chacun des sites étudiés soit un total de 139 jours de suivis pour quasiment autant de journées au laboratoire afin de trier les échantillons et, d'identifier et dénombrer les invertébrés d'eau douce. L'objectif était de déterminer si les invertébrés d'eau douce étaient les plus diversifiés et les plus abondants au printemps/été, dans les plans d'eau végétalisés, mais également dans les plans d'eau du Marais breton, ce qui pourrait expliquer la plus grande abondance de Canard souchet dans le Marais breton que dans le Marais poitevin, et enfin, si les invertébrés d'eau douce dominants dans tous les habitats étaient les microcrustacés.

Les deux chapitres suivants étudient le Canard souchet. De mars à avril 2021, avec l'aide de mes collègues, j'ai réalisé les captures des Canard souchet en migration prénuptiale dans le Marais breton et le Marais poitevin, ainsi que la pose de balises GPS-GSM. Cette période était intense avec une ouverture et un suivi des cages 24 heures sur 24 entraînant de nombreuses heures de terrain. D'avril à juin 2021, accompagnée de mes collègues, nous avons prospecté de façon hebdomadaire les deux zones humides à la recherche de nids, sans que nos recherches soient fructueuses. Dans la partie « Chapitre n°2. Matériel et méthodes », j'expliquerai la méthode utilisée pour la capture des femelles sur nid mais également les difficultés rencontrées.

Dans le **Chapitre n°4**, nous décrivons les **habitats utilisés par les Canard souchet en période de halte prénuptiale**. Nous avons étudié quinze Canard souchet équipés de balises GPS-GSM

dans le Marais breton et le Marais poitevin. Les oiseaux ont été suivis pendant leur période de migration prénuptiale afin de comprendre l'utilisation des sites d'alimentation et les besoins de conservation et de gestion (**article n°3**). Nous tenterons de comprendre (1) si la taille du domaine vital du Canard souchet dans le Marais poitevin est plus grande que dans le Marais breton parce que le marais premier a une plus faible densité de plans d'eau et est plus fragmenté, (2) si le sexe a une influence sur la taille du domaine vital, (3) si les Canard souchet ont une préférence pour un type de plan d'eau pour se nourrir en raison de leur niche alimentaire spécifique, et (4) quelles variables environnementales (telles que le niveau d'eau, la présence de végétation aquatique et riveraine, la surface de l'eau) ainsi que les ressources alimentaires (communautés d'invertébrés, valeurs énergétiques, classes de taille des proies) jouent un rôle dans l'utilisation de l'habitat d'alimentation.

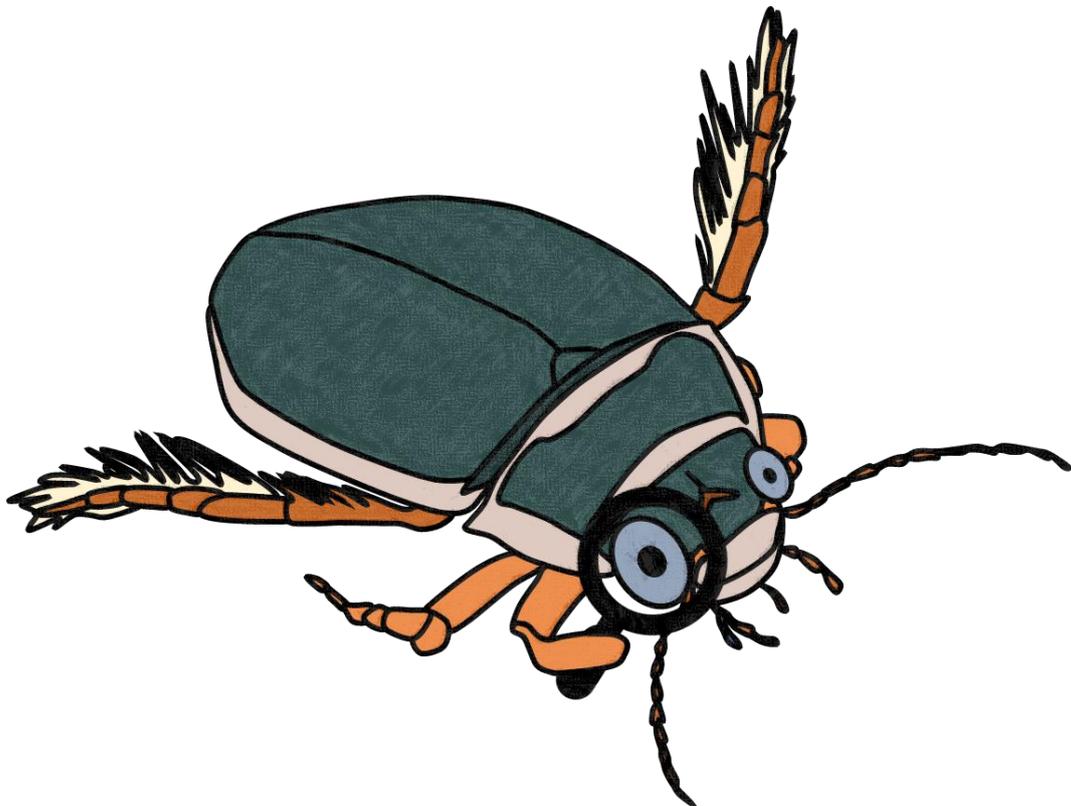
Dans le **Chapitre n°5**, nous allons déterminer la **niche isotopique du Canard souchet en halte prénuptiale**. Les compétences de Pascal Bonnin (bagueur généraliste agréé par le CRBPO) m'ont permis d'effectuer des prises de sang par capillarité sur les individus capturés en migration prénuptiale. Ces échantillons sanguins ont permis d'analyser la niche isotopique des Canard souchet par le biais d'analyses des valeurs en isotopes stables du carbone et de l'azote. Nous avons ainsi déterminé les marqueurs isotopiques du plasma de onze individus ainsi que l'ensemble des ressources alimentaires potentielles du Canard souchet, c'est-à-dire les invertébrés d'eau douce, mais aussi la matière organique particulaire (POM) de la colonne d'eau, la matière organique particulaire sédimentaire (SPOM) et les autres organismes prédateurs participant à la chaîne alimentaire tels que les poissons, dont les niveaux trophiques étaient connus (**article n°4**). A notre connaissance, c'est la première fois que ce type d'analyses, de plus en plus utilisées en écologie alimentaire, a été réalisé sur cette espèce. Nous décrirons également la **dynamique annuelle des proies préférentielles du Canard souchet** au sein des deux marais vendéens.

Dans le **Chapitre n°6**, nous aborderons les **trajets migratoires du Canard souchet** et le concept de philopatrie aux sites de haltes migratoire et de reproduction. Ce chapitre ne fait pas l'objet d'une publication scientifique. Cependant, la pose de balises GPS-GSM ayant permis d'obtenir de nombreux trajets migratoires, il nous semblait intéressant de montrer l'étendue de la dispersion des Canard souchet en halte dans les marais vendéens.

Enfin, le **Chapitre n°7** est une discussion générale au cours de laquelle je réalise une synthèse des différents résultats de ces travaux de recherche. Dans le **Chapitre n°8**, je conclus en apportant des perspectives de recherche et de gestion des habitats en faveur des Canard souchet et des invertébrés d'eau douce.

Les références bibliographiques de l'ensemble du manuscrit (à l'exception de celles des publications) ainsi que plusieurs annexes, dont la liste des communications écrites et orales réalisées durant la thèse (**annexe n°1**), se trouvent à la fin du manuscrit.

Chapitre n°2. Matériel et méthodes



1. LA ZONE D'ETUDE

L'écologie du Canard souchet *Spatula clypeata* et des invertébrés d'eau douce a été étudiée sur deux entités distinctes caractéristiques des zones humides du littoral Atlantique, le Marais breton et le Marais poitevin (Vendée, France). Le Marais breton est une zone humide d'une superficie d'environ 32 000 ha. Le Marais poitevin est la plus grande des zones humides de l'ouest de la France (107 594 ha). Ces deux zones humides présentent un fort intérêt écologique au regard de la diversité de leurs habitats, de leur flore et accueillent une avifaune (limicoles et anatidés) importante en hivernage (Barbier 2009).

1.1. Les plans d'eau du suivi annuel des invertébrés d'eau douce

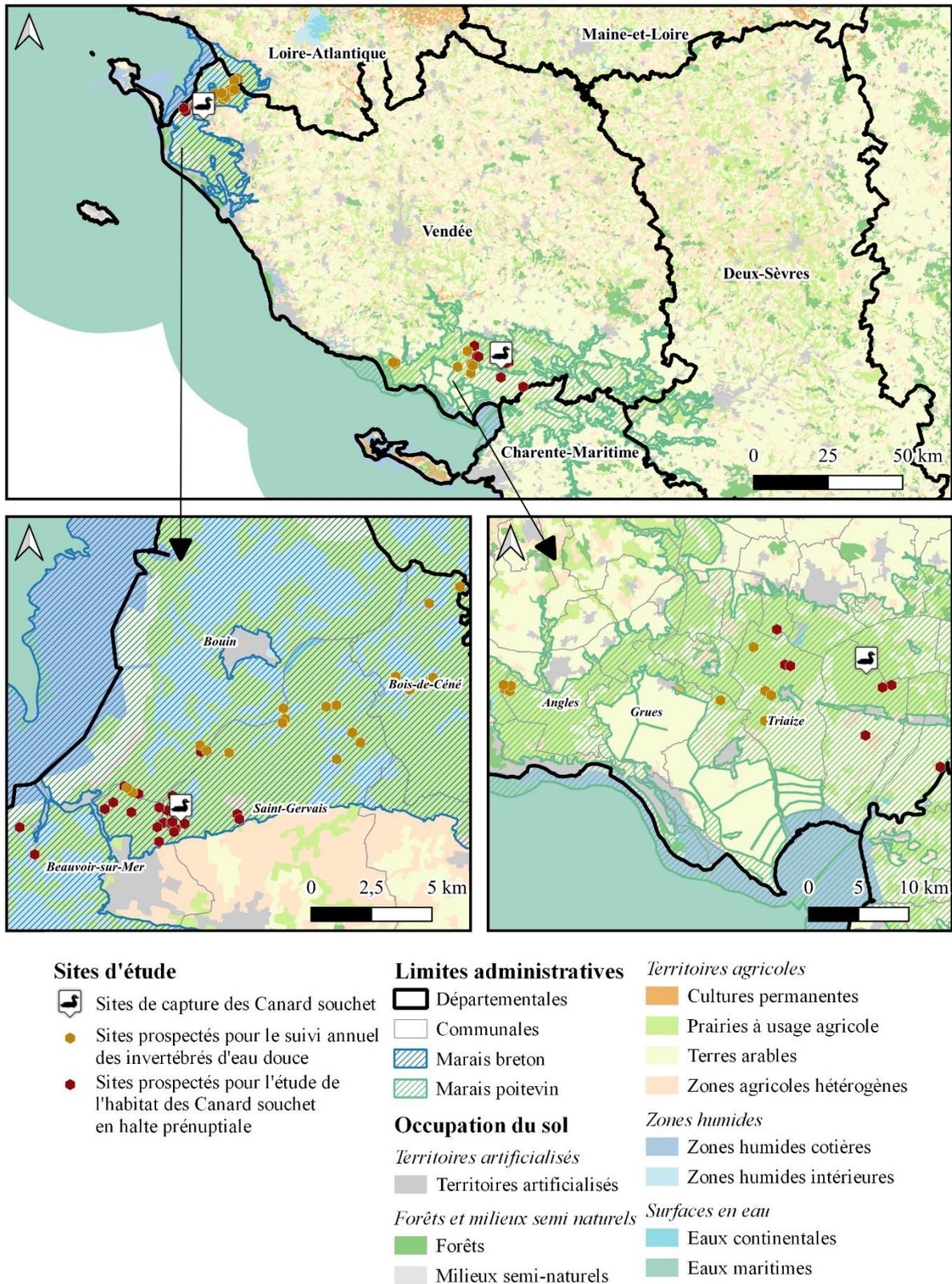
L'échantillonnage et la prospection des habitats aquatiques, dans le cadre du suivi des invertébrés d'eau douce, ont été réalisés sur 20 sites en Marais breton et 10 sites en Marais poitevin (**figure 11**). L'ensemble des sites était localisé dans le marais doux et plus particulièrement, pour les sites du Marais poitevin, dans le marais desséché⁹. Les habitats prospectés pour la mise en œuvre de cette étude étaient des plans d'eau artificiels, appartenant à des chasseurs et parfois co-gérés avec des exploitants agricoles. La sélection des plans d'eau a été réalisée de manière non-aléatoire. Les plans d'eau ont été sélectionnés en fonction de leur connectivité au réseau hydraulique, *i.e.* déconnectés du réseau hydraulique donc alimentés uniquement par l'eau de pluie ou connectés au réseau hydraulique par un ouvrage dont le propriétaire du site en a la gestion afin d'avoir connaissance des mouvements d'eau. De plus, la sélection du site a été faite en fonction des autorisations d'accès accordées par les propriétaires. Une collaboration préexistante et donc un relationnel établi existait déjà avec certains propriétaires de plans d'eau permettant un suivi continu sur deux ans. L'accès au site devait pouvoir se faire en autonomie et devait être pérenne dans le temps. Les plans d'eau artificiels étudiés ont principalement été créés par les propriétaires entre les années 1980 et 1995. Ils sont utilisés pour la chasse du 21 août au 31 janvier. Tout au long de l'année, les

⁹ **Marais desséché** : « Partie d'un marais soustrait aux inondations par des digues et un système hydraulique approprié. » (Triplet 2022).

propriétaires préservent leur parcelle (prairies et plan d'eau) par diverses opérations de gestion (*e.g.* fauche, pâturage, faucardage, etc.). La gestion des niveaux d'eau dépend de la pluviométrie, du propriétaire et des autorités locales, *i.e.* Direction Départementale des Territoires et de la Mer, Associations syndicales de marais, etc. (autorisation/restriction en fonction de la ressource en eau). Afin de suivre l'évolution des sites, lors de chaque passage, une photo panoramique de chaque site a été prise. Des exemples de suivis photos permettant de rendre compte de l'évolution des habitats des plans d'eau artificiel sont présentés en **figure 12** à **figure 17**.

1.2. Les sites utilisés par les Canard souchet en haltes prénuptiales

Concernant la capture des Canard souchet, un site a été sélectionné en Marais breton et deux sites en Marais poitevin (**figure 11**). Les captures étant moins aisées en Marais poitevin qu'en Marais breton, un site de capture supplémentaire a été ajouté en Marais poitevin, permettant d'optimiser les chances de captures. Enfin, afin d'étudier les sites fréquentés par les individus équipés d'une balise GPS-GSM, en halte prénuptiale, 32 sites utilisés par les oiseaux ont été prospectés (**figure 11**). Ces sites sont situés dans le marais doux du Marais breton et du Marais poitevin.



Réalisation : Axelle Moreau, août 2022 | Fond de carte : CORINE Land Cover

Figure 11. Localisation des sites étudiés au sein des deux zones humides du littoral Atlantique, situées en Vendée, le Marais breton (au nord du département) et le Marais poitevin (au sud du département).

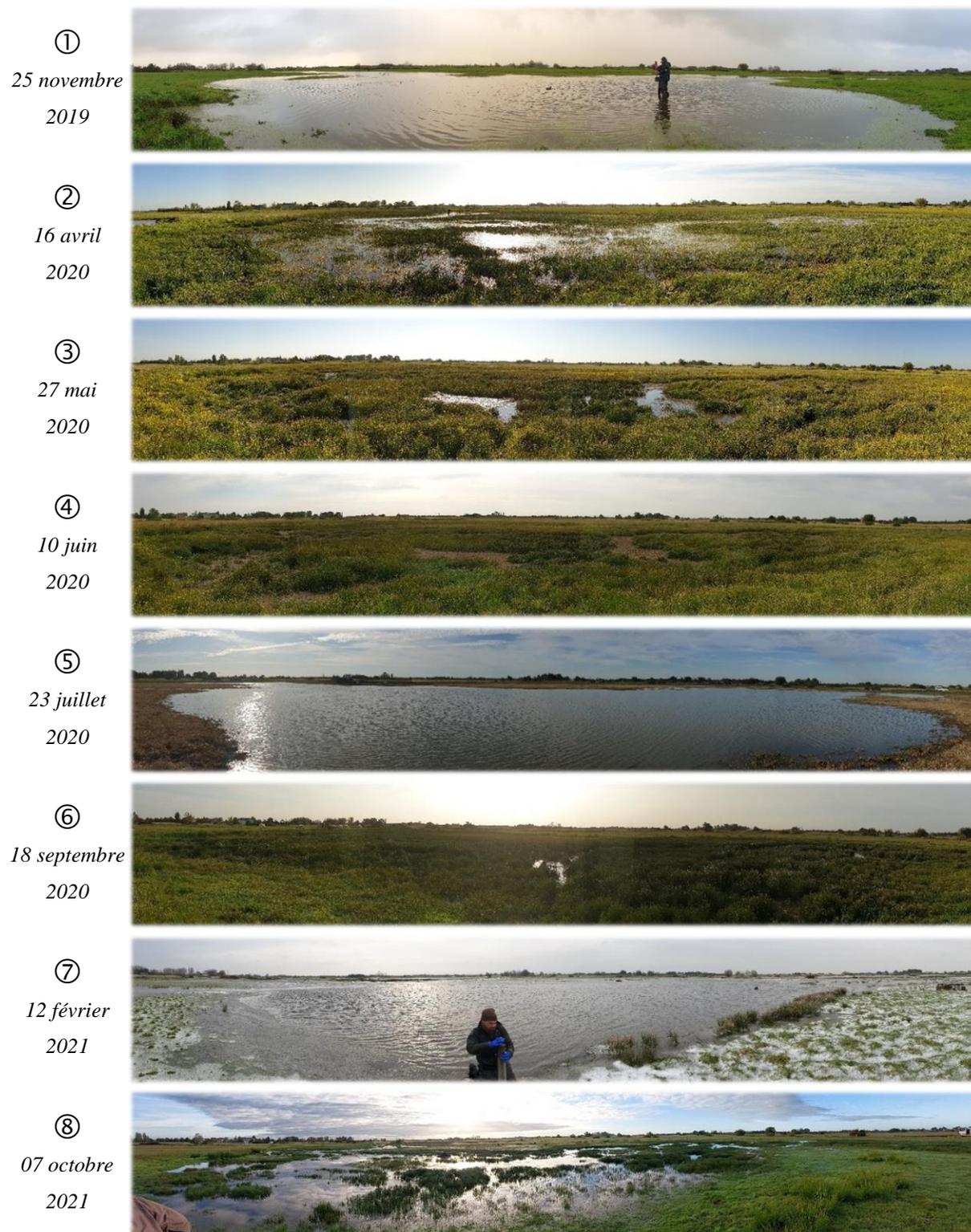


Figure 12. Exemple de suivi photographique. Site MB01 situé dans le Marais breton. Ce site est un plan d'eau peu profond possédant des pentes douces. Les dates des prises de vue sont les suivantes : ① 25 novembre 2019, ② 16 avril 2020, ③ 27 mai 2020, ④ 10 juin 2020, ⑤ 23 juillet 2020, ⑥ 18 septembre 2020, ⑦ 12 février 2021, ⑧ 07 octobre 2021.

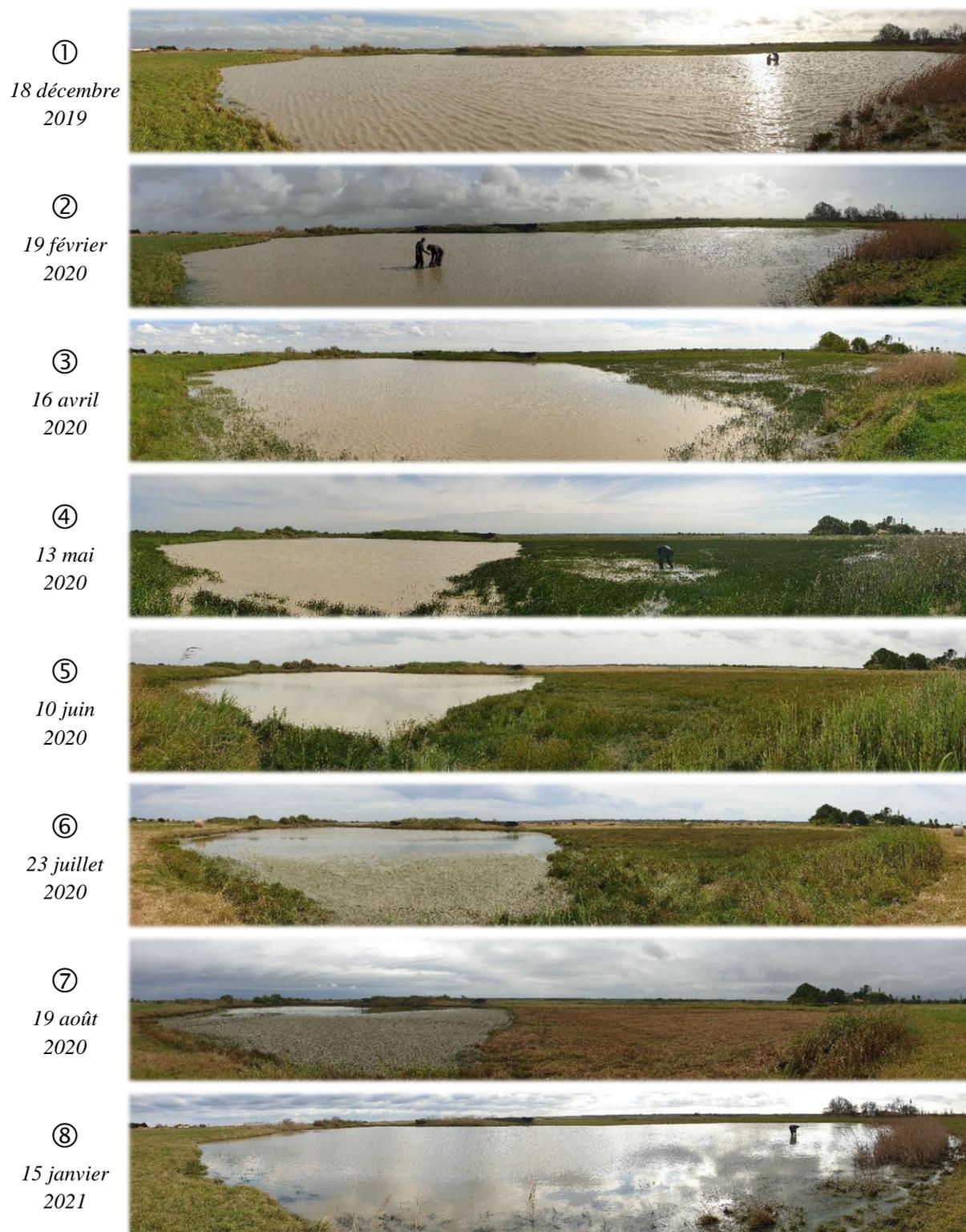


Figure 13. Exemple de suivi photographique. Site MB06 situé dans le Marais breton. Ce site est un plan d'eau possédant des pentes abruptes. Les dates des prises de vue sont les suivantes : ① 18 décembre 2019, ② 19 février 2020, ③ 16 avril 2020, ④ 13 mai 2020, ⑤ 10 juin 2020, ⑥ 23 juillet 2020, ⑦ 19 août 2020, ⑧ 15 janvier 2021.

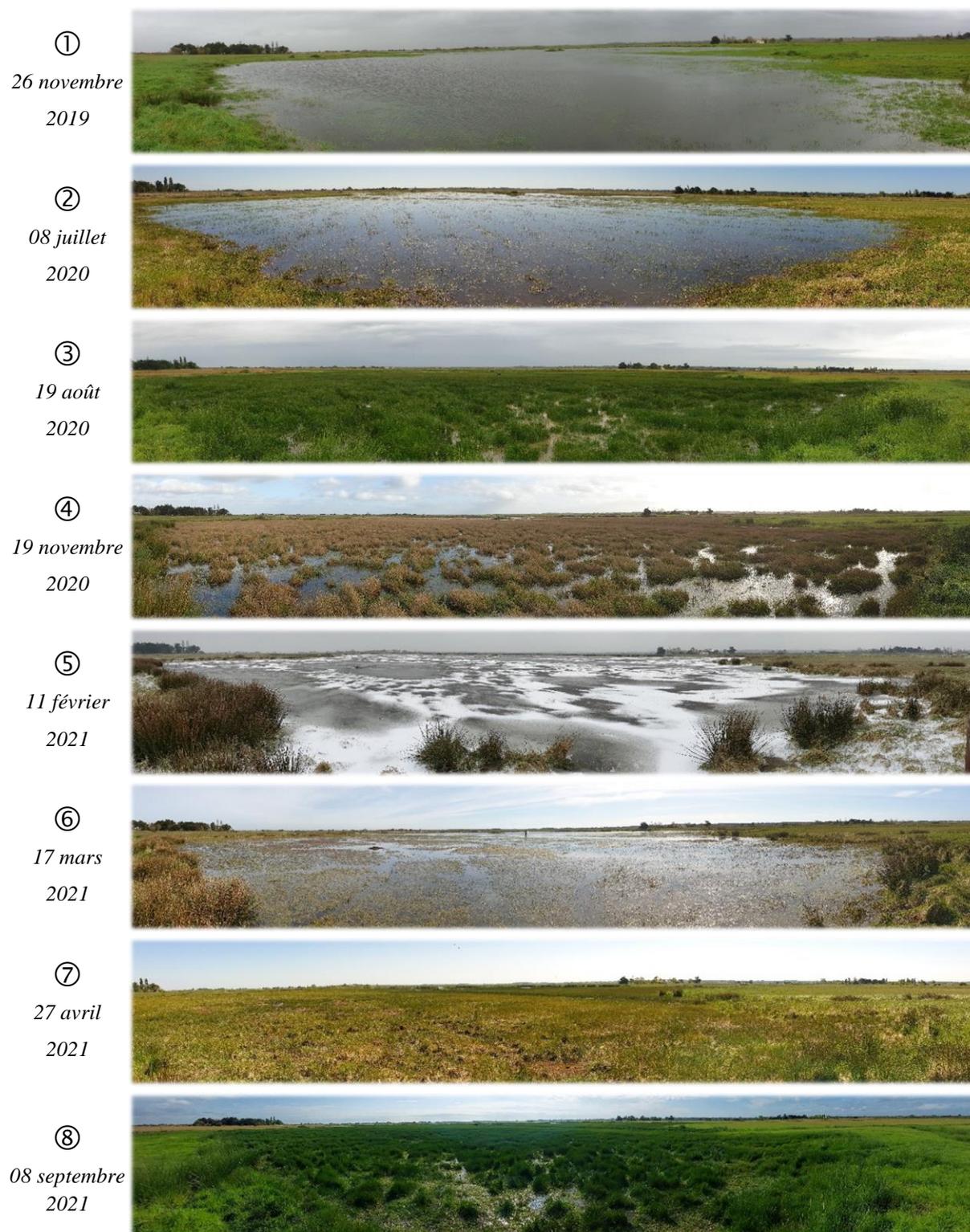


Figure 14. Exemple de suivi photographique. Site MB09 situé dans le Marais breton. Ce site est un plan d'eau peu profond possédant des pentes douces. Les dates des prises de vue sont les suivantes : ① 26 novembre 2019, ② 08 juillet 2020, ③ 19 août 2020, ④ 19 novembre 2020, ⑤ 11 février 2021, ⑥ 17 mars 2021, ⑦ 27 avril 2021, ⑧ 08 septembre 2021.



Figure 15. Exemple de suivi photographique. Site MB12 situé dans le Marais breton. Ce site est un plan d'eau possédant des pentes abruptes. Les dates des prises de vue sont les suivantes : ① 20 février 2020, ② 16 avril 2020, ③ 29 avril 2020, ④ 27 mai 2020, ⑤ 08 juillet 2020, ⑥ 15 octobre 2020, ⑦ 15 décembre 2020, ⑧ 27 avril 2021.

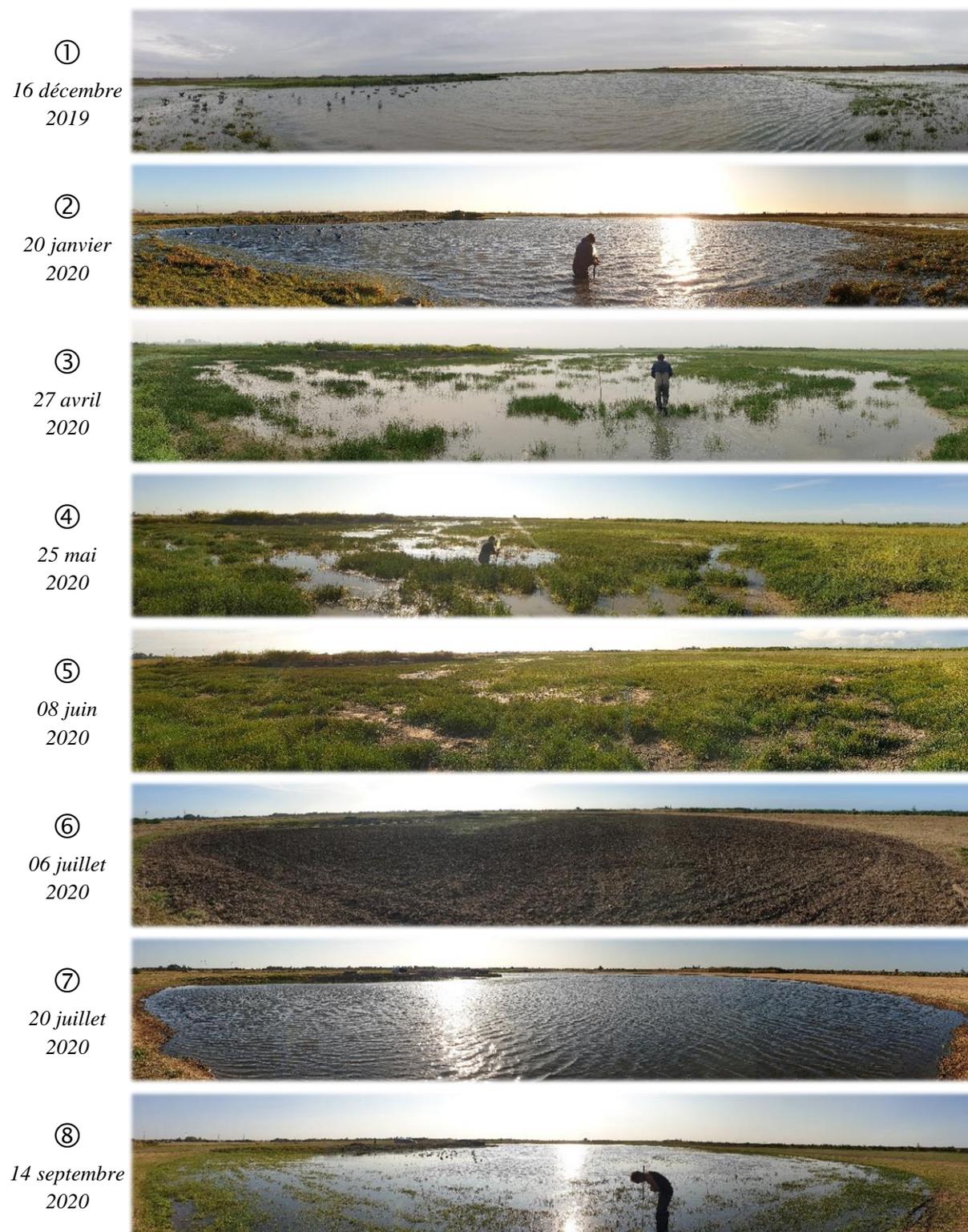


Figure 16. Exemple de suivi photographique. Site MP03 situé dans le Marais poitevin. Ce site est un plan d'eau peu profond possédant des pentes douces. Les dates des prises de vue sont les suivantes : ① 16 décembre 2019, ② 20 janvier 2020, ③ 27 avril 2020, ④ 25 mai 2020, ⑤ 08 juin 2020, ⑥ 06 juillet 2020 (site après le passage d'un rotovator et d'une herse), ⑦ 20 juillet 2020, ⑧ 14 septembre 2020.

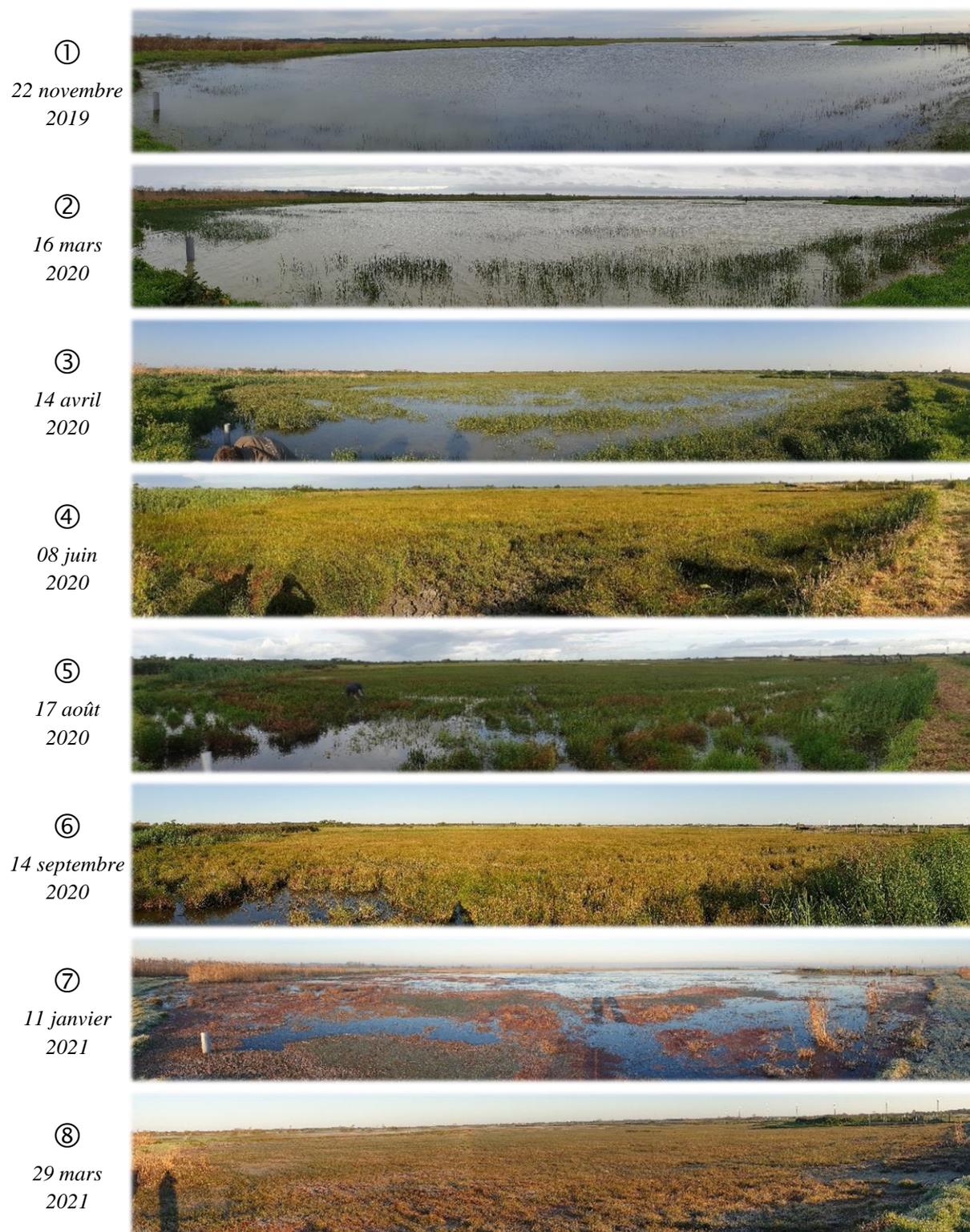


Figure 17. Exemple de suivi photographique. Site MP04 situé dans le Marais poitevin. Ce site est un plan d'eau peu profond possédant des pentes douces. Les dates des prises de vue sont les suivantes : ① 22 novembre 2019, ② 16 mars 2020, ③ 14 avril 2020, ④ 08 juin 2020, ⑤ 17 août 2020, ⑥ 14 septembre 2020, ⑦ 11 janvier 2021, ⑧ 29 mars 2021.

Fiche technique n°1. Maintien d'un réseau de propriétaires

L'accès aux plans d'eau étudiés a été rendu possible grâce au réseau de la FDC85. Cependant, ces propriétés étant privées, il était nécessaire de maintenir une relation de confiance avec les propriétaires pour que l'accès au site soit pérenne dans le temps.

Afin de sélectionner les sites et d'obtenir les accès à ces propriétés privées, nous avons dans un premier temps contacté par téléphone les propriétaires afin d'expliquer le projet et d'obtenir des informations complémentaires quant à la connexion du site au réseau hydraulique. Une fois les sites sélectionnés, nous avons rencontré chaque propriétaire. Nous leur avons fait remplir une fiche de renseignements afin d'obtenir toutes les informations importantes sur leur plan d'eau (**annexe n°2**). De plus, nous avons fourni à chaque propriétaire un cahier de suivi contenant une cartographie du site, une explication détaillée du projet, une présentation des invertébrés d'eau douce potentiellement présents dans leurs plans d'eau, un calendrier prévisionnel de passage, ainsi que deux fiches de suivi, l'une pour la gestion de l'eau et l'autre pour l'entretien du site. Le propriétaire devait saisir tous les mouvements d'eau effectués sur le site ainsi

que toutes les actions d'entretien qu'il réalisait (fauche, pâturage, faucardage, etc.) durant les deux années de suivi (**annexe n°3**). Une fois les propriétaires associés au projet, nous avons dû maintenir cette relation de confiance. Pour ce faire, avant chaque suivi sur site, nous avons envoyé un calendrier de passage (**annexe n°4**) au propriétaire afin de l'informer du jour et de l'heure de passage ainsi que le nom du ou des aide(s) terrain. De plus, nous leur fournissions les résultats du suivi précédent, *i.e.* l'abondance des invertébrés de la colonne d'eau et du sédiment, ainsi que la valeur des variables environnementales mesurées sur site. Ainsi, le propriétaire était régulièrement impliqué dans le projet et pouvait suivre l'évolution de son site au fil des suivis.

2. LES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX

Dans le cadre du suivi des invertébrés d'eau douce et du suivi des sites fréquentés par les Canard souchet en halte prénuptiale, les sites ont été caractérisés par la mesure de plusieurs paramètres environnementaux décrivant la météorologie, le régime hydrique, l'environnement physique et chimique de l'eau ou encore la végétation aquatique et rivulaire. L'ensemble de ces variables est présenté dans le **tableau 2**. La géographie du site a été évaluée sur le système d'information géographique QGIS (QGIS Development Team 2009), à l'exception des pratiques agricoles, qui ont été évaluées sur le terrain. Les variables météorologiques (données de la station météorologique de La Roche-sur-Yon, Vendée, France), hydrauliques, physiques, chimiques et de végétation ont été mesurées lors de chaque sortie sur site, à l'exception de la granulométrie. Cette dernière n'a été évaluée qu'une seule fois au cours des deux années de suivi et uniquement pour les sites échantillonnés dans le cadre du suivi des invertébrés d'eau douce. La granulométrie moyenne des sédiments, après élimination de la matière organique, a été mesurée par un granulomètre laser (Mastersizer, 2000 ; Malvern Instruments, U.K.) puis estimée selon la théorie de Folk et Ward (Folk et Ward 1957), à l'aide du programme GRADISTAT (Blott et Pye 2001). Lors de chaque passage sur site, les hauteurs d'eau et de sédiments ont été mesurées à l'aide d'un jalon gradué tandis que les autres paramètres physico-chimiques ont été mesurés à l'aide d'une sonde multi-paramètres (VWR MU 6100 H Multimeter). Les différents types de végétation (mesurés lors que chaque passage) ainsi que les pentes (mesurées une fois, lors du premier passage) ont été caractérisés empiriquement. La présence du Canard souchet (nids, couvées et individus en halte migratoire) a été notée de mars à juillet (suivi bimensuel), au moment du passage sur site, et uniquement pour les sites échantillonnés dans le cadre du suivi des invertébrés d'eau douce.

Toutes les variables environnementales mesurées sur les sites n'ont pas été utilisées dans les analyses de données. En effet, certaines variables étaient corrélées entre elles (*e.g.* températures minimales et maximales de l'air), d'autres ne sont pas ressorties comme significatives dans l'explication des jeux de données (*e.g.* présence de végétation aquatique invasive) et enfin, certaines variables étaient mesurées uniquement pour vérifier les conditions du milieu (*e.g.* la mesure de la salinité était réalisée afin de confirmer la présence d'eau douce sur les sites échantillonnés).

Tableau 2. Paramètres environnementaux (paramètres abiotiques et biotiques) mesurés sur chaque site d'échantillonnage. Les couleurs signifient que la variable a été mesurée ● lors du suivi des invertébrés d'eau douce (33 passages sur chaque sites), ● lors du suivi des sites fréquentés par les Canard souchet en halte pré-nuptiale (1 passage sur chaque site). Les codes signifient que ✦ la variable n'a été mesurée qu'une seule fois, lors du premier passage (suivi invertébrés d'eau douce uniquement) ; ○ la variable n'a été mesurée qu'une seule fois lors de chaque passage sur le terrain ; ⊙ la variable a été mesurée trois fois (triplicats) lors de chaque passage sur le terrain.

Type de variable	Nom de la variable	Unité	Description	
Géographique	Zone humide	-	Marais breton ou Marais poitevin	●✦ ●○
Géographique	Surface initiale du site	m ²	Surface en eau du site	●✦ ●○
Géographique	Surface du site	m ²	Surface en eau du site en fonction de la perte d'eau	●○ -
Géographique	Surface prairie	m ²	La limite d'un site correspond aux canaux qui bordent la prairie	●✦ -
Géographique	Pratiques agricoles	-	Méthodes de gestion et/ou pratiques agricoles	●○ ●○
Géographique	Habitat	-	1 : prairies ; 2 : plans d'eau ; 3 : canaux	- ●○
Météorologique	Température maximale de l'air	°C	Température maximale de l'air	●○ -
Météorologique	Température minimale de l'air	°C	Température minimale de l'air	●○ -
Météorologique	Précipitations	mm	Pluviométrie du jour du suivi	●○ -
Météorologique	Ensoleillement	h	Durée d'ensoleillement du jour du suivi	●○ -
Paramètres hydrauliques	Temps d'inondation	%	Taux d'inondation pendant les deux années de suivi pour définir les plans d'eau permanents ou temporaires	●✦ -
Paramètres hydrauliques	Pompage	-	Remplissage du plan d'eau ou non entre deux suivis	●○ -
Paramètres hydrauliques	Perte d'eau	%	Pourcentage d'eau perdu	●○ -
Paramètres hydrauliques	Hauteur d'eau	cm	Hauteur d'eau, mesurée à l'aide d'un jalon gradué	●⊙ ●⊙
Paramètres physiques	Hauteur de sédiment	cm	Hauteur du sédiment, mesurée à l'aide d'un jalon gradué	●⊙ ●⊙
Paramètres physiques	Type de sédiment	-	1 : sédiment limoneux ; 2 : limoneux/vaseux ; 3 : vaseux	- ●⊙
Paramètres physiques	Taux de sédimentation	%	Taux d'envasement	●⊙ ●⊙
Paramètres physiques	Taux d'argile	%	Pourcentage d'argile dans le sédiment après analyses granulométriques	●✦ -
Paramètres physiques	Taux de limon	%	Pourcentage de limon dans le sédiment après analyses granulométriques	●✦ -
Paramètres physiques	Taux de sable	%	Pourcentage de sable dans le sédiment après analyses granulométriques	●✦ -
Paramètres physiques	Profondeur du site	cm	La profondeur du site correspond à la hauteur de l'eau et des sédiments	●⊙ ●⊙
Paramètres physiques	Pente	%	Les pentes ont été estimées in situ et codées en trois catégories : 1 : douce (< 5 %) ; 2 : modérée (5 à 10 %) ; 3 : forte (> 10 %)	●✦ ●○

Chimie de l'eau	Température de l'eau	°C	Température de l'eau	●◎ -
Chimie de l'eau	Concentration d'oxygène dissous	mg/L	Concentration d'oxygène dissous recueillie à l'aide d'une sonde multi-paramètres	●◎ -
Chimie de l'eau	Saturation en oxygène dissous	%	Saturation en oxygène dissous recueillie à l'aide d'une sonde multi-paramètres	●◎ -
Chimie de l'eau	Salinité	-	Salinité recueillie à l'aide d'une sonde multi-paramètres	●◎ ●◎
Chimie de l'eau	pH	-	pH recueilli à l'aide d'une sonde multi-paramètres	●◎ -
Végétation	Végétation aquatique	%	Pourcentage de recouvrement de la végétation aquatique (émergée + submergée)	●○ ●◎
Végétation	Végétation aquatique	-	Classification EUNIS du site à partir des espèces végétales dominantes	●✦
Végétation	Végétation émergée	%	Pourcentage de recouvrement de la végétation aquatique émergente	●○ ●◎
Végétation	Végétation submergée	%	Pourcentage de recouvrement de la végétation aquatique submergée	●○ ●◎
Végétation	Herbacées rivulaires	%	Pourcentage de recouvrement des herbacées rivulaires	●○ ●◎
Végétation	Hélophytes rivulaires	%	Pourcentage de recouvrement des hélophytes rivulaires	●○ ●◎
Végétation	Végétation aquatique invasive	%	Pourcentage de recouvrement de la végétation aquatique invasive	●○ ●◎
Végétation	Végétation rivulaire invasive	%	Pourcentage de recouvrement de la végétation rivulaire invasive	●○ ●◎
Canard souchet	Souchet en halte	ind	Nombre d'individus en haltes	●○ -
Canard souchet	Souchet nicheur	ind	Nombre de couples reproducteurs	●○ -
Canard souchet	Nichées de souchet	ind	Nombre de nichées	●○ -
Invertébrés d'eau douce	Abondance dans l'eau	ind/m ³	Densité par m ³ des invertébrés d'eau douce dans la colonne d'eau	●○ ●◎
Invertébrés d'eau douce	Diversité dans l'eau	Nb taxon	Diversité des invertébrés d'eau douce dans la colonne d'eau	●○ ●◎
Invertébrés d'eau douce	Valeur énergétique dans l'eau	cal/ m ³	Énergie brute en cal/m ³ des invertébrés d'eau douce dans la colonne d'eau. La valeur énergétique était basée sur le poids sec individuel et la valeur de référence était tirée de Moreau <i>et al.</i> 2021.	●○ ●◎
Invertébrés d'eau douce	Abondance dans le sédiment	ind/m ²	Densité par m ² des invertébrés d'eau douce dans le sédiment	●◎ -
Invertébrés d'eau douce	Diversité dans le sédiment	Nb taxons	Diversité des invertébrés d'eau douce dans le sédiment	●◎ -
Invertébrés d'eau douce	Valeur énergétique dans le sédiment	cal/m ²	Énergie brute en cal/m ² des invertébrés d'eau douce dans le sédiment. La valeur énergétique était basée sur le poids sec individuel et la valeur de référence était tirée de Moreau <i>et al.</i> 2021.	●◎ -

3. METHODES D'ÉCHANTILLONNAGE DES INVERTEBRES D'EAU DOUCE (SUIVI ANNUEL)

3.1. Période d'étude

L'objectif du suivi des invertébrés d'eau douce était de comprendre la dynamique annuelle des invertébrés d'eau douce. Ainsi, ce suivi a été réalisé sur deux ans, de novembre 2019 à octobre 2021. L'échantillonnage avait lieu en journée, toujours à la même heure sur chaque site. D'août à février, la fréquence des suivis était mensuelle. De mars à juillet, la fréquence des suivis était bimensuelle. Cette période correspond à la phénologie de la reproduction des anatisés mais il s'agit également du moment où les invertébrés d'eau douce sont les plus abondants. Plusieurs espèces d'invertébrés d'eau douce hivernent au stade d'œufs, de minuscules larves ou nymphes (Greenhalgh and Ovenden 2017).

3.2. Acquisition des données sur le terrain

Pour chaque site, les invertébrés d'eau douce d'une taille supérieure à 200 μm ont été échantillonnés à partir de deux méthodes : l'utilisation d'un filet à plancton pour les invertébrés de la colonne d'eau et le carottage pour les invertébrés du sédiment. L'utilisation de deux méthodes permettait d'optimiser l'échantillonnage de la diversité des invertébrés qui vivent dans les plans d'eau (Turner et Trexler 1997 ; Grant 2002 ; Burdett *et al.* 2015). De plus, ces deux méthodes étant quantitatives (Grant 2002), elles permettaient d'extrapoler l'abondance des communautés d'invertébrés à l'ensemble du site. Enfin, en plus d'améliorer la compréhension de la dynamique des communautés d'invertébrés d'eau douce, ces travaux ont aussi pour objectif de comprendre la relation trophique entre ces taxons et le Canard souchet. Ce dernier est connu pour avoir un régime alimentaire composé principalement de microcrustacés donc de proies dont la taille minimale est de l'ordre de 0,2 mm (Nudds et Bowlby 1984 ; Guillemain *et al.* 2000). Ainsi, les invertébrés d'une taille inférieure à 0,2 mm n'étaient pas nos cibles et n'ont pas été échantillonnés.

Sur chaque site, les invertébrés d'eau douce ont été échantillonnés en fonction de la végétalisation du site. Le protocole d'échantillonnage (filet à plancton et carottage) a été réalisé

aléatoirement dans les zones végétalisées et dans les zones non végétalisées. Les invertébrés de la colonne d'eau étaient échantillonnés à l'aide d'un filet à plancton (maille de 200 µm, cadre rectangulaire de 15 x 35,5 cm) par trait de filets horizontaux dans la colonne d'eau, sur un transect de deux mètres (**figure 18**). Les échantillons étaient conservés à l'éthanol 70 ° (concentration finale). Les invertébrés du sédiment étaient prélevés à l'aide d'un carottier (diamètre 8 cm, 5 cm de profondeur, soit un volume prélevé de 251,2 cm³) (**figure 18**). Des triplicats étaient réalisés aléatoirement. Pour chaque carotte, la colonne d'eau au-dessus de la partie sédimentaire a été retirée. Les cinq premiers centimètres de sédiment étaient ensuite prélevés à l'aide d'un pousse-carotte, tamisés (tamis de 200 µm) puis placés dans un pot et fixés à l'éthanol 70 ° (concentration finale). Seuls les cinq premiers centimètres de sédiment ont été échantillonnés car cette profondeur correspond à la profondeur maximale d'alimentation de nombreux anatidés (Eldridge 1990 ; Grant 2002).

3.3. Identification des invertébrés au laboratoire

Au laboratoire, les échantillons étaient lavés à l'eau claire dans un tamis de 200 µm. Pour chaque échantillon, les individus étaient dénombrés et identifiés à l'aide d'une cellule de tri et d'une loupe binoculaire (Euromex, Series Z, 7-45 x). Les invertébrés étaient identifiés jusqu'à la famille, excepté pour les Annelida (Embranchement), les Copepoda (Sous-Classe), les Cladocera (Super-Ordre), les Hydracarina (Sous-Classe) et les Ostracoda (Classe), à partir de trois manuels de référence : « *Guide d'identification des principaux macroinvertébrés d'eau douce du Québec* » (Moisan 2010), « *Les invertébrés d'eau douce – systématique, biologie, écologie* » (Tachet *et al.* 2010) et « *Perla* » (DREAL Auvergne-Rhône-Alpes 2018, disponible en ligne).

L'ensemble de ce projet de recherche visant à mettre en lien les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet, il ne nous a pas semblé pertinent de descendre plus loin dans le niveau taxonomique des invertébrés identifiés (*i.e.* genre ou espèce). De plus, nous avons souhaité privilégier la durée d'échantillonnage (*i.e.* deux années de suivis), la fréquence d'échantillonnage (*i.e.* suivi mensuel à bimensuel en fonction de la période de l'année), ainsi que le nombre de sites échantillonnés, plutôt qu'une identification fine des invertébrés d'eau douce. En effet, identifier les invertébrés d'eau douce à un niveau taxonomique plus précis nous

aurait contraint à passer un temps plus long au laboratoire ne nous permettant pas de suivre un nombre important de sites, à une fréquence élevée, sur une durée de deux ans.

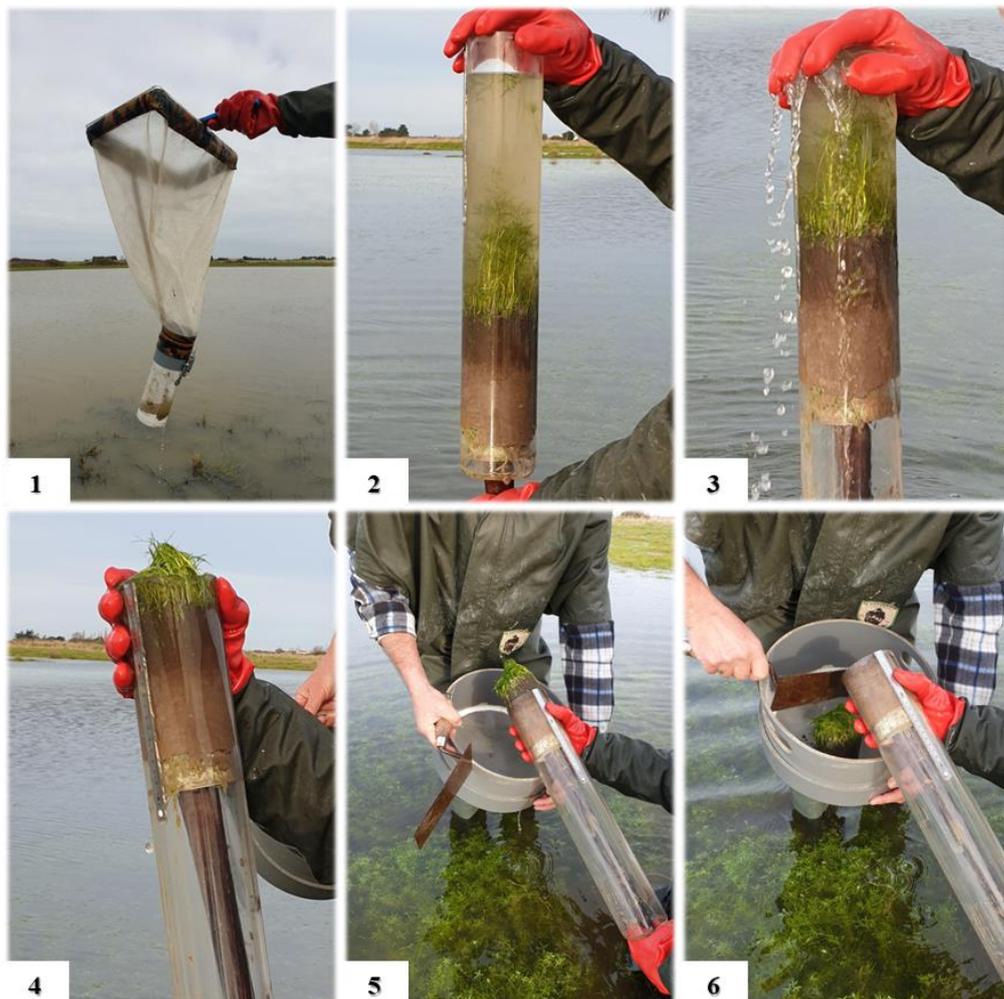


Figure 18. Méthodes d'échantillonnage des invertébrés d'eau douce de la colonne d'eau ① et du sédiment (② à ⑥). Pour les invertébrés de la colonne d'eau ①, un transect de deux mètres à l'aide d'un filet à plancton était réalisé dans la zone végétalisée et non végétalisée de chaque site soit deux prélèvements par site. Pour les invertébrés du sédiment (② à ⑥), la méthode était la suivante : ② Prélèvement d'une carotte de sédiment à l'aide d'un carottier de diamètre 8 cm. ③④ Retrait de la colonne d'eau à l'aide d'un pousse carotte. ⑤ Prélèvement des cinq premiers centimètres de la carotte de sédiment. ⑥ Tamisage à l'aide d'un tamis de maille 200 μ m.

Fiche technique n°2. L'organisation des phases de terrain pour le suivi annuel des invertébrés

Afin de réaliser un passage sur les 30 sites du suivi annuel des invertébrés d'eau douce, 5 jours de terrain (**figure 19**) étaient en moyenne nécessaires. Une à deux personnes « aides de terrain » étaient obligatoires par journée. Les accompagnants étaient des salariés de la FDC85 ou des bénévoles. Ainsi, le suivi a nécessité une planification préalable des journées de prélèvements et une gestion importante des équipes.

La COVID-19, apparue en mars 2020 (première année du suivi), a entraîné un arrêt des prélèvements pendant trois passages puis a complexifié la gestion des équipes. Pendant une longue période, les bénévoles n'étaient plus autorisés à venir sur le terrain impliquant l'obligation d'obtenir l'aide exclusive des salarié(e)s de la FDC85.

La fréquence des suivis étant intense, nous avons recruté deux stagiaires en 2020 afin de travailler sur la dynamique des invertébrés d'eau douce. Océane Lebon a rejoint nos équipes pour un stage de Master 1 (Université de La Rochelle) d'une durée de huit semaines ainsi qu'Augustin Jacquet pour un stage de 1^{ère} année de BTS GPN (Lycée Nature, La Roche-sur-Yon) d'une durée de dix semaines, fragmenté en plusieurs périodes au cours de l'année scolaire.

Malheureusement pour Océane, son stage s'est déroulé entièrement en distanciel en raison du confinement. Augustin a quant à lui pu participer au suivi des invertébrés permettant ainsi de soulager la partie organisationnelle des phases de terrain et la sollicitation des salariés de la FDC85. Ils ont tous deux réalisé une étude sur les communautés d'invertébrés d'eau douce en période hivernale et estivale.

Entre chaque passage, les échantillons étaient analysés rapidement au laboratoire.



Figure 19. Chiffres clés du suivi des invertébrés d'eau douce.

4. METHODES DE CAPTURE ET DE SUIVI DES CANARD SOUCHET

4.1. Les Canard souchet en halte migratoire

4.1.1. Capture des individus en halte migratoire

En période de migration prénuptiale, sur les deux années de captures (2020 et 2021), 38 individus ont été capturés dont 26 équipés d'une balise GPS-GSM (**tableau 5**). Les oiseaux ont été capturés par le biais de cages-pièges avec l'utilisation d'appelants Canard souchet chacun identifiés par une bague officielle d'éleveur. Le système était composé d'une cage centrale contenant les appelants et de quatre cages de captures disposés sur chaque côté de la cage centrale (**figure 20**). Au total, quatre systèmes de cages-pièges ont été utilisés sur les trois sites de capture (un site en Marais breton et deux sites en Marais poitevin). Initialement, deux sites de captures étaient utilisés, un dans chaque marais. Quand les effectifs de capture ont été atteints en Marais breton, le dispositif a été rapatrié sur un deuxième site de capture en Marais poitevin afin de maximiser les chances d'attirer des individus en haltes migratoires. Sur chacun de ces sites, deux systèmes de capture ont été disposés. La première cage centrale contenait un mâle appelant et la seconde, une femelle appelant. A proximité de chaque cage-piège, une caméra (NATURACAM – STDX2) a été disposée permettant de surveiller la présence d'une potentielle capture (**figure 20**). Les pièges ont été activés tous les jours du 1^{er} mars au 17 mars pour l'année 2020 (arrêt des captures à la suite de la pandémie de la COVID-19) et du 1^{er} mars au 10 avril pour l'année 2021, après dépôt d'une demande d'autorisation de programme personnel (PP : 1821) auprès du CRBPO et du respect des conditions éthiques de capture et de manipulations des oiseaux.

Les individus capturés étaient bagués à l'aide d'une bague acier possédant un identifiant unique (bague Museum). Ils étaient ensuite âgés et sexés (Mouronval 2014) puis des mesures biométriques étaient réalisées (aile, tarse, bec, poids). Pour les individus répondant au critère de poids, *i.e.* le poids de l'équipement devait être inférieur ou égal à 3 % du poids de l'animal, et rentrant dans les effectifs d'équipement souhaités, les Canard souchet ont été équipés d'une balise GPS-GSM (OrniTrack-10 - tracker GPS-GSM/GPRS/3G à énergie solaire) fixée avec un

harnais en téflon (**figure 21**). Concernant les effectifs, nous souhaitons une répartition équilibrée en sex-ratio (50 % mâles, 50 % femelles) et en âge-ratio (50 % juvéniles 2A, 50 % adultes +2A), soit 10 individus par catégorie. Cependant, les difficultés de captures ont amené à reconsidérer les ratios à la baisse, notamment pour les femelles.

La programmation des balises a été différentielle au cours de l'année (**tableau 3**), les paramètres étant modifiables à distance. Cependant, cette programmation était identique de jour comme de nuit, les canards ayant aussi une activité nocturne.

Tableau 3. Intervalle de temps programmé entre deux points GPS.

Intervalle de temps entre deux points GPS	Automne et hiver	Printemps et été
Lorsque la batterie est > 75 %	30 min	1 min
Lorsque la batterie est < 75 %	60 min	5 min
Lorsque la batterie est < 50 %	180 min	30 min
Lorsque la batterie est < 25 %	180 min	60 min

Lors de la deuxième année de suivi, un prélèvement de sang par effraction cutanée et récupération par capillarité a été réalisé sur 16 individus (**tableau 5**). Ces prélèvements ont pu être réalisés uniquement lorsque Pascal Bonnin, bagueur généraliste et personne habilitée à la prise de sang par capillarité sur les Canard souchet, était présent. Sur chaque individu, 1 ml de sang était prélevé dans la veine brachiale après nettoyage de la zone de prélèvement avec de l'alcool (éthanol 70 °). Le contenu du capillaire était déposé dans un tube Eppendorf préalablement hépariné pour éviter la coagulation du sang. Le sang total était ensuite centrifugé (10 min à 3 500 tours/minute) afin de ne récupérer que le plasma qui était ensuite conservé au congélateur à -20 °C. Ces prélèvements avaient pour objectif de déterminer l'alimentation de ces individus à travers une analyse isotopique du plasma sanguin.



Figure 20. Système de capture des Canard souchet en migration prénuptiale, composé d'une cage centrale contenant les appelants et de quatre cages de captures disposées sur chaque côté de la cage centrale. Les photos proviennent du système de surveillance (caméra NATURACAM – STDX2) disposé à proximité de chaque système de capture, permettant de détecter la présence d'oiseau capturé. Sur les deux photos, un mâle a été capturé dans la première cage. A gauche, la photo a été prise de jour ; à droite, de nuit.

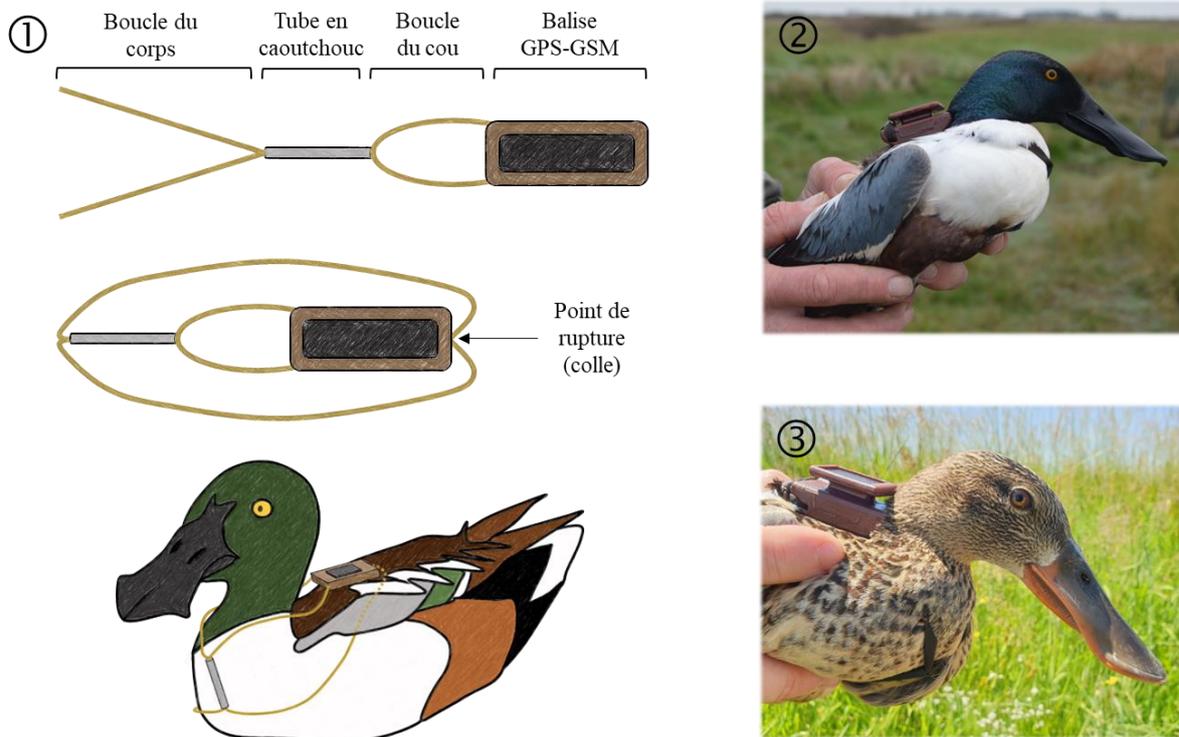


Figure 21. Schéma explicatif de la fixation de la balise GPS-GSM sur le dos d'un Canard souchet. ① La balise GPS-GSM est placée comme un sac à dos. Le harnais en téflon est fixé sur l'individu en plaçant la boucle du cou autour de la tête. Un tube en caoutchouc de 1,7 mm maintient le harnais sur la partie abdominale. Les extrémités de la boucle du corps sont passées sous les ailes de l'oiseau puis attachées au dos de la balise GPS-GSM à l'aide d'un nœud et d'un point de colle. ② Un Canard souchet mâle équipé d'une balise GPS-GSM et d'un harnais. ③ Une femelle Canard souchet équipée d'une balise GPS-GSM et d'un harnais.

4.1.2. Suivi et échantillonnage des invertébrés d'eau douce sur les sites de haltes

Afin de décrire l'abondance et la valeur énergétique des invertébrés d'eau douce présents sur les sites fréquentés par les Canard souchet en haltes migratoires, des prélèvements d'invertébrés de la colonne d'eau ont été réalisés sur les sites exploités par les individus équipés de balises GPS-GSM. Les prélèvements ont été réalisés lors de l'année 2021, durant la totalité de la période de migration (du 1^{er} mars 2021 au 30 avril 2021). Les sites ont été retenus pour l'échantillonnage après a minima 72 h consécutives d'exploitation par un individu. Nous avons choisi cette durée de 72h avant d'échantillonner les plans d'eau afin de laisser le temps à l'individu de s'habituer à sa balise et pour être certain que l'individu exploitait réellement le site pour s'alimenter et se reposer. Grâce aux balises, nous avons pu constater que les Canard souchet pour lesquels nous avons réalisé un suivi des invertébrés d'eau douce sont bel et bien repartis vers une autre zone pour la reproduction nous permettant d'affirmer que les individus étudiés étaient bien en halte migratoire. Au total, trente-deux sites ont été suivis au cours de l'étude. Sur chacun des sites, la méthode de prélèvement des invertébrés de la colonne d'eau du suivi annuel des invertébrés d'eau douce a été utilisée. Ainsi, l'échantillonnage des invertébrés de la colonne d'eau a été réalisé à l'aide d'un filet à plancton (maille de 200 µm) par trait de filets horizontaux sous la surface de l'eau, sur une distance de 2 m. Pour chaque site, des triplicats ont été effectués. Les invertébrés du sédiment n'ont pas été échantillonnés. Les variables environnementales prélevées ont été présentées en partie « **Chapitre n°2. Matériel et méthodes | 2. Les paramètres environnementaux** ». L'échantillonnage des invertébrés a été effectué sur la zone du plan d'eau exploitée par les canards.

4.1.3. Analyse des isotopes stables du Carbone et de l'Azote

Les isotopes stables sont un outil pertinent dans l'étude des réseaux trophiques (Fry 1991 ; Hobson et Clark 1992). La composition isotopique des consommateurs reflète celle de leurs sources d'alimentation (Peterson et Fry 1987). En fonction du type de prélèvements, les signatures isotopiques diffèrent. La mesure isotopique du plasma sanguin fournit donc une information alimentaire à court terme reflétant une intégration sur environ une semaine (Hobson et Clark 1993).

Une semaine avant le marquage des oiseaux, sur les trois sites de captures, des prélèvements d'invertébrés d'eau douce ont été réalisés. Ces prélèvements ont été effectués indépendamment de la méthode du suivi annuel des invertébrés d'eau douce. Les taxons de la colonne d'eau et du sédiment présents sur le site, d'une taille supérieure à 200 μm , ont été prélevés à l'aide d'un filet à plancton et d'un carottier. L'objectif était d'obtenir environ 1 mg de masse sèche par taxon et par échantillon (Mondy 2012). La matière organique particulaire de l'eau (POM) et la matière organique particulaire sédimentaire (SPOM) ont également été échantillonnées. Pour la POM, un volume d'eau a été filtré à l'aide de filtres en fibre de verre GF/F de 47 mm (porosité de 0,7 μm) décarbonés (4h à 450 °C) et d'un dispositif de filtration avec une pompe manuelle. Les filtres ont ensuite été séchés à 45 °C dans un four conventionnel puis conservés dans des boîtes de pétri, jusqu'aux analyses. Pour le SPOM, les cinq premiers centimètres du sédiment ont été échantillonnés à l'aide d'un carottier. Les échantillons ont ensuite été congelés jusqu'aux analyses. Il ne semblait pas nécessaire de réaliser la signature isotopique de la matière végétale et des graines, ces dernières représentant en moyenne respectivement 4,1 % et 2,8 % de l'alimentation du Canard souchet entre mars et juillet (Eldridge 1990 ; Tietje et Teer 1996 ; Euliss *et al.* 1997).

Les invertébrés d'eau douce ont été triés et classés par taxon à l'aide d'une loupe binoculaire (Euromex, Series Z, 7-45 x). Les échantillons d'invertébrés d'eau douce (n = 49 ; organisme entier), les échantillons de plasma (n = 17, un canard souchet a été recapturé) et les échantillons de SPOM (n = 6) ont été lyophilisés puis broyés. Les échantillons de sédiments et certains échantillons d'invertébrés d'eau douce (poissons et Physidae) ont été analysés avant et après décarbonatation avec de l'HCl (0,5 N) pour obtenir la signature des isotopes stables en carbone corrigés. Pour les POM, trois répliqués (trois poinçons) ont été réalisés sur chaque filtre. Les rapports isotopiques stables du carbone et de l'azote ont été déterminés dans les échantillons de plasma, d'invertébrés d'eau douce, de POM et de SPOM. Les analyses ont été effectuées dans des capsules d'étain, pour des masses comprises entre 0,2 et 0,6 mg de poids sec. Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un analyseur élémentaire (EA Isolink, Thermo Scientific, Milan, Italie) couplé à un spectromètre de masse à rapport isotopique (Delta V Plus avec une interface Conflo IV, Thermo Scientific, Bremen, Allemagne). L'étalonnage de l'instrument a été effectué à l'aide de matériaux de référence certifiés (USGS-61 et USGS-63).

4.2. Les Canard souchet en période de reproduction

En période de reproduction, seules les femelles ont été capturées. La capture des femelles de Canard souchet sur nid s'est déroulée de la deuxième décennie d'avril 2021 à la première décennie de juin 2021. L'expérimentation pour la capture n'a pas pu avoir lieu en 2020 en raison du confinement sanitaire. Les premiers tests n'ont donc eu lieu qu'au printemps 2021. Le résultat des captures conduisant à équiper les femelles d'une balise s'est avéré trop faible (seulement 4 femelles équipées d'une balise GPS-GSM) au regard des objectifs qui étaient de 10 femelles à équiper en 2021 (**tableau 5**). Ainsi, dans ce manuscrit, nous expliquons la méthode utilisée mais aucun résultat n'est interprété.

Pour la capture des femelles sur nid, une phase de prospection afin de détecter des nids de canes souchet était nécessaire. La tentative de capture ne se faisait que si les canes étaient en incubation afin de limiter l'abandon du nid et de garantir le retour de la femelle sur le nid. Afin de capturer la femelle, une cage possédant une ouverture sur l'un des côtés et une trappe supérieure était apposée sur le nid. L'entrée de la cage était positionnée au niveau de l'entrée de nid. Plusieurs tests ont été réalisés, en variant les formes des cages d'une forme arrondie vers celle d'un carré. Pour les formes carrées, deux tailles de cage de captures ont été essayées : 40 x 40 cm et 100 x 100 cm (**figure 22**). Afin de guetter le retour de la cane, une caméra (NATURACAM – STDX2) était disposée à proximité de l'entrée de la cage (**figure 22** et **figure 23**). Une fois sur le nid, le bagueur revenait afin de capturer la femelle. Bien que cette technique ait été utilisée et efficace sur d'autres espèces d'anatidés (Canard colvert, Fuligules milouin et morillon, etc.) (Weller 1957 ; Blums *et al.* 1983), elle s'est révélée peu efficace pour le Canard souchet. Sur seize nids découverts avec une cane présente, onze ont fait l'objet de tests de captures, pour seulement quatre essais concluants (**tableau 4**). Plusieurs explications peuvent être fournies pour expliquer l'échec des captures sur nid. En premier lieu, les conditions météorologiques locales correspondaient à un printemps très sec et frais. Ce dernier a eu pour conséquence de réduire les zones de reproduction potentielles (sécheresse précoce, pousse des prairies tardives et très localisées), tout en conduisant à concentrer la prédation sur les quelques zones accueillantes. Cette prédation a pu être constatée lors des découvertes opportunes sur le terrain ou lors de prospections organisées, en particulier en Marais breton. Un seul nid a été trouvé en Marais poitevin, très probablement en raison de la sécheresse. La saison de

reproduction 2021 du Canard souchet a été, à dire d'experts, une des plus faibles depuis une quinzaine d'années au moins pour les deux marais. Enfin, il pourrait tout aussi bien s'agir d'un comportement propre à l'espèce (*e.g.* espèce plus craintive) comme d'autres facteurs non détectés à l'œil humain.



Figure 22. Système de capture des femelles de Canard souchet sur nid. A gauche, une cage au format 40 x 40 cm et à droite, 100 x 100 cm. La cage est composée d'une ouverture sur l'un des côtés et d'une trappe sur le dessus. A proximité des cages de capture, un système de surveillance (caméra NATURACAM – STDX2) était disposé afin de détecter le retour de la cane sur le nid.



● NATURACAM MB0001 07/05/2021 09:49:04 17°C/62°F 100%

Figure 23. Photo provenant du système de surveillance (caméra NATURACAM – STDX2) disposé à proximité des cages de capture en période de reproduction afin de détecter le retour de la cane sur son nid.

Tableau 4. Bilan des nids trouvés de Canard souchet, des tests de captures et de la prédation observée durant l'année 2021.

Date nid trouvé	Zone humide	Nombre œufs	Test capture	Date capture	Prédation
22 avril 2021	MB	11	Oui	22 avril 2021	Non
23 avril 2021	MB	1 puis 0	Non	x	Oui
23 avril 2021	MB	6 puis 0	Non	x	Oui
23 avril 2021	MB	9 puis 5 puis 0	Oui	x	Oui
28 avril 2021	MB	8 puis 8 puis 0	Oui	x	Oui
29 avril 2021	MB	11 puis 12 puis 0	Oui	x	Oui
03 mai 2021	MB	8 puis 8 puis 8	Oui	11 mai 2021	Non
07 mai 2021	MB	6 puis 0	Oui	x	Oui
10 mai 2021	MP	10 puis 0	Oui	x	Oui
18 mai 2021	MB	2	Non	x	x
18 mai 2021	MB	6 puis 10	Oui	08 juin 2021	Non
18 mai 2021	MB	7 puis 0	Non	x	Oui
18 mai 2021	MB	9	Oui	18 mai 2021	Non
27 mai 2021	MB	11	Oui	x	x
01 juin 2021	MB	9	Oui	x	x
03 juin 2021	MB	9 puis 0	Non	x	Oui

Tableau 5. Données techniques des Canard souchet capturés et équipés de balises GPS-GSM en migration prénuptiale et reproduction.

Id	Balise	Prise de sang	Date capture	Heure	Sexe	Age	Zone humide	Poids (g)
<i>Capture migration prénuptiale (année 1 - 2020)</i>								
EC353	S310	x	1 mars 2020	9:45	M	Ad	MB	610
EC354	S294	x	10 mars 2020	19:30	F	Juv	MB	550
EC355	S296	x	10 mars 2020	19:15	M	Ad	MB	600
EC356	S307	x	12 mars 2020	8:50	F	Ad	MB	525
EC357	S304	x	12 mars 2020	9:10	M	Ad	MB	550
EC366	S292	x	5 mars 2020	8:00	M	Juv	MB	530
EC367	S305	x	5 mars 2020	8:30	M	Juv	MB	570
EC368	S284	x	11 mars 2020	18:00	F	Juv	MP	510
EC369	S288	x	12 mars 2020	18:15	M	Ad	MP	580
EC370	S285	x	15 mars 2020	19:00	M	Juv	MP	560
<i>Capture migration prénuptiale (année 2 - 2021)</i>								
EC358	S290	x	5 mars 2021	8:15	F	Ad	MP	580
EC359	S289	x	5 mars 2021	8:50	M	Juv	MP	550
EC360	na	x	15 mars 2021	18:20	M	Juv	MB	590
EC361	S299	x	18 mars 2021	8:00	F	Juv	MB	600
EC362	na	x	18 mars 2021	8:16	M	Ad	MB	650
EC363	na	x	20 mars 2021	8:40	M	Juv	MP	590
EC364	na	x	24 mars 2021	7:50	M	Juv	MP	570
EC371	S302	Oui	1 mars 2021	18:20	M	Juv	MB	515
EC372	S305	Oui	2 mars 2021	9:15	M	Juv	MB	580
EC401	na	x	3 mars 2021	9:45	M	Ad	MB	580
EC402	na	Oui	3 mars 2021	9:00	M	Juv	MB	570
EC403	S300	Oui	5 mars 2021	8:20	M	Ad	MB	640
EC404	S309	Oui	5 mars 2021	8:35	F	Juv	MB	550
EC405	na	Oui	8 mars 2021	8:40	M	Juv	MB	525
EC406	na	x	8 mars 2021	8:50	M	Juv	MB	508
EC407	na	Oui	11 mars 2021	8:15	M	Juv	MB	575
EC408	na	Oui	11 mars 2021	8:30	M	Juv	MB	580
EC409	na	Oui	15 mars 2021	9:20	M	Juv	MP	520
EC410	S304	Oui	16 mars 2021	8:45	M	Ad	MB	577
EC411	na	Oui	17 mars 2021	8:40	M	Juv	MB	592
EC412	na	Oui	19 mars 2021	9:00	M	Juv	MB	585
EC413	na	Oui	19 mars 2021	16:25	F	Juv	MP	450
EC414	na	x	19 mars 2021	16:40	M	Juv	MP	535
EC415	na	x	25 mars 2021	7:40	M	Juv	MP	515
EC416	S298	Oui	30 mars 2021	8:00	M	Ad	MP	540
EC417	S291	Oui	31 mars 2021	7:45	M	Juv	MP	630
EC418	S281	Oui	6 avril 2021	13:00	M	Ad	MP	560
EC427	S310	x	8 avril 2021	16:30	M	Juv	MP	610
<i>Capture période de reproduction (2021)</i>								
EC428	S286	x	22 avril 2021	12:00	F	Ad	MB	550
EC429	S297	x	11 mai 2021	12:10	F	Ad	MB	540
EC430	S301	x	18 mai 2021	17:15	F	Ad	MB	530
EC431	S293	x	8 juin 2021	15:00	F	Juv	MB	510

Fiche technique n°3. L'organisation des captures de Canard souchet

Afin de réaliser le suivi télémétrique des Canard souchet, la FDC85 a dû investir dans 30 balises GPS-GSM (OrniTrack-10 - tracker GPS-GSM/GPRS/3G à énergie solaire). Le prix d'une balise étant de 1 204 € (enregistrement et transmission des données compris), la FDC85 a proposé à des mécènes de parrainer des individus équipés en signant une charte (**annexe n°5**). Pour tout souchet parrainé, le mécène pouvait nommer l'individu et la FDC85 s'engageait à lui fournir un suivi régulier de ces déplacements au travers de cartes.

Le baguage des Canard souchet nécessite *a minima* la formation de bagueur anatidés dispensée par le CRBPO. L'équipe de la FDC85 ne comptait qu'un bagueur anatidé. Ainsi, en mars 2020, j'ai passé, accompagnée de trois salariés de la FDC85, la « *formation théorique au baguage d'oiseaux à fins scientifiques* ». La formation pratique a par la suite été validée par des bagueurs anatidés. J'ai obtenu l'agrément bagueur Canard souchet me permettant de baguer les individus capturés en autonomie.

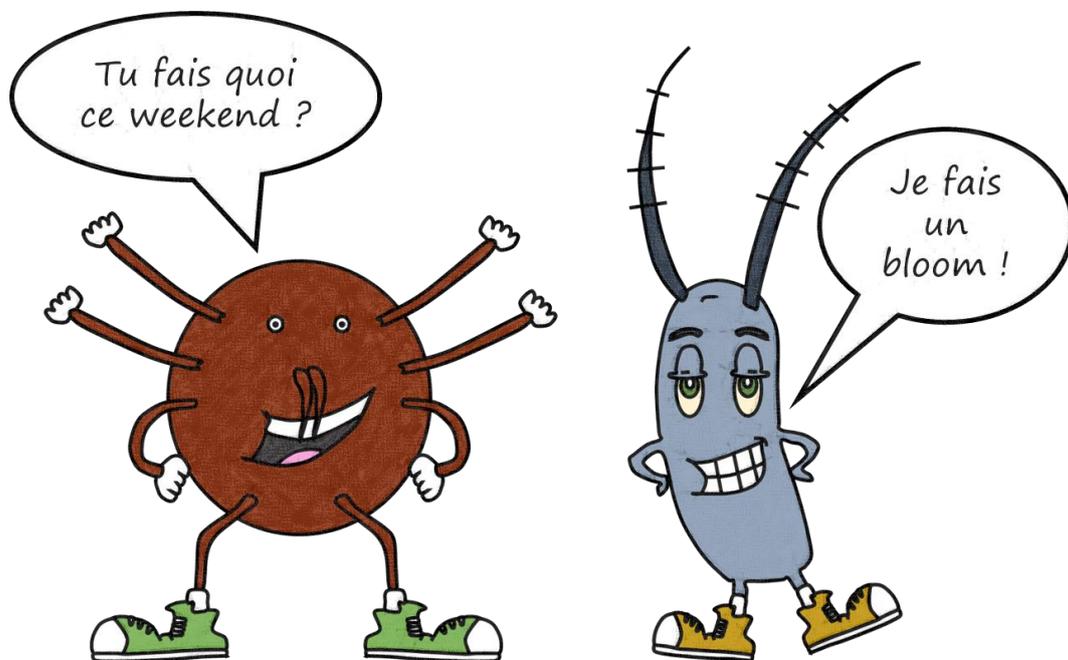
En période de migration pré-nuptiale, les captures de Canard souchet ont nécessité une importante gestion des équipes. Durant plus d'un mois (7j/7), trois relèves par jour (matin,

midi et soir) étaient réalisées via le système de surveillance. Tous les matins, à heures fixes (lever de jour), une demande de photo était faite au système de surveillance. Si un individu était capturé, deux membres partaient immédiatement sur site afin de l'équiper. Le même procédé était utilisé le midi et le soir.

En 2020, les captures ont été interrompues à la suite de la pandémie mondiale de la COVID-19. En 2021, les captures ont été complexifiées à la suite de l'influenza aviaire. L'Etat avait interdit le transport d'appelants qui étaient nécessaires à la réalisation de nos captures. Ainsi, nous avons dû faire des demandes d'autorisation de transport d'appelants afin de débiter à temps les captures.

En février 2021, Clément Rousseau a rejoint nos équipes pour un stage de Master 2 (Université de La Rochelle) d'une durée de six mois. Il a réalisé le suivi des sites fréquentés par les Canard souchet en migration pré-nuptiale et a eu pour objectif, l'« *Etude des relations trophiques entre le Canard souchet et les invertébrés d'eau douce en halte pré-nuptiale dans les Marais breton et poitevin* ».

Chapitre n°3. Les invertébrés d'eau douce des zones humides



1. CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET NUTRITIVES DES INVERTEBRES D'EAU DOUCE

Lorsque les scientifiques veulent comprendre le comportement individuel ou encore la dynamique de population de l'espèce qu'ils étudient (*e.g.* les oiseaux d'eau), l'une des premières choses qu'ils mesurent est l'abondance de proies (*e.g.* les invertébrés d'eau douce) (Goss-Custard 1977 ; Newton 1980 ; Daan *et al.* 1989 ; Towers *et al.* 1994). Pour les canards de surface, connaître l'abondance, la biomasse, la valeur nutritive et la taille de leurs proies, *i.e.* les invertébrés d'eau douce, est essentielle dans l'étude de leur écologie alimentaire ou encore dans l'étude de l'utilisation de l'habitat, du succès de reproduction et du cycle annuel (Batt *et al.* 1992).

Les méthodes pour mesurer la taille, le poids (sec ou humide) ou encore la valeur nutritive des invertébrés d'eau douce prennent souvent beaucoup de temps (Donald et Paterson 1977) et peuvent vite devenir onéreuses. Une table synthétisant les données biométriques et calorifiques des invertébrés d'eau douce est un vrai bénéfice pour l'écologie. Ainsi, nous avons réalisé une revue de la littérature décrivant 14 caractéristiques morphologiques et nutritives (taille, poids sec, énergie brute, protéines brutes, etc.) pour 656 taxons d'invertébrés d'eau douce (**article n°1**). Cette table permettra aux écologues des eaux douces d'estimer la biomasse, l'énergie et la classe de taille des invertébrés d'eau douce sur les sites étudiés, rapidement et économiquement.

Il est cependant important de noter qu'il existe une grande variation des valeurs calorifiques dépendante de variables telles que la saison de collecte, le régime alimentaire des organismes et le sexe des individus. De plus, il existe une variation des valeurs individuelles, premièrement car les mesures réalisées incluent presque toujours le contenu intestinal de ces organismes et secondairement car les femelles portant des œufs devraient normalement avoir les valeurs les plus élevées pour une espèce donnée (Cummins 1967). Cela signifie qu'étant donné les erreurs assez importantes auxquelles les écologues sont obligés de faire face, il pourrait être plus réaliste d'utiliser une valeur calorifique médiane ou une moyenne générale. De plus, cette valeur médiane ou moyenne obtenue à partir des différentes études réalisées par les scientifiques, devrait permettre de s'affranchir des problèmes dus aux différences saisonnières, à l'habitat et

au régime alimentaire (Johnston et Cunjak 1999). Pour le taxon étudié, cette valeur est ainsi facilement obtenue grâce à cette table.

La table associée à la publication contient de nombreuses colonnes et lignes qui ne sont pas transposables sur papier. Elle est disponible uniquement en ligne au lien suivant : <https://bdj.pensoft.net/article/70214/>

Article n°1

Morphological, calorific and nutritive characteristics of 656 freshwater invertebrates taxa

Moreau A., Dupuy C., Bocher P., Farau S. (2021)

Type : Data Paper

Statut : Publié dans *Biodiversity Data Journal* 9: e70214

Citation : MOREAU A., C. DUPUY, P. BOCHER et S. FARAU, 2021 « Morphological, calorific and nutritive characteristics of 656 freshwater invertebrates taxa », *Biodiversity Data Journal*, 9 : e70214.

Morphological, calorific and nutritive characteristics of 656 freshwater invertebrates taxa

Axelle Moreau^{‡*}, Christine Dupuy[§], Pierrick Bocher[§], Sébastien Farau[‡]

[‡] Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée, Les Minées, Route de Château Fromage, 85010 La Roche-sur-Yon, France

[§] Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-La Rochelle University, 17000 La Rochelle, France

Corresponding author: Axelle Moreau (amoreau@chasse85.fr, <https://orcid.org/0000-0001-7551-6771>)

Academic editor: Ben Price

Received: 16 Jun 2021 | Accepted: 06 Sep 2021 | Published: 07 Oct 2021

Citation: Moreau A, Dupuy C, Bocher P, Farau S (2021) Morphological, calorific and nutritive characteristics of 656 freshwater invertebrates taxa. *Biodiversity Data Journal* 9: e70214. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e70214>

Abstract

Background

The Freshwater Animal Diversity Assessment (FADA) project estimated that freshwater animal species represent 9.5 % of the 1.2 million species described. Knowing that freshwater represents only 0.01 % of the earth's surface, these wetlands are suitable habitats for a great part of the world's total biodiversity. However, it has been shown that there is a lack of knowledge on these species, including freshwater invertebrates. Nevertheless, they play a key role in the majority of freshwater ecosystems and in their foodweb networks. Freshwater invertebrates are the food resource of many species, such as fish and birds. The knowledge of their morphological, energetic and nutritive characteristics allows a better understanding of their selection by predators (size, energy intake etc.), but also leads to the improvement of wetland management. Although information about freshwater invertebrates exists in literature, they are generally heterogeneous, dispersed and difficult to collect. To facilitate the accessibility of these data and, thus, optimise and accelerate research projects including freshwater invertebrates, we propose a literature review describing 14 morphological and nutritive characteristics (size, dry weight, gross energy, crude protein etc.) for 656 taxa of freshwater invertebrates.

New information

This dataset is a review from 104 publications from 1935 to 2020, compiling 14 characteristics when available (size, dry weight, gross energy, crude protein etc.) for 656 taxa of freshwater invertebrates.

Keywords

freshwater invertebrates, invertebrate biometry, gross energy, protein, lipid, fiber, nitrogen free extract, ash, water

1. Introduction

In twenty years, the estimated world's total number of species has increased from 3 to 30 million (May 1990) to between 3 and 100 million (May 2010). Currently, 1.2 million species have been listed, but it was estimated that about 86 % of terrestrial species and 91 % of oceanic species are still to be described (Mora *et al.* 2011). Invertebrates would represent 60 % of known species and three quarters of new species identified each year (Chapman 2009). Occupying the majority of habitats, they could potentially represent a significant part of the global biomass (Ellwood and Foster 2004). They play a key role in most trophic webs (Vanni 2002, Hornung and Foote 2006, McCarthy *et al.* 2009) and some are even good indicators of the environmental quality (Stork and Eggleton 1992, Hodkinson and Jackson 2005).

Wetlands are amongst the most impacted environments by climate change (Dawson *et al.* 2003, Erwin 2009). They have particularly declined worldwide, losing at least 50 % of their surface since the beginning of the 19th century (Finlayson *et al.* 1999, Davidson 2014, Gardner *et al.* 2015). However, some species depend directly on these habitats, such as fish (Gilinsky 1984, Diehl 1992, Garvey *et al.* 1994, Bouffard and Hanson 2006, McCarthy *et al.* 2009) or birds (*e.g.* Bolduc and Afton 2004, Taft and Haig 2005, Ma *et al.* 2010), particularly because of the available food resources, such as freshwater invertebrates (Covich *et al.* 1999). The links between freshwater invertebrates and waterbirds were examined (Goss-Custard 1977, Colwell and Landrum 1993, Lillie and Evrard 1994, Weber and Haig 1997, Brodmann and Reyer 1999,

Elmberg *et al.* 2000, Halse *et al.* 2000, Arzel *et al.* 2009, Guareschi *et al.* 2015), but remain insufficiently explored (Sanders 2000, Prather *et al.* 2013). The lack of knowledge about freshwater invertebrate abundance and diversity is, therefore, an important issue for the conservation of the species living in these environments, but also for their habitats management (Vanni 2002). Knowing the species that contribute to this diversity, as well as their morphological characteristics, energetic value or nutritional composition (Fredrickson and Reid 1988, Zwarts and Blomert 1992, Davis and Smith 2001), would improve the understanding of the prey-predator interactions (Nudds and Bowlby 1984, Anderson and Smith 2000). For example, waterfowl feed on aquatic invertebrates and, consequently, the abundance, accessibility, size or even the energetic values of these foods affect the use of foraging habitats by waterfowl (Ma *et al.* 2010).

Invertebrates are very sensitive to environmental variations, included climate change (Lawrence and Soame 2004, Prather *et al.* 2013, Khamis *et al.* 2014) and affect finally ecosystem functions and associated ecosystem services (Lavelle *et al.* 2006, Prather *et al.* 2013, Khamis *et al.* 2014). Some of them are also very sensitive to the water physico-chemical variations and are indicators of its quality, especially since beginning of anthropogenic pollution (Gaufin and Tarzwell 1952, Gaufin and Tarzwell 1956, Hellawell 1986, Dallinger 1994). Obtaining knowledge on freshwater invertebrates is, therefore, essential for the habitat and species conservation (Vicente 2010), but also to answer the global change (Strayer 2010, Collier *et al.* 2016).

Studies in literature were more specifically focused on knowledge of the orders and families, in particular, according to their stages of development (larvae, nymphs, adults) and their sizes, but it appears as still incomplete and insufficient (Vicente 2010, Strayer and Dudgeon 2010, Collier *et al.* 2016). If information exists, it is generally heterogeneous, scattered or restricted to local journals and, therefore, not widely distributed (Strayer 2006, Balian *et al.* 2008b, Strayer and Dudgeon 2010, Appeltans *et al.* 2012), especially when the interest is on other factors, such as the individuals weight, the energetic value or the nutritional composition (proteins, lipids etc.). Even if some books or publications have a high level of details (Cummins and Wuycheck 1971, Nudds and Bowlby 1984, Anderson and Smith 2000, James *et al.* 2012), none includes all information about these physical, nutritive or energetic

characteristics, placing limits to the progress of some studies. Indeed, the skills of researchers or managers do not always include know-how in taxa or species identification (Krieger 1992).

Thus, the available information in literature is generally uncommon (Strayer 2006, James *et al.* 2012) and/or difficult to collect (Krieger 1992). The solution for acquiring these data may be to characterise all the taxa detected and collected. However, this option raises problems related to the availability of technological tools, time (taxa collection, sorting and identification, when this skill is available, are long) (James *et al.* 2012) or financial (Krieger 1992, Strayer 2006) because of the human resources and the material to be mobilised. These points constitute obstacles to the progress of some studies or even points of renunciation.

In order to facilitate the accessibility of these data and, thus, promote research projects on the importance of freshwater invertebrates in wetland ecosystems, we propose a literature review of the main biological characteristics of all freshwater invertebrates available in literature up to 2020.

2. Geographic coverage

Description: This literature review concerns the worldwide freshwater wetlands (lakes, rivers, marshes, temporary and permanent ponds etc.).

3. Taxonomic coverage

Description: This dataset describes 656 taxa of freshwater invertebrates (**Table 1**).

Table 1. Number of described taxa.

Phylum	Subphylum	Class	Subclass	Order	Suborder	Family	Genus	Species
Annelida	-	Clitellata	2	2	3	10	14	14
-	-	Polychaeta	1	1	1	1	0	-
Arthropoda	Chelicerata	1	2	1	1	2	1	-
-	Crustacea	4	4	12	10	44	66	98
-	Hexapoda	2	1	13	15	98	325	209
Mollusca	-	Bivalvia	2	2	-	5	6	7
-	-	Gastropoda	3	6	1	14	17	21
Plathelminthes	-	1	1	1	1	3	5	5

Taxa included:

Rank	Scientific Name				
phylum	Annelida	species	<i>Bosmina hagmanni</i>	species	<i>Polyphemus pediculus</i>
subclass	Hirudinida	species	<i>Bosmina longirostris</i>	species	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>
genus	<i>Haemopsis</i>	species	<i>Bythotrephes longimanus</i>	species	<i>Diaphanosoma paucispinosum</i>
family	Hirudinidae	family	Chydoridae	family	Cyzicidae
genus	<i>Macrobdelella</i>	genus	<i>Alona</i>	species	<i>Caenestheriella setosa</i>
family	Erpobdellidae	species	<i>Alona affinis</i>	family	Leptestheriidae
species	<i>Dina dubia</i>	species	<i>Alona costata</i>	family	Lynceidae
genus	<i>Erpobdella</i>	species	<i>Alona rectangula</i>	species	<i>Lynceus brachyurus</i>
species	<i>Erpobdella obscura</i>	species	<i>Alonella exigua</i>	order	Notostraca
species	<i>Erpobdella octoculata</i>	species	<i>Alonella nana</i>	species	<i>Lepidurus couesii</i>
species	<i>Erpobdella punctata</i>	species	<i>Chydorus sphaericus</i>	species	<i>Chirocephalopsis bundyi</i>
family	Glossiphoniidae	species	<i>Eurycerus lamellatus</i>	order	Amphipoda
species	<i>Glossiphonia complanata</i>	species	<i>Graptoleberis testudinaria</i>	genus	<i>Eogammarus</i>
species	<i>Helobdella stagnalis</i>	species	<i>Leydigia leydigi</i>	species	<i>Chelicorophium curvispinum</i>
species	<i>Theromyzon rude</i>	species	<i>Pleuroxus aduncus</i>	genus	<i>Corophium</i>
family	Piscicolidae	species	<i>Acroperus harpae</i>	species	<i>Crangonyx gracilis</i>
subclass	Oligochaeta	species	<i>Dunhevedia crassa</i>	species	<i>Crangonyx richmondensis</i>
family	Naididae	family	Daphniidae	species	<i>Gammaracanthus lacustris</i>
species	<i>Aulodrilus pigueti</i>	species	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	family	Gammaridae
species	<i>Branchiodrilus semperi</i>	species	<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	genus	<i>Gammarus</i>
species	<i>Dero limosa</i>	species	<i>Ceriodaphnia silvestrii</i>	species	<i>Gammarus fasciatus</i>
genus	<i>Limnodrilus</i>	genus	<i>Daphnia</i>	species	<i>Gammarus fossarum</i>
family	Opistocystidae	species	<i>Daphnia ambigua</i>	species	<i>Gammarus lacustris</i>
family	Tubificidae	species	<i>Daphnia cristata</i>	species	<i>Gammarus pulex</i>
genus	<i>Tubifex</i>	species	<i>Daphnia cucullata</i>	species	<i>Gammarus roeseli</i>
family	Lumbriculidae	species	<i>Daphnia dubia</i>	genus	<i>Hyalella</i>
species	<i>Lumbriculus variegatus</i>	species	<i>Daphnia galeata</i>	species	<i>Hyalella azteca</i>
species	<i>Stylodrilus heringianus</i>	species	<i>Daphnia gessneri</i>	species	<i>Hyalella curvispina</i>
class	Polychaeta	species	<i>Daphnia hyalina</i>	species	<i>Pallasiola quadrispinosa</i>
family	Nereidae	species	<i>Daphnia magna</i>	species	<i>Paracalliope fluviatilis</i>
family	Hydrachnidiae	species	<i>Daphnia pulex</i>	family	Pontogammaridae
genus	<i>Limnochares</i>	species	<i>Diaphanosoma spinulosum</i>	species	<i>Monoporeia affinis</i>
subclass	Aranae	species	<i>Moina dubia</i>	species	<i>Pontoporeia hoyi</i>
order	Anostraca	species	<i>Scapholeberis mucronata</i>	family	Talitridae
species	<i>Branchinecta paludosa</i>	species	<i>Simocephalus vetulus</i>	order	Decapoda
species	<i>Streptocephalus sealii</i>	species	<i>Holopedium gibberum</i>	genus	<i>Aegla</i>
order	Diplostraca	family	Leptodoridae	species	<i>Aegla neuquensis</i>
suborder	Cladocera	species	<i>Leptodora kindtii</i>	family	Astacidae
species	<i>Acantholeberis curvirostris</i>	species	<i>Leptodora kindtii</i>	family	Cambaridae
family	Bosminidae	species	<i>Moina macrocopa</i>	species	<i>Faxonius virilis</i>
genus	<i>Bosmina</i>	species	<i>Moina micrura</i>	species	<i>Atyaephyra desmarestii</i>
species	<i>Bosmina coregoni</i>	species	<i>Moina mongolica</i>		

species	<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	class	Ostracoda	genus	<i>Eristalis</i>
species	<i>Palaemon lamarrie</i>	family	Cyprididae	family	Tabanidae
species	<i>Samastacus spinifrons</i>	species	<i>Stenocypris malcolmsonii</i>	genus	<i>Chrysops</i>
genus	<i>Orconectes</i>	order	Collembola	genus	<i>Tabanus</i>
order	Isopoda	order	Coleoptera	suborder	Nematocera
genus	<i>Gnorimosphaeroma</i>	family	Dytiscidae	family	Blephariceridae
family	Asellidae	species	<i>Agabus bifarius</i>	genus	<i>Edwardsina</i>
genus	<i>Asellus</i>	species	<i>Colymbetes sculptilis</i>	genus	<i>Blepharicera</i>
species	<i>Asellus aquaticus</i>	species	<i>Cybister tripunctatus</i>	family	Ceratopogonidae
species	<i>Caecidotea racovitzai</i>	genus	<i>Dytiscus</i>	genus	<i>Palpomyia</i>
species	<i>Lirceus lineatus</i>	species	<i>Dytiscus marginalis</i>	genus	<i>Chaoborus</i>
species	<i>Proasellus meridianus</i>	species	<i>Rhantus frontalis</i>	species	<i>Chaoborus flavicans</i>
family	Sphaeromatidae	family	Gyrinidae	family	Chironomidae
species	<i>Austridotea annectens</i>	species	<i>Gyrinus maculiventris</i>	genus	<i>Ablabesmyia</i>
family	Mysidae	species	<i>Enochrus hamiltoni</i>	species	<i>Ablabesmyia pulchripennis</i>
species	<i>Mysis relicta</i>	species	<i>Galerucella nymphaeae</i>	genus	<i>Chironomus</i>
species	<i>Tenagomysis chiltoni</i>	family	Curculionidae	species	<i>Chironomus modestus</i>
subclass	Copepoda	family	Elmidae	species	<i>Chironomus plumosus</i>
species	<i>Limnocalanus macrurus</i>	species	<i>Ancronyx variegata</i>	species	<i>Chironomus tentans</i>
species	<i>Acanthocyclops robustus</i>	genus	<i>Austrelmis</i>	species	<i>Chironomus zealandicus</i>
species	<i>Mesocyclops ogunnus</i>	species	<i>Macronychus glabratus</i>	genus	<i>Cladopelma</i>
family	Diaptomidae	genus	<i>Promoresia</i>	genus	<i>Cladotanytarsus</i>
species	<i>Argyrodiaptomus azevedoi</i>	genus	<i>Stenelmis</i>	genus	<i>Coelotanypus</i>
species	<i>Diaptomus arcticus</i>	genus	<i>Optioservus</i>	genus	<i>Cricotopus</i>
species	<i>Diaptomus clavipes</i>	family	Hydrophilidae	genus	<i>Dicrotendipes</i>
species	<i>Diaptomus leptopus</i>	genus	<i>Cylomissus</i>	species	<i>Dicrotendipes tenuiforceps</i>
species	<i>Diaptomus minutus</i>	species	<i>Enochrus carinatus</i>	species	<i>Endochironomus albipennis</i>
species	<i>Diaptomus siciloides</i>	species	<i>Hydrophilus olivaceus</i>	genus	<i>Glyptotendipes</i>
species	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	species	<i>Tropisternus setiger</i>	species	<i>Glyptotendipes barbipes</i>
species	<i>Eudiaptomus padanus</i>	genus	<i>Ectopria</i>	species	<i>Heterotrissocladius grimshawi</i>
species	<i>Heliodiaptomus cinctus</i>	genus	<i>Psephenus</i>	genus	<i>Metriocnemus</i>
species	<i>Notodiaptomus cearensis</i>	species	<i>Anchytarsus bicolor</i>	species	<i>Microtendipes pedellus</i>
species	<i>Notodiaptomus evaldus</i>	genus	<i>Hydrocyphon</i>	genus	<i>Pagastiella</i>
species	<i>Notodiaptomus iheringi</i>	order	Diptera	species	<i>Parakiefferiella nigra</i>
species	<i>Eurytemora affinis</i>	family	Athericidae	genus	<i>Paratrachocladus</i>
order	Cyclopoida	genus	<i>Atherix</i>	genus	<i>Paucispinigera</i>
family	Cyclopidae	species	<i>Atherix ibis</i>	genus	<i>Phaenopsectra albescens</i>
genus	<i>Cyclops</i>	genus	<i>Dasyoma</i>	genus	<i>Polypedilum</i>
species	<i>Cyclops abyssorum</i>	family	Dolichopodidae	species	<i>Polypedilum uncinatum</i>
species	<i>Cyclops bicuspidatus</i>	family	Empididae	genus	<i>Procladius</i>
species	<i>Macrocyclops albidus</i>	family	Ephydriidae	genus	<i>Psectrocladius</i>
species	<i>Mesocyclops edax</i>	family	Stratiomyiidae	species	<i>Psectrocladius semicirculatus</i>
species	<i>Thermocyclops hyalinus</i>	genus	<i>Caloparyphus</i>	species	<i>Psectrotanytus dyari</i>
order	Harpacticoida	species	<i>Hedriodiscus truquii</i>		
		genus	<i>Stratiomys</i>		
		family	Syrphidae		

genus	<i>Tanytarsus</i>	family	Ephemeridae	species	<i>Maccaffertium meririvulatum</i>
species	<i>Tanytarsus lewisi</i>	genus	<i>Ephemera</i>	genus	<i>Nixe</i>
genus	<i>Zavrelia</i>	species	<i>Ephemera japonica</i>	genus	<i>Rhithrogena</i>
family	Culicidae	species	<i>Ephemera strigata</i>	species	<i>Stenacron carolina</i>
species	<i>Aedes aegypti</i>	genus	<i>Blasturus</i>	species	<i>Stenacron interpunctatum</i>
species	<i>Aedes canadensis</i>	genus	<i>Deleatidium</i>	genus	<i>Stenonema</i>
species	<i>Culex pipiens</i>	species	<i>Habrophlebia vibrans</i>	species	<i>Stenonema modestum</i>
family	Dixidae	genus	<i>Leptophlebia</i>	genus	<i>Isonychia</i>
genus	<i>Dixa</i>	species	<i>Leptophlebia vespertina</i>	species	<i>Isonychia japonica</i>
family	Limoniidae	genus	<i>Meridalaris</i>	genus	<i>Nesameletus</i>
species	<i>Aphrophila neozelandica</i>	species	<i>Nousia bella</i>	genus	<i>Metamonius</i>
genus	<i>Hexatoma</i>	genus	<i>Paraleptophlebia</i>	species	<i>Siphonisca aerodromia</i>
genus	<i>Lipsothrix</i>	species	<i>Paraleptophlebia westoni</i>	genus	<i>Siphonurus</i>
genus	<i>Molophilus</i>	species	<i>Penaphlebia chilensis</i>	order	Hemiptera
genus	<i>Dicranota</i>	genus	<i>Zephlebia</i>	species	<i>Aphelocheirus vittatus</i>
genus	<i>Pedicia</i>	species	<i>Ephoron album</i>	family	Belostomatidae
genus	<i>Pilaria</i>	family	Potamanthidae	species	<i>Lethocerus deyrollei</i>
family	Psychodidae	genus	<i>Tricorythodes</i>	species	<i>Lethocerus indicus</i>
genus	<i>Clogmia</i>	genus	<i>Ameletus</i>	family	Corixidae
genus	<i>Psychoda</i>	species	<i>Ameletopsis perscitus</i>	species	<i>Callicorixa audeni</i>
family	Sciaridae	species	<i>Chiloporter eatoni</i>	species	<i>Corisella mercenaria</i>
family	Simuliidae	family	Ametropodidae	species	<i>Corixa punctata</i>
genus	<i>Austrosimulium</i>	family	Baetidae	species	<i>Cymatia americana</i>
genus	<i>Simulium</i>	genus	<i>Acentrella</i>	family	Gerridae
family	Tipulidae	species	<i>Acentrella gnom</i>	family	Nepidae
genus	<i>Hexatoma</i>	species	<i>Baetiella japonica</i>	species	<i>Laccotrepes japonensis</i>
genus	<i>Tipula</i>	genus	<i>Baetis</i>	species	<i>Laccotrepes maculatus</i>
species	<i>Tipula abdominalis</i>	species	<i>Baetis thermicus</i>	species	<i>Laccotrepes ruber</i>
order	Ephemeroptera	genus	<i>Callibaetis</i>	family	Notonectidae
genus	<i>Baetisca</i>	species	<i>Centroptilum luteolum</i>	species	<i>Notonecta glauca</i>
family	Caenidae	species	<i>Cloeon dipterum</i>	species	<i>Notonecta kirbyi</i>
genus	<i>Caenis</i>	genus	<i>Heterocloeon</i>	species	<i>Neoplea striola</i>
species	<i>Caenis diminuta</i>	genus	<i>Pseudocloeon</i>	species	<i>Microvelia macgregori</i>
species	<i>Caenis horaria</i>	species	<i>Coloburiscus humeralis</i>	order	Hymenoptera
species	<i>Caenis robusta</i>	family	Heptageniidae	order	Lepidoptera
family	Ephemerellidae	genus	<i>Cinygmula</i>	family	Pyalidae
species	<i>Cincticostella nigra</i>	genus	<i>Ecdyonurus</i>	genus	<i>Petrophila</i>
species	<i>Cincticostella orientalis</i>	species	<i>Ecdyonurus dispar</i>	order	Megaloptera
genus	<i>Drunella</i>	genus	<i>Epeorus</i>	family	Corydalidae
species	<i>Drunella basalis</i>	species	<i>Epeorus dispar</i>	species	<i>Archichauliodes diversus</i>
genus	<i>Ephemerella</i>	species	<i>Epeorus ikanonis</i>	species	<i>Corydalus cornutus</i>
species	<i>Ephemerella aurivillii</i>	species	<i>Epeorus latifolium</i>	species	<i>Nigronia serricornis</i>
species	<i>Eurylophella temporalis</i>	species	<i>Epeorus pleuralis</i>	species	<i>Parachauliodes contine nalis</i>
genus	<i>Serratella</i>	genus	<i>Heptagenia</i>	species	<i>Protohermes grandis</i>
species	<i>Teloganopsis punctisetae</i>	species	<i>Kageronia fuscogrisea</i>		
		genus	<i>Leucrocota</i>		

family	Sialidae	family	Lestidae	genus	<i>Perlesta</i>
genus	<i>Sialis</i>	species	<i>Lestes congener</i>	species	<i>Perlesta placida</i>
species	<i>Sialis aequalis</i>	species	<i>Lestes disjunctus</i>	species	<i>Perlinella drymo</i>
species	<i>Sialis itasca</i>	species	<i>Lestes dryas</i>	species	<i>Pictetoperla gayi</i>
species	<i>Sialis lutaria</i>	species	<i>Lestes malabaricus</i>	family	Perlodidae
species	<i>Sialis velata</i>	species	<i>Lestes rectangularis</i>	species	<i>Clioperla clio</i>
order	Neuroptera	order	Orthoptera	genus	<i>Isogenus</i>
order	Odonata	order	Plecoptera	genus	<i>Isoperla</i>
suborder	Anisoptera	species	<i>Austroperla cyrene</i>	species	<i>Isoperla bilineata</i>
family	Aeshnidae	species	<i>Klapopteryx kuscheli</i>	species	<i>Isoperla namata</i>
genus	<i>Aeshna</i>	species	<i>Stenoperla prasina</i>	species	<i>Isoperla signata</i>
species	<i>Aeshna interrupta</i>	species	<i>Antarctoperla</i>	species	<i>Malirekus hastatus</i>
species	<i>Cordulegaster maculata</i>	species	<i>michaelseni</i>	genus	<i>Perlodes</i>
species	<i>Cordulia aenea</i>	species	<i>Aubertoperla illiesi</i>	genus	<i>Stavsolus</i>
genus	<i>Epitheca</i>	species	<i>Limnoperla jaffueli</i>	species	<i>Pteronarcys dorsata</i>
species	<i>Epitheca cynosura</i>	species	<i>Notoperla archiplatae</i>	species	<i>Pteronarcys scotti</i>
species	<i>Epitheca semiaquea</i>	species	<i>Notoperlopsis femina</i>	genus	<i>Strophopteryx</i>
species	<i>Neurocordulia molesta</i>	species	<i>Potamoperla myrmidon</i>	species	<i>Strophopteryx limata</i>
genus	<i>Dromogomphus</i>	species	<i>Senzilloides panguipulli</i>	genus	<i>Taeniopteryx</i>
family	Gomphidae	genus	<i>Zelandobius</i>	species	<i>Taeniopteryx lita</i>
genus	<i>Gomphus</i>	genus	<i>Zelandoperla</i>	order	Trichoptera
species	<i>Lanthus vernalis</i>	genus	<i>Allocapnia</i>	family	Ecnomidae
species	<i>Megalogomphus</i>	species	<i>Allocapnia rickeri</i>	species	<i>Ecnomus tenellus</i>
species	<i>superbus</i>	family	Chloroperlidae	family	Hydropsychidae
species	<i>Progomphus obscurus</i>	genus	<i>Sweltsa</i>	genus	<i>Aoteapsyche</i>
species	<i>Sieboldius albardae</i>	genus	<i>Leuctra</i>	genus	<i>Cheumatopsyche</i>
family	Libellulidae	family	Nemouridae	species	<i>Cheumatopsyche</i>
species	<i>Celithemis fasciata</i>	genus	<i>Amphinemura</i>	species	<i>infascia</i>
species	<i>Crocothemis servilia</i>	species	<i>Amphinemura delosa</i>	genus	<i>Hydropsyche</i>
species	<i>Erythemis simplicicollis</i>	species	<i>Amphinemura wui</i>	species	<i>Hydropsyche</i>
species	<i>Ladona deplanata</i>	species	<i>Prostoia completa</i>	species	<i>albicephala</i>
genus	<i>Libellula</i>	genus	<i>Tallaperla</i>	species	<i>Hydropsyche</i>
species	<i>Plathemis lydia</i>	genus	<i>Acroneuria</i>	species	<i>dissimulata</i>
genus	<i>Procordulia</i>	species	<i>Acroneuria abnormis</i>	species	<i>Hydropsyche</i>
species	<i>Sympetrum internum</i>	species	<i>Acroneuria evoluta</i>	species	<i>pellucidula</i>
suborder	Zygoptera	species	<i>Agnetina capitata</i>	species	<i>Hydropsyche sparna</i>
family	Calopterygidae	species	<i>Beloneuria georgiana</i>	species	<i>Hydropsyche</i>
genus	<i>Calopteryx</i>	genus	<i>Caroperla</i>	species	<i>incommoda</i>
family	Coenargionidae	species	<i>Eccopectura xanthenes</i>	species	<i>Macronema</i>
genus	<i>Argia</i>	species	<i>Kamimuria uenoi</i>	species	<i>pseudoneura</i>
species	<i>Argia vivida</i>	species	<i>Kempnyela genualis</i>	species	<i>Macrostemum carolina</i>
species	<i>Coenagrion angulatum</i>	genus	<i>Kiotina</i>	genus	<i>Smicridea</i>
species	<i>Coenagrion resolutum</i>	genus	<i>Neoperla</i>	genus	<i>Chimarra</i>
species	<i>Enallagma boreale</i>	species	<i>Neoperla clymene</i>	genus	<i>Dolophilodes</i>
genus	<i>Ischnura</i>	genus	<i>Paragnetina</i>	family	Polycentropodidae
species	<i>Ischnura elegans</i>	species	<i>Paragnetina kansensis</i>	genus	<i>Cyrnus</i>
genus	<i>Xanthocnemis</i>	genus	<i>Perla</i>	species	<i>Cyrnus crenaticornis</i>
				species	<i>Cyrnus flavidus</i>

species	<i>Cyrnus trimaculatus</i>	species	<i>Pycnopsyche scabripennis</i>	family	Amnicolidae
genus	<i>Neureclipsis</i>	species	<i>Molanna angustata</i>	species	<i>Amnicola stenothyroides</i>
genus	<i>Polycentropus</i>	genus	<i>Psilotreta</i>	family	Bithyniidae
species	<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	family	Phryganeidae	species	<i>Bithynia tentaculata</i>
family	Psychomyiidae	species	<i>Agrypnia obsoleta</i>	family	Hydrobiidae
species	<i>Lype diversa</i>	genus	<i>Phryganea</i>	species	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>
species	<i>Tinodes waeneri</i>	species	<i>Phryganea cinerea</i>	family	Bithyniidae
species	<i>Stenopsyche marmorata</i>	genus	<i>Ptilostomis</i>	species	<i>Elimia cahawbensis</i>
species	<i>Stenopsyche sauteri</i>	family	Sericostomatidae	species	<i>Elimia carinifera</i>
genus	<i>Brachycentrus</i>	species	<i>Agarodes libalis</i>	species	<i>Elimia fascians</i>
species	<i>Brachycentrus etowahensis</i>	species	<i>Fattigia pele</i>	species	<i>Elimia variata</i>
genus	<i>Micrasema</i>	species	<i>Parasericostoma ovale</i>	species	<i>Pleurocera canaliculatum</i>
species	<i>Micrasema quadriloba</i>	genus	<i>Glossosoma</i>	family	Thiaridae
genus	<i>Phylloicus</i>	species	<i>Glossosoma altaicum</i>	species	<i>Melanoides tuberculata</i>
species	<i>Olinga feredayi</i>	species	<i>Glossosoma nigrior</i>	family	Valvatidae
genus	<i>Pycnocentroides</i>	species	<i>Glossosoma ussuricum</i>	species	<i>Valvata cristata</i>
species	<i>Goera japonica</i>	family	Hydrobiosidae	species	<i>Succinea ovalis</i>
genus	<i>Helicopsyche</i>	genus	<i>Neatopsyche</i>	family	Acroloxidae
genus	<i>Lepidostoma</i>	genus	<i>Rheochorema</i>	species	<i>Chilina gibbosa</i>
family	Leptoceridae	genus	<i>Cailloma</i>	species	<i>Chilina patagonica</i>
genus	<i>Athripsodes</i>	family	Hydroptilidae	family	Lymnaeidae
species	<i>Athripsodes aterrimus</i>	genus	<i>Hydroptila</i>	species	<i>Lymnaea stagnalis</i>
genus	<i>Ceraclea</i>	genus	<i>Orthotrichia</i>	species	<i>Radix peregra</i>
species	<i>Mystacides longicornis</i>	genus	<i>Oxyethira</i>	family	Physidae
species	<i>Mystacides nigra</i>	genus	<i>Paroxyethira</i>	family	Planorbidae
genus	<i>Nectopsyche</i>	family	Rhyacophilidae	genus	<i>Ancylus</i>
genus	<i>Oecetis</i>	genus	<i>Rhyacophila</i>	species	<i>Anisus vortex</i>
species	<i>Triaenodes tardus</i>	species	<i>Rhyacophila kawamurae</i>	genus	<i>Gyraulus</i>
family	Limnephilidae	species	<i>Rhyacophila vao</i>	species	<i>Gyraulus albus</i>
genus	<i>Anabolia</i>	family	Corbiculidae	species	<i>Gyraulus crista</i>
species	<i>Anabolia bimaculata</i>	species	<i>Dreissena polymorpha</i>	species	<i>Hippeutis complanatus</i>
species	<i>Anabolia furcata</i>	family	Sphaeriidae	species	<i>Planorbis indicus</i>
species	<i>Dicosmoecus jozankeanus</i>	genus	<i>Pisidium</i>	phylum	Platyhelminthes
species	<i>Hydatophylax festivus</i>	species	<i>Pisidium casertanum</i>	class	Rhabditophora
species	<i>Ironoquia parvula</i>	family	Hyriidae	order	Tricladida
genus	<i>Limnephilus</i>	family	Unionidae	species	<i>Dendrocoelum lacteum</i>
species	<i>Limnephilus janus</i>	species	<i>Anodonta cataracta</i>	species	<i>Cura foremanii</i>
species	<i>Limnephilus rhombicus</i>	species	<i>Elliptio complanata</i>	species	<i>Dugesia tigrina</i>
species	<i>Philarcus quaeris</i>	species	<i>Leptodea ochracea</i>	genus	<i>Girardia</i>
species	<i>Potamophylax cingulatus</i>	species	<i>Parreysia favidens</i>	species	<i>Girardia tigrina</i>
species	<i>Pycnopsyche guttifera</i>	species	<i>Parreysia khadakvaslaensis</i>	species	<i>Polycelis nigra</i>
species	<i>Pycnopsyche lepida</i>	class	Gastropoda		
species	<i>Pycnopsyche luculenta</i>	family	Viviparidae		
		species	<i>Bellamyia dissimilis</i>		

4. Temporal coverage

Notes: The oldest publication was published in 1935 and the most recent in 2020.

5. Usage licence

Usage licence: Creative Commons Public Domain Waiver (CC-Zero)

6. Data resources

Data package title: Freshwater invertebrates characteristics data

Number of data sets: 1

- **Data set name:** Freshwater invertebrates characteristics data
- **Data format:** .txt
- **Description:** This dataset describes 14 characteristics (size, dry weight, gross energy, crude protein etc.) for 656 taxa of freshwater invertebrates (**Suppl. material 1**). Headers corresponding to variable names are included as the first row in the data file. Each characteristic is subdivided into two categories, "value" corresponding to the value of the variable with sometimes a note corresponding to the comment associated with the value ("WS" for "with shell" and "SR" for "shell removed") and "reference" corresponding to the literature reference (**Suppl. material 2**). The datasets are deposited in Dryad (doi: 10.5061/dryad.j3tx95xfg).

Column label	Column description
ID	Unique number corresponding to a described taxa
Phylum	Identification of taxa (Phylum)
Subphylum	Identification of taxa (Subphylum)
Class	Identification of taxa (Class)
Subclass	Identification of taxa (Subclass)
Order	Identification of taxa (Order)
Suborder	Identification of taxa (Suborder)
Family	Identification of taxa (Family)
Genus	Identification of taxa (Genus)
Species	Identification of taxa (Genus + Species)
Taxa	Identification of taxa (Taxa)
LifeStage	The life stage of the taxa, <i>i.e.</i> "Larvae", "Larvae I", "Larvae II", "Larvae III", "Larvae IV", "Larvae V", "Larvae VI", "Nymph", "Pupae" or "Adult".
TL (value)	Total length in millimetres
HW/SW (value)	Head width / Shell width in millimetres
BL/SL (value)	Body length / Shell length in millimetres
WW (value)	Wet weight in milligrams
DW (value)	Dry weight in milligrams
GE-WW (value)	Gross energy in cal/g of wet weight
GE-DW (value)	Gross energy in cal/g of dry weight
GE-AFDW (value)	Gross energy in cal/g of ash free dry weight
Protein (value)	Crude protein in % of aggregate dry weight
Lipid (value)	Crude lipid in % of aggregate dry weight
Fibre (value)	Crude fibre in % of aggregate dry weight
NFE (value)	Nitrogen Free Extract in % of aggregate dry weight
Ash (value)	Ash in % of aggregate dry weight
Water (value)	Water in % of aggregate dry weight

7. Additional information

7.1. Steps of database building

1. **Classification and characteristics of freshwater invertebrates:** A literature review of the different morphological, calorific and nutritive characteristics of freshwater invertebrates was established. They were classified from phylum to species from three manuals of references (Balian *et al.* 2008a, Thorp and Covich 2009, Thorp and Rogers 2011). In this review, 104 scientific publications were used and 14 criteria were described: total length, head width or shell width, body length or shell length, wet weight, dry weight, gross energy of wet weight, gross energy of dry weight, gross energy of ash free dry weight, crude protein, crude lipid, crude fibre, nitrogen free extract, proportion of ash and water.

- 2. Referencing and retranscription of literature values:** Publications presenting original data or non-published data from another study were cited. Within publications, the values of the different criteria were represented heterogeneously (*e.g.* different measure units, taxonomic level). Due to this heterogeneity, all values were transformed to obtain a homogeneous set of measurement units and taxonomic level (*i.e.* μm in mm, μg in mg, kcal/g in cal/g, J/g in cal/g ($1 \text{ J} = 0.239006 \text{ cal}$), kJ/g in cal/g).

7.2. *Prospects for use*

Scientific literature shows that abundance of food resource is one of the first things that the animal ecologists measure when they want to understand the species they are studying, whether it is individual behaviour, reproduction or even population dynamics (Newton 1998). Thus, estimates of biomass or the calorific equivalent of freshwater organisms are necessary in the study of the food ecology of fish, amphibians or even birds. For example, the availability of food is often considered to be a fundamental factor affecting the migration and reproduction of animals, especially birds. For example, Anatidae conventionally have a diet dominated by seeds and plant matter in winter, but aquatic invertebrates dominate in spring and summer (Krapu and Reinecke 1994). Thus, the annual migration of Anatidae between the wintering and breeding site is often explained by the exploitation of abundant food resources at higher latitudes to increase breeding success (Berthold *et al.* 2003). In addition, many scientists agree that migration is programmed according to local peaks of food abundance at successive stopover sites in order to feed during migration and prepare for reproduction (Ankney *et al.* 1991, Drent and Daan 2002). After prenuptial migration, the majority of surface ducks must efficiently replenish fat and protein stores because egg formation and incubation are expensive processes (Alisauskas and Ankney 1992). Consequently, the abundance of food appears to be a decisive factor in the choice of breeding habitat (Pöysä *et al.* 2000). For all these reasons, the abundance, biomass and nutritional value of invertebrates are essential in studying habitat choice, reproductive success and annual cycles of dabbling ducks (Batt *et al.* 1992). In addition, prey size is essential to understand the food ecology of the organisms studied. For example, the Northern Shoveler has a spatula-shaped beak made up of many lamellae. This physical characteristic allows it to select only small prey, giving it a specific food niche. Thus, it is important to know the size of the prey available in order to understand the use of a site by this species.

The abundance, biomass and nutritional value of freshwater invertebrates are, therefore, essential in the study of predatory of freshwater invertebrates (Towers *et al.* 1994). The most common method for determining the wet or dry weight of aquatic invertebrates is to directly weigh individual specimens (Smock 1980). However, this approach often takes time and is prone to error if individuals were fixed (Downing 1984). Indeed, preservative often modifies the fresh mass of conserved invertebrates (Johnston and Cunjak 1999). The dry mass measurement has the disadvantage of rendering the sample unusable for further examination following the drying process (Towers *et al.* 1994). In this case, a table synthesising the biometric and calorific data of freshwater invertebrates is a real benefit for the ecologist. Indeed, this table will allow freshwater ecologists to estimate biomass, energy and size class of freshwater invertebrates at survey sites quickly and economically.

However, it is important to note that there is variation in calorific values due to the collection season, the diet of the organisms and the sex of the individuals (Arzel *et al.* 2009). In addition, there is variation in individual values because the measurements taken almost always include the intestinal contents of the organisms or because females carrying eggs should have the highest values for a given species (Cummins 1967). Given the errors that environmentalists face, it might be more realistic to use a median or overall calorific value. For the taxon studied, this value is, thus, easily obtainable thanks to this table. Indeed, the comparison of values for the same species obtained in different laboratories should allow problems due to seasonal differences, habitat and diet to be overcome (Johnston and Cunjak 1999).

8. References

- Alisauskas R, Ankney CD (1992) Spring Habitat Use and Diets of Midcontinent Adult Lesser Snow Geese. *The Journal of Wildlife Management* 56 (1): 43-54. <https://doi.org/10.2307/3808789>
- Anderson JT, Smith LM (2000) Invertebrate response to moist-soil management of playa wetlands. *Ecological Applications* 10 (2): 550-558. <https://doi.org/10.2307/2641114>
- Ankney CD, Afton A, Alisauskas R (1991) The Role of Nutrient Reserves in Limiting Waterfowl Reproduction. *The Condor* 93 (4): 1029-1032. <https://doi.org/10.2307/3247743>
- Appeltans W, Ahyong S, Anderson G, Angel M, Artois T, Bailly N, Bamber R, Barber A, Bartsch I, Berta A, Błażewicz-Paszkowycz M, Bock P, Boxshall G, Boyko C, Brandão S, Bray R, Bruce N, Cairns S, Chan T, Cheng L, Collins A, Cribb T, Curini-Galletti M, Dahdouh-Guebas F, Davie PF, Dawson M, De Clerck O, Decock W, De Grave S, de Voogd N, Domning D, Emig C, Erséus C, Eschmeyer W, Fauchald K, Fautin D, Feist S, Fransen CJ, Furuya H, Garcia-Alvarez O, Gerken S, Gibson D, Gittenberger A, Gofas S, Gómez-Daglio L, Gordon D, Guiry M, Hernandez F, Hoeksema B, Hopcroft R, Jaume D, Kirk P, Koedam N, Koenemann S, Kolb J, Kristensen R, Kroh A, Lambert G, Lazarus D, Lemaitre R, Longshaw M, Lowry J, Macpherson E, Madin L, Mah C, Mapstone G, McLaughlin P, Mees J, Meland K, Messing C, Mills C, Molodtsova T, Mooi R, Neuhaus B, Ng PL, Nielsen C, Norenburg J, Opresko D, Osawa M, Paulay G, Perrin W, Pilger J, Poore GB, Pugh P, Read G, Reimer J, Rius M, Rocha R, Saiz-Salinas J, Scarabino V, Schierwater B, Schmidt-Rhaesa A, Schnabel K, Schotte M, Schuchert P, Schwabe E, Segers H, Self-Sullivan C, Shenkar N, Siegel V, Sterrer W, Stöhr S, Swalla B, Tasker M, Thuesen E, Timm T, Todaro A, Turon X, Tyler S, Uetz P, van der Land J, Vanhoorne B, van Ofwegen L, van Soest RM, Vanaverbeke J, Walker-Smith G, Walter C, Warren A, Williams G, Wilson S, Costello M (2012) The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology* 22 (23): 2189-2202. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.036>
- Arzel C, Elmberg J, Guillemain M, Lepley M, Bosca F, Legagneux P, Nogues J (2009) A flyway perspective on food resource abundance in a long-distance migrant, the Eurasian teal (*Anas crecca*). *Journal of Ornithology* 150 (1): 61-73. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0318-6>
- Balian EV, Lévêque C, Segers H, Martens K (2008a) Freshwater animal diversity assessment. Edition 1. Springer Netherlands <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8259-7>
- Balian EV, Segers H, Lévêque C, Martens K (2008b) The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results. *Hydrobiologia* 595 (1): 627-637. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9246-3>
- Batt BJ, Anderson M, Afton A (1992) Ecology and Management of Breeding Waterfowl. Minne ed. edition. University of Minnesota Press, 664 pp. [ISBN 978-0-8166-6832-8]

- Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E (2003) *Avian Migration*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 610 pp. [ISBN 978-3-540-43408-5] <https://doi.org/10.1007/978-3-662-05957-9>
- Bolduc F, Afton AD (2004) Relationships between wintering waterbirds and invertebrates, sediments and hydrology of coastal marsh ponds. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology* 27 (3): 333-341. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2004\)027\[0333:RBWWAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2004)027[0333:RBWWAI]2.0.CO;2)
- Bouffard S, Hanson M (2006) Fish in waterfowl marshes: waterfowl managers' perspective. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 25 (1): 146-157. URL: <http://www.jstor.org/stable/3783297>
- Brodmann P, Reyer H (1999) Nestling provisioning in water pipits (*Anthus spinoletta*): Do parents go for specific nutrients or profitable prey? *Oecologia* 120 (4): 506-514. <https://doi.org/10.1007/s004420050884>
- Chapman A (2009) Numbers of living species in Australia and the World. Australia Government - Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts. URL: <https://www.environment.gov.au/science/abrs/publications/other/numbers-living-species/contents>
- Collier K, Probert PK, Jeffries M (2016) Conservation of aquatic invertebrates: concerns, challenges and conundrums: Conservation of aquatic invertebrates. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 26 (5): 817-837. <https://doi.org/10.1002/aqc.2710>
- Colwell MA, Landrum SL (1993) Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. *Condor* 95 (1): 94-103. <https://doi.org/10.2307/1369390>
- Covich AP, Palmer MA, Crowl TA (1999) The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystem. *BioScience* 49 (2): 119-127. <https://doi.org/10.2307/1313537>
- Cummins KW (1967) *Calorific Equivalents for Studies in Ecological Energetics*. University of Pittsburgh, 52 pp. <https://doi.org/10.1080/05384680.1971.11903918>
- Cummins KW, Wuycheck JC (1971) Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *International Association of Theoretical and Applied Limnology* 1-158. <https://doi.org/10.1080/05384680.1971.11903918>
- Dallinger R (1994) Invertebrate organisms as biological indicators of heavy metal pollution. *Applied Biochemistry and Biotechnology* 48 (1): 27-31. <https://doi.org/10.1007/BF02825356>
- Davidson N (2014) How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research* 65 (10). <https://doi.org/10.1071/MF14173>

- Davis CA, Smith LM (2001) Foraging strategies and niche dynamics of coexisting shorebirds at stopover sites in the Southern Great Plains. *The Auk* 118: 484-495. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2001\)118\[0484:FSANDO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2001)118[0484:FSANDO]2.0.CO;2)
- Dawson T, Berry P, Kampa E (2003) Climate change impacts on freshwater wetland habitats. *Journal for Nature Conservation* 11 (1): 25-30. <https://doi.org/10.1078/1617-1381-00031>
- Diehl S (1992) Fish predation and benthic community structure: The role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* 73 (5): 1646-1661. <https://doi.org/10.2307/1940017>
- Downing JA (1984) Sampling the Benthos of Standing Waters. In: Downing JA (Ed.) *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity*. Blackwell, Oxford, 43 pp. <https://doi.org/10.1002/iroh.19720570426>
- Drent RH, Daan S (2002) The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding. *Ardea* 38-90: 225-252. <https://doi.org/10.5253/arde.v68.p225>
- Ellwood MF, Foster W (2004) Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature* 429 (6991): 549-551. <https://doi.org/10.1038/nature02560>
- Elmberg J, Sjöberg K, Pöysä H, Nummi P (2000) Abundance-distribution relationships on interacting trophic levels: the case of lake-nesting waterfowl and dytiscid water beetles. *Journal of Biogeography* 27 (4): 821-827. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00445.x>
- Erwin K (2009) Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world. *Wetlands Ecology and Management* 17 (1): 71-84. <https://doi.org/10.1007/s11273-008-9119-1>
- Finlayson CM, Davidson NC, Spiers AG, Stevenson NJ (1999) Global wetland inventory - current status and future priorities. *Marine and Freshwater Research* 50 (8). <https://doi.org/10.1071/MF99098>
- Fredrickson LH, Reid FA (1988) Nutritional values of waterfowl foods. In: Cross DH (Ed.) *Waterfowl management handbook*. Fish and Wildlife Leaflet, 13. U.S. Fish and Wildlife Service, 273 pp.
- Gardner RC, Barchiesi S, Beltrame C, Finlayson CM, Galewski T, Harrison I, Paganini M, Perennou C, Pritchard DE, Rosenqvist A, Walpole M (2015) State of the world's wetlands and their services to people: A compilation of recent analyses. <https://doi.org/10.2139/ssrn.2589447>
- Garvey J, Stein R, Thomas H (1994) Assessing how fish predation and interspecific prey competition influence a crayfish assemblage. *Ecology* 75 (2): 532-547. <https://doi.org/10.2307/1939556>
- Gaufin AR, Tarzwell CM (1952) Aquatic invertebrates as indicators of stream pollution. *Public Health Reports (1896-1970)* 67 (1). <https://doi.org/10.2307/4587981>

- Gaufin AR, Tarzwell CM (1956) Aquatic macro-invertebrate communities as indicators of organic pollution in Lytle Creek. *Sewage and Industrial Wastes* 28 (7): 906-924. <https://doi.org/10.2307/25033111>
- Gilinsky E (1984) The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology* 65 (2): 455-468. <https://doi.org/10.2307/1941408>
- Goss-Custard JD (1977) Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Animal Behaviour* 25: 10-29. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90063-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90063-X)
- Guareschi S, Abellán P, Laini A, Green AJ, Sánchez-Zapata JA, Velasco J, Millán A (2015) --Cross-taxon congruence in wetlands: Assessing the value of waterbirds as surrogates of macroinvertebrate biodiversity in Mediterranean Ramsar sites. *Ecological Indicators* 49: 204-215. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.10.012>
- Halse SA, Shiel RJ, Storey AW, Edward DH, Lansbury I, Cale DJ, Harvey MS (2000) Aquatic invertebrates and waterbirds of wetlands and rivers of the southern Carnarvon Basin, Western Australia. *Records of the Western Australian Museum, Supplement* 60 (1). <https://doi.org/10.18195/issn.0313-122x.61.2000.217-265>
- Hellawell JM (Ed.) (1986) Biological indicators of freshwater pollution and environmental management. Springer Netherlands, 546 pp. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-4315-5>
- Hodkinson I, Jackson J (2005) Terrestrial and aquatic invertebrates as bioindicators for environmental monitoring, with particular reference to mountain ecosystems. *Environmental Management* 35 (5): 649-666. <https://doi.org/10.1007/s00267-004-0211-x>
- Hornung J, Foote AL (2006) Aquatic invertebrate responses to fish presence and vegetation complexity in Western Boreal wetlands, with implications for Waterbird productivity. *Wetlands* 26 (1): 1-12. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2006\)26\[1:AIRTFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2006)26[1:AIRTFP]2.0.CO;2)
- James D, Csargo I, Von Eschen A, Thul M, Baker J, Hayer C, Howell J, Krause J, Letvin A, Chipps S (2012) A generalized model for estimating the energy density of invertebrates. *Freshwater Science* 31 (1): 69-77. <https://doi.org/10.1899/11-057.1>
- Johnston T, Cunjak R (1999) Dry mass-length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Freshwater Biology* 41 (4): 653-674. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00400.x>
- Khamis K, Hannah DM, Brown LE, Tiberti R, Milner AM (2014) The use of invertebrates as indicators of environmental change in alpine rivers and lakes. *Science of the Total Environment* 493: 1242-1254. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.126>
- Krapu GL, Reinecke KJ (1994) Foraging ecology and nutrition. In: Krapu GL, Reinecke KJ (Eds) *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. University of Minnesota Press, 29 pp. <https://doi.org/10.2307/3809573>

- Krieger K (1992) The ecology of invertebrates in great lakes coastal wetlands: Current knowledge and research needs. *Journal of Great Lakes Research* 18 (4): 634-650. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(92\)71327-6](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(92)71327-6)
- Lavelle P, Decaëns T, Aubert M, Barot S, Blouin M, Bureau F, Margerie P, Mora P, Rossi J- (2006) Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42: 3-15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>
- Lawrence A, Soame J (2004) The effects of climate change on the reproduction of coastal invertebrates: Climate change and invertebrate reproduction. *Ibis* 146: 29-39. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00325.x>
- Lillie RA, Evrard JO (1994) Influence of macroinvertebrates and macrophytes on waterfowl utilization of wetlands in the Prairie Pothole Region of northwestern Wisconsin. *Hydrobiologia* 279 (1): 235-246. <https://doi.org/10.1007/BF00027857>
- May RM (1990) How many species? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 330 (1257): 293-304. <https://doi.org/10.1098/rstb.1990.0200>
- May RM (2010) Tropical arthropod species, more or less? *Science* 329 (5987): 41-42. <https://doi.org/10.1126/science.1191058>
- Ma Z, Cai Y, Li B, Chen J (2010) Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. *Wetlands* 30 (1): 15-27. <https://doi.org/10.1007/s13157-009-0001-6>
- McCarthy S, Duda J, Emlen J, Hodgson G, Beauchamp D (2009) Linking habitat quality with trophic performance of steelhead along forest gradients in the South Fork Trinity River Watershed, California. *Transactions of the American Fisheries Society* 138 (3): 506-521. <https://doi.org/10.1577/T08-053.1>
- Mora C, Tittensor D, Adl S, Simpson AB, Worm B (2011) How many species are there on earth and in the ocean? *PLOS Biology* 9 (8). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127>
- Newton I (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press, London, 597 pp. [ISBN 978-0-12-517365-0] <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-517365-0.X5000-5>
- Nudds TD, Bowlby JN (1984) Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks. *Canadian Journal of Zoology* 62 (10): 2002-2008. <https://doi.org/10.1139/z84-293>
- Pöysä H, Elmberg J, Sjöberg K, Nummi P (2000) Nesting mallards (*Anas platyrhynchos*) forecast brood-stage food limitation when selecting habitat: experimental evidence. *Oecologia* 122 (4): 582-586. <https://doi.org/10.1007/PL00008858>
- Prather C, Peline S, Laws A, Rivest E, Woltz M, Bloch C, Del Toro I, Ho C, Kominoski J, Newbold TAS, Parsons S, Joern A (2013) Invertebrates, ecosystem services and climate change: Invertebrates, ecosystems and climate change. *Biological Reviews* 88 (2): 327-348. <https://doi.org/10.1111/brv.12002>

- Sanders MD (2000) Enhancing food supplies for waders: inconsistent effects of substratum manipulations on aquatic invertebrate biomass. *Journal of Applied Ecology* 37 (1): 66-76. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00469.x>
- Smock L (1980) Relationships between body size and biomass of aquatic insects. *Freshwater Biology* 10 (4): 375-383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1980.tb01211.x>
- Stork N, Eggleton P (1992) Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *American Journal of Alternative Agriculture* 7 (1-2). <https://doi.org/10.1017/S0889189300004446>
- Strayer D (2006) Challenges for freshwater invertebrate conservation. *Journal of the North American Benthological Society* 25 (2): 271-287. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)25\[271:CFFIC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[271:CFFIC]2.0.CO;2)
- Strayer D (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55: 152-174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>
- Strayer D, Dudgeon D (2010) Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29 (1): 344-358. <https://doi.org/10.1899/08-171.1>
- Taft O, Haig S (2005) The value of agricultural wetlands as invertebrate resources for wintering shorebirds. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 110: 249-256. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.04.012>
- Thorp JH, Covich AP (2009) Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Third. Elsevier <https://doi.org/10.1016/C2009-0-02669-5>
- Thorp JH, Rogers DC (2011) Field guide to freshwater invertebrates of North America. Elsevier <https://doi.org/10.1016/C2009-0-61804-3>
- Towers DJ, Henderson IM, Veltman CJ (1994) Predicting dry weight of New Zealand aquatic macroinvertebrates from linear dimensions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 28 (2): 159-166. <https://doi.org/10.1080/00288330.1994.9516604>
- Vanni M (2002) Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33 (1): 341-370. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519>
- Vicente F (2010) Micro-invertebrates conservation: forgotten biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 19 (13): 3629-3634. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9898-6>
- Weber LM, Haig SM (1997) Shorebird-prey interactions in South Carolina coastal soft sediments. *Canadian Journal of Zoology* 75 (2): 245-252. <https://doi.org/10.1139/z97-031>

Zwarts L, Blomert A (1992) Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available. Marine Ecology Progress Series 83: 113-128.
<https://doi.org/10.3354/meps083113>

9. Supplementary materials

Suppl. material 1: Freshwater invertebrates characteristics data

- **Authors:** Moreau A
- **Data type:** Morphological, calorific and nutritive
- **Download file** (174.05 kb): <https://bdj.pensoft.net/article/download/suppl/6825433/>

Suppl. material 2: Reference code

- **Authors:** Moreau A
- **Data type:** References
- **Download file** (21.41 kb): <https://bdj.pensoft.net/article/download/suppl/7051486/>

2. STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES COMMUNAUTES D'INVERTEBRES D'EAU DOUCE

Les invertébrés d'eau douce sont un groupe extrêmement important pour le fonctionnement des zones humides. Ils ont notamment un impact direct sur les espèces qui dépendent d'eux pour leur alimentation tel que les espèces aviaires et en particulier les anatidés (de Szalay et Resh 1996 ; Anderson et Smith 1998 ; Anderson *et al.* 1999, 2000). Bien que les invertébrés d'eau douce aient une place de première importance dans la majorité des écosystèmes, les connaissances scientifiques sur les invertébrés d'eau douce sont bien moindres que pour les vertébrés et varient énormément d'un groupe taxonomique à l'autre. De plus, leur conservation n'est que peu prise en considération. A l'heure actuelle, environ 10 000 espèces d'invertébrés d'eau douce dans le monde ont disparu ou sont menacées d'extinction (Strayer 2006). Les réponses des invertébrés aux récents changements climatiques ont été bien documentées dans les systèmes terrestres, marins et d'eau douce (Southward *et al.* 1995 ; Bale *et al.* 2002 ; Walther *et al.* 2002 ; Parmesan et Yohe 2003 ; Zvereva et Kozlov 2006 ; Durance et Ormerod 2007). Elles comprennent des changements dans les distributions géographiques, la taille des populations, la phénologie, le comportement et la composition génétique (Parmesan 2006). Cependant, comme les invertébrés occupent une grande variété de niveaux trophiques, ils interagissent avec de nombreux groupes trophiques, des producteurs primaires aux prédateurs supérieurs et, auront donc probablement des impacts indirects importants sur les services écosystémiques dans le cadre du changement global (Traill *et al.* 2010).

Ainsi, nous avons réalisé une étude de la dynamique annuelle des invertébrés d'eau douce (diversité, abondance, énergie brute) dans trente plans d'eau artificiels, appartenant à des chasseurs et parfois co-gérés avec des agriculteurs (**article n°2**). Ces plans d'eau sont situés dans le Marais breton et le Marais poitevin, deux zones humides attractives pour les oiseaux d'eau, notamment pendant les saisons de migration printanière et de reproduction. L'objectif de ces travaux était d'étudier, sur deux ans et avec une fréquence de suivi élevée, la variabilité interannuelle, saisonnière et mensuelle des invertébrés d'eau douce (de la colonne d'eau et du sédiment) dans des plans d'eau artificiels mais aussi de déterminer les facteurs environnementaux et climatiques qui influencent la présence des invertébrés d'eau douce. Dans une période de changement climatique (réduction des périodes de gel en hiver, augmentation

de la sécheresse en été), il est essentiel de comprendre la présence et l'abondance des invertébrés d'eau douce afin d'adapter les mesures de gestion et de conservation mis en place sur l'ensemble des sites. En effet, une diminution voire une disparition des communautés d'invertébrés d'eau douce aurait un impact catastrophique sur l'ensemble des taxons faunistiques dépendants des invertébrés comme ressource alimentaire.

Article n°2

**Variability of the characteristics of attractive
freshwater wetlands for waterbirds in Vendée,
France: A spatiotemporal assessment of the
relationship between freshwater invertebrates and
environmental characteristics**

Moreau A., Bocher P., Farau S., Dupuy C.

Type : Article de recherche

Statut : Soumis à *Aquatic Ecology*

Variability of the characteristics of attractive freshwater wetlands for waterbirds in Vendée, France: A spatiotemporal assessment of the relationship between freshwater invertebrates and environmental characteristics

Axelle Moreau^{‡*}, Pierrick Bocher[§], Sébastien Farau[‡], Christine Dupuy[§]

[‡] Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée, Les Minées, Route de Château Fromage, 85010 La Roche-sur-Yon, France

[§] Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-La Rochelle University, 17000 La Rochelle, France

Corresponding author: Axelle Moreau (amoreau@chasse85.fr, <https://orcid.org/0000-0001-7551-6771>)

Received: 27 October 2022

Abstract

Freshwater metazoan invertebrates (FMIs) play an important role in freshwater ecosystems and food webs, but there is little research on their life cycle, ecology, and conservation. Therefore, this study focused on FMIs' annual dynamics (abundance, diversity, and gross energy) in 30 artificial ponds located in 2 wetlands: the Marais breton and Marais poitevin (Atlantic coast, France). These ponds had a high FMIs abundance, with 3,357 ind/m³ per site in the water column and 1,626 ind/m² per site in the sediment in a year. The study defined four typologies of ponds according to the environmental variables and the presence of some key FMI taxa. The first group had a long flooding time, high silt content, and aquatic vegetation cover. The associated taxa were Gammaridae and Atyidae in the water column. The second group contained shallow ponds with soft slopes and a high aquatic vegetation cover (>75 %), which result in high FMI diversity and abundance in the water column. The third group contained ponds with steep slopes, moderate water depth, high silt content in the sediment, and Gammaridae as the major taxon in both environments. Finally, the fourth group of ponds had high water levels, moderate slopes, and high sand content in the sediment. Such sites presented a rich abundance of invertebrates in the sediment. This study was undertaken as part of a

research project that aims to understand the trophic relationship between these invertebrate taxa in two attractive wetlands for waterbirds and the Northern shoveler.

Keywords

Freshwater metazoan invertebrates, wetlands, annual dynamics, environmental parameters, typology.

1. Introduction

Freshwater metazoan invertebrates (FMIs) are a phylogenetically and biologically heterogeneous group that live in the benthos and pelagos zones of lentic and lotic freshwater ecosystems. FMIs are important in almost all freshwater regions, with approximate densities of 10^6 individuals/m² in the sediment and 10^5 to 10^6 individuals/m³ in the water column (Strayer 2006). FMIs depend on certain habitat characteristics, interactions with other organisms (competition, predation, or parasitism), and type and abundance of food resources (Thorp and Rogers 2015). The main environmental factors that influence these organisms' abundance and diversity are the duration of the hydroperiod, depth of the water column, water surface, hydrology, water chemistry (*e.g.* salinity, pH, dissolved oxygen), presence of predators, and presence of macrophytes (Zimmer *et al.* 2000).

FMIs are extremely sensitive to the physicochemical variations in water (Hellawell 1986) and climate change (Khamis *et al.* 2014). Their densities vary with seasons, and they are more abundant in spring/summer than in winter (DuBowoy 1988). In spring, mostly, FMIs hatch as Chironomids (Danell and Sjöberg 1977). In winter, several FMI species overwinter as eggs, tiny larvae, or pupae (Greenhalgh and Ovenden 2017). Overall, these invertebrates play an important role in the functioning of freshwater ecosystems. They influence the primary productivity by grazing, decomposition of organic matter. In addition, FMIs have a central place in food webs. Due to their high nutritional value (Moreau *et al.* 2021), they are an essential food resource for many organisms such as freshwater fishes, amphibians (Diehl 1992), and terrestrial vertebrates that live in wetlands (*e.g.* waterbirds such as the Northern shoveler *Spatula clypeata*; Bolduc and Afton, 2004). The northern shoveler's diet in the different phases of its life cycle,

particularly the reproduction period, is composed of FMIs (Ankney and Afton 1988). Thus, it is important to identify the variables that influence the abundance and structure of FMI communities and understand the prey-predator interactions to conserve the species living in wetlands (FMIs, fishes, amphibians, waterbirds, terrestrial vertebrates) as well as better manage their habitats. Consequently, this study was undertaken as part of a research project that aims to understand the trophic relationship between these taxa and the Northern shoveler.

Thus far, little attention has been paid to the life cycle, ecology, and conservation of FMIs. Several studies have assessed FMI abundance and diversity but only over a specific period (*e.g.* one season) or focusing on a single group (*e.g.* benthic invertebrates or one taxa) (Whiteside *et al.* 1978; de Szalay and Resh 1996). Thus, to conserve freshwater ecosystems and the species linked to them while responding to global change, this study on FMIs' annual dynamics (diversity, abundance, gross energy) in 30 artificial ponds was conducted. The ponds are located in the Marais breton (MB) and the Marais poitevin (MP) on the French Atlantic coast (Vendée, France), two attractive wetlands for waterbirds especially during the spring migration and reproduction seasons. This study's objective was to examine, over two years and with a high monitoring frequency, the interannual, seasonal, and monthly variability of FMIs (from the water column and the sediment) in artificial ponds and determine the environmental and climatic factors that influence their presence. In a period of climatic change (reduced freezing periods in winter, increased dryness in summer), understanding FMI presence and abundance is essential. The following were hypothesised: we observed that Northern shoveler are more abundant in MB ponds (Moreau, pers.com) than in the MP. The hypothesis is that FMIs are the most diverse and abundant in MB pond and especially in spring/summer.

2. Materials and Methods

2.1. Sample location and timing

Over two years, from November 2019 to October 2021, 20 ponds in the MB and 10 ponds in the MP were monitored (**Fig. 1**). The MB has an area of approximately 32,000 ha whereas the MP is the largest of the western French wetlands, with 81,000 ha.

The habitats chosen for this study were private hunting ponds, belonging to hunters and sometimes co-managed with farmers. The artificial ponds were mainly created by landowners between 1980 and 1995 and used for hunting from 21 August to 31 January. Throughout the year, the owners preserve their land parcel (meadows and pond) using various management operations (*e.g.* mowing, grazing, cutting of rushes). Water level management depends on the pluviometry, owner, and local authorities (authorisation/restriction depending on the water resource). Access to these sites was made possible thanks to the network of the Departmental Hunters Federation of Vendée (FDC85). From March to July 2020 and 2021, the sampling was conducted fortnightly and during the day, always at the same hour, for each site. This period corresponds to not only the reproductive phenology of waterfowl and waders but also when the FMIs were supposed to be most abundant. Therefore, from August to February, the monitoring frequency was changed to monthly.

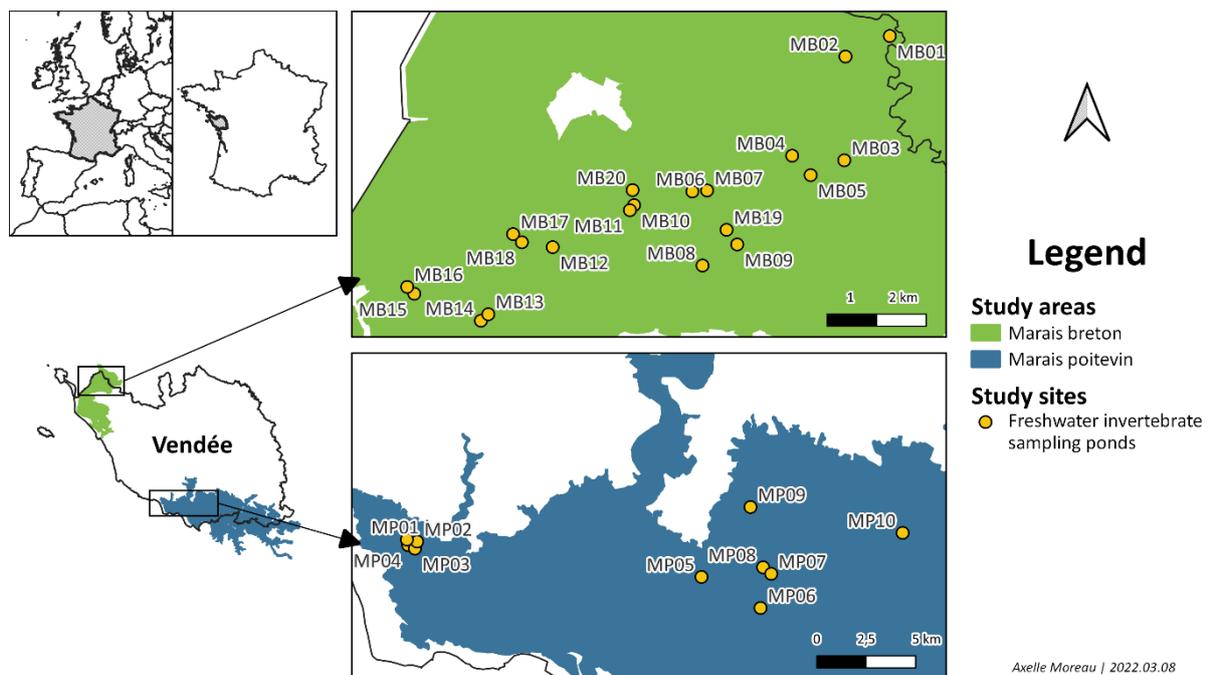


Fig. 1 Localization of the 30 sampling ponds in the MB (20 sites) and the MP (10 sites)

2.2. Field sampling methods

FMIs include benthic organisms (living in or near the sediment), free-swimming nekton, and plankton (living in the water column). In each site, FMIs larger than 200 μm were sampled

using two methods: coring and sieving (for 200 μm) for the FMIs in the sediment and using a plankton net for the FMIs in the water column (the water column is named water below).

2.2.1. Environmental parameters

The sites had several environmental parameters regarding the weather conditions, water regime, physical and chemical environment, and vegetation cover (**Table 1**). Their geography was assessed only once over the two years on the QGIS geographic information system (QGIS Development Team 2009), excluding the agricultural practices (*e.g.* grazing, mowing), which were examined on each field trip. Meteorological (data from the meteorological station of La Roche-sur-Yon, Vendée, France), hydraulic, physical, chemical, and vegetation variables were measured during each field trip, whereas granulometry was assessed only once during the monitoring period. The sediment's mean grain size, after removing the organic matter, was measured using laser granulometry (Mastersizer, 2000; Malvern Instruments, U.K.) and then estimated according to the Folk and Ward theory (Folk and Ward 1957) using the GRADISTAT program (Blott and Pye 2001). The water height and soft sediment depth were measured with a graduated stake. The dissolved oxygen concentration and saturation, salinity, pH, and water temperature were measured using a multi-parameter probe (VWR MU 6100 H Multimeter). The different types of vegetation in the water and edges as well as the slope's inclinations were characterized empirically. The presence of the Northern shoveler (nests, broods, and individuals in stopover) was noted from March to July (fortnightly monitoring) during the field trip.

Table 1. Environmental parameters (abiotic and biotics parameters) measured on each sampling site (\star : the variable was measured only once over two years, \circ : the variable was measured only once during each field monitoring, \odot : the variable was measured thrice, or triplicates, during each field monitoring).

Variable type	Variable name	Units	Description	
Geographical	Wetland	x	MB or MP	\star
Geographical	Initial site area	m^2	Water surface	\star
Geographical	Site area	m^2	Water surface depending on the water loss	\circ
Geographical	Meadow area	m^2	The boundary of a site corresponds to the channels that border the meadow	\star
Geographical	Agricultural practices	x	Management methods and/or agricultural practices	\circ
Meteorological	Maximal temperature	air $^{\circ}\text{C}$	Maximum air temperature	\circ
Meteorological	Minimum temperature	air $^{\circ}\text{C}$	Minimum air temperature	\circ
Meteorological	Precipitations	mm	Sampling day pluviometry	\circ

Meteorological	Sunshine	h	Sampling day sunshine duration	○
Hydraulic parameters	Time flooded	%	Rate of time flooded during the two years to define permanent or temporary ponds	✦
Hydraulic parameters	Water pumping	x	Whether there is water pumping between two samplings	○
Hydraulic parameters	Water loss	%	Percentage of water loss	○
Hydraulic parameters	Water height	cm	Water height, measured using a graduated stake	⊙
Physical parameters	Sediment height	cm	Sediment height, measured using a graduated stake	⊙
Physical parameters	Siltation rate	%	Siltation rate	⊙
Physical parameters	Clay rate	%	Percentage of clay in the sediment after the granulometry analyses	✦
Physical parameters	Silt rate	%	Percentage of silt in the sediment after the granulometry analyses	✦
Physical parameters	Sand rate	%	Percentage of sand in the sediment after the granulometry analyses	✦
Physical parameters	Site depth	cm	Site depth corresponds to the water and sediment height	⊙
Physical parameters	Slope	%	Slopes were estimated in situ and coded into three categories: 1=soft slope (<5 %), 2=moderate slope (<10 %), 3=steep slope (>10 %)	✦
Water chemistry	Water temperature	°C	Water temperature	⊙
Water chemistry	Dissolved oxygen concentration	mg/L	Dissolved oxygen concentration collected using a multi-parameter probe	⊙
Water chemistry	Dissolved oxygen saturation	%	Dissolved oxygen saturation collected using a multi-parameter probe	⊙
Water chemistry	Salinity	x	Salinity collected using a multi-parameter probe	⊙
Water chemistry	pH	x	pH collected using a multi-parameter probe	⊙
Vegetation	Aquatic vegetation	%	Percentage cover of aquatic vegetation	○
Vegetation	Emerged vegetation	%	Percentage cover of emergent aquatic vegetation	○
Vegetation	Submerged vegetation	%	Percentage cover of submerged aquatic vegetation	○
Vegetation	Riparian herbaceous	%	Percentage cover of riparian herbaceous	○
Vegetation	Riparian helophytes	%	Percentage cover of riparian helophytes	○
Vegetation	Aquatic invasive	%	Percentage cover of invasive aquatic vegetation	○
Vegetation	Riparian invasive	%	Percentage cover of invasive riparian vegetation	○
Northern shoveler	Shoveler stopover	x	Number of individuals in stopover	○
Northern shoveler	Shoveler breeder	x	Number of breeding pairs	○
Northern shoveler	Shoveler brood	x	Number of broods	○
FMI	Abundance in water	ind/m ³	Density per m ³ of the FMIs in the water	○
FMI	Diversity in water	x	Diversity of the FMIs in the water	○
FMI	Gross energy in water	cal/ m ³	Gross energy in cal/m ³ of the FMIs in the water	○
FMI	Abundance sediment	in ind/m ²	Density per m ² of the FMIs in the sediment	⊙
FMI	Diversity sediment	in x	Diversity of the FMIs in the sediment	⊙
FMI	Gross energy sediment	in cal/m ²	Gross energy in cal/m ² of the FMIs in the sediment	⊙

June; summer=July, August, September; fall=October, November, December) were analysed using a Wilcoxon test or Kruskal-Wallis test with R version 4.1.3 (RStudio Team 2019).

All analyses were performed in R version 4.1.3 (RStudio Team 2019) using the ‘PLS’ (Liland *et al.* 2021) and ‘FactoMineR’ (Husson *et al.* 2020) packages. All abundance data were log transformed and all environmental parameters rank transformed. A partial least squares regression (PLS) was used to study the correlation between quantitative environmental parameters and their link with FMI abundance and diversity in the water and sediment. Interpretations of the PLS models were based on the variable importance in projection (VIP). Variables with $VIP > 0.6$ were considered significant for the model. Then, two multiple factor analyses (MFA) were conducted to simultaneously study all the components (environmental parameters and FMI taxa). The first MFA, performed with all the samples from all the sites, showed that two sites (MB17 and MB20) contributed strongly to dimension 1 (axis 1). To better understand the parameters that influence the presence and dynamics of invertebrate taxa, the second MFA was conducted excluding these two sites. Six matrixes were used for both MFAs (**Table 2**). Finally, a Hierarchical Clustering on Principal Components (HCPC) based on the first four components of the MFAs was used to establish the cluster of FMI taxa and the determining variables across the 30 sites. Variables with $\cos^2 > 0.2$ were considered significant for the model.

Table 2. Composition of the six matrixes used for the MFA.

Matrix name	Matrix type	Variable type	Variable name
inv.water	Active	Frequencies	Abundance of each taxon in the water
inv.sediment	Active	Frequencies	Abundance of each taxon in the sediment
env.quali.var.	Active	Categorical	Slope, aquatic vegetation cover, flooding time, precipitations
env.quanti.var.	Active	Quantitative	Site area, clay, silt and sand rate, water level, maximal air temperature, water temperature, pH, dissolved oxygen concentration, and saturation
env.quali.var.sup.	Illustrative	Categorical	Location (wetlands, site), seasonality, and Northern shoveler data (number of individuals in stopover, number of breeders)
env.quanti.var.sup.	Illustrative	Quantitative	Abundance, diversity, and gross energy

3. Results

The median value was used to express the abundance and diversity data. The confidence interval corresponds to the first and third quartile.

3.1. Faunal diversity

During the two years of monitoring, 34 and 24 taxa were sampled in the water and sediment, respectively, in the two wetlands. Only the taxa with greater than 8 % occurrence over all the samples (n=854) were considered for the statistical analysis: 16 for the water and 7 for the sediment (Fig. 2). Microcrustaceans (size<2.5 mm; Copepoda 82 %, Cladocera 76 %, Ostracoda 47 %), Corixidae (74 %), and Chironomidae (52 %) had more than 40 % occurrence in all the water samples. The most common taxa found in the sediment samples were Chironomidae (75 %), Ostracoda (62 %), and Oligochaeta (46 %).

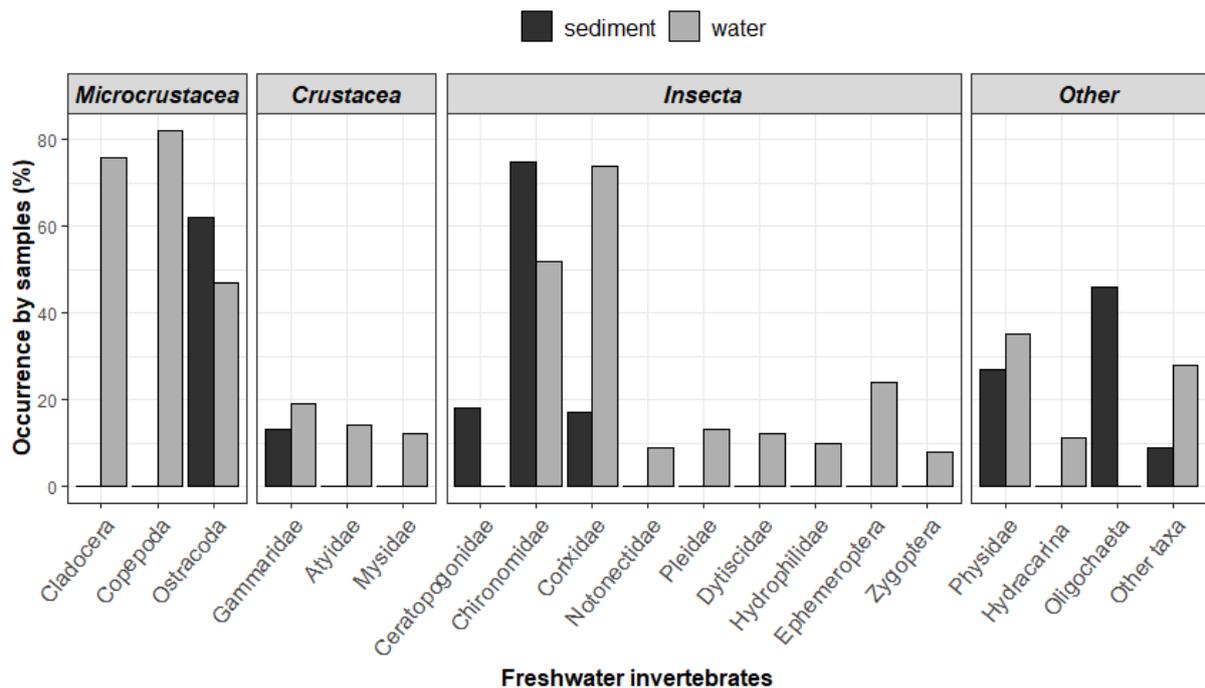


Fig. 2 Occurrence of the most widespread FMI taxa (n=16 in the water and n=7 in the sediment) in all the samples (n=854). Microcrustaceans had a size<2.5 mm and crustaceans>2.5 mm. The category 'other taxa' is composed of taxa whose occurrence is less than 8 % of all samples.

3.2. *FMI dynamics in the water*

3.2.1. *Variation of diversity in the water and relationships with the environmental parameters*

The diversity (**Fig. 3A**) was higher in winter and spring in the first year than in the second year of monitoring (Wilcoxon; p value <0.05). In contrast, the diversity was higher in summer in the second year (Wilcoxon; p value <0.05).

Furthermore, the diversity (**Fig. 3C**) was higher in the MP than in the MB in winter (Wilcoxon; p value <0.05). Across all the years and wetlands (**Fig. 3E**), there was a significant difference in diversity between winter/spring and winter/summer (Kruskal-Wallis, p value <0.05 ; Dunn's test, p value <0.05). The lowest diversity was found in winter (4 taxa/pond [3.25-5.75]) and the highest in spring (5 taxa/pond [4-6.5]) and summer (5 taxa/pond [4-6.5]). Finally, the PLS regression (**Fig. 3H**) showed that the diversity was negatively correlated with water height but positively correlated with aquatic vegetation, pH, water temperature, and clay proportion.

3.2.2. *Variation of abundance in the water and relationships with the environmental parameters*

During the two years of monitoring, 3,357 ind/m³ [1,148-9,064] per site were found in the water. The abundance (**Fig. 3B**) was higher in spring and summer during the second year than in the first year (Wilcoxon; p value <0.05). In winter (**Fig. 3D**), the abundance was higher in the MP (3,230 ind/m³ [1,347-8,006]) than in the MB (1,390 ind/m³ [323-3,733]) (Wilcoxon, p value <0.05).

In January, February, and March, there were significantly less FMIs in the water (Kruskal-Wallis, p value <0.05 ; Dunn's test, p value <0.05) than in the other months of the year. Furthermore, there were significantly less FMIs in the water in winter (1,678 ind/m³ [562-4,512]) than in spring (5,173 ind/m³ [1,434-13,700]), summer (3,807 ind/m³ [1,632-8,549]), and autumn (4,004 ind/m³ [1,625-9,366]) (**Fig. 3F**; Dunn's test, p value <0.05). The analysis of the spring, summer, and fall months showed that the invertebrate abundance was highest from mid-May to mid-July than in April and October (Kruskal-Wallis, p value <0.05 ; Dunn's test, p

value<0.05) (**Fig. 3G**). The PLS regression showed that the abundance was inversely related to the clay, silt, and sand proportion; water height; water temperature; and dissolved oxygen concentration (**Fig. 3I**).

Finally, the gross energy was higher in the MP than in the MB (**Fig. 3J** and **Fig. 3K**) (Wilcoxon, p value<0.05) in winter and autumn. Across the two wetlands, the energy value was highest in summer (10,845 kcal/m³ [6,162-24,957]) and lowest in winter (2,370 kcal/m³ [1,165-4,319]) than in the other seasons (Kruskal-Wallis, p value<0.05; Dunn's test, p value<0.05).

3.3. *FMI dynamics in the sediment*

3.3.1. *Variation of diversity in the sediment and relationships with the environmental parameters*

Interannual difference in the diversity of FMI was found in wetlands (Kruskal-Wallis, p value<0.05; Dunn's test, p value<0.05) (**Fig. 4C**) but not in the sediment (Wilcoxon, p value>0.05) (**Fig. 4A**). Furthermore, in all the seasons, diversity was higher in the MP than in the MB. Across seasons, sites, and wetlands, the lowest diversity was in summer; the other seasons had similar diversities (Kruskal-Wallis, p value<0.05; Dunn's test, p value<0.05) (**Fig. 4E**). Finally, the PLS regression (Fig. 4H) showed that diversity was positively correlated with pH, aquatic vegetation, dissolved oxygen concentration, and site area but negatively correlated with water temperature.

3.3.2. *Variation of abundance in the sediment and relationships with the environmental parameters*

In the sediment, 1,260 ind/m² [509-2,338] were found per site. In autumn and summer, the abundance was significantly higher during the second year than the first year (Wilcoxon, p value>0.05) (**Fig. 4B**). In spring, the abundance was higher in the MP (2,194 ind/m² [1,327-3,931]) than in the MB (796 ind/m² [398-1,741]) (Wilcoxon, p value<0.05) but similar during the other seasons (Wilcoxon, p value>0.05) (**Fig. 4D**).

Overall, there were significantly more FMIs in the sediment (Kruskal-Wallis, p value <0.05 ; Dunn's test, p value <0.05) in January and February than in the other months (**Fig. 4F** and **Fig. 4G**). The abundance (1,725 ind/m² [730-2,920]) was significantly higher in winter than in spring (1,260 ind/m² [544-2,288]) and summer (730 ind/m² [298-1,899]) (Dunn's test, p value <0.05). An analysis from April to December showed peak abundance in June and December. Furthermore, the PLS regression (**Fig. 4I**) showed that abundance was positively correlated with pH, water height, and site area and negatively correlated with dissolved oxygen concentration.

Finally, analyses of the gross energy dynamics showed that in spring, the gross energy was higher in the MP than in the MB (Wilcoxon, p value <0.05) (**Fig. 4J**). Across the two wetlands, the energy value was lowest in summer than in the other seasons (Kruskal-Wallis, p value <0.05 ; Dunn's test, p value <0.05) (**Fig. 4K**).

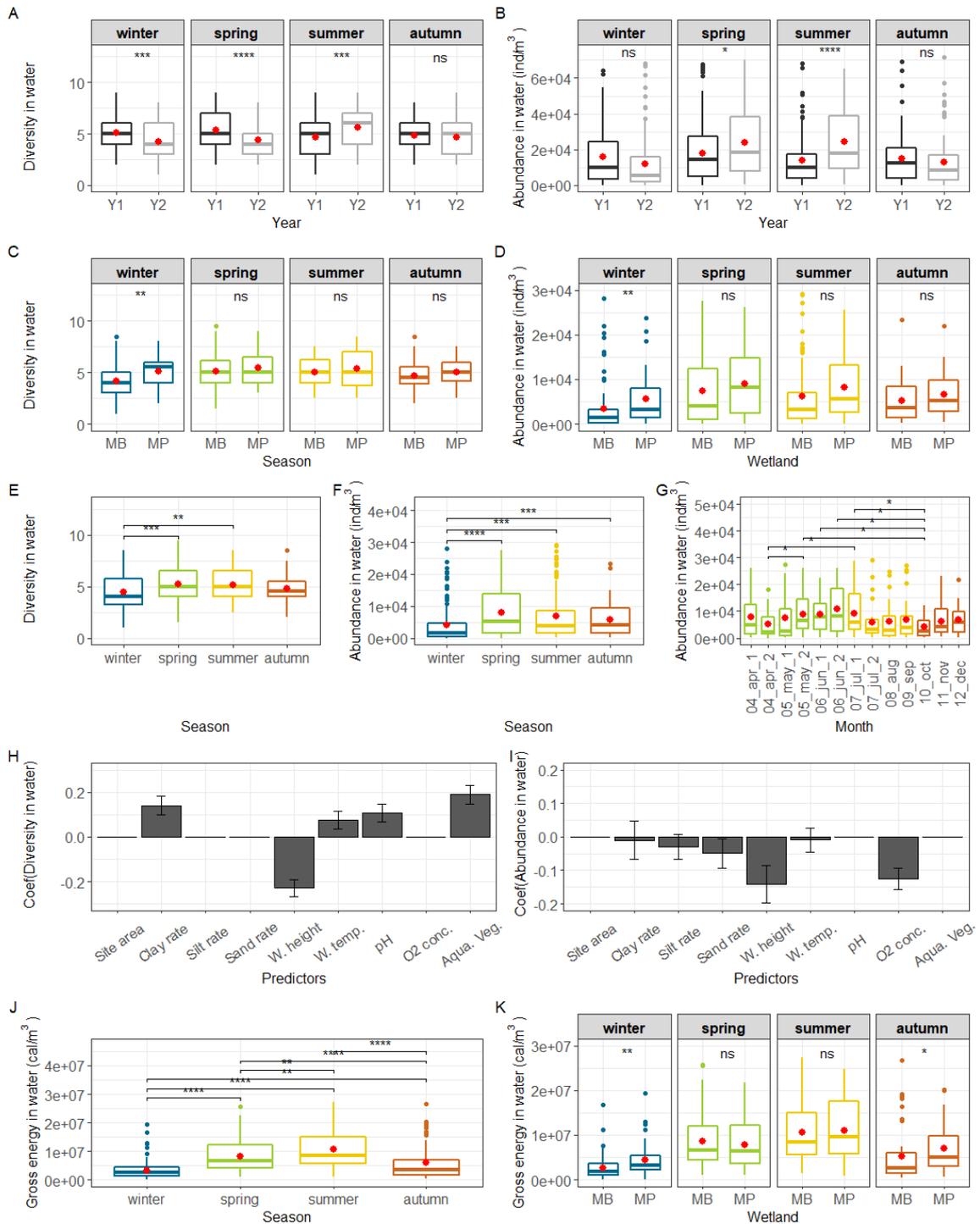


Fig. 3 Analyses of the diversity (A.C.E.H.), abundance (B.C.F.G.I.), and energetic value (J.K.) of the FMIs in the water. The red dot corresponds to the mean. A.B.C.D.: Mean comparison (Wilcoxon test) of the diversity (A.C.) and abundance (B.D.) between the two years of monitoring (A.B.) and the two wetlands (C.D.) according to the season. E.F.G.: Mean comparison (Kruskal-Wallis) of diversity (E.) and abundance (F.G.) according to the season (E.F.) and months from April to December (G.). H.I.: The PLS that explained the global diversity (H.) and global abundance (I.) according to the environmental parameters; the first four components of the PLS explained 89 % (H.) and 92.2 % (I.) of the variance. Only the variables with a VIP score greater than 0.6 were represented. J.K.: The gross energy mean comparison between the seasons (J., Kruskal-Wallis test) and according to the wetlands and seasons (K., Wilcoxon test).

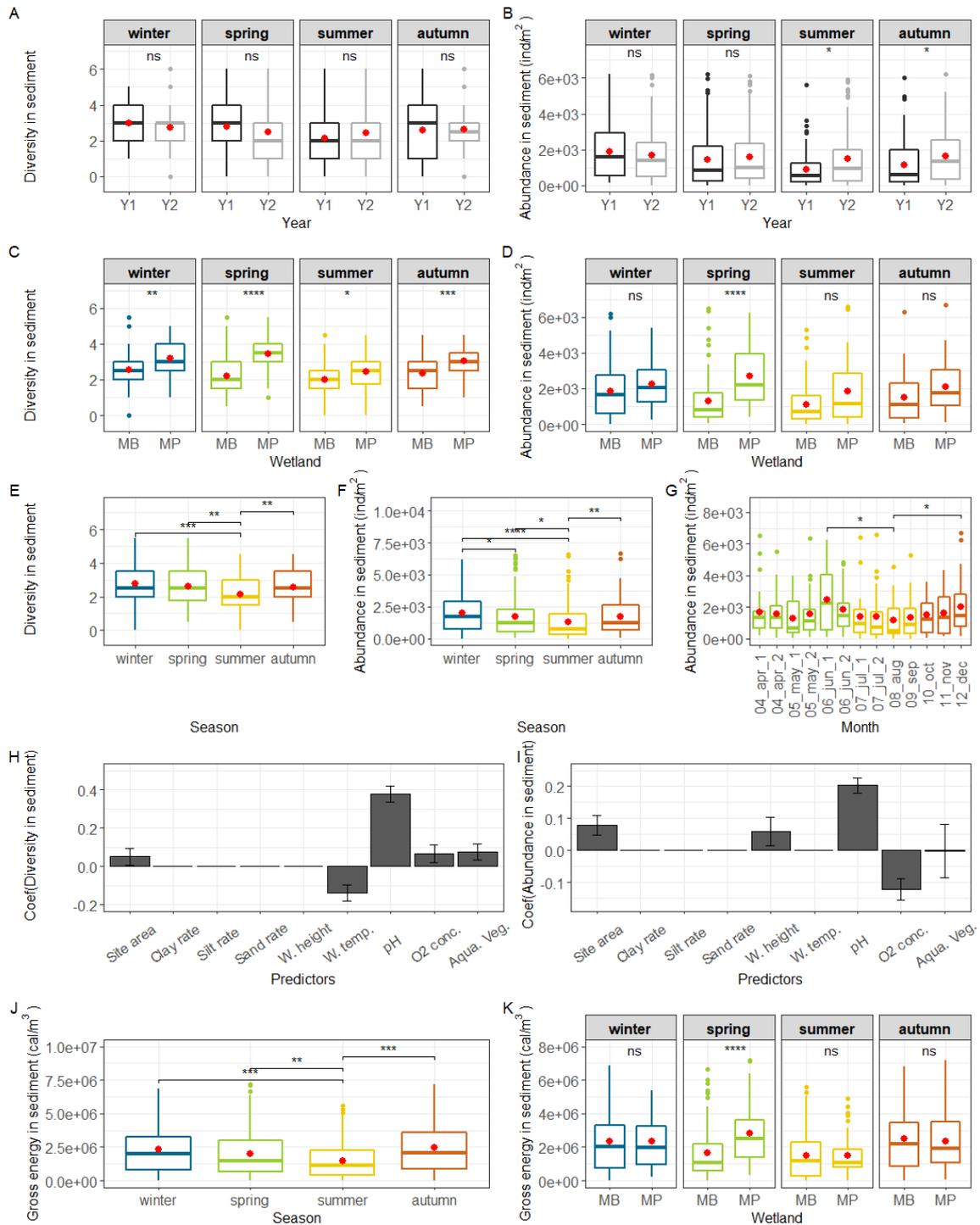


Fig. 4 Analyses of the diversity (A.C.E.H.), abundance (B.C.F.G.I.), and energetic value (J.K.) of FMIs in the sediment. The red dot corresponds to the mean. A.B.C.D.: Mean comparison (Wilcoxon test) of the diversity (A.C.) and abundance (B.D.) between the two years of monitoring (A.B.) and the two wetlands (C.D.) according to the season. E.F.G.: Mean comparison (Kruskal-Wallis) of diversity (E.) and abundance (F.G.) according to the season (E.F.) and month from April to December (G.). H.I.: PLS explained the global diversity (H.) and global abundance (I.) according to the environmental parameters. The first four components of the PLS explained 90.1 % (H.) and 91.8 % (I.) of the variance. Only variables with a VIP score > 0.6 were represented. J.K.: The gross energy mean comparison between seasons (J., Kruskal-Wallis test) and according to the wetland and season (K., Wilcoxon test).

3.4. Link between the environmental parameters and invertebrate taxa (MFA)

As discussed earlier, the first MFA was performed with all the samples from all the sites using six matrixes (**Table 2**). The first two dimensions explained 18.03 % of the variance. The analysis showed that stations MB17 and MB20 contributed strongly to dimension 1. These sites were characterized by a flooding time of between 76 % and 100 % over the two years, high silt rate (78 %), between 50 % and 100 % of aquatic vegetation cover, and low abundance but high energetic value of FMIs (**Table 3**). The major taxa at these two sites were shrimps (Atyidae) and gammarids (Gammaridae).

Table 3. Median value and confidence interval of the main variables in sites MB17 and MB20. The ‘other sites’ category corresponds to all the MP sites (MP01 to MP10) and the other MB sites (MB01 to MB16, MB18 and MB19).

Variable	Site MB17	Site MB20	Other sites
Atyidae (W - water) (ind/m ³)	18[0-854]	113[19-216]	0[0-0]
Gammaridae (W - water) (ind/m ³)	5[3-34]	338[94-1,014]	0[0-0]
Gammaridae (S - sediment) (ind/m ²)	83[38-141]	66[0-232]	0[0-0]
Abundance in the water (ind/m ³)	1,359[645-2,977]	1,263[901-3,126]	4,766[1,468-14,278]
Gross energy in the water (kcal/m ³)	11,818[1,122-42,070]	13,245[5,919-25,708]	5,476[2,667-12,354]
Diversity in the water	4.25[3.88-5.00]	4.00[3.00-5.00]	5.00[4.00-6.00]
Abundance in the sediment (ind/m ²)	2,288[1,802-2,826]	995[696-2,256]	1,393[531-3,118]
Gross energy in the sediment (kcal/m ²)	4,733[3,441-5,942]	3,014[1,808-5,027]	1,570[704-3,173]
Diversity in the sediment	2.00[1.88-2.63]	1.50[1.50-2.00]	2.50[2.00-3.50]
Silt rate	81.01	76.61	66.43[61.13-70.71]
Clay rate	11.34	11.64	7.80[7.12-10.08]
Sand rate	7.66	11.75	25.60[20.15-29.81]
Percentage cover of aquatic vegetation	[50-100]	[50-100]	[0-100]
Flooding time (% over the two years)	[76-100]	[76-100]	[50-100]

To better understand the environmental parameters that influence the presence and dynamics of invertebrate taxa, the second MFA was conducted excluding the sites MB17 and MB20. The first four MFA dimensions explained 30.03 % of the variance. As active variables, on dimension 1 (**Fig. 5A**), black swimmers (Pleidae) and water boatmans (Corixidae) were related to moderate slopes and 50-75 % aquatic vegetation cover. In contrast, babbler snails (Physidae)

and mayflies (Ephemeroptera) were related to soft slopes, 75-100 % aquatic vegetation cover, and a high rate of clay in the sediment. On dimension 2, the low cover of aquatic vegetation did not appear to be related to any taxon. On dimension 3 (Fig. 5B), soft slopes and a high sand rate in the sediment were correlated but opposed to steep slopes and a high silt rate in the sediment. In addition, high aquatic vegetation cover was related to soft slopes and inversely low aquatic vegetation cover to steep slopes. Gammaridae was the only taxon represented on dimensions 3 and 4, supposedly correlated with steep slopes on dimension 3 and dissolved oxygen concentration on dimension 4. The taxon also appeared to be inversely correlated with low aquatic vegetation cover and high water and air temperatures.

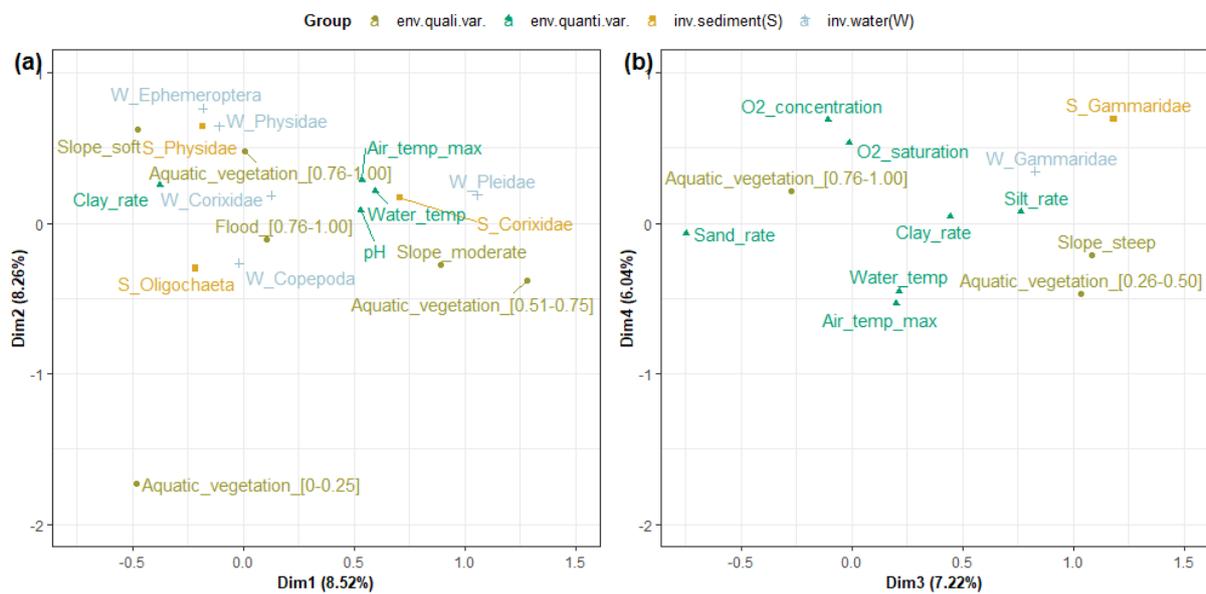


Fig. 5 Active variable on MFA dimensions 1 and 2 (a) and dimensions 3 and 4 (b). Dimensions 1 and 2 explained 16.8 % of the variance. Dimensions 3 and 4 explained 13.3 % of the variance. Only variables with a \cos^2 greater than 0.2 were represented. The letters W and S in front of the FMI taxa stand for water and sediment FMI, respectively.

The representation of the sites according to seasons or wetlands on the first four dimensions of the MFA factorial plane showed that there was an opposition, on dimensions 1, 3, and 4, of autumn and winter with spring and summer (Fig. 6A and Fig. 6B). On dimensions 2 and 4, there was an opposition of the MB, and the MP (Fig. 6C and Fig. 6D).

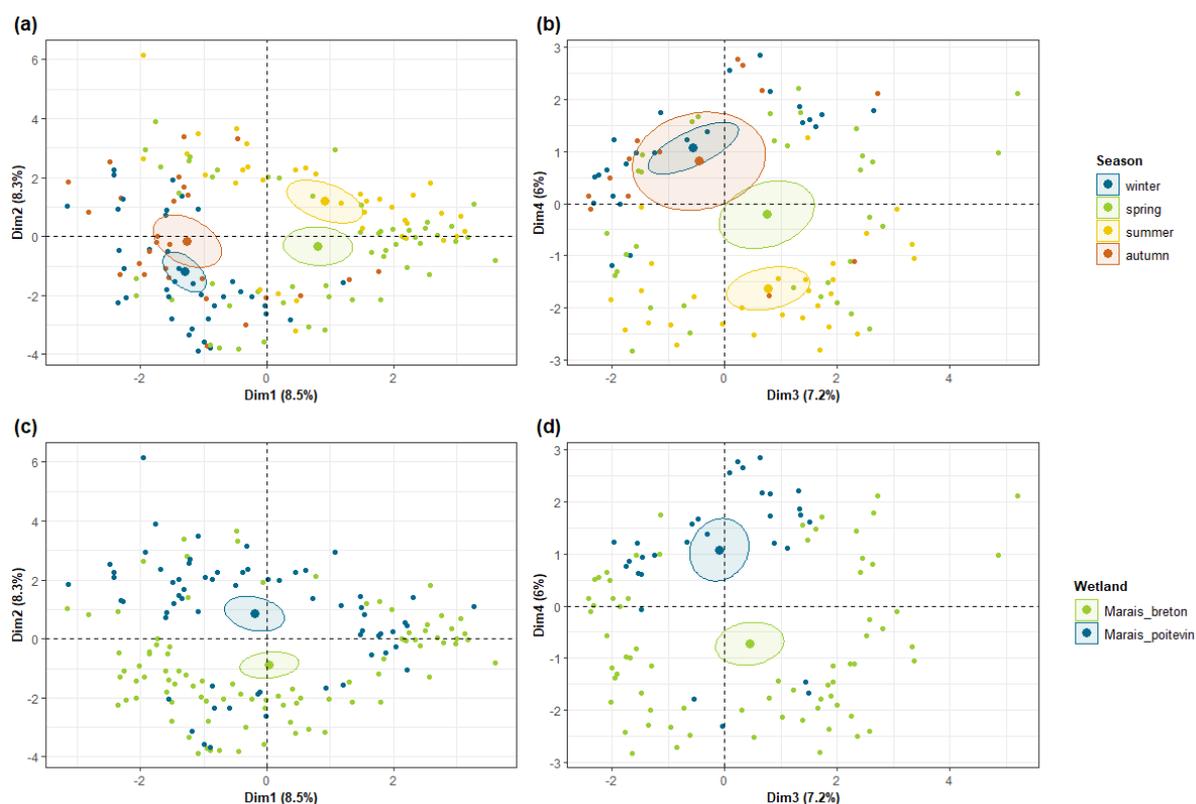


Fig. 6 Distribution of the sites/date of each site within the Dim.1 x Dim.2 MFA plane (a, c) and the Dim.3 x Dim.4 MFA plane (b, d). The coloured ellipses show the standard deviation of group centroids by season (a, b) and wetlands (c, d). Dimensions 1 and 2 explained 16.8 % of the variance. Dimensions 3 and 4 explained 13.3 % of the variance. Only variables with a \cos^2 greater than 0.2 were represented.

3.5. Site typology and key *FmMI* taxa

The dendrogram of the HCPC resulted in three clusters determined by the variables of the first four MFA dimensions (**Table 4**). Dimensions 1 and 2 explained 16.8 % of the variance. The localisation (MB or MP) and the season were not determining factors in the description of these clusters, which were determined according to the site typology and the presence of some key *FMI* taxa.

Table 4. Results of the cluster analysis.

Group of variables	Cluster 1 N=139	Cluster 2 N=169	Cluster 3 N=145
MB sites	MB01, MB04, MB09, MB10, MB11, MB19	MB02, MB03, MB06, MB08, MB11, MB12, MB14, MB18	MB04, MB05, MB07, MB13, MB15, MB16
MP sites	MP01, MP02, MP03, MP04	MP06, MP07, MP09	MP05, MP08, MP10
Environmental parameters	Large area, soft slope, and low water height	Small area, steep slope, and moderate water height	Moderate area, moderate slope, and high water height
	Granulometry: 63 % silt and 28 % sand	Granulometry: 72 % silt and 19 % sand	Granulometry: 55 % silt and 37 % sand
	Aquatic vegetation cover >75 %	Aquatic vegetation cover between 0 and 100 %	Aquatic vegetation cover between 0 and 100 %
	Dissolved oxygen saturation around 82 %	Dissolved oxygen saturation around 96 %	Dissolved oxygen saturation around 100 %
	pH around 8.0	pH around 8.4	pH around 8.5
FMI in the water	High abundance	Moderate abundance	Low total abundance
	Moderate diversity	Moderate diversity	Low diversity
	Hight gross energy	Moderate gross energy	Moderate gross energy
	Major taxa: Chironomidae, Cladocera, Corixidae, Ephemeroptera, Ostracoda, Physidae, Dytiscidae, Hydrophilidae, Zygoptera	Major taxa: Gammaridae Taxa with moderate abundance: Atyidae, Chironomidae, Cladocera, Copepoda, Corixidae, Ephemeroptera, Mysidae, Ostracoda, Physidae, Dytiscidae, Notonectidae	Major taxa: Copepoda, Mysidae, Ostracoda, Pleidae, Hydracarina, Notonectidae Taxa with moderate abundance: Chironomidae, Cladocera, Corixidae, Gammaridae
	Taxa with moderate abundance: Copepoda		
FMI in the sediment	Low abundance	Moderate abundance	High abundance
	Moderate diversity	Moderate diversity	Moderate diversity
	Moderate gross energy	Moderate gross energy	Moderate gross energy
	Major taxa: Physidae Taxa with moderate abundance: Chironomidae, Ostracoda, Oligochaeta	Major taxa: Chironomidae, Oligochaeta, Ceratopogonidae, Gammaridae Taxa with moderate abundance: Ostracoda, Physidae, Corixidae	Major taxa: Chironomidae, Ostracoda, Corixidae Taxa with moderate abundance: Oligochaeta, Ceratopogonidae

4. Discussion

This study's objective was to examine the FMI dynamics (diversity, abundance, gross energy) in 30 artificial ponds located in 2 wetlands (the MB and MP, Vendée, France) over 2 years. The data showed a difference in FMI abundance between the first and second year of monitoring. In the first year, spring was marked by numerous storms and precipitations that could lead to a dilution effect in the ponds (Moreau, personal comment). As the protocol was standardised, the same water volume was sampled at each site and each sampling day. However, the summer of the second year was dry, which could have led to FMI concentration. The results showed that water height influences FMI abundance. Low water levels result in high invertebrate diversity and abundance. However, four pond typologies could be defined according to the environmental variables and the presence of some key FMI taxa.

4.1. FMI presence in the Marais breton and Marais poitevin

Although artificial, these ponds appear to be of primary importance for wildlife and rich in FMI. In both the MB and the MP, the FMI diversity in the water (5 taxa/pond [4-6]) and sediment (2.5 taxa/pond [2-3.5]) was similar to that found in other wetlands around the world. In the wetlands of West Virginia, from April to September, the diversity in the water was 8 ± 1.5 families/wetland in emergent water and 4.1 ± 1.7 families/wetland in open water and the diversity in the sediment was 4.8 ± 1.4 families/wetland in emergent water and 3.6 ± 2 families/wetland in open water (Balcombe *et al.* 2005). Moreover, the highest abundance was found in spring in the MP in both water (3,357 ind/m³ per site [1,148-9,064]) and sediment (1,260 ind/m² [509-2,338]). For comparison, in West Virginia, Balcombe *et al.* (2005) focused on the water column and collected 12,600 ind/m³ from emergent waters and 2,400 ind/m³ from open water. They sampled the sediment and found 161 ind/m² in the emergent waters and 140 ind/m² in the open water. Thus, this study shows that the FMI were abundant in the MB and MP ponds.

4.2. Seasonal FMI dynamics and effect of the environmental variables in the water and sediment

This study showed that water height and temperature, dissolved oxygen concentration, aquatic vegetation, and pH have a definite impact on FMI abundance and diversity in both water and sediment.

4.2.1. Water column FMI

FMI abundance and diversity in the water was significantly lower in winter than in other seasons, with a higher abundance from late May to early July. FMI populations remain more abundant in spring and summer (March to July) than in winter (DuBowoy 1988). In winter, several FMI species winter as eggs, tiny larvae, or nymphs. Invertebrate hatching and emergence occurs mainly in spring with high abundance of families such as Chironomidae (Danell and Sjöberg 1977), making these species increasingly available to breeding waterbirds and duck broods. For many species of waterfowls (*e.g.* Northern pintail *Anas acuta*, Mallard *Anas platyrhynchos*, Gadwall *Mareca strepera*) and shorebirds, Chironomidae larvae are an important dietary component that influences their habitat selection, especially during the pre-breeding period (Eldridge 1990; Safran *et al.* 1997). Northern shovelers are thought to select feeding sites based on the chironomid biomass (Safran *et al.* 1997).

In addition, the highest invertebrate abundance in water was related to low water level and low dissolved oxygen concentrations (around 4 mg/L). The dissolved oxygen concentration was always taken at the same time for each site, which allowed the comparison of the value between several field trips to the same site. However, since the monitoring was conducted over entire days, it was difficult to compare this value between sites because the measurements were from different times of the day. Indeed, dissolved oxygen was a variable parameter in time and especially on a daily scale due to the influence of light intensity on the production of oxygen by plants and phytoplankton (by photosynthesis). Dissolved oxygen is mainly consumed by organisms whose metabolism is a function of temperature. Thus, the consumption rate is higher in summer than in winter (seasonal variation). Finally, since the ponds studied were shallow, the water temperature fluctuated strongly during the same day, especially in summer.

Diversity was high with high aquatic vegetation cover and low water height. Indeed, low and heterogeneous water levels influenced the development of diversified aquatic vegetation, thus sheltering a greater diversity of aquatic invertebrates (Friday 1987; Zimmer *et al.* 2000; Batzer and Boix 2016). Moreover, some plants such as the common water-crowfoot *Ranunculus aquatilis*, a typical vegetation of the Vendée wetlands (Dupont 1986), emerge in spring and generate diverse invertebrate communities, particularly by purifying the water and creating a refuge from predators (Gregg and Rose 1982). Although the absence or presence of vegetation in the water column influences diversity, this parameter does not appear to influence the FMI abundance in water. Of all the taxa sampled at the 30 sites, microcrustaceans were the most abundant. Indeed, in wetlands, in both summer and winter, cladocerans were generally the most abundant (Rogers *et al.* 2010). This taxon does not always have a preference between vegetated habitats and open water (Romare *et al.* 2003). Their density can reach up to one million per square meter of floor, even under the ice in early winter (Rogers *et al.* 2010), and their presence in 76 % of this study's samples may explain the fact that aquatic vegetation influences FMI diversity and not their abundance.

Interestingly, FMIs in water were most energetic in summer, a period that corresponds to the rearing of Anatidae chicks. Thanks to their high energy requirements during the breeding season, Anatidae shift to a high protein diet (Fredrickson and Reid 1988). FMIs such as Chironomidae larvae, Corixidae, and Gammaridae are protein-rich taxa (56 %, 72 % and 47 % respectively) compared to plants such as corn, which contains only 5.7 % protein (Baldassarre and Bolen 2006). These FMI taxa were present in spring and summer in the two studied wetlands.

4.2.2. *Sediment FMI*

FMIs in the sediment were equally diverse throughout the year with the exception of summer. The dry period (summer) is a constraint for aquatic fauna, resulting in a lower taxonomic diversity in temporary ponds than in permanent ponds (Batzer and Boix 2016). Diversity was positively related to aquatic vegetation cover and site size and to a slightly basic pH (between 8 and 9) and low water temperatures. Indeed, habitat complexity (habitat area and macrophyte habitat complexity) has a positive relationship with benthic invertebrate diversity (Taniguchi and Tokeshi 2004). Furthermore, the pH tends to increase with aquatic vegetation (Marazanof

1963). The negative impact of low pH on invertebrate diversity is likely due to a series of factors, both chemical and biotic, that directly or indirectly affect pH. The toxic effects of low pH have been demonstrated experimentally for a number of FMI groups, including crustaceans, mayflies, and some plecopterans and caddisflies (Friday 1987).

Benthic FMI were most abundant in autumn and winter, with a peak in the first half of June. Furthermore, the abundance in the sediment appears to be linked to large sites with a slightly basic pH (between 8 and 9), high water depths (more than 40 cm), and low concentration of dissolved oxygen (around 4 mg/L) but not to aquatic vegetation. In summer, the low FMI abundance can be explained by the numerous successive dry periods in ponds. Indeed, variations in the abundance and taxonomic richness of benthic FMI are often related to unexpected changes and disturbances in ecosystems such as floods or drought that modify the composition of the benthic species (Covich *et al.* 1999). Whatever the season, the particle size (sand, clay, mud) is the abiotic factor that best explains the spatial variations in the structure (diversity and abundance) of benthic groups (Schröder *et al.* 2013).

Finally, FMIs were the least energetic in summer, a period when ponds were the least diverse. Energetic taxa such as the Gammaridae, which do not tolerate dry periods, were less present, reducing the sites' energetic value (Eldridge 1990).

4.3. Habitat type and associated FMI

An analysis of the environmental variables influencing invertebrate communities allowed the determination of four habitat types and definition of the associated FMI communities.

4.3.1. Deep vegetated ponds (sites MB17 and MB20)

Sites MB17 and MB20 had a high silt content, high aquatic vegetation cover, and a long flooding time. The associated taxa were Gammaridae and Atyidae, two very energetic taxa, at 45.56 cal/ind (dry weight) and 57.15 cal/ind (dry weight) (Moreau *et al.* 2021), respectively. Amphipoda are consumed by some dabbling ducks, and they are very important to Greater scaup *Aythya marila* (Eldridge 1990). The presence of these two taxa in such a habitat is explained by the fact that Gammaridae cannot withstand droughts, which are common in

permanent and vegetated environments and in the essential presence of oxygen (Tachet *et al.* 2010). Atyidae prefer lentic habitats with a depth of <2m, where they live among vegetation or in the interstices of banks (Fidalgo 1985).

4.3.2. *Ponds with soft slopes (Cluster 1)*

The first cluster corresponds to natural shallow ponds with soft slopes. This site typology was associated with a high cover of aquatic vegetation (>75 %), leading to a high FMI diversity and abundance in the water column. In many cases, aquatic macrophyte and helophyte cover can explain variations in invertebrate taxon richness and biomass density (Zimmer *et al.* 2000). Furthermore, the absence of aquatic vegetation was not linked to any FMI taxon. Aquatic vegetation communities can benefit from reduced predation risk, increased habitat complexity, and increased food resources or a site of attachment (Carpenter and Lodge 1986). In addition, vegetation improves the viability of eggs or of diapausing invertebrates (Wiggins *et al.* 1980). However, FMI abundance can vary depending on the presence of aquatic plant species (Broyer and Curtet 2013).

Although these sites contained the most vegetation, they also had the lowest saturation and dissolved oxygen concentration (82 % and 3.44 mg/L on average, respectively), reflecting an oxygenated environment (Langlet 2014). However, dissolved oxygen concentration and aquatic vegetation are linked. Aquatic plants consume carbon dioxide and release oxygen during photosynthesis, although light attenuation within the aquatic vegetation is known to greatly reduce the photosynthetic capacity of plants (Spence and Chrystal 1970). Thus, these plants enrich the water with oxygen, which is favourable for aquatic fauna that use the dissolved oxygen in the water to breathe. However, the concentration of dissolved oxygen at equilibrium varies according to the water salinity and temperature. As oxygen is less soluble when warm than when cold, oxygen saturation decreases when temperature increases (Sallam and Elsayed 2018). This condition may explain the lower oxygen saturation and concentration in this cluster, defined by low water depths and higher water temperatures. Nevertheless, it should be noted again that the dissolved oxygen concentration was measured at the sampling sites at different times of the day.

The main taxa in this region include Chironomidae, Cladocera, Corixidae, Ephemeroptera, Ostracoda, Physidae, Dytiscidae, Hydrophilidae, and Zygoptera. Ephemeroptera, Physidae, and Corixidae are commonly found in (Lodge 1985; Bouchard 2004) and positively correlated with aquatic vegetation. Cladocerans are a widespread group, present in almost all freshwater habitats (Rogers *et al.* 2010). Although they are most abundant in lakes, ponds, and slow-flowing streams and rivers (Rogers *et al.* 2010), they are also present in the still waters and marginal vegetation of fast-flowing streams. One of the factors significantly influencing cladoceran population dynamics appears to be the availability of edible algae (Bouchard 2004). The invertebrate taxon from the sediment associated with this environment was the Physidae. Gastropod distribution is mainly influenced by the following factors: macrophytes richness, water pH, and hardness (Brown and Lydeard 2010). However, physico-chemical parameters define the limits of this distribution but do not explain patterns of abundance and densities (Brown and Lydeard 2010). Gastropod density and diversity increase with the area of the pond and are also positively related to macrophyte biomass, probably due to macrophytes high in the surface area of periphyton colonization (Lodge 1985). In addition, freshwater gastropods can survive short-term dewatering (Havel *et al.* 2014) by resting in microrefugia during the dry period. Furthermore, cluster 1 was defined by vegetated, shallow, large ponds and sites with high energy value. In addition, the high microcrustacean abundance makes these sites very important for waterfowl species, especially the Northern shoveler. Indeed, shovelers feed mainly on microcrustaceans due to its spoon-shaped bill with extremely dense lamellae (21.48 ± 2.41 lamellae/cm²) (Nudds and Bowlby 1984).

4.3.3. *Ponds with steep slopes (Cluster 2)*

Cluster 2 corresponds to the ponds with steep slopes, moderate water depth, and high silt content in the sediment. This environment had a moderate FMI abundance in the water column and sediment with Gammaridae as the major taxon for both.

In the sediment, Chironomidae, biting midges (Ceratopogonidae), and worms (Oligochaeta) were also found. Oligochaeta can withstand rapid and strong fluctuations in environmental conditions such as temperature, salinity, and dissolved oxygen concentration (Govedich *et al.* 2010). Generally, high Oligochaeta densities are observed in environments rich in organic

matter, which is more likely to be found in fine silts (Bordovskiy 1965), the main sediment component of this habitat.

The water column also contained Atyidae, Chironomidae, Cladocera, Copepoda, Corixidae, Ephemeroptera, Mysidae, Ostracoda, Physidae, Dytiscidae, and Notonectidae. Atyidae were related to the Gammaridae as in sites MB17 and MB20 and were generally associated with copepods and cladocerans (Fidalgo 1985). Furthermore, this cluster was also defined by a variable aquatic vegetation cover (between 0 and 100 %). It contained vegetation-affiliated taxa such as Ephemeroptera or Physidae (Lodge 1985; Bouchard 2004) and other taxa such as copepods that avoid emergent vegetation, whereas cladocerans showed no habitat preference (Romare *et al.* 2003). In addition, the presence of some taxa such as copepods is defined by temperature, food availability, and predation (Romare *et al.* 2003). Food availability is an important factor that limits egg production rate and body size, in both the laboratory and the field (Romare *et al.* 2003).

4.3.4. *Ponds with moderate slopes (Cluster 3)*

Finally, cluster 3 corresponds to the ponds with the highest water levels (34.59 cm on average), moderate slopes, and high sand content in the sediment. Such a site presents a low FMI abundance in the water column but with several major taxa, such as Copepoda, Mysidae, Ostracoda, Pleidae, Hydracarina, and Notonectidae. In the sediment, FMI abundance was high with three major taxa: Chironomidae, Ostracoda, and Corixidae. Chironomids are generally more abundant in areas with more than 50 % vegetation cover than in non-vegetated areas (Pinder 1986). Ostracods can be collected in most aquatic habitats but are particularly abundant in temporary pools (Bouchard 2004). The environmental variables that define cluster 3 were in complete contrast with those in cluster 1.

5. Conclusion

The two studied wetlands, MB and MP, appear to be abundant in FMIs while being areas of primary importance for many taxa and, particularly, for waterbirds. Four ponds' typologies were defined based on the environmental variables and the presence of some key FMI taxa:

(1) deep vegetated ponds with a high abundance of Gammaridae and Atyidae; (2) ponds with steep slopes and moderate water depth dominated by Gammaridae; (3) ponds with moderate slopes and Chironomidae, Ostracoda, and Corixidae as the three major taxa; and (4) vegetated ponds with soft slopes and a high FMI diversity and abundance in the water column. The Northern shoveler was found to prefer the last pond typology.

Water column FMIs, not sediment FMIs, were the most diverse and abundant in spring/summer. Vegetated ponds supported a higher FMI diversity and abundance than non-vegetated ponds. Furthermore, microcrustaceans were the dominant FMI in all the habitats. However, although the hypotheses were that the MB ponds contained the most abundant and diverse FMI, which could explain the higher abundance of shovelers in the MB than in the MP, the ponds in the MP were found to be more abundant.

Thus, artificial ponds are reservoirs of biodiversity directly linked to the ditches, allowing the interconnection of wetland habitats. Therefore, in the context of climate change, it is important to ensure the conservation of these natural environments. The loss of such habitats could lead to a decrease in FMI abundance and diversity, in turn reducing the production rates of species that depend on invertebrates as a food resource (Romare *et al.* 2003). Finally, to preserve wetland-associated species, it is important to understand the local prey-predator relationships. Future studies could make use of stable isotope analyses to understand food chains.

6. Acknowledgments

We are thankful to the members of the FDC85 as well as the volunteers who helped monitor and sample the FMIs. We also thank all the owners of the artificial ponds who gave free access to their private sites for this study.

7. Funding Statement

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

8. Statements and Declarations

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

9. References

- Ankney CD, Afton AD (1988) Bioenergetics of Breeding Northern Shovelers: Diet, Nutrient Reserves, Clutch Size, and Incubation. *The Condor* 90:459–472. <https://doi.org/10.2307/1368574>
- Balcombe CK, Anderson JT, Fortney RH, Kordek WS (2005) Aquatic macroinvertebrate assemblages in mitigated and natural wetlands. *Hydrobiologia* 541:175–188. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-5706-1>
- Baldassarre GA, Bolen EG (2006) *Waterfowl Ecology and Management*, Second Edition. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida
- Batzer D, Boix D (eds) (2016) *Invertebrates in Freshwater Wetlands - An International Perspective on their Ecology*, 1st edn. Springer Cham
- Blott S, Pye K (2001) GRADISTAT: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms* 26:1237–1248. <https://doi.org/10.1002/esp.261>
- Bolduc F, Afton AD (2004) Relationships between wintering waterbirds and invertebrates, sediments and hydrology of coastal marsh ponds. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology* 27:333–341. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2004\)027\[0333:RBWWAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2004)027[0333:RBWWAI]2.0.CO;2)
- Bordovskiy OK (1965) Accumulation of organic matter in bottom sediments. *Marine Geology* 3:33–82. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(65\)90004-6](https://doi.org/10.1016/0025-3227(65)90004-6)
- Bouchard RW (2004) *Guide to Aquatic Invertebrates of the Upper Midwest*. Water Resources Center, University of Minnesota
- Brown KM, Lydeard C (2010) Mollusca Gastropoda. In: Batzer DP, Rader RB, Wissinger SA (eds) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Elsevier, pp 277–306
- Broyer J, Curtet L (2013) The influence of macrophyte beds on ducks breeding on fishponds of the Dombes region, France. *Wildfowl*
- Carpenter SR, Lodge DM (1986) Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26:341–370. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(86\)90031-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90031-8)

- Covich AP, Palmer MA, Crowl TA (1999) The Role of Benthic Invertebrate Species in Freshwater Ecosystem. *BioScience* 49:119–127. <https://doi.org/10.2307/1313537>
- Danell K, Sjöberg K (1977) Seasonal emergence of chironomids in relation to egg-laying and hatching of ducks in a restored lake (northern Sweden). *Wildfowl* 28:129–135
- de Szalay FA, Resh VH (1996) Spatial and temporal variability of trophic relationships among aquatic macroinvertebrates in a seasonal marsh. *Wetlands* 16:458–466
- Diehl S (1992) Fish Predation and Benthic Community Structure: The Role of Omnivory and Habitat Complexity. *Ecology* 73:1646–1661. <https://doi.org/10.2307/1940017>
- DuBowy PJ (1988) Waterfowl Communities and Seasonal Environments: Temporal Variability in Interspecific Competition. *Ecology* 69:1439–1453. <https://doi.org/10.2307/1941641>
- Dupont P (1986) Les grands traits de la végétation vendéenne. *Bulletin de la Société Botanique de France Lettres Botaniques* 133:25–40. <https://doi.org/10.1080/01811797.1986.10824687>
- Eldridge J (1990) Aquatic invertebrates important for waterfowl production. In: *Waterfowl management handbook, Fish and Wildlife Leaflet*. pp 1–7
- Fidalgo ML (1985) About the assimilation efficiency of the freshwater shrimp, *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda). *SIL Proceedings, 1922-2010* 22:3227–3229. <https://doi.org/10.1080/03680770.1983.11897865>
- Folk RL, Ward WC (1957) Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology* 27:3–26. <https://doi.org/10.1306/74D70646-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- Fredrickson LH, Reid FA (1988) Nutritional values of waterfowl foods. In: *Waterfowl management handbook, Fish and Wildlife Leaflet*. pp 1–6
- Friday LE (1987) The diversity of macro invertebrate and macrophyte communities in ponds. *Freshwater Biology* 18:87–104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1987.tb01297.x>
- Govedich FR, Bain BA, Moser WE, *et al* (2010) Annelida (Clitellata). In: *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Elsevier, pp 385–436
- Greenhalgh M, Ovenden D (2017) *La Vie des eaux douces - Les plantes, les animaux, les empreintes*. Delachaux, Paris
- Gregg WW, Rose FL (1982) The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. *Aquatic Botany* 14:309–324. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(82\)90105-X](https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90105-X)
- Havel JE, Bruckerhoff LA, Funkhouser MA, Gemberling AR (2014) Resistance to desiccation in aquatic invasive snails and implications for their overland dispersal. *Hydrobiologia* 741:89–100. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1839-z>

- Hellawell JM (1986) Biological Indicators of Freshwater Pollution and Environmental Management. Isevier Applied Science Publishers, London & New York
- Husson F, Josse J, Le S, Mazet J (2020) FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining
- Khamis K, Hannah DM, Brown LE, *et al* (2014) The use of invertebrates as indicators of environmental change in alpine rivers and lakes. *Science of The Total Environment* 493:1242–1254. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.126>
- Langlet D (2014) Réponse des foraminifères à l’anoxie dans les milieux côtiers : études in situ de l’écologie des foraminifères benthiques, expériences en laboratoire et analyse du métabolisme anaérobie. Thesis (Ph.D.), Université d’Angers ; Université Nantes Angers Le Mans (UNAM)
- Liland KH, Mevik B-H, Wehrens R, Hiemstra P (2021) pls: Partial Least Squares and Principal Component Regression
- Lodge DM (1985) Macrophyte-gastropod associations: observations and experiments on macrophyte choice by gastropods. *Freshwater Biology* 15:695–708. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1985.tb00243.x>
- Marazanof F (1963) Cycle annuel des populations de Cladocera et Copepoda du Saint-seren, de la baisse-salée des relongues et cerisières de la tour du Valat. *La Terre et la Vie* 335–356
- Moreau A, Dupuy C, Bocher P, Farau S (2021) Morphological, calorific and nutritive characteristics of 656 freshwater invertebrates taxa. *Biodiversity Data Journal* 9:e70214. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e70214>
- Nudds TD, Bowlby JN (1984) Predator–prey size relationships in North American dabbling ducks. *Can J Zool* 62:2002–2008. <https://doi.org/10.1139/z84-293>
- Pinder LCV (1986) Biology of Freshwater Chironomidae. *Annu Rev Entomol* 31:1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.31.010186.000245>
- Pirot JY, Pont D (1987) Le Canard souchet (*Anas clypeata* L.) hivernant en Camargue : alimentation, comportement et dispersion nocturne. *Terre et Vie* 42:59–79
- QGIS Development Team (2009) QGIS Geographic Information System
- Rogers SI, Cáceres CE, Rogers DC (2010) Cladocera and Other Branchiopoda. In: *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Elsevier, pp 773–827
- Romare P, Berg S, Lauridsen T, Jeppesen E (2003) Spatial and temporal distribution of fish and zooplankton in a shallow lake. *Freshwater Biology* 48:1353–1362. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01081.x>
- RStudio Team (2019) RStudio: Integrated development environment for R (Version 3.6.1)

- Safran RJ, Isola CR, Colwell MA, Williams OE (1997) Benthic invertebrates at foraging locations of nine waterbird species in managed wetlands of the northern San Joaquin Valley, California. *Wetlands* 17:407–415. <https://doi.org/10.1007/BF03161430>
- Sallam GAH, Elsayed EA (2018) Estimating relations between temperature, relative humidity as independent variables and selected water quality parameters in Lake Manzala, Egypt. *Ain Shams Engineering Journal* 9:1–14. <https://doi.org/10.1016/j.asej.2015.10.002>
- Schröder M, Kiesel J, Schattmann A, *et al* (2013) Substratum associations of benthic invertebrates in lowland and mountain streams. *Ecological Indicators* 30:178–189. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.02.012>
- Spence DHN, Chrystal J (1970) Photosynthesis and Zonation of Freshwater Macrophytes II. Adaptability of Species of Deep and Shallow Water. *The New Phytologist* 69:217–227
- Strayer DL (2006) Challenges for freshwater invertebrate conservation. *Journal of the North American Benthological Society* 25:271–287. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)25\[271:CFFIC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[271:CFFIC]2.0.CO;2)
- Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P (2010) *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie*. CNRS Editions
- Taniguchi H, Tokeshi M (2004) Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biol* 49:1164–1178. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01257.x>
- Thorp JH, Rogers DC (eds) (2015) *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. In: *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (Fourth Edition)*. Academic Press, Boston, p ii
- Whiteside MC, Williams JB, White CP (1978) Seasonal Abundance and Pattern of Chydorid, Caldocera in Mud and Vegetative Habitats. *Ecology* 59:1177–1188. <https://doi.org/10.2307/1938231>
- Wiggins GB, Mackay RJ, Smith IM (1980) Evolutionary and Ecological Strategies of Animals in Annual Temporary Pools. *Arch Hydrobiol* 97–206
- Zimmer KD, Hanson MA, Butler MG (2000) Factors influencing invertebrate communities in prairie wetlands: a multivariate approach. *Can J Fish Aquat Sci* 57:76–85. <https://doi.org/10.1139/f99-180>

3. SYNTHÈSE DU CHAPITRE N°3



Points-clés

Structure et dynamique des communautés d'invertébrés d'eau douce en Marais breton et Marais poitevin

Les plans d'eau artificiels sont **abondants** en invertébrés d'eau douce métazoaires. Sur un an, par site, l'abondance médiane est de :

- 3 357 ind/m³ dans la colonne d'eau
- 1 626 ind/m² dans le sédiment

Les plans d'eau **végétalisés** et à **faible hauteur d'eau** abritent la plus grande **diversité** et **abondance**.

Les **microcrustacés** sont les invertébrés d'eau douce **dominants** dans tous les habitats présents au sein des deux zones humides étudiées.

Différence interannuelle d'abondance des invertébrés probablement due aux conditions météorologiques (*i.e.* sécheresse) :

- Dans la colonne d'eau, différence au printemps et en été
- Dans le sédiment, différence en été et en automne

Annuellement, l'abondance des invertébrés dans le **sédiment** est supérieure en **hiver** et en **Marais poitevin**.

Annuellement, l'abondance des invertébrés dans la **colonne d'eau** est supérieure au **printemps** et en **Marais poitevin**.

Quatre typologies d'habitats sont définies :

- **Les plans d'eau profonds végétalisés** : Possèdent une forte teneur en limon dans le sédiment et un long temps d'inondation. Les taxons associés sont les Gammaridae et les Atyidae dans la colonne d'eau.
- **Les plans d'eau peu profonds et en pente douce** : Possèdent une couverture végétale aquatique élevée (>75 %), ce qui entraîne une diversité et une abondance élevées d'invertébrés dans la colonne d'eau.
- **Les plans d'eau avec des pentes abruptes** : Possèdent une profondeur d'eau modérée et une forte teneur en limon dans le sédiment. Les Gammaridae sont le principal taxon de cet habitat.
- **Les plans d'eau en pente modérée** : Possèdent des niveaux d'eau élevés et une forte teneur en sable dans les sédiments. Les invertébrés du sédiment sont abondants.

Chapitre n°4. Les habitats utilisés par les Canard souchet en haltes pré-nuptiales



1. LES HABITATS DE HALTES PRENUPTIALES

Le Canard souchet réalise de nombreuses haltes migratoires entre son site d'hivernage et de reproduction. Cependant, l'écologie des anatidés lors de la période de migration prénuptiale n'a été étudiée que chez quelques espèces et ce sur certains sites de haltes spécifiques (Lindström 1995 ; Arzel et Elmberg 2004 ; Guillemain *et al.* 2004 ; Arzel *et al.* 2006). Un état de la littérature révèle un manque de connaissances sur l'utilisation des habitats et des micro-habitats, le temps alloué aux différentes activités, le comportement alimentaire et les relations inter- et intra- spécifiques. Or, les activités pendant cette période peuvent avoir des effets à la fois sur le succès de reproduction mais également sur la condition physique, et par conséquent sur la survie (Arzel 2006). En halte migratoire, le Canard souchet sélectionnerait de manière non aléatoire des habitats présentant des caractéristiques qui maximisent la diversité, l'abondance, la biomasse ainsi que l'accessibilité de sa ressource alimentaire, les invertébrés d'eau douce (Taft et Haig 2003 ; Smith *et al.* 2012). Cependant, bien que la ressource alimentaire soit un facteur limitant dans l'utilisation d'un site, d'autres facteurs tel que le dérangement et la prédation sont primordiaux. Le dérangement peut être défini comme « *tout événement généré par l'activité humaine qui provoque une réaction (l'effet) de défense ou de fuite d'un animal, ou qui induit directement ou non, une augmentation des risques de mortalité (l'impact) pour les individus considérés ou, en période de reproduction, une diminution du succès reproducteur* » (Triplet et Schricke 1998). Le Canard souchet et l'ensemble des canards de surface sont menacés par des prédateurs terrestres et aviaires (prédation des individus et des nids). Le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* (Fritz *et al.* 2000), le Vison d'Amérique *Neovison vison* (Opermanis *et al.* 2001 ; Nordström *et al.* 2002 ; Bartoszewicz et Zalewski 2003) ou encore le Renard roux *Vulpes vulpes* (Sargeant *et al.* 1984) sont une réelle menace pour les canards de surface. Lorsque le dérangement ou la prédation sont importants sur un site, les oiseaux augmentent leur comportement de vigilance, diminuent leurs temps d'alimentation et de repos, et par conséquent s'affaiblissent (diminution de leur stock énergétique) (Le Corre 2009). Ainsi, dans l'objectif d'améliorer les connaissances sur le Canard souchet en halte prénuptiale, nous avons suivi les sites utilisés par plusieurs individus équipés de balises GPS-GSM en Marais breton et Marais poitevin (**article n°3**). Les oiseaux ont été suivis dans l'optique de comprendre l'utilisation des sites de haltes migratoires ainsi que les typologies d'habitat utilisés via des descriptions de variables environnementales et d'abondances d'invertébrés d'eau douce.

Article n°3

**Home range sizes and nychthemeral habitat uses by
the Northern shoveler *Spatula clypeata* on
prenuptial stopovers in Vendée marshes, western
France**

Moreau A., Rousseau C., Bocher P., Dupuy C., Farau S.

Type : Article de recherche

Statut : Soumis à *European Journal of Wildlife Research*

Home range sizes and nychthemeral habitat uses by the Northern shoveler *Spatula clypeata* on prenuptial stopovers in Vendée marshes, western France

Axelle Moreau^{‡*}, Clément Rousseau[‡], Pierrick Bocher[§], Christine Dupuy[§], Sébastien Farau[‡],

[‡] Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée, Les Minées, Route de Château Fromage, 85010 La Roche-sur-Yon, France

[§] Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-La Rochelle University, 17000 La Rochelle, France

Corresponding author: Axelle Moreau (amoreau@chasse85.fr, <https://orcid.org/0000-0001-7551-6771>)

Received: 05 December 2022

Abstract

Wetlands such as the Marais breton (MB) and Marais poitevin (MP) (Atlantic coast, France) are common habitats for several Anatidae, especially during their prenuptial migration. However, studies on the ecology of Anatidae at stopover sites are limited. Therefore, this study focused on the Northern shoveler *Spatula clypeata*, a species that regularly inhabits the two marshes during the migration periods and is highly dependent on freshwater invertebrates as the food resource. Fifteen Northern shoveler were equipped with a GPS/GSM tag and monitored during their prenuptial migration. The study objectives were to understand the use, by the Northern shoveler, of the stopover sites and describe the characteristics of these sites (such as freshwater invertebrates' abundance and diversity and the habitat type). Home range (HR), space use, and habitat use were studied. The HR of most of the studied individuals mainly contained ponds. The study sites were characterized according to the nychthemeral rhythm. The diurnal sites were deep ponds that were sparsely vegetated and dominated by microcrustaceans, whereas the nocturnal sites were wet meadows or ponds with high aquatic vegetation cover and high invertebrate taxonomic diversity. The 31 studied sites appeared to be rich in aquatic invertebrates, but the invertebrate density did not differ between the diurnal and nocturnal sites. Furthermore, the HR size did not differ between the two sites (MB and MP), between sex (males and females) or between age classes (juveniles and adults).

Keywords

Northern shoveler, *Spatula clypeata*, freshwater invertebrates, prenuptial migration, food resources, wetlands

1. Introduction

Migratory birds use different sites during their annual cycle, such as the wintering and breeding grounds and staging sites during the post and prenuptial migrations; thus, they have a large diversity of habitats (Dingle 2014). Habitat selection and use is guided by several factors (Dow and Fredga 1985; Legagneux 2007; Safine and Lindberg 2008; Holopainen *et al.* 2015) such as food availability, intra- and interspecific competition, predation, vegetation structure (especially for breeding birds), and extreme natural events (*e.g.* drought, storm).

Migratory birds need to leave the wintering and staging sites with a high body conditions to successfully migrate and breed. Migratory Anatidae, which are mostly considered ‘income’ breeders (Ganter and Cooke 1996; Gauthier *et al.* 2003), need to repeatedly stop on their way to their breeding grounds. Stopover areas allow them to refuel while limiting the costs of being overweight. At stopover sites, birds need resting and foraging areas (Arzel 2006).

In a defined area such as stopover sites, the size of space used by ducks for comfort, resting and feeding activities is commonly referred as the home range. The home range is defined by the interaction between animals and the environment, and its size is a direct result of movement driven by habitat selection and other external factors (Börger *et al.* 2008). Movement is the main link between home range size and habitat/resource selection and utilisation (Van Moorter *et al.* 2016). At a small spatial scale, *i.e.* over a defined area such as stopover area, habitat selection and resource use influence home range size (Johnson 1980). Home range size could also be affected by biotic interactions such as social interactions and intrinsic factors such as sex, age and the internal state individuals (Börger *et al.* 2008). Home range formation is therefore the result of dynamic processes. The habitat and the internal state of the individual can change through time and cause the size variation of the home range.

Various studies have highlighted the crucial role of stopover areas in the survival of birds, although they are inhabited for only a short time during the annual cycle (Moore *et al.* 1990). These areas likely have extremely heterogeneous characteristics (variations in food availability, environmental conditions, etc.), requiring migratory Anatidae to adopt behavioural plasticity to benefit from the most available and favourable resources at each site (Arzel 2006).

The Northern shoveler, *Spatula clypeata*, is a migratory dabbling duck common throughout the Holarctic region (Cramp and Simmons 1977). This species overwinters from Western Europe to West Africa and breeds throughout most of the Nearctic and Palearctic. The Vendée wetlands, in western France, are among major wintering and breeding areas in France. Trollet *et al.* (2016) estimated a breeding population of approximately 1,600 pairs in the Marais breton (MB; Vendée, France), that is, more than 80 % of the French breeding population (Trollet *et al.* 2016), in 2015. Further south, the Marais poitevin (MP; Vendée, France) also hosts a large number of waterbirds during the migration and breeding periods (Duncan *et al.* 1999).

Factors that influence shovelers' use of wetlands include habitat availability, disturbance, predation but also the diversity, abundance, spatio-temporal dynamics (Matsubara *et al.* 1994; Guillemain *et al.* 2000) and accessibility (Bolduc and Afton 2004) of the food resource *i.e.* of the freshwater invertebrate. In addition, shovelers select prey according to their energy values, availability, and size to maximise the net energy intake through trade-offs between energy costs and benefits (Crome 1985; Tietje and Teer 1996). The Northern shoveler's diet mainly consists of small freshwater invertebrates (Pirot and Pont 1987; Ankney and Afton 1988; Baldassarre and Bolen 2006) and, particularly, swimming microcrustaceans such as Cladocera and Ostracoda (DuBoway 1985; Pirot and Pont 1987; Baldassarre and Bolen 2006). The shovelers' dependence on food resources available at the stopovers demonstrates the importance of the availability of favourable habitats on migratory routes and for survival, and breeding success (Kear 2005). In addition, improved knowledge of shovelers' ecology during prebreeding migration will help to determine their ecological requirements.

In the present study, Northern shoveler were equipped with GPS-GSM tags in the MB and MP (Vendée, France). The birds were monitored during their prenuptial migration period in order to understand the strategies of stopover uses with issues in conservation and management needs. We hypothesize that: (1) the home range (HR) sizes of the Northern shoveler in the MP are

larger than in the MB considering the lower density and insulation of ponds; (2) sex does not influence the HR size outside breeding period; and (3) environmental variables (such as water level, presence of aquatic and riparian vegetation, water surface area) as well as food resources (invertebrates communities, energy values, prey size classes) play an important role in in foraging habitat use.

2. Material and Methods

2.1. Study Sites

This study was carried out on two large wetlands on the French Atlantic coast in Vendée: the MB (N2000 FR5212009 and Ramsar 2283) and the MP (N2000 FR5200659) (**Fig. 1**). The MB has an area of approximately 32,000 ha (Trolliet *et al.* 2016), and the MP has approximately 96,000 ha (Duncan *et al.* 1999). The sampling areas in the two regions were limited to freshwater marshes used by the shovelers equipped with the GPS-GSM tags. Overall, 31 sites used by the shovelers during the study period were sampled between March 01, 2021, and April 30, 2021.

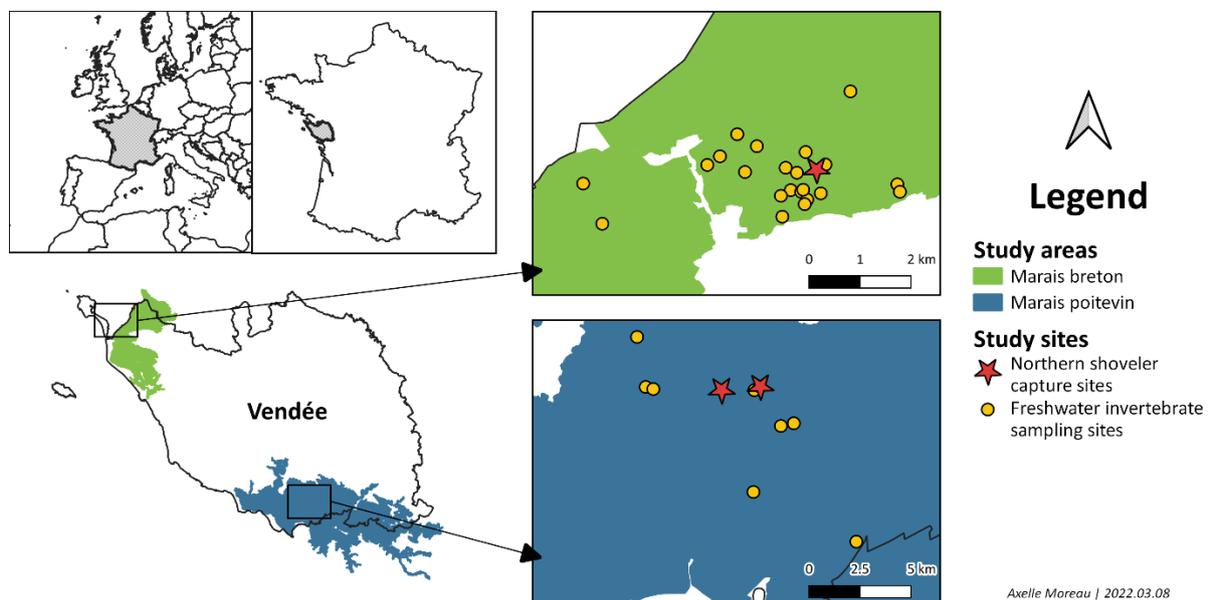


Figure 1. Locations of the 31 sampling sites located in the Marais breton (MB) and the Marais poitevin (MP) on the French Atlantic coast in Vendée, France.

2.2. *Capture and Tagging*

During the prenuptial migration period, shovelers were captured using cage traps and live male or female shovelers as decoys. A camera (NATURACAM – STDX2) was positioned near each trap to monitor the presence of birds in the traps, which were caught every day from March 01 to March 17, 2020, and from March 01 to April 10, 2021. In 2020, the capturing was paused after March 17th due to the COVID-19 lockdown. Eight individuals were caught in the MB and 7 in the MP. Overall, all shovelers were equipped with a GPS-GSM tag (Ornitela, OrniTrack-E10, 10 g, solar-powered GPS-GSM); these included 1 female (F) juvenile (juv; less than two years old), 1 female adult (ad; more than two years old), 3 males (M) juveniles and 3 male's adults from the MB and 1 F juv, 1 F ad, 3 M juv and 2 M ad from the MP (**Table 1**). The GPS-GSM tags were attached as backpacks using a harness made of Teflon straps with rubber tubing (Klaassen *et al.* 2008; Lameris *et al.* 2017, 2018) (Appendix). The equipment (GPS-GSM tag, harness, and metal ring) weighed less than 3 % of the body mass. The shovelers were captured and handled according to ethical rules edicted by French legislation (Authorization from Ministry of Ecological Transition by Research Center on the Biology of Bird Populations PP: 1821).

The movements of the individuals were monitored during the prenuptial period (from March 01, 2020, to April 30, 2020, and from March 01, 2021, to April 30, 2021) with a recording frequency of once every 5 minutes. Thus, the data analysed were obtained from the 15 birds that used either the MB or MP over a period of at least 15 days after being tagged (**Table 1**). This period corresponds to the minimum amount of time a majority of the individuals spend at the stopover site before leaving for the breeding site. All individuals studied have gone to breed in other areas than the two wetlands studied. The first day after capture and tagging was excluded from the analyse in case birds did not behave normally due to recent handling.

2.3. *Trophic Resources at the Feeding Sites*

To describe the abundance and energy value of the freshwater invertebrates at the shovelers' main feeding sites, invertebrates more than 200µm in size were sampled from March 1 to April 30, 2021, in some sites exploited by the tagged individuals. The sites (n=31) were selected for sampling only if the tagged birds visited them for a minimum of 72 consecutive hours.

The sites were classified into three categories according to the habitat type: wet meadow, pond, and channel (**Fig. 2**). In each site, during the day, freshwater invertebrates were sampled thrice using a plankton net (mesh of 200 μm , frame size of 35.5 x 15.0 cm) on a transect of 2 m at depth of 35 cm, which corresponded to the shovelers' feeding depth (Pöysä 1983). The contents obtained using the net were preserved in 70 % ethanol (Balcombe *et al.* 2005) and quickly analysed. The individuals from each sample were counted and identified using a binocular magnifier (Euromex, Series Z, 7-45 x). The invertebrates' family was identified (except Copepoda, subclass; Cladocera, superorder; Hydrachnidia, suborder; and Ostracoda, class) (Moisan 2010; Thorp and Rogers 2011).



Figure 2. Illustrations of the habitat types studied and defined according to the frequentation time slots. (A) Wet meadow, (B) pond, (C) channel.

2.4. Environmental Parameters Measurement

The feeding sites were characterized by the environmental variables. The sediment height, water level, salinity (using a multiparameter probe VWR MU 6100 H Multimeter), and percentage cover of riparian helophytes and of emerged and submerged aquatic vegetation were noted in each site. Other factors were coded into three classes: sediment type (class 1: loamy sediment; 2: loamy / muddy; 3: muddy), slope (class 1: < 5 % soft slope; 2: 5 %–10 % moderate slope; 3: > 10 % steep slope), and habitat (class 1: meadows; 2: ponds; 3: channels). The surface of the sites was measured using the geographic information system QGIS (QGIS Development Team 2009). The site boundary corresponded to the hydraulic entity of the birds.

2.5. Home Range and Movement Analysis

The study sites were categorized according to the frequentation time slots (only daytime, daytime and nighttime, and only nighttime). The GPS data wherein speeds greater than 14.4 km/h were recorded were considered as when the birds were flying (Bengtsson *et al.* 2014), and the respective locations were excluded from the analysis. In addition, GPS coordinates with less than 5 satellites (Hulbert and French 2001), HDOP value of less than 5 (Rempel and Rodgers 1997), and altitude greater than 15 m were excluded from the analysis. The HR of each individual, that is, the area used by a bird outside movement between sites, was calculated over 15 days.

In order to define the HRs, we initially used the kernel density method. However, the kernel density method takes into account the points on land but the birds used only water for feeding or the edge of a pond for resting. Thus, the HR habitats were categorized as ponds, wet meadows, and channels visually during the field phases and by aerial view on QGIS, and then, HRs habitat were manually delimited again. In order to keep only the water surface within the HR, ponds were defined based on the outline of the site. The limit of the wet meadow was defined from the outline of the outermost GPS points. The channel limits were defined as the places where the birds were present. Furthermore, the minimum convex polygon (MCP) was calculated for each bird using the ‘adehabitatHR’ package (Calenge 2006) on Rstudio software (RStudio Team 2019). The MCP, that is, the smallest polygon that can be drawn around a set of geolocations, indicates the maximum total area (100 % of the GPS points are used)

(Legagneux *et al.* 2009). The number of cumulative sites visited over the 15-day period in the HRs was calculated for both areas. The habitat proportion (+/- standard error) within the HRs (wet meadows, ponds, channels) was estimated for each wetland and each bird.

2.6. Statistics

The MCP and HR sizes were compared between individuals at the MB and MP, between the males of the two marshes, and between the females of the two marshes using the nonparametric Wilcoxon test. The cumulative number of sites used by days by the shovelers and the size of the three habitats were compared using respectively the nonparametric Kruskal-Wallis test and the nonparametric Wilcoxon test. As the data were not normally distributed, only nonparametric tests could be performed. Statistical analyses were conducted using Rstudio software and considered significant when the p-value was below the 5 % threshold. A principal component analysis (PCA) was conducted to characterize the different habitats in the sampled sites (RStudio software: 'FactoMineR' and 'Hmisc' packages). In addition, the invertebrate densities at the diurnal sites, diurnal and nocturnal sites, and nocturnal sites were compared using the nonparametric Kruskal-Wallis test. To detect the differences in invertebrate community composition depending on the daily use of the pre-nuptial stopover sites, a non-metric multidimensional scaling (NMDS) was conducted to visualize the degree of overlap between communities. This analysis focused on the density of freshwater invertebrate taxa per cubic metre in each site. Furthermore, the RStudio software 'vegan' package was used for the analysis, wherein different families of freshwater invertebrates were grouped at the higher taxonomic level, that is, the order (excluding the invertebrates identified with only the class or subclass). Only groups of aquatic invertebrates with $\geq 10\%$ occurrence on all the sampled sites (Davis and Bidwell 2008) were retained for the analysis. The two deleted groups are not known to be important groups in the shoveler diet. The two deleted groups are not known to be important in the shoveler diet.

3. Results

3.1. Home Range, Number of Sites Frequented, and Habitat Use

The size of the MCPs for the 15 individuals ranged from 9.0 to 2,846.4 ha, and the estimated HR ranged from 2.9 to 25.4 ha (**Table 1**). The mean MCP areas of the individuals from the MB was significantly lower than those from the MP (MB 78.7 ± 54.1 ha, $n = 8$; MP $738.0 \pm 10,003.0$ ha, $n = 7$; Wilcoxon test, p -value < 0.05) while the mean HR sizes did not differ (MB $= 6.2 \pm 2.9$ ha, $n = 8$; MP $= 11.2 \pm 7.6$ ha, $n = 7$; Wilcoxon test, p -value > 0.05) (**Fig. 3**). The MCP and HR sizes did not differ between males and females as well as between juveniles and adults (**Fig. 3**). However, the space and habitat use varied depending on the individual (**Fig. 4**, **Table 1**).

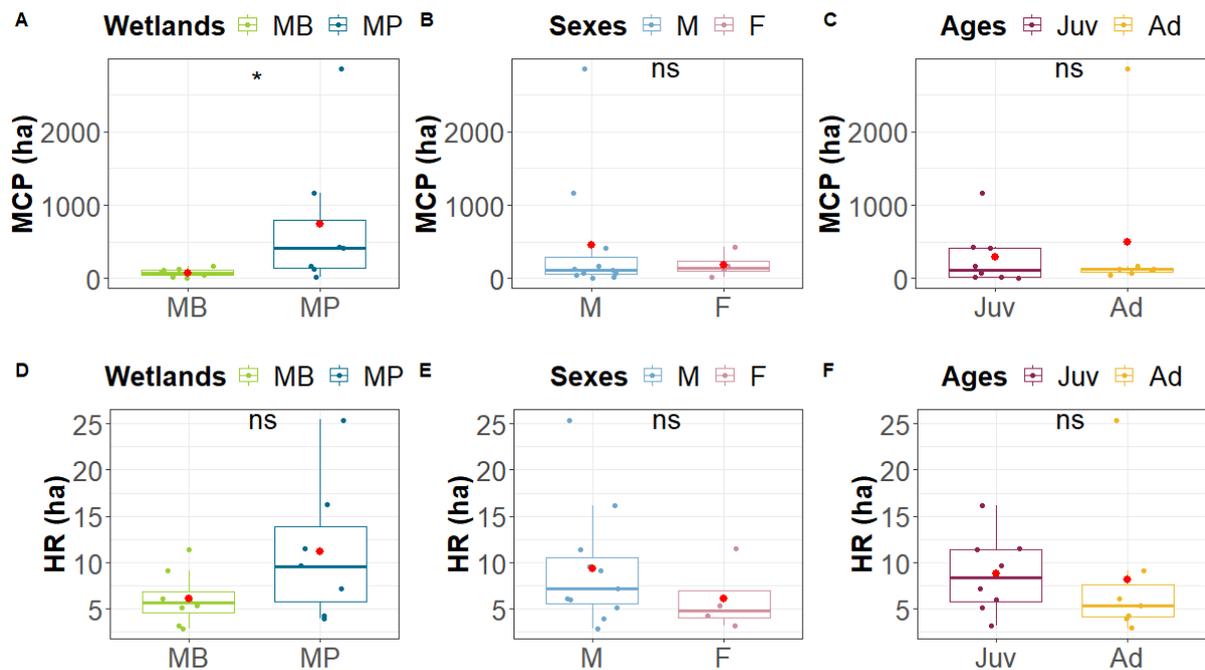


Figure 3. Mean comparison (Wilcoxon Test) of the Minimum Convex Polygons (MCP; A, B, C) and Home Range (HR; D, E, F) size between individuals from the Marais breton (MB; $n = 8$; A, D) and Marais poitevin (MP; $n = 7$; A, D), between males ($n = 11$) and females ($n = 4$) (B, E), and between juveniles ($n = 8$) and adults ($n = 7$) (C, F).

Table 1. Technical data, Home Range (HR) size, Minimum Convex Polygon (MCP) size, and number of habitats used by the 15 shovelers in the Marais breton (MB) and the Marais poitevin (MP) during 2020 and 2021 (M = male, F = female, 2y = juvenile, +2Y = adult).

Individual			Capture and tracking				Space used			Wetland and habitat use			
Id	Sex	Age	Wetland	Year	Period	Geolocation number	Period	HR (ha)	MCP 100 (ha)	Total number of units used	Channels	Ponds	Wet meadows
S292	M	2y	MB	2020	03–17 Apr	1176	03–17 Apr	6.0	9.0	4	1	3	0
S296	M	+2Y	MB	2020	10 Mar to 23 Apr	7477	12–26 Mar	2.9	47.3	8	1	5	2
S298	M	+2Y	MP	2021	30 Mar to 30 Apr	6662	01–15 Apr	4.0	128.5	6	0	2	4
S299	F	2y	MB	2021	18 Mar - 30 Apr	9471	20 Mar to 03 Apr	3.2	20.6	15	1	7	7
S302	M	2y	MB	2021	01 Mar to 30 Apr	9406	03–17 Mar	5.1	71.9	11	0	10	1
S304	M	+2Y	MB	2021	01–30 Apr	4925	01–15 Apr	9.1	110.0	11	0	11	0
S305	M	2y	MB	2020	05 Mar to 03 Apr	3678	7–21 Mar	11.4	167.6	11	0	7	4
S307	F	+2Y	MB	2020	01 Mar to 01 Apr	5278	2–16 Mar	5.4	126.7	11	0	3	8
S310	M	+2Y	MB	2020	01 Mar to 12 Apr	4895	03–17 Mar	6.1	76.2	18	1	10	7
S281	M	+2Y	MP	2021	06–23 Apr	3417	08–22 Apr	25.4	2846.4	6	1	4	1
S284	F	2y	MP	2020	11 Mar to 11 Apr	4770	13–27 Mar	11.5	424.5	6	0	0	6
S285	M	2y	MP	2020	16–31 Mar	2195	17–31 Mar	16.2	417.8	4	0	0	4
S289	M	2y	MP	2021	05 Mar to 28 Apr	9910	7–21 Mar	7.2	17.9	2	0	0	2
S290	F	+2Y	MP	2021	05 Mar to 07 Apr	5558	7–21 Mar	4.3	167.3	6	1	0	5
S291	M	2y	MP	2021	31 Mar to 20 Apr	4853	02–16 Apr	9.6	1161.2	5	0	4	1

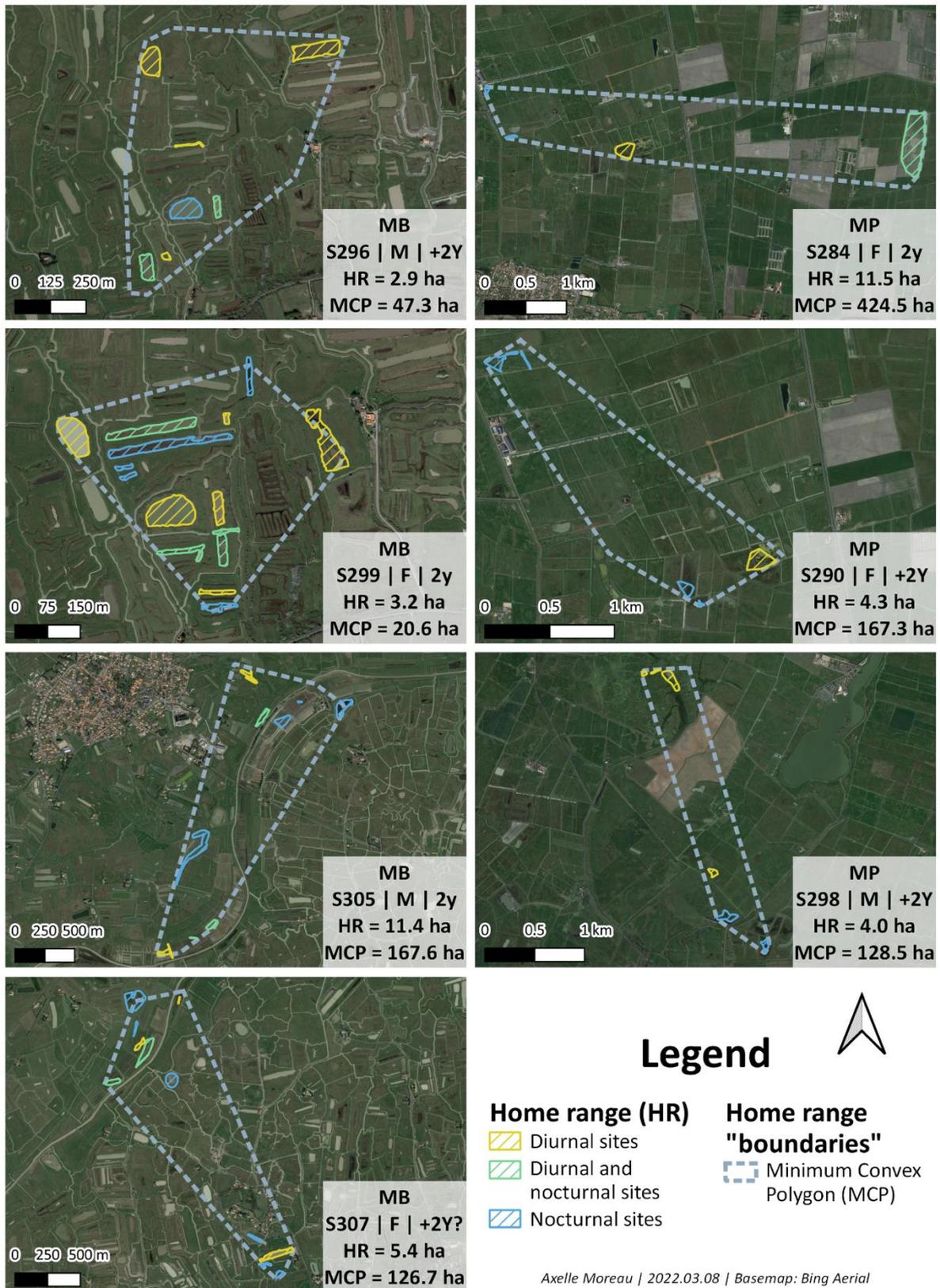


Figure 4. Illustration of the Minimum Convex Polygons (MCP) and Home Ranges (HR) for seven individuals: three from the Marais poitevin (MP) and four from the Marais breton (MB).

Over the 15-day study period, the cumulative sites visited by the birds increased rapidly at the MB but increased slowly at the MP (**Fig. 5a**). In addition, the number of sites used per day at the MB was greater than MP (**Fig. 5a**). However, the mean surface sizes of the sites at MP were greater than those at MB, regardless of the habitat type (**Fig. 5b**). Finally, the spatial distribution showed that the Northern shoveler used some sites only during daytime for resting or foraging, others only during nighttime for foraging, and some both during day and nighttime (**Fig. 4**).

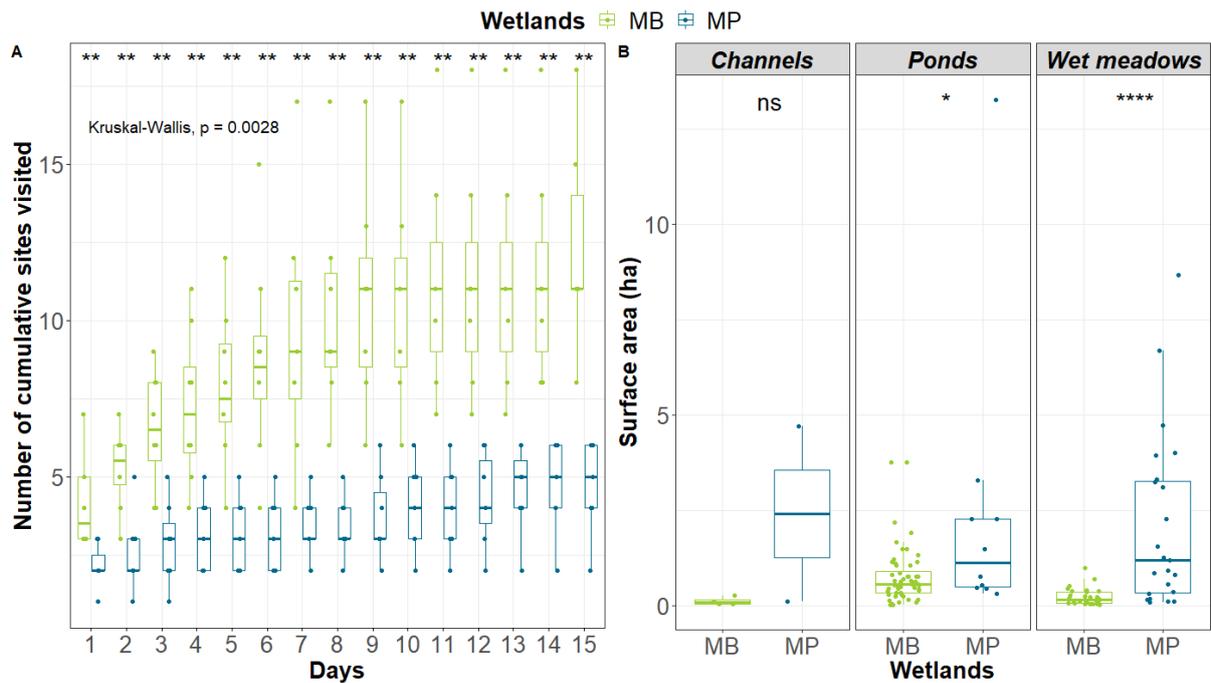


Figure 5. (5A) Cumulative sites in each wetland visited by the 15 Northern shoveler over the study period. (5B) Mean comparison (Wilcoxon Test) of the surfaces used by the shovelers at the three main habitats in the MB and MP.

Besides the significant differences in HR sizes and number of sites frequented, habitat use also varied between both marshes and individuals (**Fig. 6, Table 1**). In the MB, HRs mainly consisted of ponds ($n = 8$, 83 % of the HR in average). Wet meadows were also used ($n = 6$) but represented an average of 16 % of the HR. The channels were poorly represented in the HR surfaces at the MB ($n = 4$), never exceeding 4 % of the HR (1 % of the HR in average). At the MP, ponds accounted for more than 50 % of the HR for three individuals (26 % of the HR in average for all individuals) and wet meadows accounted for 95 % of the HR for four individuals (71 % of the HR in average for all individuals). Finally, only two individuals used channels.

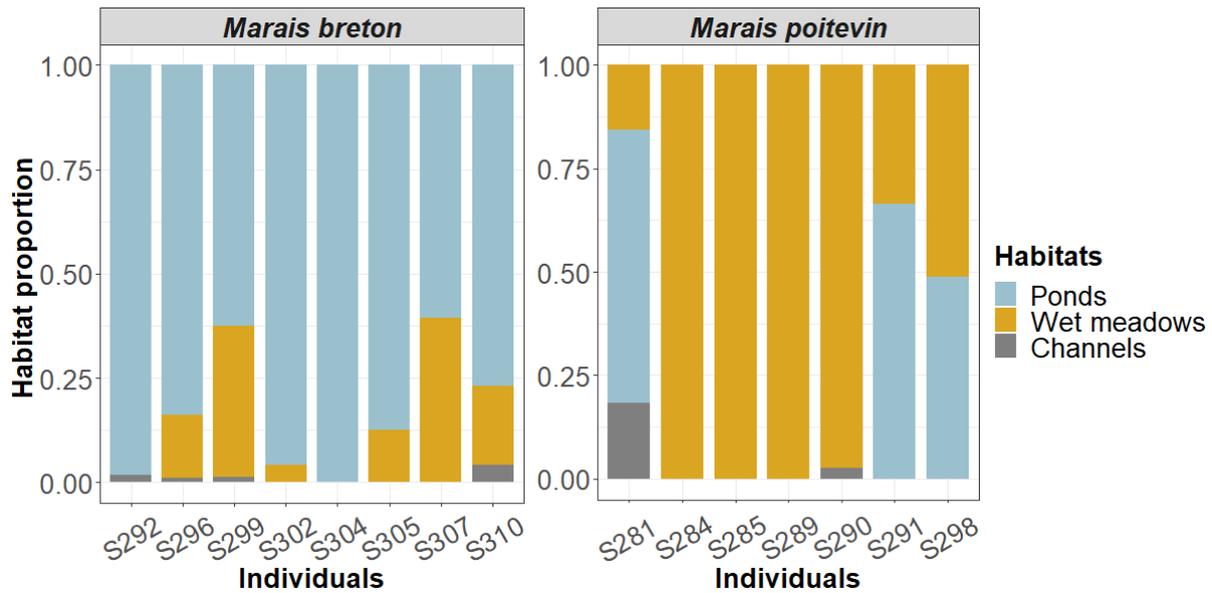


Figure 6. Habitat proportion for each Northern shoveler over the study period.

3.2. Foraging Habitat

The environmental characteristics of the prenuptial habitats were analysed using PCA (Fig. 7). On Axis 1 (39%), the variables ‘Sediment level’, ‘Site typology’, ‘Sediment type’, and ‘Slopes’ were negatively correlated with the variable ‘Aquatic vegetation emerged’ (Fig. 7 and confirmed by the Spearman correlations). On Axis 2 (17.2%), the variables ‘Water level’, ‘Aquatic vegetation submerged’, and ‘Site area’ contrasted with the ‘Invertebrate density’ variable (Fig. 7 and confirmed by the Spearman correlations). The other variables had a $\cos^2 < 0.4$ on the two axes and could not be interpreted.

Diurnal sites (Fig. 7 and Table 2) were mainly defined by a deeper water level (40.9 ± 11.1 cm), high sediment height (10.7 ± 10.7 cm), steep slopes, muddy sediment, low cover of aquatic vegetation, and a site typology corresponding to a pond. In contrast, the nocturnal sites (Fig. 7 and Table 2) were characterized by a low water level (28.2 ± 21.7 cm), low sediment height (6.3 ± 6.5 cm), loamy/muddy sediment, soft slopes, a significant cover of aquatic vegetation, and a site typology corresponding to wet meadows. Sites that were frequented at both day and nighttime were not specifically characterized by one or more environmental variables. However, only six diurnal and nocturnal sites were analysed among which only 4 were well represented ($\cos^2 > 0.2$).

A comparison of the invertebrate density between the sites according to their daily use showed no significant difference (**Table 2**). The invertebrate density for all taxa combined ranged from 3,387 to 113,315 individuals/m³.

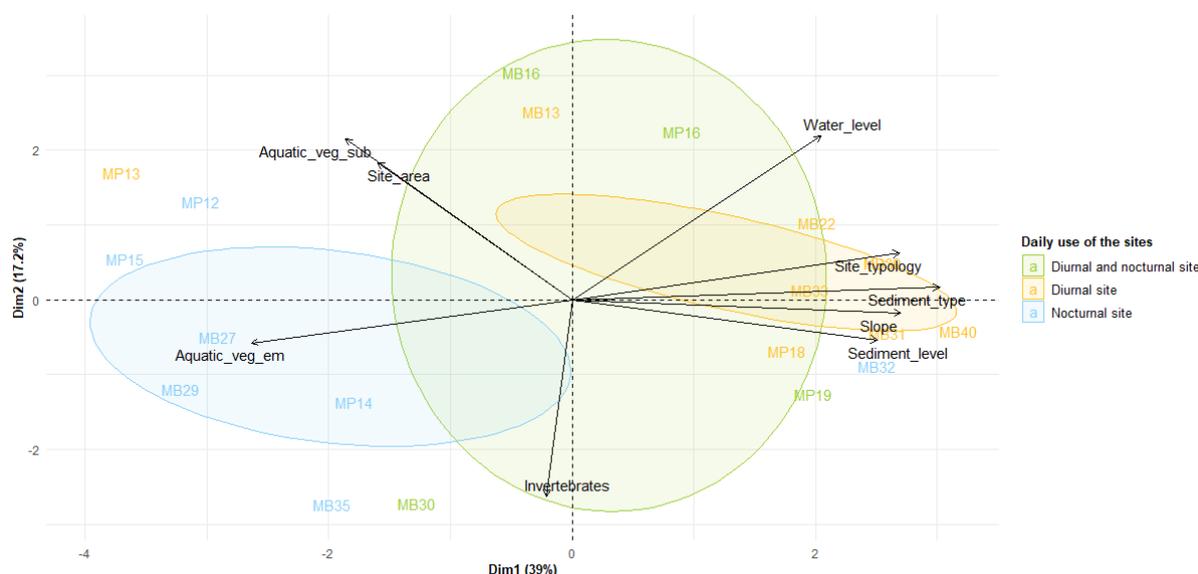


Figure 7. Principal Component Analysis (PCA) of the environmental variables of the pre-nuptial stopover sites used by the Northern shoveler. Dimensions 1 and 2 account for 56.2 % of the total variance. Poorly represented sites and variables ($\cos^2 < 0.2$ on each axis) are not represented. Sites frequented by birds during the day are coloured in yellow, during day and nighttime in green, and during nighttime in blue. Confidence ellipses were drawn around several categorical variables to observe whether they are significantly different from each other.

Table 2. Mean value, standard deviation, and mean comparison (Wilcoxon test) of the environmental variables depending on the daily use of the sites (diurnal, diurnal and nocturnal, nocturnal) and the wetlands. Mean comparison (Wilcoxon test) of the environmental variables was made for all the sites according to their daily use. The means followed by the same letter are not different ($P > 0.05$).

Environmental variables	Diurnal site			Diurnal and nocturnal site			Nocturnal site		
	MB (n=9)	MP (n=3)	All sites (n=12)	MB (n=4)	MP (n=2)	All sites (n=6)	MB (n=9)	MP (n=4)	All sites (n=13)
Emerged aquatic vegetation (% cover)	10.5 ± 26.2	10 ± 17.3	10.4 ± 23.5a	28.7 ± 38.3	0 ± 0	19.2 ± 33.2a	35.5 ± 44.1	46.2 ± 48.1	38.8 ± 43.6a
Submerged aquatic vegetation (% cover)	14.1 ± 25.8	26.6 ± 37.8	17.2 ± 27.8a	44.7 ± 46.6	45 ± 63.6	44.8 ± 46.0a	17.7 ± 31.5	31.2 ± 39.6	21.9 ± 33.1a
Invertebrate density (ind/m ³)	16,105 ± 13,241	31,898 ± 13,148	20,053 ± 14,490a	40,592 ± 39,904	19,585 ± 16,419	33,590 ± 33,571a	37,697 ± 31,316	23,794 ± 15,468	33,420 ± 27,535a
Sediment level (cm)	12.0 ± 11.9	6.66 ± 5.45	10.7 ± 10.7a	4.74 ± 2.11	11.1 ± 9.19	6.9 ± 5.5a	7.27 ± 7.60	4.25 ± 1.95	6.34 ± 6.45a
Site area (ha)	0.46 ± 0.27	1.80 ± 1.33	0.80 ± 0.86a	0.69 ± 0.71	0.70 ± 0.48	0.7 ± 0.6a	0.49 ± 0.25	1.54 ± 1.25	0.81 ± 0.82a
Water level (cm)	42.2 ± 8.23	36.8 ± 19.5	40.9 ± 11.1b	21.8 ± 11.6	33.6 ± 8.48	25.8 ± 11.6a	30.3 ± 25.2	23.5 ± 11.9	28.2 ± 21.7a

3.3. Trophic Resources

Among the 15 taxa (family or class) of aquatic invertebrates inventoried from the study sites, 12 (occurrence of $\geq 10\%$ on all sites) were retained for the analysis. Five taxa were widespread (present in more than 50 % of the samples). These included Copepoda and Cladocera (100 % occurrence), Diptera and Hemiptera (84 % occurrence), and Ostracoda (61 % occurrence). Among all the taxa recorded on the sites, the size class was the most dominant at 0.1 to 2.5 mm (*i.e.* 51 % of the taxa and 98 % of the individuals at each site).

There was no significant difference in the abundance of aquatic invertebrates based on the daily use of the sites (**Table 3**). However, there was a significant difference in taxon diversity according to the daily use in the MB but not in the MP (**Table 3**), which was confirmed by the NMDS plot (**Fig. 8**). The MP sites were diversified (5.78 ± 1.48 taxa per site), and no taxon was specific to a time of day. In the MB, the diurnal sites (4.3 ± 1.2 taxa per site) were less diversified than the nocturnal (6.6 ± 1.7 taxa per site) and the diurnal and nocturnal ones (7.8 ± 2.6 taxa per site). Microcrustaceans (Cladocera and Copepoda) as well as Odonata, Amphipoda, Hydrachnidia, and Hemiptera were present in all the sites.

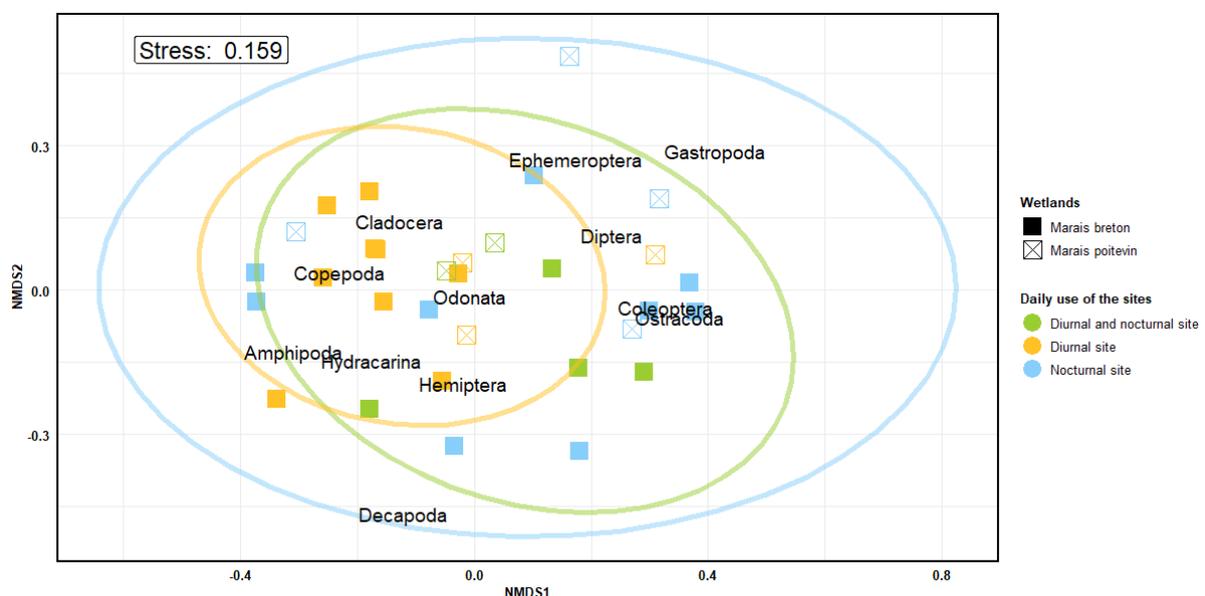


Figure 8. Nonmetric Multidimensional Scaling Plots (NMDS) of the proportional taxonomic abundance with coloured ellipses show the standard deviation of group centroids based on the daily use of the sites and the dot shapes show the wetlands. Each points represent samples and text represents taxa (stress = 0.159).

Table 3. Mean value, standard deviation, and mean comparison (Wilcoxon test) of freshwater invertebrate density (ind/m³) and diversity depending on the daily use of the sites and wetlands. Mean comparison (Wilcoxon test) was only made for the total density and diversity of the three site types according to the daily use in the MB and MP. Means followed by the same letter are not different ($P > 0.05$).

Freshwater invertebrate taxa	Diurnal site			Diurnal and nocturnal site			Nocturnal site		
	MB (n=9)	MP (n=3)	All sites (n=12)	MB (n=4)	MP (n=2)	All sites (n=6)	MB (n=9)	MP (n=4)	All sites (n=13)
Amphipoda	0 ± 0	1 ± 1.8	0.3 ± 0.9	1.6 ± 3.1	0 ± 0	1 ± 2.6	25 ± 58.4	0 ± 0	17.3 ± 49.2
Cladocera	1,581 ± 2,148	16,675 ± 15,775	5,354 ± 9,757	12,038.3 ± 17,988.5	3,653 ± 2,563	9,243 ± 14,636	18,427 ± 33,489	17,521 ± 17,250	18,148 ± 28,675
Coleoptera	0.3 ± 1	8.3 ± 14.5	2.3 ± 7.2	4.7 ± 9.4	0 ± 0	3.1 ± 7.7	15.3 ± 22.2	7 ± 8.2	12.8 ± 19
Copepoda	14,471 ± 13,349	14,272 ± 14,061	14,421 ± 12,866	22,484 ± 23,261	15,271 ± 19,675	20,079 ± 20,395	17,221 ± 13,498	3,998 ± 1,588	13,153 ± 12,745
Decapoda	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	40.7 ± 35.5	0 ± 0	27.1 ± 34.6	76.9 ± 194	6.3 ± 12.5	55.1 ± 162.1
Diptera	10.4 ± 14.7	94.9 ± 153.6	31.6 ± 76.9	108 ± 143.7	26.6 ± 15.5	80.9 ± 119.2	128.7 ± 245.5	918.6 ± 942.5	371.7 ± 637.4
Ephemeroptera	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	13.3 ± 26.6	0 ± 0	8.9 ± 21.7	52.5 ± 104.4	5.5 ± 11	38 ± 88.4
Gastropoda	0.3 ± 1	138.8 ± 237.6	35 ± 119.1	99.4 ± 169.9	0 ± 0	66.2 ± 141.2	19.1 ± 35.6	356 ± 666.5	122.8 ± 371.6
Hemiptera	29.9 ± 49.1	48 ± 42.7	34.4 ± 46.4	241 ± 363.9	6.3 ± 0	162.8 ± 306.9	141.2 ± 179.6	71.2 ± 140.3	119.7 ± 166
Hydracarina	1.7 ± 2.8	1 ± 1.8	1.6 ± 2.5	2.3 ± 3	0 ± 0	1.6 ± 2.6	1.4 ± 4.2	0 ± 0	1 ± 3.5
Odonata	0.3 ± 1	0 ± 0	0.3 ± 0.9	0.8 ± 1.6	0 ± 0	0.5 ± 1.3	3.1 ± 8.3	0 ± 0	2.2 ± 6.9
Ostracoda	7 ± 14	659 ± 796	170 ± 450	5,558 ± 7,643	629 ± 677	3,915 ± 6,451	1,583 ± 2,951	911 ± 106	1,376 ± 2,489
All taxa	16,106 ± 13,241 b	31,899 ± 13,149 abc	20,054 ± 14,490	40,592 ± 39,904 abc	19,585 ± 16,420 abc	33,590 ± 33,571	37,698 ± 31,316 c	23,795 ± 15,468 abc	33,420 ± 27,536
Diversity	4.3 ± 1.2 b	6.7 ± 0.6 a	4.9 ± 1.5	7.8 ± 2.6 a	5 ± 0 ab	6.8 ± 2.5	6.6 ± 1.7 a	5.5 ± 2.1 ab	6.2 ± 1.8

4. Discussion

This study highlighted that the HR size of the Northern shoveler did not differ between individuals from the MB and MP or between males and females. The proportion of habitats used differed between individuals in both marshes. Invertebrate densities did not differ between the diurnal and nocturnal sites, suggesting that although nocturnal feeding was predominant, diurnal feeding was also important at this stage of the shoveler's life cycle.

4.1. Home Range, Number of Sites, and Habitats Used

During their prenuptial stopover, some Anatidae species are more specific in their habitat choice (Arzel *et al.* 2006). Heitmeyer and Vohs (1984) defined that the Northern shoveler preferentially uses small marshes and muddy ponds, which is consistent with the results of the present study, wherein the HR of more than half of the individuals studied (59 %) predominantly contained ponds. However, the sizes and habitat composition within the HRs were not the same across wetlands and between individuals. Several factors influenced the HR size and shape (Rolando 2002). Species prospecting in environments that may change seasonally and contain variable food resources must adjust their distribution or space use according to resource availability to meet their energy requirement (Kirk *et al.* 2008; Kraan *et al.* 2009).

No differences in HR sizes were observed between both wetlands. However, the maximum total area used (MCP) was, on average, larger in the MP than in the MB. Ponds and wet meadows are much more scattered in the MP than in the MB. Thus, the lower density of water areas (ponds and wet meadows) likely pushes the birds to explore larger territory, possibly explaining the larger total area of the HR in the MP. Furthermore, the lack of differences in the HR size between males and females was expected as shovelers are considered to be 'income' breeders (Ganter and Cooke 1996; Gauthier *et al.* 2003). Accordingly, both males and females feed similarly on migratory stopovers to complete their trip to the breeding sites. This result is also supported by Arzel and Elmberg (2004), who found no sex differences in the foraging behaviour of Northern shoveler at the spring stopover sites (time spent feeding, day/night distribution, and feeding method).

At the study sites, the Northern shoveler showed a clear nycthemeral activity during their prenuptial migration. The geolocations of the majority of the tracked individuals showed a significant distinction between the sites used during the day and night.

The use of feeding sites during the stopover differed between the individuals. Some individuals used several sites per day, whereas others used only two sites. This variability may be due to different energy requirements and thus varied time allocated to feeding, difference in social status, or competition for access to food at some sites (Poisbleau 2005; Bengtsson *et al.* 2014). Migratory birds are likely to reduce the food availability in an area (Zacheis *et al.* 2001). However, no interspecific competition related to food limitation has been demonstrated for the Mallard *Anas platyrhynchos*, Eurasian wigeon *Mareca penelope*, Eurasian teal *Anas crecca*, and Northern shoveler (Arzel and Elmberg 2004).

4.2. Characterization of the Feeding Habitat During the Prenuptial Stopover

This study showed a distinction between the characteristics of the sites used during the day and those used during the night. During daytime, the birds were concentrated on open (unvegetated) and relatively deep ponds. These characteristics of the diurnal site may be explained by the fact that shovelers use sites for feeding activities to accumulate sufficient protein for migration (Lindström and Piersma 1993). The studied individuals then leave for breeding in other wetlands of the North-Eastern Europe. Furthermore, in diurnal sites, they are involved in comfort activities such as grooming or resting, as they do in winter (Guillemain *et al.* 2002; Poisbleau 2005). Shallow water coupled with high vegetation density obstructs sight and could increase the risk of predation (Legagneux 2007), thus not allowing this duck species to feed in such habitats during the day. Indeed, although food resources are a limiting factor in site use, other factors such as disturbance and predation are significant. The Marsh harrier *Circus aeruginosus* is among main predator on dabbling ducks in these wetlands (Fritz *et al.* 2000). When disturbance or predation is high at a site, birds increase their vigilance behaviour and decrease their feeding and resting times, with consequences on their energy stock (Le Corre 2009). To maintain vigilance on approach of predators, ducks prefer to use ‘shallow’ foraging methods wherein they can above the water surface (Guillemain *et al.* 2007).

The characteristics of the nocturnal sites appear to meet the energy needs of shovelers. The nocturnal sites had significant emergent aquatic vegetation cover and a higher freshwater diversity than the diurnal sites. Wetlands with a high percentage of vegetation cover provide a more diverse habitat structure, consequently increasing the diversity, biomass, and density of freshwater invertebrates (Olson *et al.* 1995; Broyer and Curtet 2012). The nocturnal sites' characteristics are suitable for foraging, which is the most common nightly activity for ducks. Several reasons may explain the predominantly nocturnal feeding of shovelers both in winter and during the prenuptial stopover period, such as the absence of anthropogenic disturbance and the avoidance of diurnal predators (Tamisier 1974; Jorde and Owen 1988; McNeil *et al.* 1992). Feeding ducks are more isolated from their conspecifics and thus more at risk from diurnal predation. However, vegetation influences wetland use by birds (Fairbairn and Dinsmore 2001). Overly dense emergent vegetation can impact feeding activity and prey detection by ducks (De Leon and Smith 1999). Webb *et al.* (2010) demonstrated the importance of a 50 % open water and 50 % vegetation ratio for dabbling ducks during their prenuptial migration, which allows a greater diversity of food resources, plants, and freshwater invertebrates, especially for the waterfowl.

During their prenuptial migration, the Northern shoveler must find suitable habitats for resting and feeding. This study demonstrates a varied habitat use by shovelers during their migration. However, the degree to which habitat conditions at stopover sites influence the subsequent migratory performance, body condition, reproductive success, and population sizes of water birds remain poorly understood (Webb *et al.* 2010).

4.3. Characterization of Available Food Resources

A predominantly invertebrate diet of the shoveler in spring appears to be consistent with the temporal dynamics of this food resource. For birds that need a diet of freshwater invertebrates, there is no synchronization between their peak migration and peak abundance of food resources at stopover areas (Arzel and Elmberg 2004). However, the behaviour of ducks in a site is linked to fluctuations in resource abundance (Arzel 2006).

This study shows the high density of aquatic invertebrates in the MB and MP. The 31 study sites revealed a mean abundance of $28,298 \pm 24,342$ individuals/m³ per site. In a study carried

out in several wetlands in West Virginia (USA), Balcombe *et al.* (2005) reported a mean of $14,800 \pm 3,060$ invertebrates/m³ in emergent waters and $2,360 \pm 1,130$ invertebrates/m³ in open waters. In Delta Marsh in south-central Manitoba, Kaminski and Prince (1981) measured aquatic invertebrate densities as a function of percent cover of emergent hydrophytes (8,381 individuals/m³ for 30 % cover, 9,938 individuals/m³ for 50 % cover, and 12,190 individuals/m³ for 70 % cover). According to the present study, in the wetlands of Vendée, the significant abundance of freshwater invertebrates ponds could thus explain the attractiveness of the MB and the MP for the Northern shoveler during their prenuptial migration.

This study also show that at the diurnal and nocturnal sites, the individuals appeared to use sites abundant in Copepoda and Cladocera. These two taxa do not always have a habitat preference between vegetated habitats and open water (Romare *et al.* 2003); have a high energy value, averaging 5,767 cal/g at dry weight and 5,056 cal/g at dry weight, respectively (Moreau *et al.* 2021); and are small, averaging 1.69 mm and 1.06 mm, respectively (Moreau *et al.* 2021). As discussed earlier, due to its spoon-shaped bill with high-density, closely spaced lamellae, the shovelers prefer to feed on small prey (Nudds and Bowlby 1984). Their diet is thus composed mainly of Copepoda and Cladocera during several stages of the migratory cycle (pre and postnuptial migration, reproduction) (DuBowoy 1985; Eldridge 1990; Euliss *et al.* 1997). This is consistent with the expectations of the energy requirements related to migration (Batt *et al.* 1992). Thus, ducks appear to use sites where the food resources allow maximum energy intake while taking into account the safety of the site.

This study showed that the nocturnal sites were more diversified (taxon level) than the diurnal sites. During the day, the individuals used poorly vegetated sites. Consequently, the diurnal sites had a low diversity, with a dominant presence of Copepoda and Cladocera. At night, the individuals moved to sites with a high abundance of microcrustaceans (Copepoda, Cladocera, and Ostracoda) as well as Coleoptera, Decapoda, Diptera, and Ephemeroptera. This higher diversity at nocturnal sites allows the shoveler to find more of its preferred diet prey but also potentially more energetic prey. The nocturnal exploitation of such a site and resources (abundant and diversified) could be explained by the fact that the birds require a mixed diet for weight gain and to improve their needs during the crucial prebreeding migration period (Street 1978).

5. Conclusion

Preserving deep and muddy ponds used during the day and shallow and vegetated ponds or wet meadows used during the night along the migration routes remains critical to fostering the relationship between freshwater invertebrates and the Northern shoveler during their prenuptial migration. Telemetric monitoring of migrating Northern shoveler and analysis of freshwater invertebrates in the wetlands of Vendée (France) confirmed and highlighted the processes related to this relationship during the prenuptial migration. Freshwater invertebrates, microcrustaceans (Cladocera and Copepoda) in particular, thus appear to be the main food resource of the Northern shoveler to meet their high energy requirements during spring migration. However, to establish better trophic relationships with this potential food resources and understand the proportion of this taxa in the diet of Northern shoveler, a diet analysis during prenuptial migration is necessary. For this purpose, methods such as a stable isotope analysis can be used.

6. Statements and Declarations

6.1. Declaration of interest statement

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

6.2. Funding Statement

This work was funded in part for the GPS-GSM tag by “Association Nationale des Chasseurs de Gibier d’Eau”, “Sauvagine Vendéenne”, “Association Départementale des Chasseurs de Gibier d’Eau de Loire-Atlantique”, “Association de la Chasse Maritime Vendéenne”, “Association pour la Gestion du Grand Gibier en Vendée” and “Association Départementale des Déterreurs et des Piégeurs de Vendée”.

6.3. Ethics Statement

All animal capture, handling and GPS-GSM tag attachment procedures were conducted under permits from the “Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d’Oiseaux” (CRBPO, permit no. PP1821).

7. Acknowledgments

We are thankful to M Bobineau, P Bonnin, E Joyeux, M Lorieux, L Pieters and V Rotureau for assistance with fieldwork and handling birds. We also thanks L Aubin, H Graton, and L Michilsen for authorization to install cage-trap on their private sites, as well as all owners who have given free access to their private sites for the sampling of the freshwater invertebrates.

8. References

- Ankney CD, Afton AD (1988) Bioenergetics of Breeding Northern Shovelers: Diet, Nutrient Reserves, Clutch Size, and Incubation. *The Condor* 90:459–472. <https://doi.org/10.2307/1368574>
- Arzel C (2006) Ecologie de la Sarcelle d’hiver et des autres canards de surface : connexion entre les sites d’hivernage, les haltes migratoires et les zones de reproduction. Thesis (Ph.D.), Université Toulouse III - Paul Sabatier
- Arzel C, Elmberg J (2004) Time use, foraging behavior and microhabitat use in a temporary guild of spring-staging dabbling ducks (*Anas spp.*). *Ornis Fennica* 81:157–168
- Arzel C, Elmberg J, Guillemain M (2006) Ecology of spring-migrating Anatidae: a review. *J Ornithol* 147:167–184. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0054-8>
- Balcombe CK, Anderson JT, Fortney RH, Kordek WS (2005) Aquatic macroinvertebrate assemblages in mitigated and natural wetlands. *Hydrobiologia* 541:175–188. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-5706-1>
- Baldassarre GA, Bolen EG (2006) *Waterfowl Ecology and Management*, 2nd edn. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida
- Batt BDJ, Anderson MG, Afton AD (1992) *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*, Minne ed. edition. University of Minnesota Press
- Bengtsson D, Avril A, Gunnarsson G, *et al* (2014) Movements, Home-Range Size and Habitat Selection of Mallards during Autumn Migration. *PLOS ONE* 9:e100764. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100764>
- Bolduc F, Afton AD (2004) Relationships between wintering waterbirds and invertebrates, sediments and hydrology of coastal marsh ponds. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology* 27:333–341. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2004\)027\[0333:RBWWAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2004)027[0333:RBWWAI]2.0.CO;2)
- Börger L, Dalziel BD, Fryxell JM (2008) Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11:637–650. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x>
- Broyer J, Curtet L (2012) Biodiversity and fish farming intensification in French fishpond systems. *Hydrobiologia* 694:205–218. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1162-5>
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516–519. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Cramp S, Simmons KEL (1977) *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford

- Crome F (1985) An Experimental Investigation of Filter-Feeding on Zooplankton by Some Specialized Waterfowl. *Aust J Zool* 33:849. <https://doi.org/10.1071/ZO9850849>
- Davis CA, Bidwell JR (2008) Response of aquatic invertebrates to vegetation management and agriculture. *Wetlands* 28:793–805. <https://doi.org/10.1672/07-156.1>
- De Leon MT, Smith LM (1999) Behavior of Migrating Shorebirds at North Dakota Prairie Potholes. *The Condor* 101:645–654. <https://doi.org/10.2307/1370194>
- Dingle H (2014) *Migration: The Biology of Life on the Move*, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford
- Dow H, Fredga S (1985) Selection of nest sites by a hole-nesting duck, the Goldeneye *Bucephala clangula*. *Ibis* 127:16–30. <https://doi.org/10.1111/J.1474-919X.1985.TB05034.X>
- DuBowy PJ (1985) Feeding ecology and behavior of postbreeding male Blue-winged Teal and Northern Shovelers. *Can J Zool* 63:1292–1297. <https://doi.org/10.1139/z85-194>
- Duncan P, Hewison AJM, Houte S, *et al* (1999) Long-Term Changes in Agricultural Practices and Wildfowling in an Internationally Important Wetland, and Their Effects on the Guild of Wintering Ducks. *Journal of Applied Ecology* 36:11–23. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00363.x>
- Eldridge J (1990) Aquatic invertebrates important for waterfowl production. In: *Waterfowl management handbook*, Fish and Wildlife Leaflet. pp 1–7
- Euliss NH, Jarvis RL, Gilmer DS (1997) Relationship between waterfowl nutrition and condition on agricultural drainwater ponds in the Tulare Basin, California: Waterfowl body composition. *Wetlands* 17:106–115. <https://doi.org/10.1007/BF03160722>
- Fairbairn SE, Dinsmore JJ (2001) Local and landscape-level influences on wetland bird communities of the prairie pothole region of Iowa, USA. *Wetlands* 21:41–47. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2001\)021\[0041:LALLIO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2001)021[0041:LALLIO]2.0.CO;2)
- Fritz H, Guillemain M, Guerin S (2000) Changes in the frequency of prospecting fly-overs by Marsh harriers in relation to short term fluctuations in dabbling duck abundance. *Ardea* 88:9–16
- Ganter B, Cooke F (1996) Pre-incubation feeding activities and energy budgets of Snow Geese: can food on the breeding grounds influence fecundity? *Oecologia* 106:153–165. <https://doi.org/10.1007/BF00328594>
- Gauthier G, Bêty J, Hobson KA (2003) Are Greater Snow Geese Capital Breeders? New Evidence from a Stable-Isotope Model. *Ecology* 84:3250–3264. <https://doi.org/10.1890/02-0613>
- Guillemain M, Arzel C, Legagneux P, *et al* (2007) Predation risk constrains the plasticity of foraging behaviour in teals, *Anas crecca*: a flyway-level circumannual approach. *Animal Behaviour* 73:845–854. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.06.019>

- Guillemain M, Fritz H, Guillon N (2000) The use of an artificial wetland by Shoveler *Anas clypeata* in Western France: The role of food resources. *La Terre et la Vie* 55:263–274
- Guillemain M, Fritz H, Guillon N, Simon G (2002) Ecomorphology and Coexistence in Dabbling Ducks: The Role of Lamellar Density and Body Length in Winter. *Oikos* 98:547–551
- Heitmeyer ME, Vohs JRPA (1984) Characteristics of wetlands used by migrant dabbling ducks in Oklahoma, USA. *Wildfowl* 35:61–70
- Holopainen S, Arzel C, Dessborn L, *et al* (2015) Habitat use in ducks breeding in boreal freshwater wetlands: a review. *Eur J Wildl Res* 61:339–363. <https://doi.org/10.1007/s10344-015-0921-9>
- Hulbert IAR, French J (2001) The Accuracy of GPS for Wildlife Telemetry and Habitat Mapping. *Journal of Applied Ecology* 38:869–878. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00624.x>
- Johnson DH (1980) The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* 61:65–71. <https://doi.org/10.2307/1937156>
- Jorde DG, Owen RB (1988) Efficiency of Nutrient Use by American Black Ducks Wintering in Maine. *The Journal of Wildlife Management* 52:209. <https://doi.org/10.2307/3801224>
- Kaminski RM, Prince HH (1981) Dabbling Duck Activity and Foraging Responses to Aquatic Macroinvertebrates. *The Auk* 98:115–126. <https://doi.org/10.1093/auk/98.1.115>
- Kear J (2005) Ducks, geese, and swans. Oxford University Press, Oxford; New York
- Kirk M, Esler D, Iverson SA, Boyd WS (2008) Movements of wintering surf scoters: predator responses to different prey landscapes. *Oecologia* 155:859–867. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0947-0>
- Klaassen RHG, Strandberg R, Hake M, Alerstam T (2008) Flexibility in daily travel routines causes regional variation in bird migration speed. *Behav Ecol Sociobiol* 62:1427–1432. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0572-x>
- Kraan C, van Gils JA, Spaans B, *et al* (2009) Landscape-Scale Experiment Demonstrates That Wadden Sea Intertidal Flats Are Used to Capacity by Molluscivore Migrant Shorebirds. *Journal of Animal Ecology* 78:1259–1268. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01564.x>
- Lameris TK, Kölzsch A, Dokter AM, Nolet BA (2017) A novel harness for attaching tracking devices to migratory geese. *Goose Bulletin* 22:25–30
- Lameris TK, Müskens GJDM, Kölzsch A, *et al* (2018) Effects of harness-attached tracking devices on survival, migration, and reproduction in three species of migratory waterfowl. *Anim Biotelemetry* 6:7. <https://doi.org/10.1186/s40317-018-0153-3>

- Le Corre N (2009) Le dérangement de l'avifaune sur les sites naturels protégés de Bretagne : état des lieux, enjeux et réflexions autour d'un outil d'étude des interactions hommes/oiseaux. Thesis (Ph.D.), Université de Bretagne occidentale - Brest
- Legagneux P (2007) Compromis entre alimentation et risque de prédation chez les canards hivernants : une approche multi-échelles. Thesis (Ph.D.), Université Louis Pasteur
- Legagneux P, Blaize C, Latraube F, *et al* (2009) Variation in home-range size and movements of wintering dabbling ducks. *J Ornithol* 150:183–193. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0333-7>
- Lindström Å, Piersma T (1993) Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined. *Ibis* 135:70–78. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1993.tb02811.x>
- Matsubara T, Sugimori F, Iwabuchi K, Aoyama K (1994) The relation between the feeding activity of wintering shovelers (*Anas clypeata*) and the horizontal distribution of zooplankton in Lake Teganuma, Japan. *Hydrobiologia* 294:253–261. <https://doi.org/10.1007/BF00021298>
- McNeil R, Drapeau P, Goss-Custard JD (1992) The Occurrence and Adaptive Significance of Nocturnal Habits in Waterfowl. *Biological Reviews* 67:381–419. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1992.tb01188.x>
- Moisan J (2010) Guide d'identification des principaux macroinvertébrés benthiques d'eau douce du Québec, 2010 — Surveillance volontaire des cours d'eau peu profonds. Direction du suivi de l'état de l'environnement, ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs
- Moore FR, Kerlinger P, Simons TR (1990) Stopover on a Gulf Coast Barrier Island by Spring Trans-Gulf Migrants. *The Wilson Bulletin* 102:487–500
- Moreau A, Dupuy C, Bocher P, Farau S (2021) Morphological, calorific and nutritive characteristics of 656 freshwater invertebrates taxa. *Biodiversity Data Journal* 9:e70214. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e70214>
- Nudds TD, Bowlby JN (1984) Predator–prey size relationships in North American dabbling ducks. *Can J Zool* 62:2002–2008. <https://doi.org/10.1139/z84-293>
- Olson EJ, Engstrom ES, Doeringsfeld MR, Bellig R (1995) Abundance and Distribution of Macroinvertebrates in Relation to Macrophyte Communities in a Prairie Marsh, Swan Lake, Minnesota. *Journal of Freshwater Ecology* 10:325–335. <https://doi.org/10.1080/02705060.1995.9663455>
- Pirot JY, Pont D (1987) Le Canard souchet (*Anas clypeata* L.) hivernant en Camargue : alimentation, comportement et dispersion nocturne. *La Terre et la Vie* 42:59–79
- Poisbleau M (2005) Quelle utilisation des hormones dans l'étude des relations de dominance sociale et la compréhension des stratégies d'hivernage ? : cas des canards de surface et des bernaches cravants. Thesis (Ph.D.), Montpellier 2

- Pöysä H (1983) Morphology-Mediated Niche Organization in a Guild of Dabbling Ducks. *Ornis Scandinavica* (Scandinavian Journal of Ornithology) 14:317–326. <https://doi.org/10.2307/3676325>
- QGIS Development Team (2009) QGIS Geographic Information System
- Rempel RS, Rodgers AR (1997) Effects of Differential Correction on Accuracy of a GPS Animal Location System. *The Journal of Wildlife Management* 61:525. <https://doi.org/10.2307/3802611>
- Rolando A (2002) On the ecology of home range in birds. *La Terre et la Vie* 57:53–73
- Romare P, Berg S, Lauridsen T, Jeppesen E (2003) Spatial and temporal distribution of fish and zooplankton in a shallow lake. *Freshwater Biology* 48:1353–1362. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01081.x>
- RStudio Team (2019) RStudio: Integrated development environment for R (Version 3.6.1)
- Safine DE, Lindberg MS (2008) Nest Habitat Selection of White-Winged Scoters on Yukon Flats, Alaska. *The Wilson Journal of Ornithology* 120:582–593. <https://doi.org/10.1676/06-157.1>
- Street M (1978) The role of insects in the diet of Mallard ducklings, an experimental approach. *Wildfowl* 29:93–100
- Tamisier A (1974) Etho-ecological studies of Teal wintering in the Camargue (Rhône Delta, France). *Wildfowl* 25:123–133
- Thorp JH, Rogers DC (2011) *Field Guide to Freshwater Invertebrates of North America*. Elsevier
- Tietje WD, Teer JG (1996) Winter Feeding Ecology of Northern Shovelers on Freshwater and Saline Wetlands in South Texas. *The Journal of Wildlife Management* 60:843–855. <https://doi.org/10.2307/3802385>
- Trolliet B, Girard O, Ibanez F (2016) Les anatidés nicheurs du Marais breton. *Faune sauvage* 313:4–10
- Van Moorter B, Rolandsen CM, Basille M, Gaillard J-M (2016) Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *Journal of Animal Ecology* 85:21–31. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12394>
- Webb EB, Smith LM, Vrtiska MP, Lagrange TG (2010) Effects of Local and Landscape Variables on Wetland Bird Habitat Use During Migration Through the Rainwater Basin. *wild* 74:109–119. <https://doi.org/10.2193/2008-577>
- Zacheis A, Hupp JW, Ruess RW (2001) Effects of migratory geese on plant communities of an Alaskan salt marsh. *Journal of Ecology* 89:57–71. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00515.x>

9. Supplementary materials

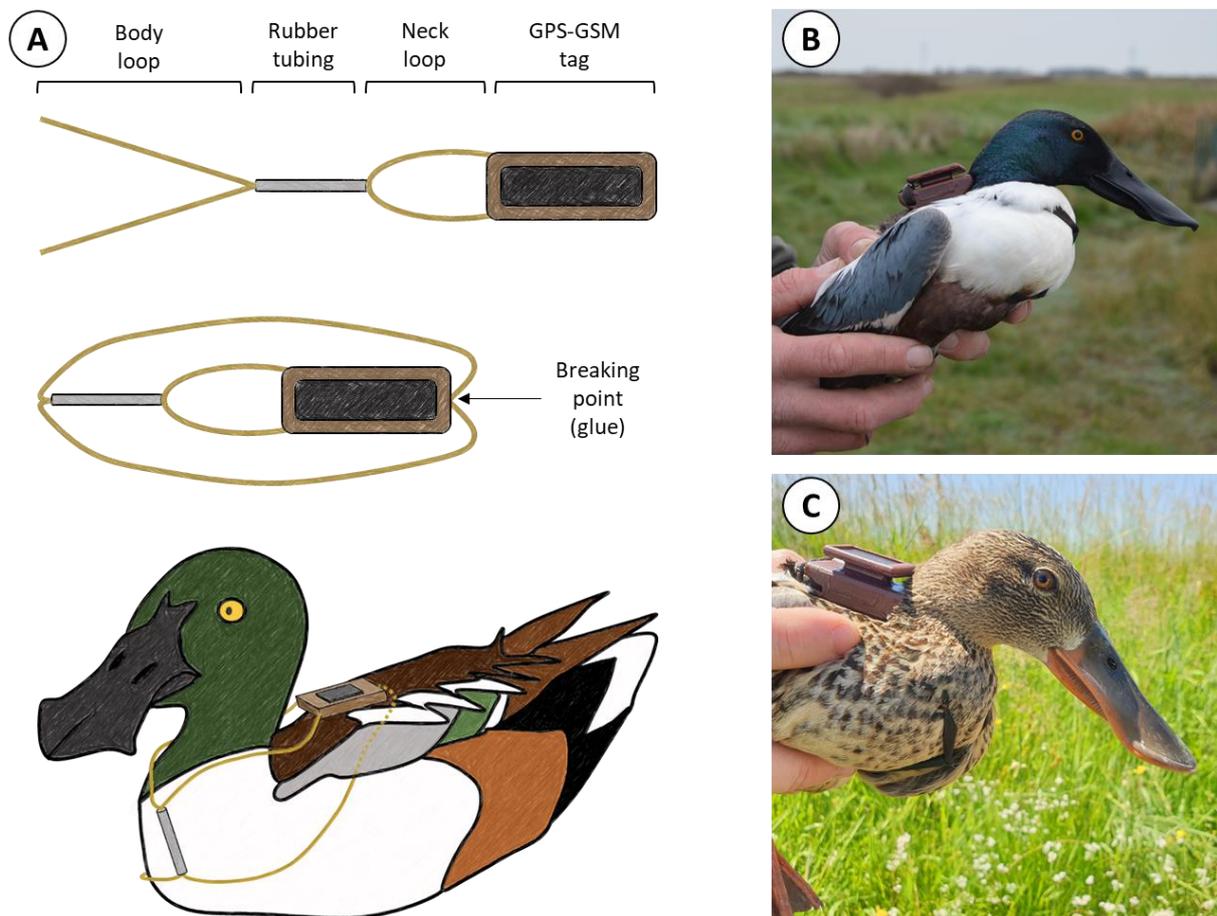


Figure S1. Schematic design of the GPS-GSM tag attachment such as a backpack and the species studied. (A) The GPS-GSM tag is placed like a backpack. The Teflon harness is fixed on the individual by placing the neck loop around the head. A 1.7 mm rubber tubing keeps the harness on the abdominal part. The ends of the body loop are passed under the wings of the bird then attached to the back of the GPS-GSM tag with a knot and a point of glue to do a breaking point as edicted by French legislation (Research Center on the Biology of Bird Populations). (B) A male Northern shoveler equipped with a GPS-GSM tag and harness. (C) A female Northern shoveler equipped with a GPS-GSM tag and harness.

2. SYNTHÈSE DU CHAPITRE N°4



Points-clés

Les habitats utilisés par les Canard souchet en haltes pré-nuptiales en Vendée

La **taille des domaines vitaux** ne **diffère pas** entre les deux zones humides (Marais breton et Marais poitevin), entre les sexes (mâles et femelles) ou entre les classes d'âge (juvéniles et adultes). Cependant, l'**étendue maximale (MCP)** est **plus grande en Marais poitevin** qu'en Marais breton.

↳ Les Canard souchet doivent utiliser plusieurs zones en eau et ne peuvent se contenter d'un seul site même dans une zone humide où la disponibilité d'habitats proches est réduite.

Le **domaine vital** du Canard souchet contient principalement des **plans d'eau** mais en **Marais poitevin**, les individus utilisaient également les **prairies humides**.

Les habitats utilisés par les individus en haltes sont **abondants et diversifiés** en **invertébrés d'eau douce** dans la colonne d'eau.

Le **Marais breton** présente une **abondance** d'invertébrés d'eau douce **supérieure** au Marais poitevin.

Le Canard souchet possède un **rythme nyctéméral** avec l'utilisation de sites d'alimentation la nuit et de sites de repos mais également d'alimentation le jour. Entre les sites diurnes et nocturnes, la **densité d'invertébrés d'eau douce ne diffère pas**.

Certains sites sont utilisés aussi bien de jour que de nuit. Ces sites possèdent des caractéristiques environnementales communes aux sites à utilisation uniquement diurne ou nocturne.

Les **habitats nocturnes (sites d'alimentation)** sont des prairies humides ou des plans d'eau avec un recouvrement en végétation aquatique élevé et une importante diversité taxonomique en invertébrés d'eau douce.

Les **habitats diurnes (sites pour les activités de confort et l'alimentation)** sont des plans d'eau profonds, peu végétalisés et dominés par les microcrustacés.

Chapitre n°5. Relations trophiques entre le Canard souchet et les invertébrés d'eau douce



1. NICHE ISOTOPIQUE DU CANARD SOUCHET EN HALTE PRENUPTIALE

Le régime alimentaire du Canard souchet a été décrit précédemment comme étant composé principalement d'invertébrés d'eau douce tout au long de l'année, même s'il peut se nourrir de quelques graines en hiver (Swanson 1977 ; Pirot et Pont 1987). Les ressources animales étant répertoriées comme la source alimentaire la plus riche en protéines et en acides aminés (Driver *et al.* 1974 ; Robel *et al.* 1995), au printemps, son régime alimentaire est composé uniquement d'invertébrés d'eau douce afin de couvrir les coûts de la migration et de la reproduction. En effet, en prévision d'une migration sur de long trajets et en fonction des conditions climatiques rencontrées, les oiseaux se dotent des réserves énergétiques nécessaires à l'accomplissement des efforts qu'un long voyage impose. Ces réserves sont constituées de lipides, protéines et eau. Les graisses sont accumulées en dépôts sous-cutanés. Les protéines proviennent d'un accroissement des masses musculaires où se situent également les réserves en eau (Lefeuvre 1999).

Le Canard souchet ne peut pas effectuer sa migration en un voyage. Il doit réaliser des haltes migratoires pour s'alimenter. Le Canard souchet se nourrit par filtration en créant un flux de proies et d'eau qui pénètre dans sa cavité buccale par l'ouverture antérieure, entre le maxillaire et la mandibule, et est expulsé latéralement à l'extrémité caudale de la cavité buccale (Zweers 1973 ; Kooloos *et al.* 1989). Les proies sont retenues par des lamelles le long des bords latéraux du maxillaire et de la mandibule à l'extrémité caudale de la cavité buccale (Kooloos *et al.* 1989). Les espèces de canard de surface avec une faible distance inter-lamellaire, tel que le Canard souchet, ont des taux d'ingestion de proies plus élevés que les espèces avec une grande distance inter-lamellaire. Les espèces à forte densité de lamelles peuvent ainsi retenir à la fois les grandes et les petites proies (Crome 1985 ; Kooloos *et al.* 1989). Ainsi, si l'on s'intéresse au taux d'ingestion du Canard souchet, en hiver, ce dernier filtre en moyenne 2,9 m³ d'eau par jour, avec des valeurs extrêmes allant de 0,9 m³/jour/individu à 8,1 m³/jour/individu (Pirot et Pont 1987). Ces valeurs correspondent à des densités d'invertébrés d'eau douce allant de 20 000 à 200 000 individus/m³ (soit 20 à 200 individus/litre) (Petit-Renaud et Guillou 2000). Ainsi, dans la chaîne trophique, le Canard souchet joue un rôle comparable à celui des poissons

planctonophages (Piro et Pont 1987) et il doit donc être considéré comme un élément clé du fonctionnement de ces biocénoses aquatiques.

Afin de déterminer le régime alimentaire du Canard souchet en halte prénuptiale, nous avons ainsi déterminé les marqueurs isotopiques du plasma de onze individus ainsi que l'ensemble de ces ressources alimentaires potentielles (**article n°4**), c'est-à-dire les invertébrés d'eau douce, mais aussi de la matière organique particulaire (POM), de la matière organique particulaire sédimentaire (SPOM) et des autres organismes prédateurs participant à la chaîne alimentaire tels que les poissons, lorsque les niveaux trophiques étaient connus. A cette période de l'année, le Canard souchet peut potentiellement s'alimenter de graines et de végétaux, mais en très faible quantité. C'est pourquoi nous n'avons pas échantillonné cette ressource potentielle. Cette étude a été réalisée en Marais breton (Vendée, France). Le site d'étude a été choisi pour son abondance de Canard souchet pendant la migration prénuptiale.

Article n°4

Isotopic niches of the Northern shoveler *Spatula clypeata* in spring migratory stopover sites in the Marais Breton, France

Moreau A., Bocher P., Bonnin P. Farau S., Dupuy C.

Type : Article de recherche

Statut : Accepté dans *Isotopes in Environmental and Health Studies*

Isotopic niches of the Northern shoveler *Spatula clypeata* in spring migratory stopover sites in the Marais Breton, France

Axelle Moreau^{‡*}, Pierrick Bocher[§], Pascal Bonnin[‡], Sébastien Farau[‡], Christine Dupuy[§]

[‡] Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée, Les Minées, Route de Château Fromage, 85010 La Roche-sur-Yon, France

[§] Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-La Rochelle University, 17000 La Rochelle, France

Corresponding author: Axelle Moreau (amoreau@chasse85.fr, <https://orcid.org/0000-0001-7551-6771>)

Received: 12 October 2022

Accepted: 27 March 2023

Abstract

The Northern shoveler, *Spatula clypeata*, makes several migratory stopovers to reach its breeding site in the best conditions. These stopovers allow the species to replenish their reserves. Therefore, feeding efficiency at such sites is essential. Despite its importance, few studies have been conducted on the spring ecology of the shoveler, particularly on its diet at stopover sites. Therefore, this study focused on the Northern shoveler's feeding habit during its spring migratory stopover in the Marais breton (MB), a wetland situated in Vendée (France, Atlantic coast). The shoveler's plasma and potential food resources were studied using a stable carbon and nitrogen isotope analysis. The study showed the shovelers feed primarily on microcrustaceans, especially Cladocera and Copepoda; Chironomidae larvae, Corixidae, Hydrophilidae larvae, and particulate organic matter. This last food source, the POM, had never been highlighted before.

Keywords

Anatidae, stopover, freshwater invertebrates, isotopic niche, carbon, nitrogen, isotopic mixing model.

1. Introduction

The Northern shoveler, *Spatula clypeata* (hereafter, shoveler), diet contains mostly freshwater invertebrates throughout the year and certain seeds in the winter [1,2]. The spring diet primarily consists of freshwater invertebrates due to egg production [3] and the need to address migration costs [4]. While animal food resources contain the highest protein and amino acid content, they are easily available and require a long feeding time [5,6]. However, few studies have been conducted on the spring ecology of the shoveler, particularly on its diet at stopover sites. Some studies have shown the importance of the stopover sites and their food resources in the survival of these migratory birds [1,7]. Extant literature on the shoveler's diet has focused on the digestive system content, specifically the contents of the crop and/or gizzard [3]. However, many invertebrates are digested within 10 minutes and are therefore unidentifiable. Studies on the shoveler's digestive system show the presence of small crustaceans easily digested as cladocerans, ostracods and copepods [8]. To overcome this bias, methods such as stable carbon and nitrogen isotope analysis and DNA analysis can be used.

Through the DNA analysis of faeces, a genetic DNA dataset of the consumed individuals can be accessed. The diet of a sampled individual can be ascertained by determining the species to which the sequences belong. However, this technique could not be implemented in this study because it was not possible to obtain dead individuals during the study period.

In trophic studies, heavier isotopes of a given element increase in abundance relative to the lighter isotopes through isotope discrimination. Early laboratory studies have shown that for carbon (C), the isotope ratios of consumers are typically similar to those of their diet [9]. Because this ratio rarely changes (approximately + 1 ‰), it is commonly used to assess the carbon source as the carbon transfers through food webs [9,10]. In contrast, the nitrogen (N) isotope ratios are 3 to 4 ‰ relative to their diet [11,12]. Therefore, the nitrogen isotope ratio is commonly used to estimate trophic positions and the carbon isotope ratio to determine the origin of the food resource. Based on the premise that 'you are what you eat' [10], diet reconstruction studies use the difference in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (for carbon and nitrogen, respectively) between consumers and their resources, called trophic enrichment factor (TEF). The isotopic signatures differ depending on the consumer class and tissue analysed. In birds, the feather or

claw signature corresponds to the diet during tissue formation [13], whereas blood plasma provides short-term dietary information from approximately a week [14]. Finally, this method has the advantage of being non-invasive and non-lethal for the bird.

To determine the shoveler's diet during spring migratory stopover, the isotopic markers of the plasma of 11 individuals and their potential food resources – freshwater invertebrates, but also Particulate Organic Matter (POM) in the water column, Sediment POM (SPOM), and other predatory organisms participating in the food chain such as fish – were used when the trophic levels were known.

2. Materials and methods

2.1. Study sites

This study examined the diet of the shovelers at the Marais breton (MB) wetland in the Atlantic coast, Vendée (France) (**Fig. 1**), on stopover sites during their spring migratory migration. The MB is spread across approximately 32,000 ha. The capture site is a pond 4 km from the ocean, located in center of the MB, and entirely made of freshwater and does not communicate with the hydraulic network (*i.e.* the ditches).

2.2. Timing and field sampling of the shovelers and prey

Eleven shovelers were captured for the analysis of their dietary composition (**Fig. 1**). The individuals sampled in this study were mainly juveniles (less than two years old; $n = 9$). Since shovelers reproduce from the second year of their life [15], these individuals were determined to be in the pre-breeding migration period. The individuals were captured using cage traps with a live pair (male and female) as decoys. A camera (NATURACAM – STDX2) was positioned near each trap to monitor the presence of birds in the traps, which were activated every day from March 01 to April 10, 2021. The authorization for the captures was obtained from the Center for Research on the Biology of Bird Populations (CRBPO, National Museum, permit no. PP1821). Each individual's age and sex were determined based on their plumage [16] and their biometric measurements (wing length, tarsus length, bill length, and body mass) taken. A metal ring with a unique identifier was placed on a leg of each captured individual. As this

study was part of a research project, 22 individuals were equipped with GPS/GSM tags, which made it possible to follow their movement and to check if they only used freshwater habitat or if they used marine habitat. The tagged individuals only visited freshwater areas and did not go into the ocean (Moreau, pers. comm). Finally, c. 1.0 ml blood with capillary was collected from the ulnar wing vein from each individual. All the blood samples were then centrifuged (10 min at 3,500 rpm) to retain only the plasma, which was frozen at -20°C.

Before the captures, samples of the dominant freshwater invertebrates and fish at study sites were collected (**Fig. 1**). Freshwater invertebrates larger than 200µm were sampled using two methods – a corer for the invertebrates from the sediment and a plankton net for the invertebrates and little fish from the water – and frozen at -20 °c. Simultaneously, POM and SPOM were sampled to determine the food web baseline. For the former, a water sample was filtered using decarbonated (4h at 450 °c) 47 mm GF/F glass fibre filters (0.7 µm porosity) and a filtration device with a hand pump. The filters were then dried at 45 °C in a conventional oven. For the SPOM, the first 5 cm of the sediment was sampled using a corer. These samples were then frozen until the analyses.

2.3. Laboratory sample preparation

The freshwater invertebrates were classified by taxa. The samples of these invertebrates (n = 25 samples of 17 taxa; whole organism), plasma (n = 12, one shoveler was recaptured), and SPOM (n = 3) were freeze-dried and then crushed. Sediment and some freshwater invertebrate samples (fish and Physidae) were analysed before and after decarbonisation with HCl (0.5 N) to obtain the corrected value of the carbon stable isotopes. For POM (n = 3), three replicates were made on each filter. Stable carbon and nitrogen isotope ratios were determined in the plasma, freshwater invertebrates, POM, and SPOM samples. Analyses were performed in tin capsules for masses between 0.2 and 0.6 mg dry weight. Measurements were performed using an elemental analyser (EA Isolink, Thermo Scientific, Milan, Italy) coupled with an isotope ratio mass spectrometer (Delta V Plus with a Conflo IV interface, Thermo Scientific, Bremen, Germany). The instrument was calibrated using certified reference materials (USGS-61 and USGS-63).

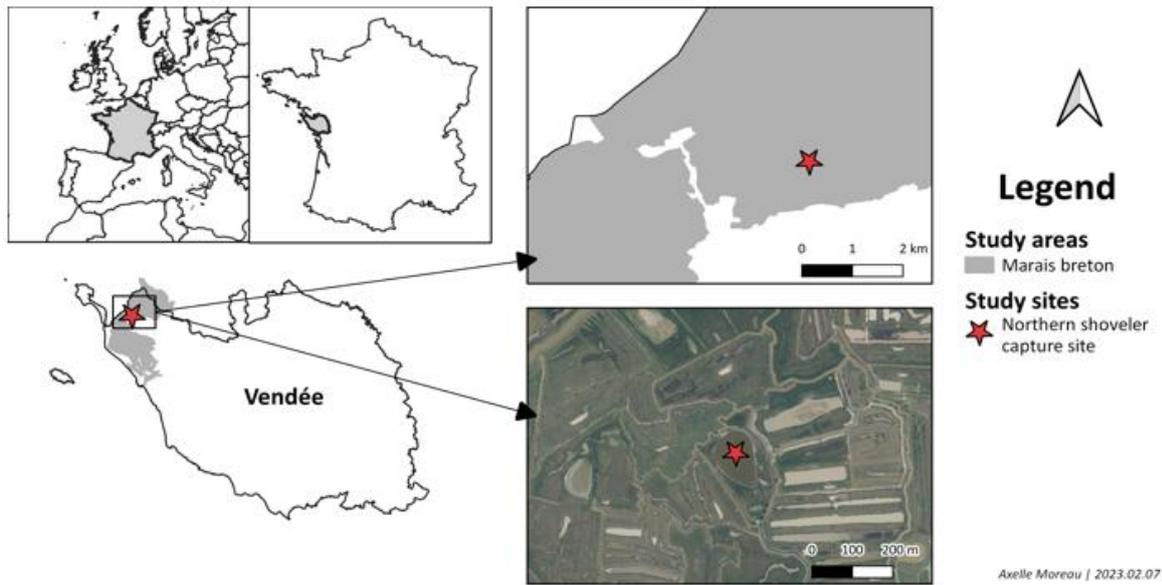


Figure 1. Localization and picture of the study site of the shoveler situated in the MB. This wetland is located on the Atlantic coast, in Vendée (France).

2.4. *Stable isotope analysis*

All the analyses were performed in R version 4.1.3 [17] using the packages ‘SIBER’ [18] and ‘simmr’[19]. The isotopic values of 17 freshwater invertebrate taxa, POM, and SPOM were analysed, but only freshwater invertebrate taxa and POM were used to analyse the food web structure (**Table 1**). SPOM was excluded because their $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values varied significantly from those of the shoveler.

The stable isotope ratios of the shovelers’ plasma were analysed to determine the species’ trophic niche. The standard ellipse areas corrected for small sample sizes (SEAc) were

calculated for each wetland and compared. Then, the posterior estimates of the Bayesian standard ellipse area (SEAB) ($n = 10,000$ iterations) were calculated to obtain a range of probable values (95 %, 75 %, and 50 %) for the calculated standard ellipses.

Finally, to examine the relationship between the prey and group them by the isotopic niche, a hierarchical cluster analysis (HCA) was conducted using stable isotope data of the potential shoveler preys; this helped define the similar groups of resources. The HCA established four isotopic clusters that were incorporated into a Bayesian stable isotope mixing model to estimate the shovelers' diet composition in each wetland. Each cluster's relative contribution was estimated. Furthermore, the TEF of -0.5 ‰ (± 0.5) for carbon and 4.5 ‰ (± 1) for nitrogen between potential prey (whole organisms) and shoveler plasmas were used. Since no previous analyses have been conducted on the isotopic markers of freshwater invertebrates and the shoveler, several preliminary several tests were conducted to use the most appropriate TEF and obtain the best Bayesian stable isotope mixing model (**Table 1**).

Table 1. Trophic cluster (CAH) and removed taxa. Considering the TEF values, the removed taxa had $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values too far away from the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of the shoveler and therefore cannot be included in the diet of this species. Trophic position, size and microhabitat were based on Tachet et al. (2010) and Moreau et al. (2021). L = Larvae.

Trophic clusters	Taxa	Trophic position	Size (mm)	Microhabitat	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
A	Ceratopogonidae L	Omnivore	10-20	Mixed	$-23,5 \pm 0,2$	$9,5 \pm 0,4$
A	Naucoridae	Predator	10-20	Vegetation	$-22,2 \pm 1,5$	$8 \pm 0,6$
A	Noteridae	Predator	2.5-10	Vegetation	$-22,4 \pm 0$	$8,8 \pm 0$
A	Ostracoda	Filter	<2.5	Mixed	$-21,6 \pm 0$	$8,9 \pm 0$
A	Physidae	Detritivore	10-20	Vegetation	$-22,8 \pm 0,6$	$7,6 \pm 1,3$
B	Chironomidae L	Omnivore	>20	Mixed	$-26,4 \pm 2,1$	$8,3 \pm 1,5$
B	Cladocera	Filter	<2.5	Open water	$-27,8 \pm 0$	$7,7 \pm 0$
B	Copepoda	Filter	<2.5	Open water	$-26,5 \pm 0$	$8,9 \pm 0$
B	Corixidae	Omnivore	10-20	Vegetation	$-25,6 \pm 0,3$	$7,9 \pm 1,7$
B	Hydrophilidae L	Predator	>20	Vegetation	$-25,6 \pm 0$	$7,5 \pm 0$
B	POM	OM	<2.5	Open water	$-26,1 \pm 0$	$9 \pm 0,4$
C	Culicidae L	Omnivore	10-20	Vegetation	$-20,1 \pm 0$	$6,9 \pm 0$
C	Ephemeroptera	Detritivore	10-20	Mixed	$-23,1 \pm 0$	$6,4 \pm 0$
C	Gammaridae	Omnivore	>20	Mixed	$-22,6 \pm 0$	$5,2 \pm 0,9$
C	Pleidae	Omnivore	2.5-10	Vegetation	$-21,7 \pm 0$	$6,1 \pm 0$
D	Hirudinea	Predator	>20	Mixed	$-22,6 \pm 0$	12 ± 0
D	Hydracarina	Predator	2.5-10	Mixed	$-26,1 \pm 0$	$11,8 \pm 0$
D	Fish	Predator	>20	Vegetation	$-21,8 \pm 1,6$	$12,2 \pm 1,3$
Remove	SPOM	OM	<2.5	Open water	$-26,4 \pm 0,3$	$6,2 \pm 0,4$

3. Results

3.1. Stable isotope values of shovelers, invertebrates, POM, and SPOM

Overall, 11 plasma isotopic samples from 9 juveniles and 2 adults (**Table 2** ; 1 female and 10 males) were analysed. The $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -31.5 ‰ (adult male) to -23.9 ‰ (juvenile male) and the $\delta^{15}\text{N}$ values from 8.9 ‰ (juvenile male) to 13.6 ‰ (juvenile male). However, the isotopic niche estimated by the standard ellipses was large in the MB (10.2 ‰²) (**Fig. 3**).

In determining the origin of a taxa, the $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -27.8 ‰ (Cladocera) to -21.6 ‰ (Ostracoda) (**Table 1, Fig. 4**). In estimating the trophic position in the food web, the POM and SPOM correspond to the source at the food web baseline. The POM had $\delta^{15}\text{N}$ mean values of 9.0 ‰. The SPOM had lower $\delta^{15}\text{N}$ values (6.2 ‰) than the POM. Overall, in the MB, the $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from 5.2 ‰ (Gammaridae) to 12.2 ‰ (Fish). With $\delta^{15}\text{N}$ values of approximately 12.0 ‰, the Hydracarina and fish were at the same level as the shovelers and located at the top of the food web. All other taxa had $\delta^{15}\text{N}$ values below 10 ‰.

Table 2. Data of the 11 shovelers captured in the MB during the year 2021. M=Male, F=Female, Juv=Juvenile, Ad=Adult. Individual ‘S402’ was captured (S402_1) and recaptured (S402_2).

Id	Capture date	Wetland	Sex	Age	Bodymass (g)	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
S371	01 March 2021	MB	M	Juv	515	-28.0	8.9
S372	02 March 2021	MB	M	Juv	580	-28.1	10.6
S402_1	03 March 2021	MB	M	Juv	570	-28.8	13.6
S402_2	05 March 2021	MB	M	Juv	562	-28.2	13.3
S403	05 March 2021	MB	M	Ad	640	-28.4	12.3
S404	05 March 2021	MB	F	Juv	550	-29.9	12.1
S405	08 March 2021	MB	M	Juv	525	-29.4	12.7
S407	11 March 2021	MB	M	Juv	575	-24.7	13.6
S408	11 March 2021	MB	M	Juv	580	-27.9	13.4
S410	16 March 2021	MB	M	Ad	577	-31.5	12.7
S411	17 March 2021	MB	M	Juv	592	-30.0	13.4
S412	19 March 2021	MB	M	Juv	585	-23.9	11.6

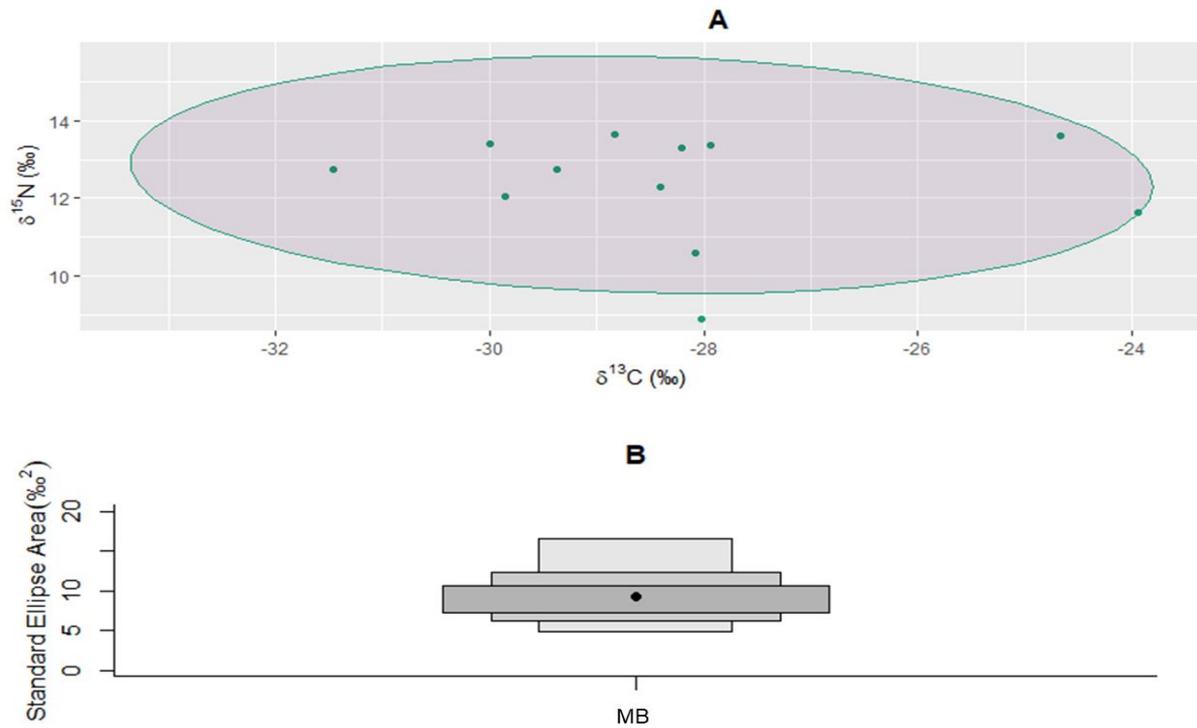


Figure 3. (A). Stable isotope Bayesian ellipses (solid lines) depict trophic niche breadth and overlap on SEAc analysis for shovellers from MB. Each point represents an individual duck. (B). Posterior estimates of the Bayesian standard ellipse area (SEAB) for shovellers from MB.

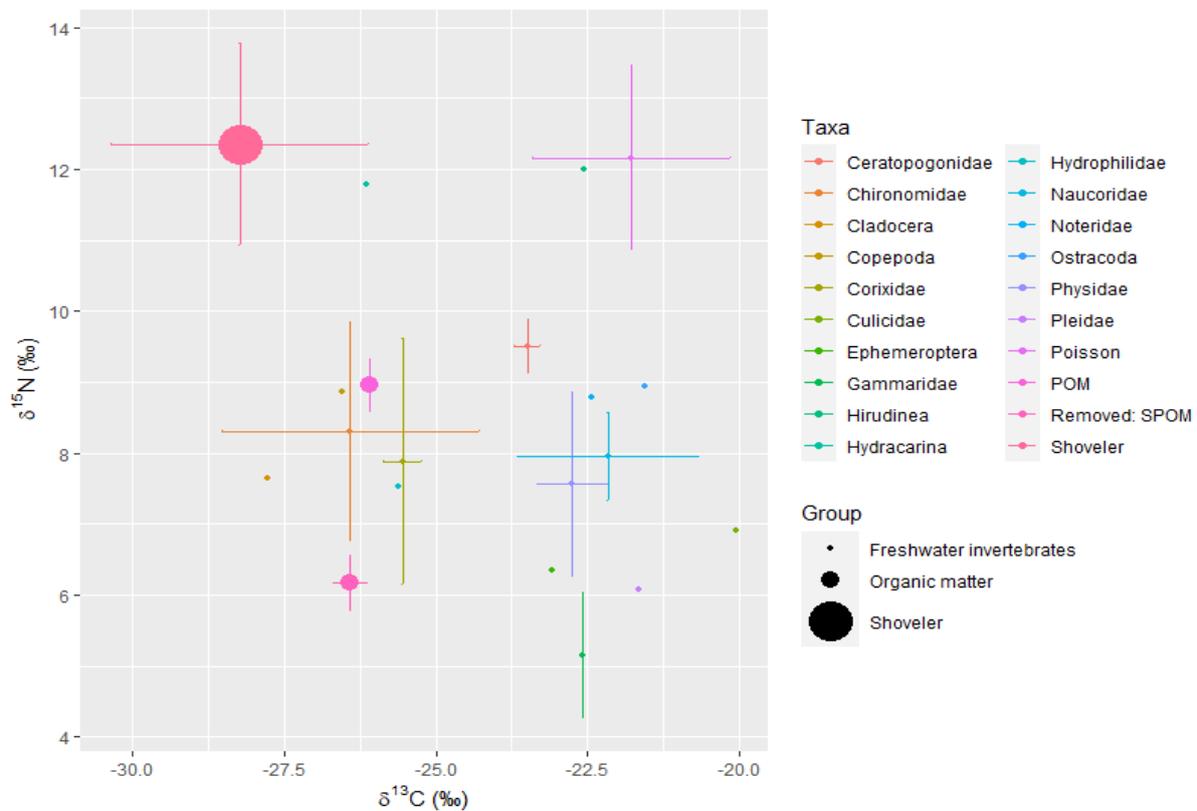


Figure 4. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (mean \pm SD) of shoveler and its potential prey from MB. The deleted SPOM have been included in this graph.

3.2. *Shovelers' diet composition*

To determine the diet composition, trophic groups were defined using an HCA. The preys were grouped by trophic guilds, size, or microhabitat, but none of these factors was discriminating. The tests found four trophic clusters (**Table 1**). The isotopic niche of the shovelers was analysed using a mixing model and the HCA results (**Fig. 5**). The predictive model explained 62.5% of the shovelers' diet. Several tests were conducted to use the most appropriate TEF between the prey and the shoveler plasmas (**Appendix A**). The shovelers fed mainly on microcrustaceans, insects and POM (**Fig. 6**). In terms of the contributions (% median [% quartile 1 – % quartile 3]) of the dietary sources, shovelers fed mainly on cluster B (80.0 % [69.6 % - 87.2 %]). Clusters C, A, and D represented 6.7 % [3.4 % - 12.7 %], 5.8 % [3.0 % - 10.6 %], and 4.7 % [2.6 % - 8.1 %] of their diet, respectively. Cluster B gathered Chironomidae larvae, Cladocera, Copepoda, Corixidae, Hydrophilidae larvae, and POM. The birds least preferred Clusters D, which mainly contained predators (Hydracarina, Hirudinea and fish).

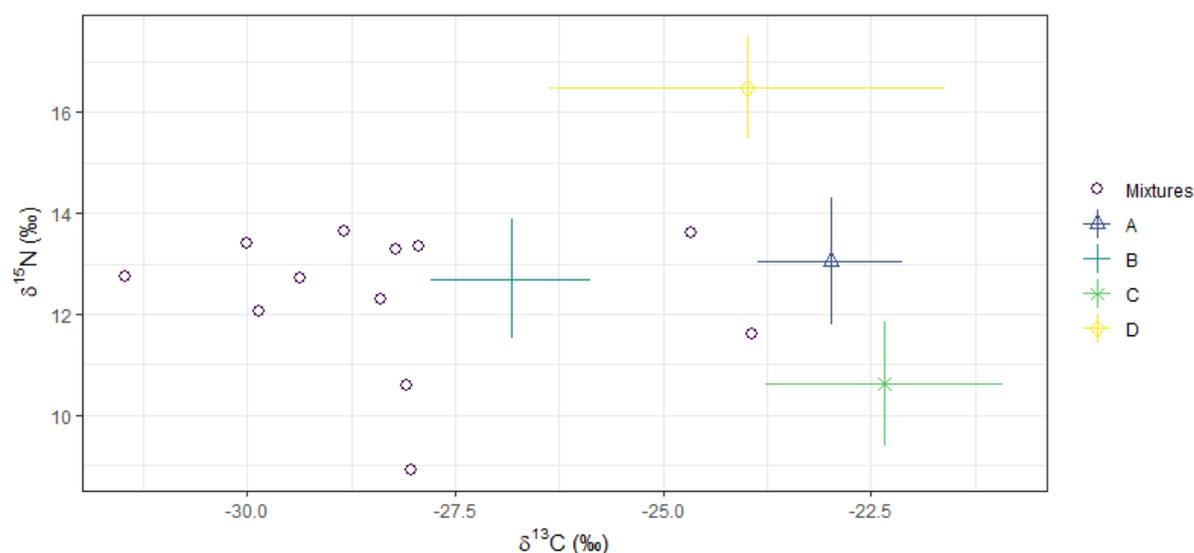


Figure 5. Stable carbon and nitrogen isotope values of food web components in MB. Symbols represent means \pm 1SE. For the trophic cluster composition, see Table 1. Mixtures = shoveler from MB.

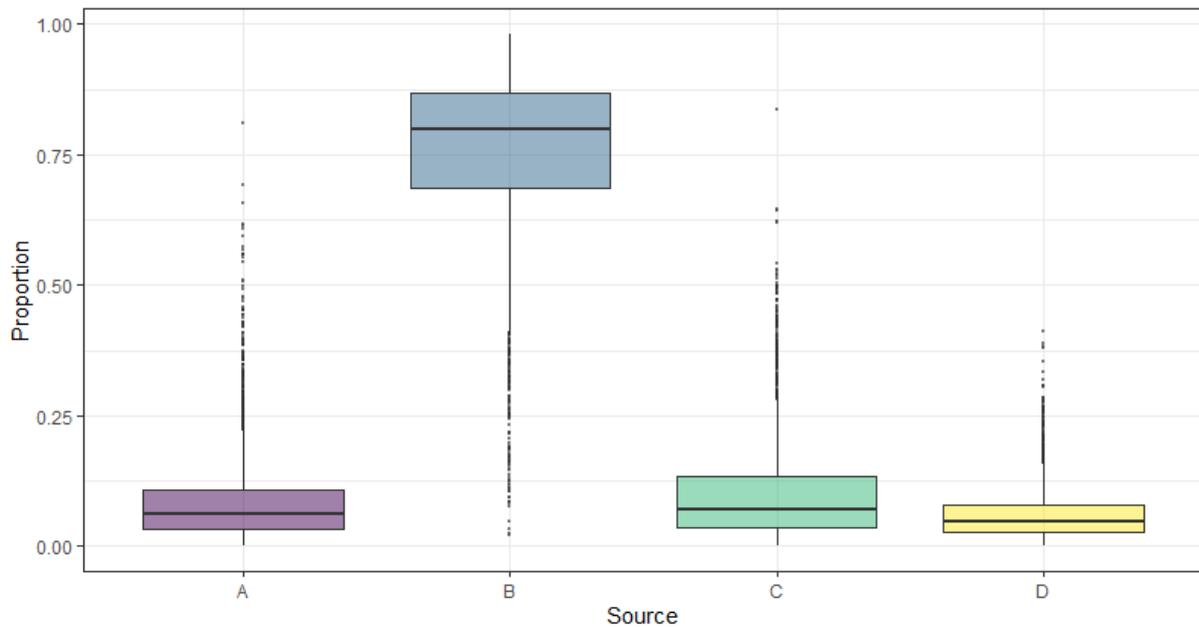


Figure 6. Contributions (% mean \pm 1 SE) of dietary sources to shoveler from MB based on a two-isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) Bayesian mixing model. For the trophic cluster composition, see Table 1.

4. Discussion

The objective of this study was to determine the shoveler's diet during spring migratory stopover using the isotopic markers of the plasma of 11 individuals and their potential food resources – freshwater invertebrates. We also aim to evaluate the potential contribution of Particulate Organic Matter (POM), Sediment POM (SPOM), and other predatory organisms participating in the food chain. Our study revealed that the shovelers fed mainly on Chironomidae larvae, Cladocera, Copepoda, Corixidae, Hydrophilidae larvae, and unexpectedly from POM.

4.1. Shoveler and invertebrate communities

The difference between the maximum and minimum $\delta^{15}\text{N}$ values within a community defines the full range of its trophic levels [20]. According to the $\delta^{15}\text{N}$ values, the shoveler fed on several trophic levels (organic matter, filter, omnivore, predator). Concerning the potential prey, the $\delta^{15}\text{N}$ value of the POM (9.0 ‰) and SPOM (6.2 ‰) formed the baseline while predatory taxa such as Hydracarina (11.8 ‰) were at the top of the food web.

The $\delta^{13}\text{C}$ value range provides an index of variation in resource use at the food web baseline [20]. Accordingly, based on the $\delta^{13}\text{C}$ values, the shovelers fed on a diversified basal resource. However, the $\delta^{13}\text{C}$ values confirmed that all the individuals fed on the prey in freshwater systems. The $\delta^{13}\text{C}$ values of the primary producers tend to vary with several parameters. Therefore, $\delta^{13}\text{C}$ is used to determine the importance of different carbon pools to a consumer. For example, the $\delta^{13}\text{C}$ value of marine algae is much higher than that of freshwater plants largely due to the differences in the carbon sources used for primary production in the two systems [21]. Such differences in the stable isotope ratios of primary producers are reflected in the tissues of the primary consumers and persist at all trophic levels [21].

4.2. Potential diet of the shoveler at the spring migratory stopover

The shovelers' diet is mainly composed of invertebrates in all the phases of their life cycle [22,23]. Their bill, which is shaped like a spoon and tightly packed with lamellae (21.5 ± 2.4 lamellae/cm² [24]), helps sieve for food by filtering the water. Thus, with a specific food niche, shovelers feed mainly on epigeous prey and not on benthic prey and SPOM. Their food source includes POM and microcrustaceans (Cladocera and Copepoda), that is, small-sized sources, as well as Chironomidae larvae, Corixidae and Hydrophilidae larvae. Furthermore, the least popular food resources were predators (Hydracarina, Hirudinea and fish).

POM contains particles suspended in the water column and all living (algae, invertebrates, bacteria, protozoa, etc.) and non-living (amorphous organic matter, detritus, etc.) material [25]. They are an important food resource for many filter-feeding invertebrates [26]. However, no study has shown the importance of POM in the shovelers' diet, as most studies have focused on the digestive tract, wherein POM is not identifiable. Using isotopic markers, this study shows that POM, which is ingested in large proportions because of the shoveler's filter-feeding method, is an essential part of the bird's diet. Cladocera, Copepoda, and Pleidae, small organisms measuring 0.1 to 2.5 mm [24,27], are also part of the shoveler's diet, adapted to its filtering mechanism. Thus, the shovelers can select feeding sites where their preferred prey predominates but not their prey. While prey size can affect prey selection, the individuals choose prey according to their energy values and availability to maximize the net energy intake. Furthermore, Cladocerans and copepods are widespread and present in all freshwater habitats [28,29]. They are generally most abundant in wetlands, in both summer and winter [29,30], thus

facilitating their capture by filter-feeding predators. Copepods and cladocerans meet the expectations of migration-related energy requirements [31] with an average high energy value of 5,767 cal/g dry weight and 5,056 cal/g dry weight, respectively [27].

The present study also showed that the shoveler feed on Corixidae. These organisms of a size between 7.6 and 12.5 mm are very rich in proteins, between 58 and 71 % [27]. At the superfamily level, Corixoidea is the most abundant group of insects in a variety of freshwater habitats worldwide [32]. However, although their biomass is high, the importance of Corixoidae in aquatic ecosystems is frequently underestimated. Eldridge (1990) [33] showed that hemipterans constitute a small portion of the shovelers' diet, but none specifically identified Corixidae as a food source.

The larvae of Hydrophilidae also are part of the trophic niche of the shoveler. Hydrophilidae are distributed worldwide and are common in freshwater habitats [34]. However, although Hydrophilidae appear to be present in the isotopic niche of the shoveler, this taxon is a predator and its $\delta^{15}\text{N}$ value appears to be low (7.5 ‰) compared to another study that obtained values between 13.9 and 18.5 [35]. In contrast, the $\delta^{15}\text{N}$ values obtained in this last study for Chironomidae (ranged from 5.9 to 22.7 ‰) and Corixidae (ranged from 7.4 to 20.1 ‰) are similar to this study (respectively 8.3 ± 1.5 ‰ and 7.9 ± 1.7 ‰).

Finally, the last potential food source for the shoveler is Chironomidae larvae. This family is the most widely distributed and abundant group of insects in freshwater [36,37]. Such aquatic invertebrates are protein-rich taxa (56 %) compared to plants such as maize (5.7 % protein) [8]. All taxa belonging to the shoveler isotopic niche are common freshwater taxa and relatively abundant. This shows that the shoveler would preferentially feed on small and abundant prey and therefore more easily captured by this filter-feeding duck species.

4.3. Limits

In this study, the predictive model obtained from the analysis of potential food sources explained 67 % of the shoveler's diet. A trophic enrichment factor (TEF) of -0.5 ‰ (± 0.5) for carbon and 2.5 ‰ (± 1) for nitrogen was used between potential prey and shoveler plasmas, but no previous analysis had been conducted on TEF. The literature review by Caut et al. (2009)

[38] estimated the carbon and nitrogen discrimination factor for bird plasma (carbon: $-0.08\text{‰} \pm 0.38$; nitrogen: $2.82\text{‰} \pm 0.14$) and freshwater organisms (carbon: $1.33\text{‰} \pm 0.07$). Therefore, the predictive model needs to be improved with further analyses of carbon and nitrogen TEF values for shovelers and freshwater invertebrates.

Another limitation was that 37.5 % of the sample could not be explained. It is possible that 37.5 % of the diet that was not explained contained plant resources. Indeed, in March, plant matter can represent 30% of the shoveler's diet [39]. Therefore, since the plasma samples were taken in March, it is possible that 37.5 % of the diet that was not explained contained plant resources. In addition, the $\delta^{13}\text{C}$ values of the shovelers were lower than those of most potential prey. Under oxic conditions, methane can be incorporated into food webs via methane-oxidizing bacteria for carbon and energy source [40]. Isotopic fractionation during this methane oxidation depletes the consumed carbon of $\delta^{13}\text{C}$ [41], making the carbon isotopic value of the bacteria significantly negative and distinct from other carbon sources in aquatic environments. The sampled shovelers may have fed on this type of bacteria, which was not sampled.

Furthermore, the study could not determine how long the individuals were present in the two wetlands. As the individuals were on a migratory stopover, they could have been there for several days or just arrived. Thus, they may have fed on other freshwater invertebrate taxa or the same taxa without the same isotopic value. Moreover, eutrophication, agricultural intensification, urban development, and wastewater can affect the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values [20,42], and the shovelers are regular visitors to constructed wetlands [43]. This may also account for the unexplained 37.5 %.

Finally, this study did not conduct tests between different ponds. According to Inger and Bearhop (2008) [20], problems in analysing the diets of avian communities using stable isotope analysis include a lack of information on the scales of isotope heterogeneity. Small-scale heterogeneities, such as the local hydrological heterogeneity, may influence isotope gradients and thus explain part of the variation. Accordingly, if the ponds of the same wetland considered in this study do not have the same isotopic value and the shovelers used other sites for feeding, it may also account for the 37.5 %.

5. Conclusion

This study found freshwater microcrustaceans, especially Cladocera and Copepoda; Chironomidae larvae; Corixidae; Hydrophilidae larvae; and POM to be the main food resources of the shoveler. These resources contribute to meet its high energy requirements during spring migration. However, the study could not explain 37.5 % of the diet, which may include the vegetation and seeds that were not examined in the diet. Thus, to improve the study results, future research should consider vegetation into the model. It would also be appropriate to sample potential sources in several ponds in the MB to compare the isotopic values within each wetland and also reproduce this study in other sites and other latitudes. Finally, increasing the sample size, that is, including more adults and females, can improve the robustness of the analysis.

6. Acknowledgments

We are thankful to M Bobineau, E Joyeux, M Lorieux, L Pieters and V Rotureau for assistance with fieldwork and handling birds. We also thanks L Aubin, H Graton, and L Michilsen for authorization to install cage-trap on their privates sites. Finally, we thank Anastats for their expertise in the statistical analysis of the data.

7. Declaration of interest statement

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

8. References

- [1] Swanson GA. Diel Food Selection by Anatinae on a Waste-Stabilization System. *The Journal of Wildlife Management*. 1977;41:226.
- [2] Pirot JY, Pont D. Le Canard souchet (*Anas clypeata* L.) hivernant en Camargue : alimentation, comportement et dispersion nocturne. *La Terre et la Vie*. 1987;42:59–79.
- [3] Ankney CD, Afton AD. Bioenergetics of Breeding Northern Shovelers: Diet, Nutrient Reserves, Clutch Size, and Incubation. *The Condor*. 1988;90:459–472.
- [4] LaGrange TG, Dinsmore JJ. Habitat Use by Mallards during Spring Migration through Central Iowa. *The Journal of Wildlife Management*. 1989;53:1076–1081.
- [5] Driver EA, Sugden LG, Kovach RJ. Calorific, chemical and physical values of potential duck foods. *Freshwater Biol*. 1974;4:281–292.
- [6] Robel RJ, Press BM, Henning BL, et al. Nutrient and Energetic Characteristics of Sweepnet-Collected Invertebrates. *Journal of Field Ornithology*. 1995;66:44–53.
- [7] Danell K, Sjöberg K. Successional Patterns of Plants, Invertebrates and Ducks in a Man-Made Lake. *Journal of Applied Ecology*. 1982;19:395–409.
- [8] Baldassarre GA, Bolen EG. *Waterfowl Ecology and Management*. 2nd ed. Malabar, Florida: Krieger Publishing Company; 2006.
- [9] DeNiro MJ, Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1978;42:495–506.
- [10] Peterson BJ, Fry B. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1987;18:293–320.
- [11] DeNiro MJ, Epstein S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1981;45:341–351.
- [12] Minagawa M, Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1984;48:1135–1140.
- [13] Hobson KA, Clark RG. Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of ^{13}C in Tissues. *The Condor*. 1992;94:181–188.
- [14] Hobson KA, Clark RG. Turnover of ^{13}C in Cellular and Plasma Fractions of Blood: Implications for Nondestructive Sampling in Avian Dietary Studies. *Auk*. 1993;110:638–641.
- [15] Johnsgard PA. *The North American Perching and Dabbling Ducks*. Zea Books. Lincoln, Nebraska: University of Nebraska–Lincoln; 2017.

- [16] Demongin L. Guide d'Identification des Oiseaux en Main. 2nd ed. Laurent Demongin; 2020.
- [17] RStudio Team. RStudio: Integrated development environment for R (Version 3.6.1) [Internet]. Boston, MA: RStudio, Inc.; 2019. Available from: <http://www.rstudio.org/>.
- [18] Jackson A, Parnell A. SIBER: Stable Isotope Bayesian Ellipses in R [Internet]. 2021. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=SIBER>.
- [19] Parnell A. simmr: A Stable Isotope Mixing Model [Internet]. 2021. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=simmr>.
- [20] Inger R, Bearhop S. Applications of stable isotope analyses to avian ecology: Avian stable isotope analysis. *Ibis*. 2008;150:447–461.
- [21] Kelly JF. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Can J Zool*. 2000;78:1–27.
- [22] Bolduc F, Afton AD. Relationships between wintering waterbirds and invertebrates, sediments and hydrology of coastal marsh ponds. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*. 2004;27:333–341.
- [23] Guareschi S, Abellán P, Laini A, et al. --Cross-taxon congruence in wetlands: Assessing the value of waterbirds as surrogates of macroinvertebrate biodiversity in Mediterranean Ramsar sites. *Ecological Indicators*. 2015;49:204–215.
- [24] Nudds TD, Bowlby JN. Predator–prey size relationships in North American dabbling ducks. *Can J Zool*. 1984;62:2002–2008.
- [25] Hutchens JJ, Wallace JB, Grubaugh JW. Chapter 25 - Transport and Storage of Fine Particulate Organic Matter. In: Lamberti GA, Hauer FR, editors. *Methods in Stream Ecology (Third Edition)*. Academic Press; 2017. p. 37–53.
- [26] Wallace J, Merritt R. Filter-Feeding Ecology of Aquatic Insects. *Annual Review of Entomology*. 2003;25:103–132.
- [27] Moreau A, Dupuy C, Bocher P, et al. Morphological, calorific and nutritive characteristics of 656 freshwater invertebrates taxa. *Biodiversity Data Journal*. 2021;9:e70214.
- [28] Romare P, Berg S, Lauridsen T, et al. Spatial and temporal distribution of fish and zooplankton in a shallow lake. *Freshwater Biology*. 2003;48:1353–1362.
- [29] Rogers SI, Cáceres CE, Rogers DC. Cladocera and Other Branchiopoda. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Elsevier; 2010. p. 773–827.
- [30] Reid JW, Williamson CE. Copepoda. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Elsevier; 2010. p. 829–899.
- [31] Batt BDJ, Anderson MG, Afton AD. *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. Minne ed. edition. University of Minnesota Press; 1992.

- [32] Hädicke CW, Rédei D, Kment P. The diversity of feeding habits recorded for water boatmen (Heteroptera: Corixoidea) world-wide with implications for evaluating information on the diet of aquatic insects. *EJE*. 2017;114:147–159.
- [33] Eldridge J. Aquatic invertebrates important for waterfowl production. *Waterfowl management handbook*. Fish and Wildlife Leaflet. 1990. p. 1–7.
- [34] Yee DA, Kehl S. Order Coleoptera. Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates*. Elsevier; 2015. p. 1003–1042.
- [35] Sebastian-Gonzalez E, Navarro J, Sanchez-Zapata JA, et al. Water quality and avian inputs as sources of isotopic variability in aquatic macrophytes and macroinvertebrates. *J Limnol*. 2012;71:20.
- [36] Pinder LCV. Biology of Freshwater Chironomidae. *Annu Rev Entomol*. 1986;31:1–23.
- [37] Ferrington LC. Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008;595:447–455.
- [38] Caut S, Angulo E, Courchamp F. *Journal of Applied Ecology*. 2009;46:443–453.
- [39] Tietje WD, Teer JG. Winter Feeding Ecology of Northern Shovelers on Freshwater and Saline Wetlands in South Texas. *The Journal of Wildlife Management*. 1996;60:843–855.
- [40] Kankaala P, Taipale S, Grey J, et al. Experimental d13C evidence for a contribution of methane to pelagic food webs in lakes. *Limnology and Oceanography*. 2006;51:2821–2827.
- [41] Templeton AS, Chu K-H, Alvarez-Cohen L, et al. Variable carbon isotope fractionation expressed by aerobic CH₄-oxidizing bacteria. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2006;70:1739–1752.
- [42] Lake JL, McKinney RA, Osterman FA, et al. Stable nitrogen isotopes as indicators of anthropogenic activities in small freshwater systems. *Can J Fish Aquat Sci*. 2001;58:870–878.
- [43] Leschisin DA, Williams GL, Weller MW. Factors affecting waterfowl use of constructed wetlands in northwestern Minnesota. *Wetlands*. 1992;12:178–183.
- [44] Tachet H, Richoux P, Bournaud M, et al. *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie*. CNRS Editions; 2010.

9. Appendices

Appendix A. Results of the tests that were carried out in order to use the most appropriate TEF between the plasmas of the shoveler and these potentials preys.

Reference	TEF $\delta^{13}\text{C}$	TEF $\delta^{15}\text{N}$	SD TEF $\delta^{13}\text{C}$	SD TEF $\delta^{15}\text{N}$	% Model explained
N01	-0,5	1	0,5	1	29,0 %
N02	-0,5	2	0,5	1	29,0 %
N03	-0,5	3	0,5	1	33,0 %
N04	-0,5	3,5	0,5	1	42,0 %
N05	-0,5	4	0,5	1	50,0 %
N06	-0,5	4,5	0,5	1	62,5 %
N07	-0,5	5	0,5	1	54,0 %
N08	0	1	0,5	1	29,0 %
N09	0	2	0,5	1	29,0 %
N10	0	3	0,5	1	29,0 %
N11	0	3,5	0,5	1	37,5 %
N12	0	4	0,5	1	46,0 %
N13	0	4,5	0,5	1	50,0 %
N14	0	5	0,5	1	50,0 %
N15	0,5	1	0,5	1	29,0 %
N16	0,5	2	0,5	1	29,0 %
N17	0,5	3	0,5	1	29,0 %
N18	0,5	3,5	0,5	1	29,0 %
N19	0,5	4	0,5	1	33,0 %
N20	0,5	4,5	0,5	1	46,0 %
N21	0,5	5	0,5	1	46,0 %
N22	1	1	0,5	1	29,0 %
N23	1	2	0,5	1	29,0 %
N24	1	3	0,5	1	29,2 %
N25	1	3,5	0,5	1	29,0 %
N26	1	4	0,5	1	33,0 %
N27	1	4,5	0,5	1	46,0 %
N28	1	5	0,5	1	46,0 %

2. DYNAMIQUE ANNUELLE DES TAXONS PRÉFÉRENTIELS DU CANARD SOUCHET

Introduction

En période de migration pré-nuptiale, le Canard souchet requiert des besoins énergétiques importants. L'étude de la niche isotopique du Canard souchet en halte pré-nuptiale a montré que ce dernier s'alimentait majoritairement de matière organique particulaire mais également de trois taxons d'invertébrés d'eau douce : les Cladocera, les Copepoda et les Chironomidae (Moreau *et al.*, 2022, *accepted*). Ces trois taxons sont présents en abondance en Marais breton et en Marais poitevin. Ainsi, afin de mieux comprendre l'alimentation annuelle du Canard souchet, il semble intéressant d'analyser la dynamique annuelle de ces trois derniers taxons cités. **Cette partie ne fait pas l'objet d'une publication scientifique dans ce manuscrit.**

Matériel et méthodes

En période de migration pré-nuptiale, en 2021, nous avons étudié le régime alimentaire de 11 Canard souchet. De plus, un échantillonnage des invertébrés d'eau douce a été réalisé pendant deux ans, de novembre 2019 à octobre 2021, sur 30 sites localisés en Marais breton et en Marais poitevin. Les méthodes employées pour ces deux suivis ainsi que le matériel utilisé sont expliquées dans le « **Chapitre n°2. Matériel et méthodes** ».

Résultats et discussion

A partir des données issues de l'analyse de la niche isotopique du Canard souchet et des données du suivi annuel des invertébrés, nous avons analysé la dynamique annuelle des trois taxons préférentiels du Canard souchet : les Cladocera, Copepoda et Chironomidae (**figure 24**). Les Cladocera sont des microcrustacés d'une taille inférieure à 2,5 mm (Nudds et Bowlby 1984 ; Moreau *et al.* 2021). Ils sont disponibles toute l'année dans les marais vendéens mais présentent l'abondance la plus élevée de fin mai à début juillet. Deux autres périodes avec des abondances supérieures se distinguent : début avril et la période hivernale (de décembre à février). En effet,

les Cladocera sont très répandus et présents dans tous les habitats d'eau douce (Batt *et al.* 1992). Ils sont généralement les plus abondants dans les zones humides, tant en été qu'en hiver (Eldridge 1990 ; Rogers *et al.* 2010) ce qui facilite leur capture par les prédateurs filtreurs. Sur la période correspondant à la migration prénuptiale (début mars à fin mai), aucune des deux zones humides vendéenne ne s'est distinguée dans son abondance en Cladocera. Les Cladocera ont une valeur énergétique élevée, 5 056 cal/g de poids sec (Rogers *et al.* 2010 ; Moreau *et al.* 2021) pouvant expliquer l'importance des Cladocera dans le régime alimentaire du Canard souchet au printemps.

De la même manière que les Cladocera, les Copepoda sont des microcrustacés d'une taille inférieure à 2,5 mm (Nudds et Bowlby 1984 ; Moreau *et al.* 2021) présents toute l'année dans les deux marais étudiés avec de très forte abondance en mars et avril ainsi qu'en juin et juillet. Pendant la période d'hivernage, c'est en décembre que l'abondance est la plus élevée. De nouveau, en période de migration prénuptiale, aucune des deux zones humides étudiées avait une plus grande abondance de Copepoda. Les Copepoda sont également un taxon énergétique avec une valeur moyenne de 5 767 cal/g de poids sec (Rogers *et al.* 2010 ; Moreau *et al.* 2021).

Le dernier taxon d'intérêt est les larves de Chironomidae. Ce taxon est présent toute l'année dans la colonne d'eau mais avec des abondances bien inférieures à celle des microcrustacés. Les données étudiées sont celles des Chironomidae de la colonne d'eau car ces derniers sont plus facilement accessibles au Canard souchet. Les Chironomidae sont des organismes majoritairement benthiques et les plus grandes abondances ont été prélevées au sein du sédiment lors du suivi annuel des invertébrés d'eau douce. Deux périodes avec une abondance élevée se distinguent, la première allant de février à avril et la seconde d'octobre à décembre. Bien que les abondances des Chironomidae soient bien inférieures à celles des microcrustacés, leur biomasse est élevée. Les Chironomidae sont des organismes de plus grande taille, *i.e.* 2,6 à 15 mm environ (Moreau *et al.* 2021) et dont le poids sec est bien supérieur à celui des microcrustacés, *i.e.* 0,31 mg en moyenne pour les Chironomidae (Moreau *et al.* 2021) contre 0,02 mg pour les Copepoda et les Cladocera (Boreham 1994). En période de migration prénuptiale, c'est uniquement lors de la première quinzaine de mars que le Marais poitevin a présenté une abondance significativement supérieure à du Marais breton. Les larves de Chironomidae sont riches en protéines (56 %) par rapport aux plantes telles que le maïs, qui ne contient que 5,7 % de protéines (Baldassarre et Bolen 2006).

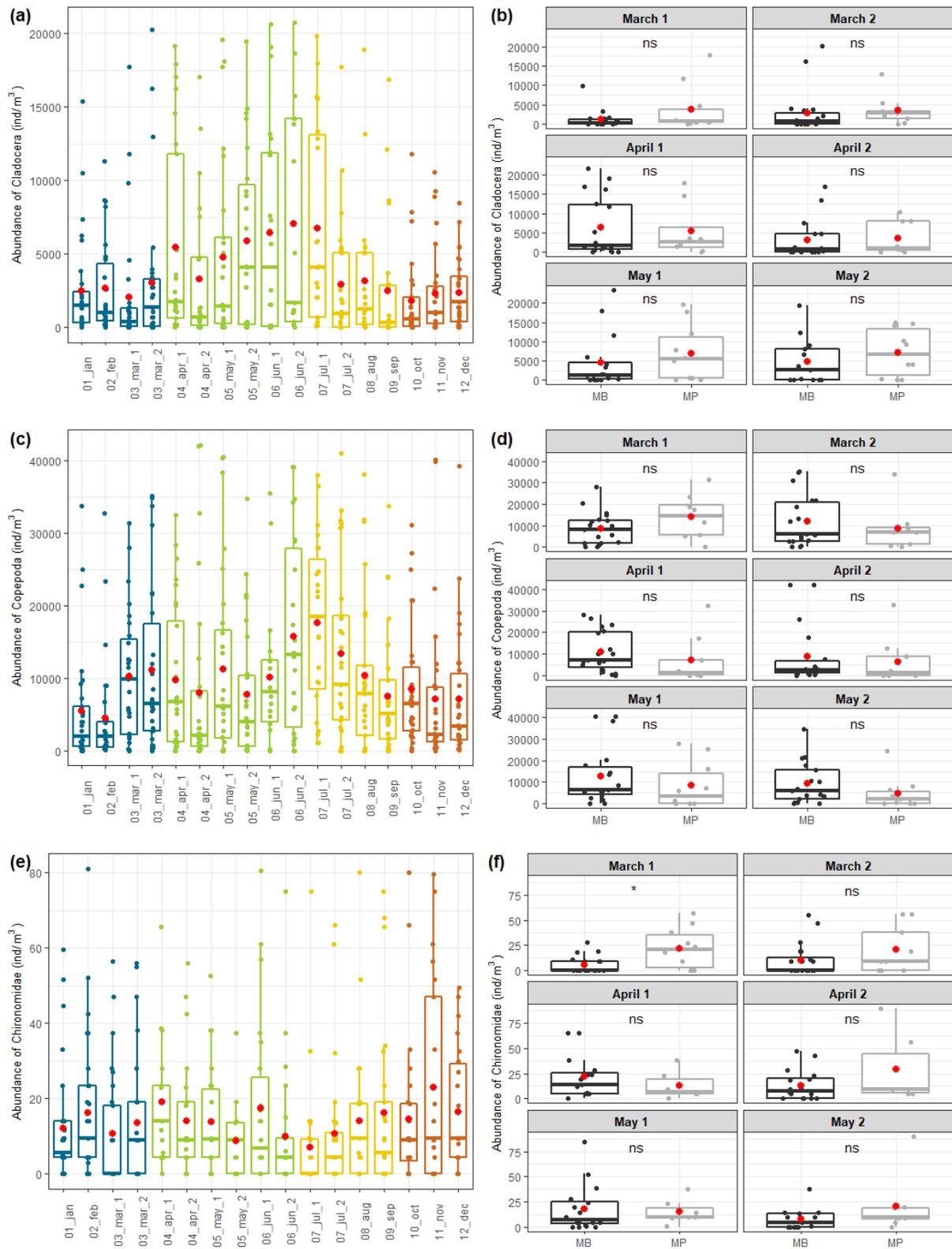


Figure 24. Dynamique annuelle (a, c, e) dans les deux zones humides étudiées des taxons préférentiels du Canard souchet *i.e.* Cladocera, Copepoda et larves de Chironomidae présents uniquement dans la colonne d’eau. Lors de la période de migration prénuptiale, comparaison des abondances (b, d, f) de chaque taxons entre le Marais breton (MB) et le Marais poitevin (MP). Les codes signifient : ns = non significatif, * = significatif. Les données sont issues du suivi annuel des invertébrés d’eau douce.

3. SYNTHÈSE DU CHAPITRE N°5



Points-clés

Niche isotopique du Canard souchet en halte prénuptiale en Vendée

D'après les valeurs $\delta^{15}\text{N}$, le Canard souchet se nourrit à **plusieurs niveaux trophiques** (matière organique, filtreurs, omnivores, prédateurs).

Sur la base des valeurs $\delta^{13}\text{C}$, les Canard souchet se nourrissent d'une **ressource basale diversifiée, en eau douce**.

Selon notre modèle prédictif, expliquant 67 % du **régime alimentaire** du Canard souchet, ce dernier s'alimente, en halte prénuptiale, principalement de **microcrustacés**, en particulier de **Cladocera** et de **Copepoda**, de **larves de Chironomidae**, de **Pleidae** ainsi que de **matière organique particulaire**.

↳ Le Canard souchet est un excellent filtreur capable de sélectionner des proies de petite taille.

Chapitre n°6. La migration du Canard souchet



Introduction

La majorité des oiseaux vivent dans des habitats où la durée du jour, les conditions météorologiques et les ressources alimentaires changent de manière relativement prévisible au cours de l'année et de manière constante d'une année à l'autre (Newton 2007). Ainsi, au cours de son cycle annuel, le Canard souchet utilise une diversité de sites, chacun d'entre eux ayant une fonction différente. Les fonctions les plus importantes des sites sont : la nidification, la mue, l'hivernage et la halte migratoire (Dingle et Drake 2007). Afin de relier son site d'hivernage et de reproduction, le Canard souchet et plus généralement les anatidés migrateurs, réalisent deux grandes migrations par an. Ainsi, pour les oiseaux, la définition suivante de la migration peut être donnée : « *ensemble des déplacements périodiques intervenant au cours du cycle d'un animal, entre une aire de reproduction (qualifiée de patrie) et une aire où l'animal séjourne un temps plus ou moins long en dehors de la période de reproduction et qu'il quitte ensuite pour retourner se reproduire dans la première* » (Dorst 1956). La migration peut avoir un impact sur d'autres parties du cycle annuel, de deux manières : d'abord par sa durée, qui peut restreindre le temps disponible pour la reproduction et la mue, et ensuite par son itinéraire, qui influence le schéma des conditions environnementales auxquelles l'oiseau est exposé tout au long de l'année (Newton 2011). La migration permet de protéger les individus des mauvaises conditions météorologiques, de la sécheresse, des prédateurs, des parasites et, dans certains cas, elle permet de réduire la compétition pour la ressource alimentaire. Ainsi, il est possible de supposer que le voyage du printemps a lieu à une période qui permettra aux oiseaux d'atteindre leurs zones de reproduction à temps pour exploiter le pic alimentaire saisonnier sur lequel ils se reproduisent.

En effet, de nombreux oiseaux semblent arriver dans leurs zones de reproduction dès que la nourriture apparaît en quantité suffisante et que leur survie y devient possible. La migration d'automne, qui se produit lorsque l'offre de nourriture diminue, est probablement programmée de manière à ce que les oiseaux quittent leurs zones de reproduction avant que leur survie ne soit compromise. Ces hypothèses sur le moment de la migration sont cohérentes avec les données d'observation, mais il est difficile de les tester de manière rigoureuse, bien qu'il soit clair que lorsque les migrants rencontrent un froid hors saison au moment de la migration, réduisant ainsi leurs réserves de nourriture, ils peuvent subir une forte mortalité (Newton 2007).

Afin de mieux comprendre la migration pré-nuptiale et la reproduction du Canard souchet, nous avons équipé 26 individus de balises GPS-GSM. Grâce à la pose de balises GPS-GSM, nous avons pu obtenir des données sur les trajets migratoires des Canard souchet.

Matériel et méthodes

En période de migration pré-nuptiale et de reproduction, en 2020 et 2021, 26 Canard souchet ont été équipés d'une balise GPS-GSM (**tableau 5**) en Marais breton et en Marais poitevin. La méthode employée pour la capture des individus ainsi que le matériel utilisé sont expliquées dans le « **Chapitre n°2. Matériel et méthodes** ». **Aucune analyse des données, pour le moment, n'est réalisée dans le présent manuscrit** car la migration du Canard souchet n'était pas notre sujet d'étude. Cependant, il semble important et très intéressant de montrer l'hétérogénéité des trajets obtenus via les différents individus équipés.

Résultats et discussion

Au cours de son cycle annuel, le Canard souchet, tout comme l'ensemble des anatidés migrateurs, utilise plusieurs sites et habitats. Le Canard souchet effectue deux grandes migrations annuelles (migrations pré-nuptiale et post-nuptiale) afin de relier ses sites d'hivernage et de reproduction. Sur l'ensemble des 26 individus équipés de balises GPS-GSM, les trajets migratoires ont une amplitude allant du Maroc et de l'Espagne pour les zones d'hivernage jusqu'au Pays-de-Galle, Danemark, Sud de la Suède et plus à l'Est, jusqu'au Nord de Saint-Pétersbourg (Russie), Moscou (Russie) et le Sud de l'Ukraine, pour les zones de reproduction (**figure 25**). L'âge et le sexe ne semblent pas influencer la direction prise par l'ensemble de ces individus migrateurs ainsi que la distance parcourue. De plus, à partir de ces 26 individus, nous n'avons pas pu dégager un schéma de migration clair. En effet, la direction prise par les 26 individus pour leurs quartiers d'hivernage est d'une grande amplitude (du Pays-de-Galle à l'Ukraine) rendant ces données complexes à interpréter. Enfin, sur les 26 individus équipés, 10 se sont reproduits avec certitude après leur capture.

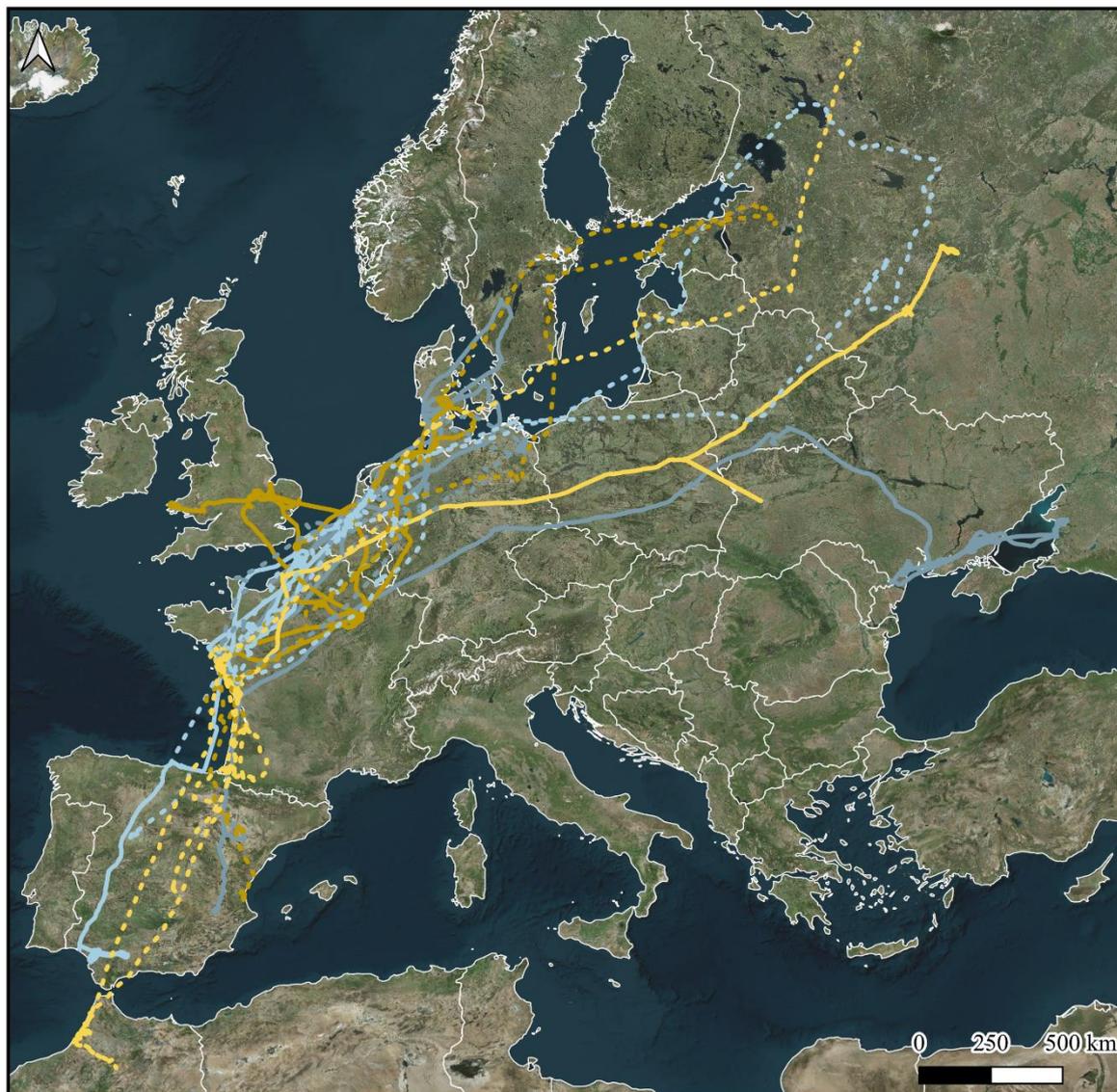
Un couple a probablement été équipé de balises GPS-GSM (**figure 26**). Un mâle adulte et une femelle juvénile ont été capturés le 05 mars 2021 en Marais breton. Ces deux oiseaux ont

fréquenté la Réserve Naturelle Régionale du polder de Sébastopol (Vendée) avant de rejoindre le sud du Danemark fin mars 2021. Ils ont continué à fréquenter la même zone à quelques mètres de distance jusqu'au départ de la femelle, le 05 mai 2021, qui a pris la direction du Nord de Saint-Pétersbourg (Russie) sans pour autant se reproduire sur place. En effet, les données GPS ne montrent pas d'activité de nidification de la femelle aussi bien au Danemark qu'en Russie. Ainsi, plusieurs questions peuvent se poser quant au départ de la femelle. Ces deux individus n'ont-ils pas trouvé les conditions idéales pour se reproduire ou réaliser leur nid ? Le nid de ces deux individus a-t-il été détruit (*e.g.* submersion, prédation) ? Un autre mâle plus attractif pour la femelle est-il rentré en compétition avec le mâle que nous avons équipé d'une balise ? Ou tout simplement, ces individus n'étaient-ils pas appariés ? En l'état, les données GPS ne permettent pas de répondre à ces questions.

Nous avons également eu la possibilité de suivre pendant plus d'un an et demi, une femelle, équipée le 12 mars 2020, en Marais breton (**figure 27**). Bien que cette femelle ait réalisé de nombreux déplacements, cette femelle a essayé de se reproduire deux années de suite sur la même parcelle en Marais breton (affirmation possible grâce aux données GPS) et a exploité, en 2020 et 2021, le Lac du Der d'août à octobre/novembre. De manière similaire, l'une des rares femelles équipées sur nid en 2021 a tenté de se reproduire en 2022 sur la même parcelle (affirmation possible grâce aux données GPS) (**figure 28**). Cette dernière a passé l'hiver au Nord du Maroc. Ces deux individus semblent philopatriques, la philopatrie des femelles de Canard souchet ayant déjà été démontrée auparavant (Blums *et al.* 1996). Il existe deux types de philopatrie : de reproduction et natale (Evrard 1999). La philopatrie de reproduction se produit lorsqu'un individu retourne se reproduire sur le site d'une tentative de reproduction précédente tandis que la philopatrie natale se produit lorsqu'un animal juvénile retourne se reproduire sur son lieu de naissance (Greenwood 1980). De nombreux canards s'apparient dans les zones d'hivernage ou pendant la migration printanière (Rohwer et Anderson 1988). Les femelles choisissent généralement de nouveaux compagnons chaque année et pour les individus appariés, les mâles suivent généralement les femelles qui se rendent dans leurs aires de naissance ou de reproduction (Johnson et Grier 1988). En effet, la philopatrie de reproduction chez les anatidés est majoritairement basée sur les femelles (Lincoln 1934 ; Lokemoen *et al.* 1990). La philopatrie de reproduction des mâles est moins courante mais a tout de même été documentée pour plusieurs espèces, *e.g.* le Canard colvert *Anas platyrhynchos* (Dwyer *et al.* 1973 ; Titman 1983), le Canard chipeau *Mareca strepera* (Blohm 1978) et le Canard souchet

(Poston 1974). La philopatrie chez les espèces migratrices peut s'appliquer à n'importe quel endroit utilisé au cours du cycle annuel. Le degré de philopatrie peut exercer une influence significative sur la structure génétique des populations. Lorsqu'il y a peu de mouvements d'individus entre les populations, une sous-structuration génétique considérable peut apparaître (Chesser 1991). Par conséquent, la philopatrie peut conduire à un isolement accru des populations, ce qui peut rendre les petites populations plus vulnérables à l'extinction locale (Gadgil 1971).

Enfin, une femelle juvénile et un mâle adulte ont réalisé une migration synchrone et parallèle (**figure 29**). Ces deux individus ont été équipés d'une balise GPS-GSM le 11 mars 2020, en Marais poitevin. La femelle a quitté le Marais poitevin le 11 avril 2020 afin de rejoindre Dieppe (Seine-Maritime). Concernant le mâle, après sa capture, il s'est décalé vers les marais de Rochefort (Charente-Maritime) avant de quitter cette zone le 22 avril 2020. A compter du 23 avril 2020, les deux individus ont migré de manière synchrone avant de prendre deux directions opposées lorsqu'ils ont atteint la Biélorussie à la mi-mai. En effet, le mâle a rejoint le sud de l'Ukraine tandis que la femelle a rejoint Moscou (Russie). Nous avons également pu constater que plusieurs autres individus ont quitté les deux zones humides de Vendée à la même date afin de réaliser leurs migrations. Le Canard souchet, et plus généralement les anatidés migrants, réalisent leur migration de nuit (Bruderer et Jenni 1988). Les migrations nocturnes se réalisent dans des conditions anticycloniques. En effet, une atmosphère calme ou la présence de vents légers à très modérés et bien orientés, un ciel dégagé rendant les étoiles visibles pour que les oiseaux puissent s'orienter sont les conditions idéales requises (Lefeuvre 1999). L'intensité de la migration nocturne sera donc d'autant plus forte que ces circonstances idéales seront réunies aux bonnes périodes (Elkins 1996). Sous nos latitudes, le temps fréquemment perturbé à la fin de l'hiver ne permet pas si souvent aux oiseaux de bénéficier des conditions optimales leur permettant de s'engager dans une migration nocturne. La migration peut être totalement stoppée en cas de grave détérioration des conditions atmosphériques (tempêtes, vague de froid). Ainsi, il semble pertinent d'analyser les données climatiques afin d'essayer de comprendre les raisons de ces départs migratoires en Vendée : conditions anticycloniques ? gel des plans d'eau ? A première vue, deux groupes d'individus ont quitté à deux dates distinctes les plans d'eau du Marais breton à la suite d'une baisse drastique des températures entraînant un gel de la surface des plans d'eau. Cette piste pourra être explorée prochainement.



Mâles juveniles	Mâles adultes	Femelles juveniles	Femelles adultes
<i>Equipés en 2020</i>	<i>Equipés en 2020</i>	<i>Equipées en 2020</i>	<i>Equipées en 2020</i>
— 200285	— 200288	— 200284	— 200307
— 200292	— 200296	— 200294	<i>Equipées en 2021</i>
— 200305	— 200304	<i>Equipées en 2021</i>	--- 200286
<i>Equipés en 2021</i>	— 200310	--- 200293	--- 200290
--- 200289	<i>Equipés en 2021</i>	--- 200299	--- 200297
--- 200291	--- 200281	--- 200309	--- 200301
--- 200302	--- 200298		
--- 200305	--- 200300		
--- 200310	--- 200304		

Réalisation : Axelle Moreau, août 2022 | Fond de carte : Bing Aerial

Figure 25. Trajets migratoires de l'ensemble des individus (n = 26) équipés de balises GPS-GSM au printemps 2020 et 2021.



Individu 200300

Mâle adulte

 05 mars 2021
Individu capturé et équipé d'un émetteur

 Trajet migratoire

 Etapes de la migration

 16 décembre 2021
Dernier signal émis par l'émetteur

Individu 200309

Femelle juvénile

 05 mars 2021
Individu capturé et équipé d'un émetteur

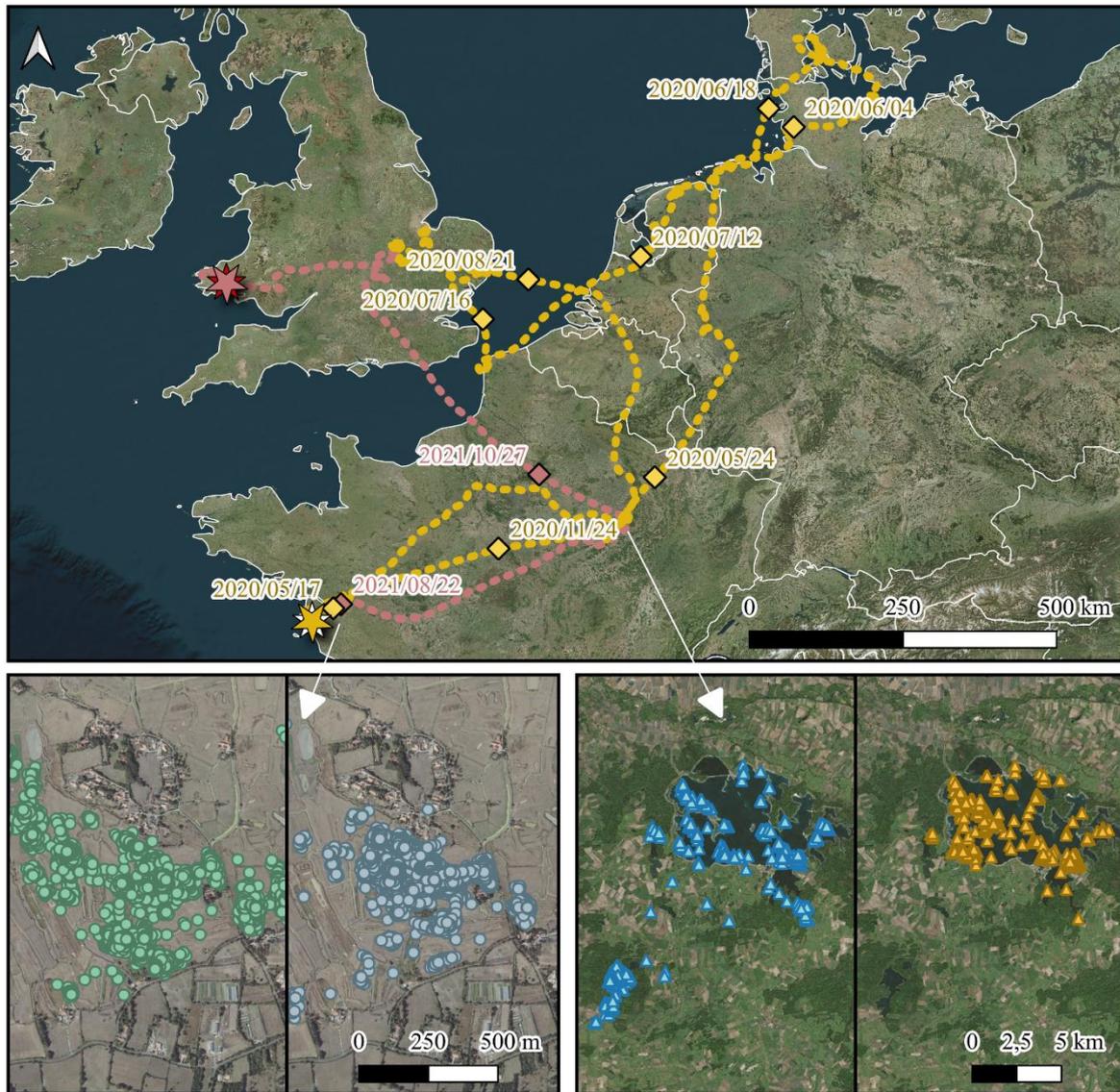
 Trajet migratoire

 Etapes de la migration

 30 mai 2021
Dernier signal émis par l'émetteur

Réalisation : Axelle Moreau, août 2022 | Fond de carte : Bing Aerial

Figure 26. Trajets migratoires de deux individus équipés de balises GPS-GSM en Marais breton, le 05 mars 2021. Ces deux individus se sont suivis jusqu'au départ de la femelle, le 05 mai 2021.



Individu 200307

Femelle adulte

Année 2020

☀ 12 mars 2020
Individu capturé et équipé
d'un émetteur

●●● Trajet migratoire

◆ Etapes de la migration

Année 2021

●●● Trajet migratoire

◆ Etapes de la migration

★ 02 novembre 2021
Dernier signal émis
par l'émetteur

Marais breton

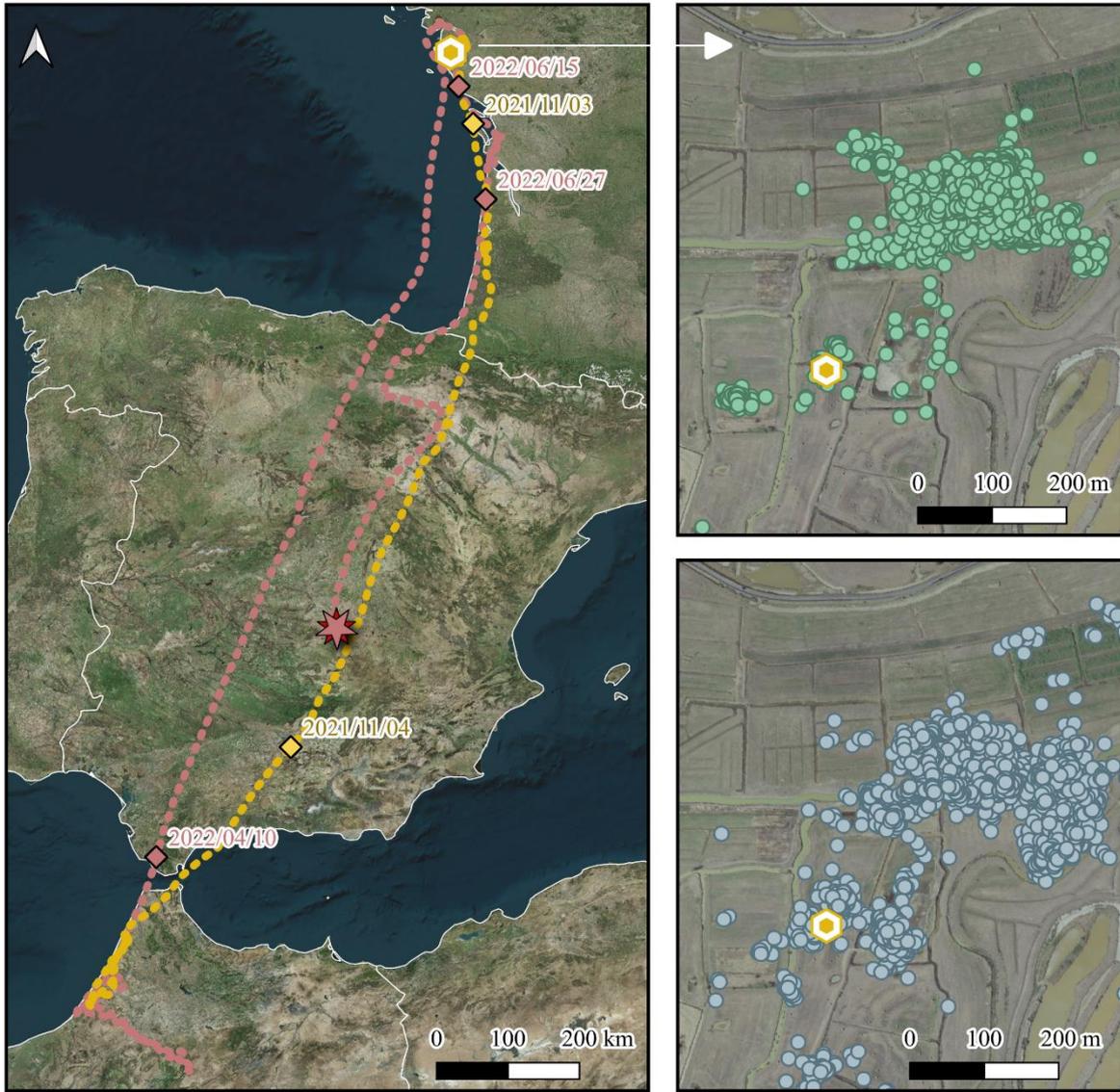
● 12 mars 2020 au 17 mai 2020
● 30 novembre 2020 au 22 août 2021

Lac du Der

▲ 22 août 2020 au 24 novembre 2020
▲ 23 août 2021 au 27 octobre 2021

Réalisation : Axelle Moreau, août 2022 | Fond de carte : Bing Aerial

Figure 27. Trajet migratoire d'une femelle adulte équipée d'une balise GPS-GSM en Marais breton, le 12 mars 2020. Cette femelle a été suivie deux années consécutives.



Individu 200293

Femelle juvénile

Année 2020

08 juin 2021
Individu capturé sur nid
et équipé d'un émetteur

Trajet migratoire

Etapas de la migration

Année 2021

Trajet migratoire

Etapas de la migration

07 août 2022
Dernier signal émis
par l'émetteur

Marais breton

Zone de nidification 2021

08 juin 2021 au 14 juin 2021

17 avril 2022 au 10 mai 2022

Réalisation : Axelle Moreau, août 2022 | Fond de carte : Bing Aerial

Figure 28. Trajet migratoire d'une femelle juvénile capturée sur son nid et équipée d'une balise GPS-GSM en Marais breton, le 08 juin 2021. Cette femelle a été suivie durant plus d'une année.



Individu 200288

Mâle adulte

 11 mars 2020
Individu capturé et équipé d'un émetteur

 Trajet migratoire

 Etapes de la migration

 22 août 2020
Dernier signal émis par l'émetteur

Individu 200284

Femelle juvénile

 11 mars 2020
Individu capturé et équipé d'un émetteur

 Trajet migratoire

 Etapes de la migration

 07 août 2020
Dernier signal émis par l'émetteur

Réalisation : Axelle Moreau, août 2022 | Fond de carte : Bing Aerial

Figure 29. Trajets migratoires de deux individus équipés de balises GPS-GSM en Marais poitevin, le 11 mars 2020.

Chapitre n°7. Discussion générale



Le Canard souchet *Spatula clypeata* est une espèce dans un bon état de conservation en Vendée (*i.e.* stabilité de la population nicheuse) (Marchadour *et al.* 2014). Cependant, dans un contexte de changement global, étudier le cycle de vie des espèces en bon état de conservation est pertinent afin d'apporter aux gestionnaires des méthodes de suivis et de gestion permettant de s'adapter aux évolutions du milieu. Pour ce faire, notre réflexion s'est articulée autour d'un grand objectif de recherche « Comprendre la relation entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet en halte prénuptiale dans deux zones humides de Vendée, le Marais breton et le Marais poitevin », décliné par la suite en trois sous-objectifs : (1) Etudier, de façon saisonnière, l'abondance et la diversité des invertébrés d'eau douce mais également les facteurs environnementaux qui influent sur la présence de ces espèces ; (2) Etudier, en halte prénuptiale, les caractéristiques environnementales et nutritives des habitats utilisés par le Canard souchet ainsi que sa niche isotopique ; (3) Définir des mesures de gestion de l'habitat en faveur de l'ensemble des cortèges d'espèces étudiées.

Dans un premier temps, nous avons réalisé une synthèse bibliographique décrivant 14 caractéristiques morphologiques et nutritives (taille, poids sec, énergie brute, protéines brutes, etc.) pour 656 taxons d'invertébrés d'eau douce (**Chapitre n°3 - Article n°1**). Cette synthèse montre qu'il existe une grande variabilité de certaines valeurs et notamment des valeurs calorifiques. Afin de limiter les erreurs, il est plus réaliste d'utiliser, par exemple, une valeur calorifique médiane ou une moyenne générale. Ces valeurs sont facilement obtenues grâce à cet article. Nous avons ensuite réalisé une étude de la dynamique annuelle des invertébrés d'eau douce (diversité, abondance, valeur énergétique) dans trente plans d'eau artificiels (**Chapitre n°3 - Article n°2**) situés dans le Marais breton et le Marais poitevin. Nos résultats ont permis de définir quatre typologies de plans d'eau en fonction des variables environnementales et de la présence de certains taxons clés d'invertébrés d'eau douce. De plus, les plans d'eau des deux zones humides présentaient une forte abondance en invertébrés d'eau douce, avec une médiane de 3 357 ind/m³ par site dans la colonne d'eau et 1 626 ind/m² par site dans les sédiments.

Dans un second temps, nous avons décrit les habitats utilisés par les Canard souchet en période de halte prénuptiale dans le Marais breton et le Marais poitevin à l'aide d'individus équipés de balises GPS-GSM (**Chapitre n°4 - Article n°3**). Nous avons montré que les Canard souchet utilisaient les sites en suivant un rythme nycthémeral. Le domaine vital de la plupart des

individus étudiés (73 %) comprenait principalement des plans d'eau. Les sites diurnes étaient des plans d'eau profonds, faiblement végétalisés et dominés par des microcrustacés dans la colonne d'eau, tandis que les sites nocturnes étaient des prairies humides ou des plans d'eau avec une couverture végétale aquatique élevée et une grande diversité taxonomique d'invertébrés d'eau douce dans la colonne d'eau. Les 31 sites sélectionnés sont riches en invertébrés d'eau douce dans la colonne d'eau (avec $3\,387 \pm 253$ à $113\,315 \pm 16\,061$ individus/m³), mais la densité d'invertébrés ne différait pas entre les sites diurnes et nocturnes. De plus, la taille des domaines vitaux ne différait pas entre les deux zones humides ou selon le sexe (mâles et femelles) et l'âge (juvéniles et adultes) des individus.

Enfin, dans un troisième et dernier temps, nous avons déterminé la niche isotopique du Canard souchet en halte pré-nuptiale (**Chapitre n°5 - Article n°4**). Notre étude a montré que les Canard souchet se nourrissaient principalement, dans la colonne d'eau, de microcrustacés, en particulier de Cladocera et de Copepoda, de larves de Chironomidae, de Pleidae et de matière organique particulaire (POM).

1. LA RESSOURCE ALIMENTAIRE ET LES HABITATS DISPONIBLES DANS LE MARAIS BRETON ET LE MARAIS POITEVIN

Bien qu'artificiels, les plans d'eau du Marais breton et du Marais poitevin sont de première importance pour la faune sauvage notamment du fait de leur richesse et de leur abondance en invertébrés d'eau douce. Durant les deux années de suivi, une différence interannuelle de diversité des invertébrés d'eau douce au sein de la colonne a été constatée. Lors de la première année de suivi, la diversité en hiver et au printemps était légèrement supérieure à celle de la deuxième année d'étude. Cependant, en été, la diversité était supérieure lors de la deuxième année de suivi, en comparaison à la première année. Aucune différence n'a été constatée en hiver. A contrario, au sein du sédiment, aucune différence interannuelle de diversité n'a été observée. Entre les deux zones humides étudiées, la diversité des invertébrés était similaire aussi bien dans la colonne d'eau (médiane de 5 taxons/étang [Q1 = 4 – Q3 = 6]) que dans le sédiment (2,5 taxons/étang [Q1 = 2 – Q3 = 3,5]). Bien qu'une faible différence interannuelle puisse exister, à cette échelle taxonomique, la diversité des plans d'eau des zones humides vendéennes correspond à celle trouvée dans d'autres zones humides à travers le monde (Balcombe *et al.* 2005). La diversité en taxon était plus élevée lorsque le recouvrement en végétation aquatique était plus élevé et que la hauteur d'eau était faible. En effet, des niveaux d'eau bas et hétérogènes (*i.e.* variation de la topographie et des niveaux sur une même parcelle) influencent le développement d'une végétation aquatique diversifiée, abritant ainsi une plus grande diversité d'invertébrés d'eau douce (Friday 1987 ; Zimmer *et al.* 2000 ; Batzer et Boix 2016). De plus, certaines plantes comme la Renoncule aquatique *Ranunculus aquatilis*, végétation typique des zones humides vendéennes (Dupont 1986), émerge au printemps et épure l'eau, permettant de générer la présence de communautés d'invertébrés diversifiées (Gregg et Rose 1982). Bien que l'absence ou la présence de végétaux type macrophytes dans la colonne d'eau influence la diversité, ce paramètre ne semble pas influencer l'abondance des invertébrés d'eau douce.

Une différence interannuelle d'abondance en invertébrés d'eau douce dans la colonne a été observée au printemps et en été. Lors de la deuxième année de suivi, les abondances étaient supérieures à celles de la première année. Cette deuxième année a été marquée par une

sécheresse précoce. La surface en eau des plans d'eau a diminué rapidement ce qui a pu concentrer les invertébrés, faisant ainsi augmenter leur densité au mètre cube. L'abondance dans la colonne d'eau était plus élevée dans le Marais poitevin (médiane de 5 182 individus/m³ [Q1 = 2 014 – Q3 = 11 492]) que dans le Marais breton (2 512 individus/m³ [Q1 = 892 – Q3 = 6 939]) sur les deux années de suivi. C'est au printemps, c'est-à-dire durant la période de migration pré-nuptiale, que l'abondance totale était la plus élevée au sein des deux marais mais avec tout de même une abondance plus élevée en Marais poitevin (8 232 individus/m³ [Q1 = 2 507 – Q3 = 14 783]) qu'en Marais breton (3 988 individus/m³ [Q1 = 1 080 – Q3 = 12 294]). Les populations d'invertébrés d'eau douce restent plus abondantes au printemps et en été (mars à juillet) qu'en hiver (DuBow 1988). En hiver, plusieurs espèces d'invertébrés hivernent sous forme d'œufs, de minuscules larves ou de nymphes.

L'abondance des invertébrés d'eau douce au sein du sédiment était légèrement plus élevée en été et en automne de la deuxième année de suivi, en comparaison à la première année. À la suite de la sécheresse de la deuxième année, en été, les plans d'eau toujours en eau étaient des plans d'eau profonds, caractérisés par un taux d'envasement élevé. Cette étude a montré que ce type de site était caractérisé par une abondance élevée en invertébrés au sein du sédiment, pouvant expliquer l'abondance supérieure des invertébrés en été et en automne, au cours de la deuxième année de suivi. De plus, c'est encore une fois dans le Marais poitevin que l'abondance des invertébrés d'eau douce était la plus élevée (médiane de 2 194 ind/m² [Q1 = 1 327 – Q3 = 3 931] contre 1 725 ind/m² [Q1 = 730 – Q3 = 2 920] en Marais breton). Cependant, contrairement aux invertébrés de la colonne d'eau, au sein du sédiment, c'est en hiver que l'abondance était la plus importante (1 260 ind/m² [Q1 = 544 – Q3 = 2 288]). Cette différence de saisonnalité dans les pics d'abondance entre les invertébrés du sédiment et de la colonne d'eau peut s'expliquer notamment par le fait que certains taxons benthiques tels que les Chironomidae émergent au printemps (Danell et Sjöberg 1977). Ces derniers, initialement localisés dans le sédiment, se retrouvent dans la colonne d'eau avant d'émerger.

De tous les taxons échantillonnés sur les 30 sites, les microcrustacés étaient les plus abondants et les plus fréquents (*i.e.* les plus présents dans l'ensemble des échantillons) dans la colonne d'eau (Cladocera et Copepoda) et dans le sédiment (Ostracoda). Dans les zones humides, en été comme en hiver, les Cladocera sont généralement les plus abondants (Rogers *et al.* 2010). Ce taxon est présent dans la colonne d'eau, indifféremment de la présence ou non de végétation

aquatique (Romare *et al.* 2003). Leur densité peut atteindre jusqu'à un million/m², même sous la glace au début de l'hiver (Rogers *et al.* 2010), et leur présence dans 76 % des échantillons de cette étude peut expliquer le fait que la végétation aquatique influence la diversité des invertébrés d'eau douce et non leur abondance.

L'ensemble des plans d'eau des deux zones humides étudiées présentaient des abondances et diversités élevées en invertébrés d'eau douce dans la colonne d'eau et le sédiment. Cependant, l'abondance, la richesse et la composition en invertébrés d'eau douce différaient entre les plans d'eau. Ainsi, nous avons identifié les variables environnementales qui influencent l'abondance et la structure des communautés d'invertébrés d'eau douce. Nous avons décrit 4 types d'habitats ainsi que les invertébrés associés présents au sein des deux zones humides vendéennes étudiées.

Les plans d'eau profonds végétalisés (7 % des sites - Habitat A - Tableau 6) : Cet habitat présentait une forte teneur en limon, une couverture végétale aquatique élevée et un long temps d'inondation. Les taxons associés, dans le sédiment et la colonne d'eau, étaient des Gammaridae et des Atyidae, deux taxons très énergétiques, respectivement 45,56 cal/ind (poids sec) et 57,15 cal/ind (poids sec) (Moreau *et al.* 2021).

Les plans d'eau peu profonds et en pente douce (33 % des sites - Habitat B - Tableau 6) : Cette typologie de site était associée à une couverture importante de végétation aquatique (> 75 %), conduisant à une diversité et une abondance élevée d'invertébrés d'eau douce dans la colonne d'eau. Ces habitats présentaient également la saturation et la concentration en oxygène dissous les plus faibles (82 % et 3,44 mg/L en moyenne, respectivement), ce qui reflète tout de même un environnement relativement bien oxygéné (Langlet 2014). Dans la colonne d'eau, les principaux taxons de cet habitat étaient les Chironomidae, Cladocera, Corixidae, Ephemeroptera, Ostracoda, Physidae, Dytiscidae, Hydrophilidae, et Zygoptera. La forte abondance de microcrustacés dans la colonne d'eau rend ces sites très importants pour les espèces d'anatidés filtreuses telles que le Canard souchet. A contrario, les invertébrés étaient peu abondants dans le sédiment.

Les plans d'eau avec des pentes abruptes (33 % des sites - Habitat C - Tableau 6) : Cet habitat possédait une profondeur d'eau modérée et une forte teneur en limon dans le sédiment. L'abondance des invertébrés d'eau douce était modérée aussi bien dans la colonne d'eau que

dans le sédiment. Les Gammaridae étaient le principal taxon de cet habitat (colonne d'eau et sédiment). Dans le sédiment étaient également présents les Chironomidae, Ceratopogonidae et Oligochaeta. La colonne d'eau contenait également des Atyidae, Chironomidae, Cladocera, Copepoda, Corixidae, Ephemeroptera, Mysidae, Ostracoda, Physidae, Dytiscidae, et Notonectidae. Cet habitat était défini par une couverture végétale aquatique variable (entre 0 et 100 %). Des taxons affiliés à la végétation tel que les Ephemeroptera ou les Physidae étaient présents (Lodge 1985 ; Bouchard 2004) ainsi que d'autres taxons comme les Copepoda qui évitent la végétation émergente, alors que les Cladocera ne montrent aucune préférence d'habitat (Romare *et al.* 2003).

Les plans d'eau en pente modérée (27 % des sites - Habitat D - Tableau 6) : Cet habitat possédait les niveaux d'eau les plus élevés (34,59 cm en moyenne), des pentes modérées et une forte teneur en sable dans le sédiment. Dans la colonne d'eau, l'abondance des invertébrés d'eau douce était faible mais avec plusieurs taxons majeurs, tels que les Copepoda, Mysidae, Ostracoda, Pleidae, Hydracarina, et Notonectidae. Dans le sédiment, l'abondance des invertébrés d'eau douce était élevée avec trois taxons majeurs : Chironomidae, Ostracoda, et Corixidae. Les variables environnementales qui définissent l'habitat D étaient en opposition avec celles de l'habitat B (**tableau 6**).

Ces différents habitats permettent de comprendre les variables qui influencent l'abondance et la structure des communautés d'invertébrés d'eau douce mais également de comprendre les interactions proies-prédateurs afin de conserver les espèces vivant dans les zones humides (invertébrés d'eau douce, poissons, amphibiens, oiseaux d'eau, vertébrés terrestres) et de mieux gérer leurs habitats. Ainsi, tous les habitats décrits précédemment jouent un rôle au sein des zones humides. Certains habitats sont cependant privilégiés par les espèces vivant en zones humides en fonction de leur cycle de vie. Pour le Canard souchet, les plans d'eau tels que ceux de l'habitat B sont importants pour qu'il puisse s'alimenter qualitativement tandis que les plans d'eau profonds tels que ceux décrits dans l'habitat C sont privilégiés par le Canard souchet pour ses activités de confort et de repos. De plus, la dynamique annuelle des invertébrés d'eau douce peut être ainsi être corrélée au cycle annuel du Canard souchet afin d'affiner la compréhension de sa présence en Vendée (**figure 30**).

Cycle annuel du Canard souchet et disponibilité des invertébrés d'eau douce dans les Marais breton et poitevin

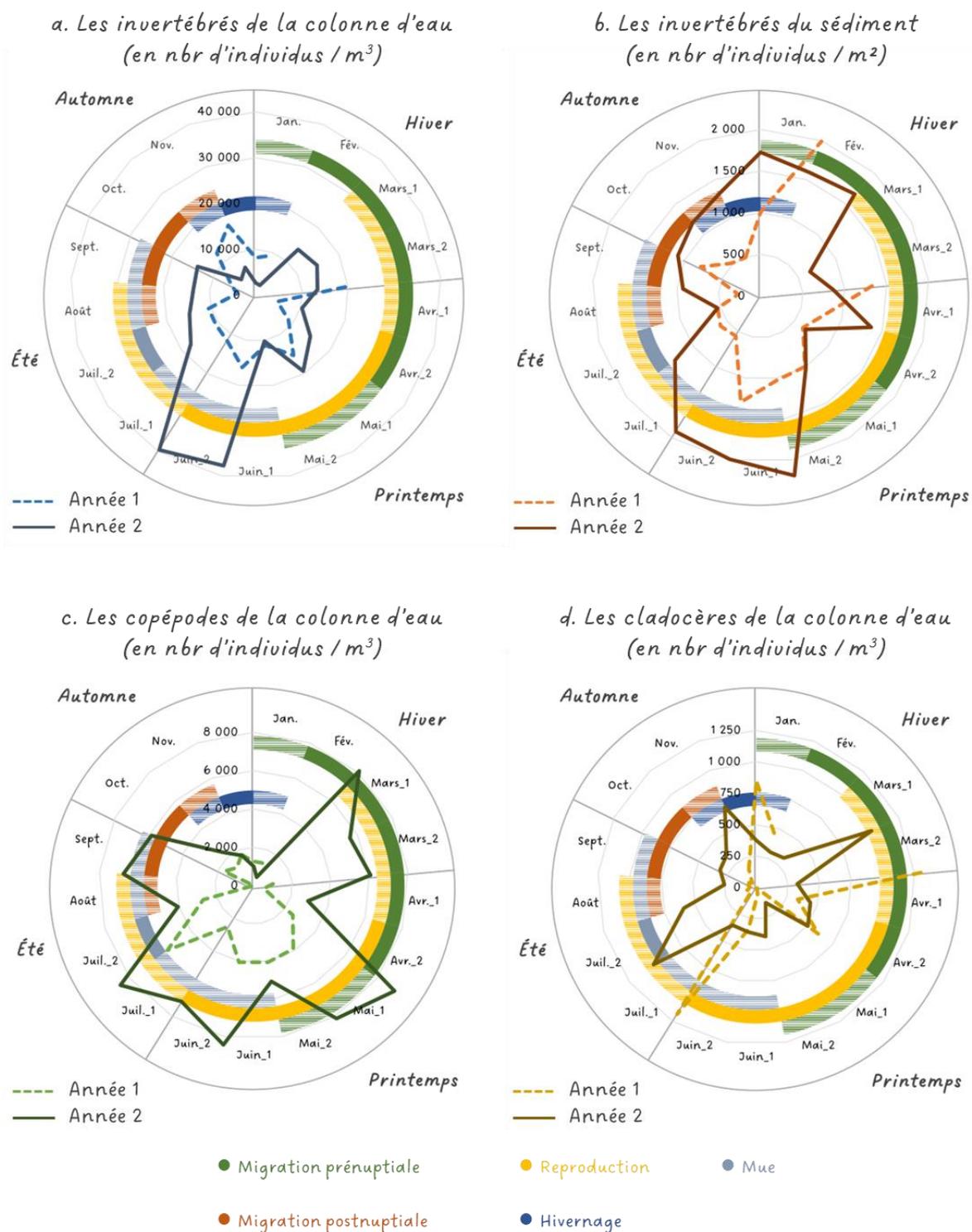


Figure 30. Schéma de synthèse des principaux résultats : Cycle annuel du Canard souchet et disponibilité des invertébrés d'eau douce dans le Marais breton et le Marais poitevin. L'abondance des invertébrés de la colonne d'eau et du sédiment sont présentés, avec un focus sur les deux taxons les plus abondants : les copépodes et les cladocères. Les données correspondent aux valeurs médianes des sites du suivi annuel des invertébrés.

2. LE CANARD SOUCHET EN HALTE PRENUPTIALE DANS LE MARAIS BRETON ET LE MARAIS POITEVIN

2.1. L'utilisation de l'espace par le Canard souchet en halte prénuptiale

Les migrations sur de longues distances sont très éprouvantes physiquement pour les oiseaux. La disponibilité d'habitats et de ressources alimentaires le long de la route de migration est essentielle, bien que l'emplacement et la distance entre les sites de halte varient en fonction des stratégies migratoires employées. Ces zones de haltes migratoires ont un rôle crucial pour la survie des oiseaux bien qu'elles soient exploitées durant un temps très court au cours du cycle annuel (Moore *et al.* 1990). Le nombre de haltes migratoires nécessaires est variable selon les espèces mais peut également varier entre individus (Arzel 2006). Du fait de sa stratégie migratoire, lors de sa migration prénuptiale, le Canard souchet réalise de nombreuses haltes afin de s'alimenter et se reposer.

Pendant la halte migratoire, certaines espèces d'Anatidae sont plus spécifiques que d'autres dans leur choix d'habitat. En halte migratoire, le Canard souchet choisirait de préférence de plans d'eau (**article n°3**). Cependant, la taille et la composition de l'habitat au sein des domaines vitaux pouvaient différer d'une zone humide à l'autre (Marais breton et Marais poitevin) et d'un individu à l'autre. En effet, bien que le domaine vital de plus de la moitié des canards étudiés (73 %) contenait principalement des plans d'eau (en moyenne 59 % de la surface du domaine vital), en Marais poitevin, les individus exploitaient majoritairement des prairies humides.

Aucune différence dans la taille des domaines vitaux n'a été observée entre les deux zones humides. Cependant, la surface minimale utilisée (MCP, Minimum Convex Polygons) était, en moyenne, plus grande dans le Marais poitevin que dans le Marais breton. Les plans d'eau et les prairies humides sont beaucoup plus dispersés dans le Marais poitevin que dans le Marais breton. Ainsi, la plus faible densité de zones en eau (plans d'eau et prairies inondées) pousse probablement les oiseaux à explorer des territoires plus grands, ce qui peut expliquer la plus grande surface totale des MCP dans le Marais poitevin. Cela montre également que les oiseaux doivent utiliser plusieurs habitats en eau et ne peuvent pas s'en contenter d'un seul, même dans

une zone humide où la disponibilité d'habitats proches est réduite. De plus, l'absence de différences dans la taille des domaines vitaux entre les mâles et les femelles peut s'expliquer par le fait que les Canard souchet sont considérés comme des reproducteurs « sur revenus » (Ganter et Cooke 1996 ; Gauthier *et al.* 2003). Par conséquent, les mâles et les femelles s'alimentent de façon similaire lors des haltes migratoires afin de finir leur voyage vers les sites de reproduction. Ce résultat est soutenu par Arzel et Elmberg (2004) qui n'ont trouvé aucune différence entre les sexes dans le comportement alimentaire du Canard souchet sur les sites de halte printanière (temps passé à s'alimenter, répartition jour/nuit et méthode d'alimentation).

Bien que nos résultats soient en accord, le sex-ratio de notre étude était déséquilibré et va en faveur des mâles, notamment des mâles juvéniles. Notre méthode de capture a très certainement favorisé les mâles, *i.e.* des mâles non appariés, qui sont majoritairement des mâles juvéniles et seraient venus courtiser nos femelles appelants. Cependant, ce constat est également en lien avec une étude réalisée au Royaume-Uni sur les Canard souchet hivernant qui a montré que la probabilité de capturer un mâle était supérieure à celle de capturer une femelle (Wood *et al.* 2021). En effet, pour la saison hivernale 2019-2020, pour les individus adultes, la probabilité de capturer un mâle était de 84 % et chez les juvéniles, la probabilité de capturer un mâle était de 73,5 %. Ce biais en faveur des mâles, chez le Canard souchet mais plus généralement chez l'ensemble des Anatidae, est lié à la prédation accrue des femelles nicheuses (Johnson et Sargeant 1977 ; Ramula *et al.* 2018). Ces dernières sont vulnérables aux prédateurs lorsqu'elles sont sur leur nid, tandis que les mâles ne jouent pas de rôle dans l'incubation ou l'élevage des couvées. Une telle prédation entraîne des taux de mortalité plus élevés des femelles par rapport aux mâles (Ramula *et al.* 2018). En Europe, les prédateurs de femelles nicheuses comprennent des mammifères non indigènes tel que le Vison d'Amérique (*Neovison vison*) et des mammifères indigènes tels que le Renard roux (*Vulpes vulpes*, (Blums et Mednis 1996 ; Opermanis *et al.* 2001 ; Albrecht *et al.* 2006). Ainsi, afin d'améliorer le sex-ratio de cette étude et conforter nos résultats, il serait pertinent de réitérer cette étude en réalisant un effort de capture supplémentaire et en améliorant notre méthode de capture en faveur des adultes et des femelles.

Enfin, le Canard souchet a montré une activité nyctémérale lors de ses haltes pré-nuptiales. De la même manière qu'en hivernage (Triplet 2012), le rythme quotidien d'activités des Canard souchet, et plus généralement des anatidés migrateurs, est lié au cycle nyctéméral (alternance

jour/nuit). Les géolocalisations de la majorité des individus suivis ont montré une distinction significative entre les sites utilisés de jour et de nuit. Les Canard souchet s'alimentent principalement la nuit. La journée, sur les sites exploités, ils effectuent leurs activités de confort mais également d'alimentation afin de satisfaire leurs besoins énergétiques élevés à cette période de l'année. Une étude réalisée sur le Canard souchet d'Australie *Spatula rhynchotis* a montré que les individus passaient, en journée, 60 % de leur temps à s'alimenter (Matsubara *et al.* 1994). Cette activité alimentaire journalière était probablement due à la présence constante de zooplancton et plus particulièrement de copépodes, sous la surface de l'eau, à cette période de l'année. De plus, en hiver, chez plusieurs espèces de canards, il a été constaté que l'alimentation diurne était accrue en début de matinée et en fin d'après-midi (Hepp 1985 ; Michot *et al.* 1994 ; Green *et al.* 1999 ; Bengtsson *et al.* 2014). Ce phénomène a été attribué à l'incapacité des oiseaux, qui se nourrissent principalement la nuit, de satisfaire leurs besoins nutritionnels uniquement à cette période de la journée (Michot *et al.* 1994). Plusieurs raisons peuvent expliquer l'alimentation principalement nocturne du Canard souchet, aussi bien en hivernage qu'en période de halte prénuptiale, telles que l'absence de perturbation d'origine anthropique et l'évitement des prédateurs diurnes (Tamisier 1974 ; Jorde et Owen 1988 ; McNeil *et al.* 1992). Les canards qui se nourrissent sont plus isolés de leurs congénères et donc plus exposés au risque de prédation diurne.

Afin d'améliorer la compréhension du temps et de la période d'alimentation diurne du Canard souchet en halte prénuptiale, il serait intéressant de réaliser une étude sur le budget temps-activité des individus. Une synthèse de données sur les anatidés hivernants a montré que pour un large éventail d'espèces ($n = 36$ dont 6 espèces d'Anserinae et 30 espèces d'Anatinae), sur une période de 24h, les individus peuvent passer 20 à 70 % de leur temps à se nourrir, 10 à 50 % à se reposer, < 20 % à l'entretien, à la vigilance et la locomotion, et seulement 2 % ou moins de leur temps sur les activités sociales (Weller 1988). La recherche de nourriture et le repos sont les comportements diurnes les plus fréquemment rapportés. Les comportements sociaux, d'alerte, de maintenance et de locomotion ne représentent qu'une petite proportion des budgets d'activités (Döpfner *et al.* 2009 ; Rose *et al.* 2022). De la même manière qu'en période d'hivernage, les oiseaux d'eau en halte passent ainsi la plupart de leur temps à se nourrir et à flâner, mais les écarts par rapport aux budgets d'activité « normaux » peuvent affecter les budgets énergétiques, réduire la survie et nuire à la productivité et au succès de la reproduction lors des saisons de reproduction suivantes (Haramis *et al.* 1986 ; Paulus 1988 ; Crook *et al.*

2009). Par conséquent, réaliser une étude des budgets temps-activité des Canard souchet et plus généralement des oiseaux d'eau pourrait servir : à évaluer la qualité et la quantité relatives de l'habitat et de la ressource alimentaire ; à formuler des hypothèses sur les demandes énergétiques et/ou la capacité de répondre à ces demandes ; à comparer les modèles d'activité au sein des espèces et entre elles dans différentes régions géographiques ; et à affiner les mesures de gestion ou de conservation proposées (Paulus 1988 ; Woodin et Michot 2006 ; Crook *et al.* 2009).

2.2. Les habitats exploités par les Canard souchet

Sur les sites exploités par les Canard souchet en halte pré-nuptiale, la diversité et la densité des invertébrés d'eau douce de la colonne d'eau étaient élevées dans les deux zones humides étudiées. Pour rappel, uniquement les invertébrés de la colonne d'eau ont été étudiés dans les habitats utilisés par les Canard souchet. Les 31 sites étudiés ont révélé une abondance médiane de 19 868 individus/m³ [Q1 = 11 765 – Q3 = 35 761] et une diversité médiane de 5,5 taxons/site [Q1 = 4,5 – Q3 = 7,5]. Ainsi, l'abondance importante d'invertébrés d'eau douce dans les plans d'eau de ces deux zones humides pourrait expliquer leur attractivité pour le Canard souchet lors de leur halte pré-nuptiale. Cette étude a également montré que les sites utilisés par les individus en période de migration pré-nuptiale étaient plus abondants en invertébrés dans le Marais breton (médiane de 21 678 individus/m³ [Q1 = 10 564 – Q3 = 33 776]) que dans le Marais poitevin (19 211 individus/m³ [Q1 = 16 588 – Q3 = 36 936]). Cette différence d'abondance entre les deux zones humides étudiées est mineure mais ces résultats ne reflètent pas les mêmes tendances que le suivi annuel des invertébrés d'eau douce, où les invertébrés de la colonne d'eau étaient, au printemps, plus abondants en Marais poitevin qu'en Marais breton. Plusieurs points peuvent expliquer cette différence de valeurs. Ces deux zones humides possèdent un grand nombre de plans d'eau et de prairies humides. Cependant, le Marais breton bénéficie d'un nombre plus important de zones en eau très proches les unes des autres que le Marais poitevin. Les sites suivis pendant deux ans ont été choisis de manière non aléatoire, en fonction notamment des autorisations d'accès accordées par les propriétaires. De plus, il s'agissait uniquement de plans d'eau, aucune prairie humide n'a été suivie. Ainsi, il est possible que plusieurs de ces sites échantillonnés lors du suivi annuel des invertébrés ne soient que peu ou pas utilisés par les Canard souchet en halte pré-nuptiale du fait notamment de leur faible abondance en invertébrés

d'eau douce, faisant abaisser l'abondance médiane des sites étudiés en Marais breton. Dans ce dernier marais, les individus en halte peuvent être sélectifs quant aux sites qu'ils souhaitent exploiter afin de s'alimenter car le Marais breton bénéficie d'un nombre très élevé de zones en eau. Ainsi, l'étude des habitats utilisés en halte montre que les Canard souchet trouvent plus d'invertébrés en termes d'abondance dans le Marais breton que dans le Marais poitevin ce qui peut permettre d'expliquer la forte présence de Canard souchet en Marais breton. En effet, le Marais breton est réputé pour son abondance en Canard souchet, notamment en période de migration pré-nuptiale et de reproduction. Enfin, en halte pré-nuptiale, le Canard souchet adoptait, comme en hivernage, un rythme nycthéral. Ce dernier utilisait ainsi deux typologies d'habitats distincts en fonction de l'heure de la journée. Certains sites ont été utilisés de jour comme de nuit créant une troisième typologie d'habitat.

Les sites nocturnes (Habitat E - Tableau 6) avaient une couverture importante de végétation aquatique émergente et une pente douce offrant une structure d'habitat plus diversifiée et augmentant la diversité, la biomasse et la densité des invertébrés d'eau douce (Olson *et al.* 1995 ; Broyer et Curtet 2012) en comparaison aux sites à utilisation diurne. Cependant, une végétation émergente trop dense peut avoir un impact sur l'activité d'alimentation et la détection des proies par les prédateurs (De Leon et Smith 1999), *i.e.* le Canard souchet. Pour les canards de surface, un ratio de 50 % d'eau libre et 50 % de végétation est important car il permet une plus grande diversité de ressources alimentaires, *i.e.* de plantes et d'invertébrés d'eau douce (Webb *et al.* 2010). Ce type de plan d'eau est en adéquation avec l'habitat B (**tableau 6**) défini lors du suivi annuel des invertébrés d'eau douce. De plus, comme pour l'habitat B, les sites nocturnes avaient une forte densité en invertébrés d'eau douce dans la colonne d'eau (médiane de 24 210 individus/m³ [Q1 = 16 588 – Q3 = 34 585]). Cet habitat était dominé par les microcrustacés (Copepoda, Cladocera et Ostracoda) ainsi que par les Coleoptera, Decapoda, Diptera et Ephemeroptera. L'exploitation nocturne de tels sites et de telles ressources (abondantes et diversifiées) pourrait s'expliquer par le fait que les oiseaux peuvent être plus sélectifs et peuvent ainsi répondre potentiellement à divers besoins nutritionnels de manière plus efficace (Tidwell *et al.* 2013 ; Schepker *et al.* 2019). Les habitats d'alimentation que nous décrivons sont comparables à ceux identifiés dans le nord de l'Europe (Pöysä *et al.* 1996 ; Pöysä et Sorjonen 2000). En effet, les espèces de canards de surface ayant un grand corps, mais une faible densité de lamelles, ont tendance à se trouver dans des micro-habitats profonds et ouverts. A contrario, les espèces ayant un plus petit corps, mais avec une forte densité de lamelles, ont

tendance à se nourrir dans des micro-habitats peu profonds et couverts de végétation (Pöysä *et al.* 1996 ; Pöysä et Sorjonen 2000). De plus, les guildes de canards de surface du Nord de l'Europe semblent être assemblées en fonction de leur similitude en ce qui concerne la longueur du corps plutôt qu'en fonction de la densité lamellaire (Pöysä *et al.* 1994). Cependant, il est important de souligner que les études réalisées en Amérique du Nord suggèrent le contraire. En effet, il a été démontré que chez les canards de surface, les espèces ayant une faible densité de lamelles (mais des corps plus grands) ont tendance à se nourrir dans des micro-habitats peu profonds et végétalisés où les proies invertébrés sont nombreuses (Armstrong et Nudds 1985) tandis que les espèces ayant des lamelles denses (mais des corps plus petits) ont tendance à se nourrir au large des zones en eau, là où les proies sont plus petites (Nudds et Bowlby 1984). Ainsi, dans les prairies d'Amérique du Nord, il existe une corrélation entre la présence de végétation submergée et la taille des invertébrés aquatiques (Armstrong et Nudds 1985). Ces études montrent l'importance de la densité de lamelles et de la taille du corps en fonction du type d'habitat (Nudds *et al.* 2000).

Les sites nocturnes comptabilisaient une diversité d'invertébrés d'eau douce dans la colonne d'eau plus importante que les sites diurnes. Cependant, aucune différence significative n'a été observée dans la densité des invertébrés d'eau douce entre les sites diurnes, diurnes et nocturnes, et nocturnes. Pendant la migration pré-nuptiale, les Canard souchet augmenteraient leur temps d'alimentation sur les sites diurnes afin d'accumuler suffisamment de protéines pour la migration (Lindström et Piersma 1993 ; Arzel et Elmberg 2004). Ainsi, ces sites diurnes sélectionnés doivent contenir des ressources alimentaires en quantité et facilement accessibles.

Pendant le jour (Habitat G - Tableau 6), les oiseaux se sont concentrés sur des plans d'eau ouverts (non végétalisés) et relativement profonds leur permettant de réaliser leurs activités de confort telles que le toilettage et le repos (Guillemain *et al.* 2002b ; Poisbleau 2005) mais également leur activité d'alimentation. En effet, les sites diurnes présentaient une abondance conséquente d'invertébrés d'eau douce (médiane de 17 296 individus/m³ [Q1 = 9 046 – Q3 = 27 267]). Ce type de plan d'eau est en lien avec l'habitat C (**tableau 6**) défini lors du suivi annuel des invertébrés d'eau douce. Ce type de plans d'eau permet aux individus de palier le risque de prédation et par conséquent de s'alimenter plus sereinement. En effet, des eaux peu profondes couplées à une forte densité de végétation obstruent la vision et augmentent le risque de prédation des Canard souchet (Legagneux 2007), ne permettant donc pas à cette espèce de

canard de se nourrir dans ces habitats pendant la journée. Ainsi, pour détecter l'approche des prédateurs, les canards préfèrent utiliser des méthodes de recherche de nourriture « peu profondes », où leurs yeux sont au-dessus de la surface de l'eau (Guillemain *et al.* 2007). En effet, du fait de la position de son bec, le champ de vision du souchet s'étend sur 220°, lui offrant ainsi une couverture visuelle complète autour de sa tête. Un champ visuel complet, c'est-à-dire sans zone aveugle au-dessus ou à l'arrière de la tête, n'est possible que chez les espèces d'oiseaux pour lesquelles la recherche de nourriture est principalement guidée par des indices tactiles, tel que pour le Canard souchet (Guillemain *et al.* 2002b). Ainsi, pour le Canard souchet et l'ensemble des canards de surface, lorsque les yeux des individus sont au-dessus de la surface de l'eau pendant l'activité de recherche de nourriture, ces derniers seraient capables de combiner l'activité de recherche de nourriture avec celle de vigilance (Guillemain *et al.* 2001). Cependant, uniquement un certain niveau de vigilance peut être assuré par les Canard souchet lorsqu'ils ont la tête baissée, même avec une vision panoramique totale (Guillemain *et al.* 2002b). Les individus sont ainsi obligés de balayer l'horizon du regard avec la tête haute afin de repérer directement les menaces ou pour obtenir des informations précises du comportement des autres individus (Guillemain *et al.* 2001).

Enfin, certains sites ont été utilisés *de jours comme de nuit (Habitat F - Tableau 6)*. Cet habitat avait des caractéristiques environnementales communes aux sites diurnes (**habitat G – tableau 6**) et nocturnes (**habitat E - tableau 6**). L'abondance des invertébrés d'eau douce était supérieure aux sites diurnes mais inférieure aux sites nocturnes (médiane de 20 998 individus/m³ [Q1 = 8 682 – Q3 = 57 799]). Cet habitat était dominé par les Copepoda et Cladocera. Ces deux taxons ont une valeur énergétique élevée, en moyenne 5 767 cal/g de poids sec et 5 056 cal/g de poids sec, respectivement (Moreau *et al.* 2021) et sont petits, en moyenne 1,69 mm et 1,06 mm, respectivement (Moreau *et al.* 2021). Ceci est cohérent avec les prévisions des besoins énergétiques liés à la migration (Batt *et al.* 1992). Ainsi, les individus semblent utiliser des sites où les ressources alimentaires permettent un apport énergétique maximal. Cet habitat correspond en plusieurs points à l'habitat D du suivi annuel des invertébrés d'eau douce (**tableau 6**).

A partir des variables environnementales et de certains taxons clés d'invertébrés d'eau douce, nous avons ainsi pu définir quatre typologies de plans d'eau et les corréler aux besoins en habitats du Canard souchet en halte pré-nuptiale (**figure 31**). La concordance entre les habitats

du suivi annuel des invertébrés d'eau douce et le suivi des habitats utilisés par les Canard souchet en période de migration prénuptiale montre l'importance de l'ensemble des zones en eau (plans d'eau et prairies humides) qui composent une zone humide lors d'une phase courte du cycle annuel des anatidés migrateurs : la migration prénuptiale. En effet, cette étude démontre une utilisation variée de l'habitat par les individus durant la halte migratoire. Ainsi, l'ensemble de ces habitats humides sont d'un enjeu prioritaire en termes de conservation pour les gestionnaires de ces zones humides. De plus, bien que l'abondance des invertébrés d'eau douce ainsi que la présence de certains taxons clés soient importantes, la topographie de l'habitat et la sûreté du site jouent également un rôle. Les individus en halte doivent trouver des sites « sécurisés » pour l'alimentation mais également le repos. Lorsque le dérangement ou la prédation sont importants sur un site, les oiseaux augmentent leur comportement de vigilance, diminuent leurs temps d'alimentation et de repos, et par conséquent s'affaiblissent (diminution de leur stock énergétique) (Le Corre 2009). Ces individus ne seront alors pas en mesure de stocker de l'énergie pour leur migration. De plus, les oiseaux d'eau sont plus vulnérables lorsque leur condition corporelle est basse (faible masse de lipides et de protéines) (Bergan et Smith 1993 ; Dugger *et al.* 1994). Ainsi, la vulnérabilité des oiseaux au dérangement augmente avec leurs besoins énergétiques et nutritifs, et l'intensité de leur activité alimentaire (Madsen 1995). Le dérangement peut ainsi influencer la date du départ des communautés d'oiseaux d'eau et peut forcer les individus à quitter le site de halte migratoire dans un état sous-optimal.

Tableau 6. Synthèse des paramètres environnementaux et des densités et diversités d'invertébrés mesurées sur les quatre types d'habitats définis lors du suivi annuel des invertébrés d'eau douce (Habitat A = Plans d'eau végétalisés et profonds ; Habitat B = Plans d'eau en pente douce ; Habitat C = Plans d'eau en pente abrupte ; Habitat D = Plans d'eau en pente modérée) et du suivi des habitats utilisés par les Canard souchet en halte pré-nuptiale (Habitat E = Sites nocturnes ; Habitat F = Sites diurnes et nocturnes ; Habitat G = Sites diurnes). Le code couleur définit l'ordre de grandeur des valeurs (● = valeur faible / petite ; ● = valeur moyenne / modérée ; ● = valeur élevée / forte).

	<i>Suivi annuel des invertébrés d'eau douce</i>				<i>Suivi des habitats printaniers du souchet</i>		
	Habitat A	Habitat B	Habitat C	Habitat D	Habitat E	Habitat F	Habitat G
<i>Paramètres environnementaux</i>							
Superficie en eau du site (m ²)	10 997 ●	11 580 ●	7 955 ●	9 905 ●	8 185 ●	7 012 ●	8 005 ●
Pente	Modérée ●	Douce ●	Abrupte ●	Modérée ●	Douce ●	Modérée ●	Abrupte ●
Recouvrement en végétation aquatique (%)	50 à 100 ●	> 75 ●	0 à 100 ●	0 à 100 ●	61 ●	64 ●	27 ●
Niveau d'eau (cm)	34,3 ●	26,1 ●	30,8 ●	34,6 ●	28,2 ●	25,8 ●	40,9 ●
Hauteur de sédiment	na	na	na	na	6,3 ●	6,9 ●	10,7 ●
Granulométrie du sédiment : limon (%)	78 ●	63 ●	72 ●	55 ●	na	na	na
Granulométrie du sédiment : sable (%)	11 ●	28 ●	19 ●	37 ●	na	na	na
Saturation en oxygène dissous (%)	90 ●	82 ●	96 ●	100 ●	na	na	na
pH	8,64 ●	8,02 ●	8,44 ●	8,48 ●	na	na	na
Temps d'inondation du site (%)	76 à 100 ●	50 à 100 ●	76 à 100 ●	76 à 100 ●	na	na	na
<i>Invertébrés de la colonne d'eau</i>							
Abondance (nbr ind / m ³)	5 047 ± 9 105 ●	18 520 ± 56 765 ●	10 730 ± 15 949 ●	9 081 ± 13 329 ●	33 420 ± 27 535 ●	33 590 ± 33 571 ●	20 053 ± 14 490 ●
Diversité (nbr taxons / sites)	4,4 ± 1,2 ●	5,1 ± 1,5 ●	5,2 ± 1,6 ●	4,7 ± 1,5 ●	6,2 ± 1,8 ●	6,8 ± 2,5 ●	4,9 ± 1,5 ●
Valeur énergétique (kcal / g DW)	17 881 ± 18 365 ●	12 275 ± 23 113 ●	10 020 ± 13 032 ●	9 697 ± 12 780 ●	na	na	na
<i>Microcrustacea (nbr ind / m³)</i>							
Cladocera	3 442 ± 9 373 ●	14 928 ± 56 426 ●	8 521 ± 14 579 ●	5 881 ± 10 543 ●	18 148 ± 28 675 ●	9 243 ± 14 636 ●	5 354 ± 9 757 ●
Copepoda	18 569 ± 40 258 ●	9 184 ± 15 212 ●	12 369 ± 14 965 ●	16 558 ± 19 569 ●	13 153 ± 12 745 ●	20 079 ± 20 395 ●	14 421 ± 12 866 ●
Ostracoda	406 ± 1 262 ●	2 839 ± 7 410 ●	1 684 ± 5 371 ●	2 696 ± 8 654 ●	1 376 ± 2 489 ●	3 915 ± 6 451 ●	170 ± 450 ●
<i>Crustacea (nbr ind / m³)</i>							
Atyidae	377 ± 788 ●	0,4 ± 2,3 ●	7,0 ± 32 ●	24 ± 99 ●	55 ± 162 ●	27 ± 35 ●	0 ± 0 ●
Gammaridae	380 ± 835 ●	1,2 ± 6,8 ●	18 ± 56 ●	5,7 ± 31 ●	17 ± 49 ●	1 ± 2,6 ●	0,3 ± 0,9 ●
Mysidae	52 ± 140 ●	1,7 ± 13 ●	30 ± 163 ●	50 ± 398 ●	na	na	na
<i>Hemiptera (nbr ind / m³)</i>							
Corixidae	345 ± 530 ●	339 ± 1 022 ●	275 ± 574 ●	204 ± 373 ●	120 ± 166 ●	163 ± 307 ●	34 ± 46 ●
Notonectidae	1,2 ± 5,3 ●	1,0 ± 4,3 ●	3,2 ± 10 ●	5,3 ± 19,2 ●	na	na	na

Pleidae	0,8 ± 3,0 ●	0,7 ± 2,7 ●	15 ± 112 ●	140 ± 643 ●	na	na	na
<i>Coleoptera</i> (nbr ind / m ³)	na	na	na	na	13 ± 19 ●	3,1 ± 7,7 ●	2,3 ± 7,2 ●
Dytiscidae	0,5 ± 2,1 ●	5,3 ± 14 ●	3,1 ± 8,2 ●	1,3 ± 3,9 ●	na	na	na
Hydrophilidae	1,3 ± 3,1 ●	3,5 ± 9,4 ●	1,5 ± 4,2 ●	0,9 ± 3,0 ●	na	na	na
<i>Autres insectes</i> (nbr ind / m ³)							
Chironomidae	27 ± 54 ●	78 ± 190 ●	45 ± 152 ●	42 ± 258 ●	372 ± 637 ●	81 ± 119 ●	32 ± 77 ●
Ephemeroptera	8,2 ± 30 ●	44 ± 101 ●	20 ± 95 ●	9,3 ± 71 ●	38 ± 88 ●	8,9 ± 22 ●	0 ± 0 ●
<i>Autres taxons</i> (nbr ind / m ³)							
Physidae	2,9 ± 8,1 ●	274 ± 848 ●	102 ± 313 ●	14 ± 45 ●	123 ± 372 ●	66 ± 141 ●	35 ± 119 ●
Hydracarina	4,1 ± 20 ●	1,2 ± 4,5 ●	1,7 ± 5,1 ●	6,9 ± 21 ●	1,0 ± 3,5 ●	1,6 ± 2,6 ●	1,6 ± 2,5 ●
Zygoptera	0,2 ± 1,0 ●	3,3 ± 12 ●	3,1 ± 14 ●	0,8 ± 3,9 ●	2,2 ± 6,9 ●	0,5 ± 1,3 ●	0,3 ± 0,9 ●
<i>Invertébrés du sédiment</i>							
Abondance (nbr ind / m ²)	2 320 ± 2 964 ●	1 832 ± 2 688 ●	2 766 ± 3 886 ●	5 379 ± 15 388 ●	na	na	na
Diversité (nbr taxons / sites)	2,3 ± 1,1 ●	2,2 ± 1,2 ●	3,0 ± 1,4 ●	2,6 ± 1,0 ●	na	na	na
Valeur énergétique (kcal / g DW)	4 053 ± 2 710 ●	2 097 ± 2 883 ●	2 828 ± 2 572 ●	2 069 ± 1 861 ●	na	na	na
<i>Microcrustacea</i> (nbr ind / m ²)							
Ostracoda	563 ± 724 ●	942 ± 009 ●	1 420 ± 3 489 ●	4 383 ± 15 340 ●	na	na	na
<i>Crustacea</i> (nbr ind / m ²)							
Gammaridae	147 ± 169 ●	0 ± 0 ●	50 ± 115 ●	4,1 ± 17 ●	na	na	na
<i>Hemiptera</i> (nbr ind / m ²)							
Corixidae	27 ± 60 ●	9,5 ± 31 ●	17 ± 37 ●	23 ± 36 ●	na	na	na
<i>Autres insectes</i> (nbr ind / m ²)							
Ceratopogonidae	25 ± 91 ●	10 ± 34 ●	40 ± 96 ●	29 ± 49 ●	na	na	na
Chironomidae	1 526 ± 1 282 ●	554 ± 017 ●	716 ± 881 ●	686 ± 877 ●	na	na	na
<i>Autres taxons</i> (nbr ind / m ²)							
Oligochaeta	28 ± 83 ●	203 ± 471 ●	436 ± 741 ●	231 ± 578 ●	na	na	na
Physidae	4,1 ± 13 ●	114 ± 207 ●	86 ± 177 ●	24 ± 70 ●	na	na	na

Habitats disponibles et leurs utilisations par le Canard souchet en halte prénuptiale en Marais breton et poitevin

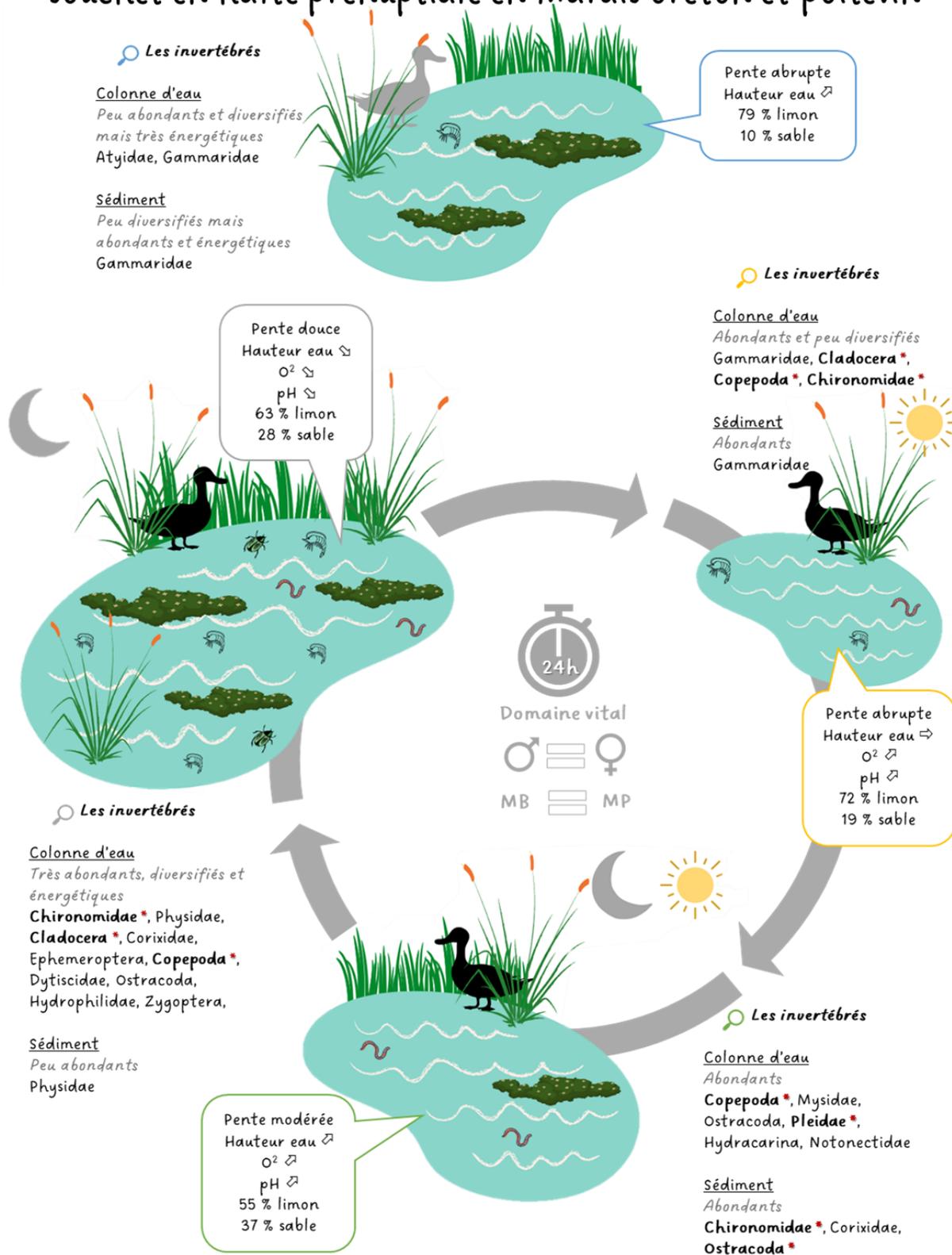


Figure 31. Schéma de synthèse des principaux résultats : Habitats disponibles et leurs utilisations par le Canard souchet en halte prénuptiale dans le Marais breton et le Marais poitevin. Le code « * » signifie que ces taxons d'invertébrés d'eau douce sont les proies préférentielles du Canard souchet en halte prénuptial.

3. L'ALIMENTATION DU CANARD SOUCHET AU PRINTEMPS

La plupart des oiseaux migrateurs, avant chaque étape migratoire, accumulent des réserves de graisse et d'autres réserves corporelles (Lindström et Piersma 1993). Ces réserves sont plus importantes chez les espèces qui effectuent de longs vols sans escale au-dessus de la mer ou d'autres substrats hostiles, certaines espèces doublant leur poids au préalable. Ainsi, chez l'ensemble de ces espèces migratrices, l'engraissement migratoire représente une période de grande demande alimentaire, et souvent de besoins nutritionnels spécifiques (Bairlein 2003).

Chez les canards de surface, leurs différences morphologiques (longueur du cou et morphologie du bec) leurs permettent de coexister en exploitant différents micro habitats (Ando *et al.* 2022). Cependant, une compétition interspécifique peut apparaître chez les canards barboteurs lorsque les conditions environnementales sont défavorables (Bethke et Nudds 1993). Concernant le Canard souchet, l'évolution morphologique de son bec, lui conférant un mode de recherche de nourriture hautement spécialisé, pourrait être le résultat d'une sélection diminuant la compétition interspécifique ou favorisant l'occupation d'une niche sous-utilisée (Hespenheide 1973 ; DuBowy 1985). Ainsi, le Canard souchet ne rentre pas en compétition avec les autres canards de surface lorsque les ressources alimentaires sont abondantes (*i.e.* les invertébrés d'eau douce et plus particulièrement le zooplancton).

Le canard souchet se nourrit principalement de proies de petite taille présentes dans la colonne d'eau. Le modèle prédictif de notre étude, expliquant 67 % du régime alimentaire du Canard souchet en halte prénuptiale (**article n°4**), montre que ce dernier se nourrit principalement, dans la colonne d'eau, de matière organique particulaire, de microcrustacés (Cladocera et Copepoda) et de Pleidae, c'est-à-dire de ressources de petite taille, ainsi que de larves de Chironomidae. Les ressources alimentaires les moins populaires pour les Canard souchet sont les prédateurs (Hydracarina) ou les proies de plus de 10 mm (Ceratopogonidae, Naucoridae).

La matière organique particulaire est composée de particules en suspension dans la colonne d'eau constituées de toutes les matières vivantes (algues, invertébrés, bactéries, protozoaires, etc.) et non vivantes (matière organique amorphe, détritus, etc.) (Hutchens *et al.* 2017). La

matière organique particulaire est une ressource alimentaire importante pour de nombreux invertébrés filtreurs (Wallace et Merritt 2003). Cependant, aucune étude n'a montré l'importance de la matière organique particulaire dans le régime alimentaire du Canard souchet, un vertébré filtreur. Les études sur le régime alimentaire du Canard souchet sont principalement menées sur son tube digestif, cependant, la matière organique particulaire n'est pas identifiable par des méthodes visuelles telles que l'utilisation d'une loupe binoculaire. Cette étude, utilisant des marqueurs isotopiques, montre que la matière organique particulaire est un élément essentiel du régime alimentaire du Canard souchet, qu'il doit ingérer en grandes proportions en raison de son mode d'alimentation par filtration. Ces résultats n'étant pas forcément attendus, nous n'avons pas caractérisé la matière organique particulaire. Il serait donc pertinent, dans une prochaine étude, de caractériser cette ressource alimentaire essentielle au Canard souchet. De plus, notre étude se concentrant sur les invertébrés d'eau douce, nous n'avons pas caractérisé la part végétale du régime alimentaire du Canard souchet. Ainsi, il serait intéressant d'étudier les producteurs primaire tels que le phytoplancton et les macrophytes (algues, plantes supérieures). Enfin, il est important de noter que la matière organique particulaire est constituée de détritits. Un problème commun aux organismes filtreurs est la séparation des proies et des particules détritiques, ces dernières ayant souvent une faible valeur énergétique. Une étude de Gurd (2007) a montré que le Canard souchet ajuste son écart inter-lamellaire afin de filtrer les détritits sans les ingérer, il peut donc séparer les proies des détritits en fonction de la taille. Ainsi, le Canard souchet est un excellent filtreur capable de sélectionner des proies vivantes de petite taille.

Les Cladocera, Copepoda et Pleidae sont des organismes de petite taille, mesurant entre 0,1 et 2,5 mm (Nudds et Bowlby 1984 ; Moreau *et al.* 2021), évoluant dans la colonne d'eau. Notre étude montre que ces petits organismes composent le régime alimentaire des Canard souchet car ils sont adaptés à son mécanisme de filtrage. La taille des proies affecterait la sélection des proies par les Canard souchet, mais ces derniers les choisiraient également en fonction de leur valeur énergétique et de leur disponibilité afin de maximiser l'apport énergétique net grâce à des compromis entre les coûts et les avantages énergétiques. De plus, une étude menée dans les prairies Nord-Américaines a montré une réduction saisonnière de l'abondance des invertébrés de grande taille rendant les proies de petite taille, *e.g.* les microcrustacés, plus disponibles, avant la saison de reproduction, pour les canards s'alimentant de petits invertébrés (Armstrong et Nudds 1985). Nos résultats sont en lien avec les quelques études réalisées au printemps qui ont

montré que le Canard souchet avait un régime alimentaire principalement composé de petits invertébrés d'eau douce et notamment de microcrustacés tels que les Copepoda et les Cladocera (Pirrot et Pont 1987 ; Ankney et Afton 1988 ; Baldassarre et Bolen 2006). Enfin, bien qu'Eldridge (1990) avait montré que les hémiptères constituent une petite partie du régime alimentaire des Canard souchet, aucune étude n'a spécifiquement identifié les Pleidae comme source de nourriture.

Une autre composante du régime alimentaire du Canard souchet serait les larves de Chironomidae. Cette famille d'insectes, majoritairement benthique, émerge au printemps, rendant les larves disponibles dans la colonne d'eau pour le Canard souchet. Des études avaient déjà détecté la présence de ce taxon dans l'alimentation du Canard souchet (DuBowoy 1985 ; Euliss *et al.* 1997). La famille des Chironomidae est le groupe d'insectes le plus largement distribué et le plus abondant en eau douce (Pinder 1986 ; Ferrington 2008), pouvant même être des fléaux économiques dans les rizières et les zones humides (Ali 1996). Ainsi, le Canard souchet et plusieurs espèces d'oiseaux d'eau prédatrices des larves de Chironomidae peuvent sélectionner des sites en fonction de leur abondance en Chironomidae et, par la suite, fournir un service écosystémique en provoquant des réductions de l'abondance de ces larves (Sánchez *et al.* 2006).

Enfin, il est possible de se questionner quant à l'hétérogénéité des signatures isotopiques des invertébrés d'eau douce du Marais breton. En effet, bien que la salinité ait pu jouer un rôle dans la signature isotopique du carbone des Canard souchet du Marais breton, il est également possible que les invertébrés d'eau douce du Marais breton aient des signatures isotopiques en carbone hétérogènes.

Ainsi, cette étude montre que le Canard souchet est un excellent filtreur qui s'alimente de proies de petite taille. Si l'on s'intéresse au taux d'ingestion du Canard souchet, en hiver, ce dernier filtre en moyenne 2,9 m³ d'eau par jour, avec des valeurs extrêmes allant de 0,9 m³/jour/individu à 8,1 m³/jour/individu (Pirrot et Pont 1987). Ces valeurs correspondent à des densités d'invertébrés d'eau douce allant de 20 000 à 200 000 individus/m³ (soit 20 à 200 individus/litre) (Petit-Renaud et Guillou 2000). A partir de ces données et des valeurs recueillies dans les différentes études de ce travail de recherche, il est possible d'estimer la capacité d'accueil de l'ensemble des plans d'eau à vocation cynégétique des Marais breton et poitevin

en période de halte pré-nuptiale. Sur une période de quinze jours, les plans d'eau à vocation cynégétique des deux zones humides étudiées ont la capacité d'accueillir, environ, 17 300 individus (**tableau 7**). Cependant, ce chiffre est à modérer car il ne tient pas compte de la météorologie (*e.g.* baisse des niveaux d'eau), du taux de renouvellement des invertébrés d'eau douce, des autres prédateurs d'invertébrés (*e.g.* oiseaux d'eau, amphibiens, poissons, invertébrés, etc.), de la proximité entre les Canard souchet ou encore de la territorialité du mâle si ce dernier est en phase d'accouplement.

Tableau 7. Capacité d'accueil, pour les Canard souchet, des plans d'eau à vocation cynégétique du Marais breton et du Marais poitevin en période de halte pré-nuptiale.

<i>Au printemps</i>	Marais breton	Marais poitevin	Marais breton et poitevin
<i>Données des sites du suivi annuel des invertébrés d'eau douce</i>			
Nombre de plans d'eau à vocation cynégétique à l'échelle de la zone humide	336	206	542
Volume moyen d'un site (m ³)	2 253	3 843	2 742
Surface moyenne d'un site (m ²)	7 704	13 055	8 917
Invertébrés disponibles dans la colonne d'eau (cal/g DW)	17 509	13 363	16 143
Invertébrés disponibles dans la colonne d'eau (nombre d'individus/m ³)	33 527	40 861	35 796
<i>Données issues de la bibliographie (Pirrot et Pont 1987, Petit-Renaud et Guillou 2000) : besoins journalier d'un Canard souchet</i>			
Capacité de filtration journalière (volume)	0,9 à 8,1 m ³ /jour/individu		
Capacité de filtration journalière (nombre d'invertébrés)	200 000 à 20 000 individus/m ³		
Besoins journalier d'un individu	200 000 invertébrés/jour		
<i>Bilan à l'échelle d'un site du suivi annuel des invertébrés d'eau douce</i>			
Volume d'eau (en m ³) à filtrer pour un individu / jour pour répondre à ses besoins journaliers	6,0	4,9	5,6
Capacité d'accueil d'un site pour 1 jour (nombre d'individus)	378	785	491
Capacité d'accueil d'un site pour 1 jour (nombre d'individus/m ²)	20	17	18
<i>Bilan à l'échelle de l'ensemble des plans d'eau du réseau cynégétique</i>			
Capacité d'accueil de l'ensemble des sites pour 1 jour (nombre d'individus)	126 901	161 740	265 994
Capacité d'accueil de l'ensemble des sites pour 15 jour (nombre d'individus)	8 460	10 783	17 733

4. L'IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Dans un contexte de changement climatique, il est primordial de veiller à la conservation des milieux naturels. En effet, le changement climatique pourra avoir un impact considérable sur les habitats, la flore et la faune. Il est donc important de réfléchir aux conséquences du changement climatique. Ainsi, dans la suite de cette partie, des hypothèses d'impacts et de conséquences du changement climatique sur les zones humides et les communautés animales associées (*e.g.* oiseaux d'eau et invertébrés d'eau douce) sont émises.

La perte d'habitats pourrait entraîner une diminution de l'abondance et de la diversité de invertébrés d'eau douce, réduisant ainsi les taux de production des espèces qui dépendent des invertébrés comme ressource alimentaire (Romare *et al.* 2003). Pour préserver les espèces associées aux zones humides, il est important de comprendre les relations locales entre proies et prédateurs mais également comment l'ensemble de ces taxons d'eau douce affectent de nombreux services écosystémiques et comment ils sont modifiés par le changement climatique. Cependant, il existe encore un manque fondamental de compréhension des voies directes et indirectes par lesquelles les invertébrés influencent les services écosystémiques, ainsi que de la manière dont le changement climatique affectera ces services écosystémiques en modifiant les populations d'invertébrés (Prather *et al.* 2013).

Wilson (1987) affirmait que la vie humaine ne pourrait pas se maintenir au-delà de quelques mois si les invertébrés disparaissaient. Le changement climatique altère actuellement certains services rendus par les écosystèmes tel que la production primaire (Melillo *et al.* 1993) ou encore la qualité de l'eau (Vörösmarty et Sahagian 2000). Pourtant, ces services écosystémiques ont un rôle important sur la société en soutenant la vie et le bien-être des hommes (Chan *et al.* 2006). Par conséquent, il devient primordial pour la société de mieux comprendre comment préserver les services écosystémiques dans un contexte de changement climatique. Il existe encore un manque général de compréhension concernant la manière dont la perte d'espèces ou de groupes d'espèces particuliers affectera les services écosystémiques (Balmford *et al.* 2011). Les invertébrés aquatiques et terrestres sont susceptibles d'être importants pour la conservation des services écosystémiques car ils remplissent de nombreuses niches en tant que groupe animal le plus abondant et le plus diversifié au monde, comprenant plus de 80 % des 1,6 million d'espèces eucaryotes décrites (Prather *et al.* 2013). Les invertébrés sont également très sensibles

aux changements climatiques, et leurs réponses aux récents changements ont été bien documentées dans les systèmes terrestres, marins et d'eau douce (Southward *et al.* 1995 ; Sagarin *et al.* 1999 ; Walther *et al.* 2002 ; Zvereva et Kozlov 2006). Ces réponses comprennent des changements dans les distributions géographiques, la taille des populations, la phénologie, le comportement et la composition génétique (Parmesan 2006).

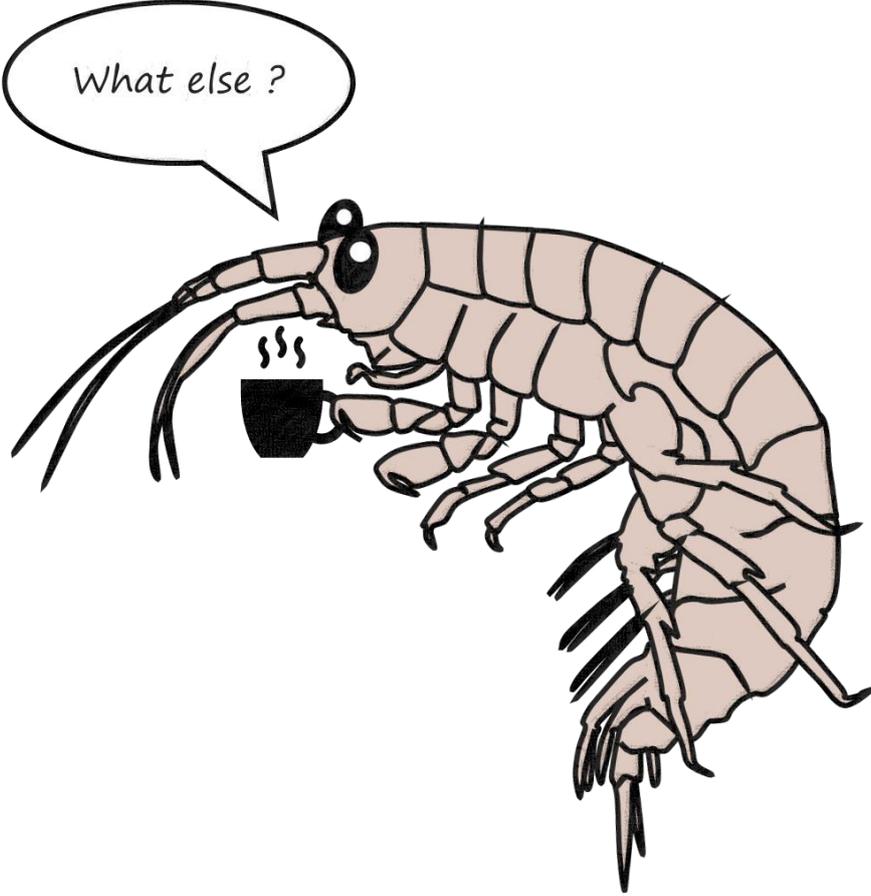
Le changement climatique affecte les invertébrés à tous les niveaux trophiques. Les invertébrés sont affectés directement par les conditions abiotiques et indirectement par les relations biotiques modifiées par le changement climatique. Les conditions abiotiques qui ont un impact sur les invertébrés dans le cadre du changement climatique diffèrent selon le substrat. Les effets du changement de température ou de la raréfaction de l'eau sur les invertébrés aquatiques peuvent être directs et indirects. Au niveau des populations voire de l'individu, les réponses physiologiques et comportementales à ces changements entraînent des modifications de la phénologie, de l'abondance, de la distribution géographique et de la génétique des populations (Thomas *et al.* 2001 ; Parmesan et Yohe 2003 ; Parmesan 2006 ; Braune *et al.* 2008). Les effets indirects de la température et de la raréfaction de l'eau sur les invertébrés sont dus à leurs réactions aux modifications de la chimie, de la quantité et du débit de l'eau. Par exemple, l'acidification des systèmes de cours d'eau a considérablement réduit l'abondance des trichoptères, qui pourraient à eux seuls être responsables de 37 % de la décomposition de la litière de feuilles, le processus de base de l'écosystème de nombreux cours d'eau (Simon *et al.* 2009). De plus, la raréfaction de l'eau pourra entraîner une augmentation des concentrations de CO₂ au sein des zones en eau pouvant faire augmenter l'abondance des producteurs primaires et par conséquent entraîner une eutrophisation de certains habitats à faible hauteur d'eau. Enfin, l'augmentation des concentrations atmosphériques de CO₂ pourrait affecter les rapports C:N des plantes pour de nombreuses espèces végétales (Zvereva et Kozlov 2006), modifiant ainsi la qualité de la nourriture pour les herbivores et les détritivores. Les changements de qualité des plantes dus aux changements climatiques peuvent entraîner une modification de la croissance, de la survie et/ou des taux d'alimentation des invertébrés herbivores et détritivores dans les environnements aquatiques et terrestres (Roth et Lindroth 1994 ; Hughes et Bazzaz 2001 ; Tuchman *et al.* 2002). Ces modifications peuvent ainsi influencer la taille des populations d'invertébrés, les traits du cycle de vie et le comportement, qui peuvent tous affecter les impacts des invertébrés sur les services écosystémiques.

Cependant, comme les invertébrés occupent une variété de niveaux trophiques, ils interagissent avec de nombreux groupes trophiques, des producteurs primaires aux prédateurs supérieurs, et auront donc probablement des impacts indirects importants sur les services écosystémiques dans le cadre du changement global (Traill *et al.* 2010). Les invertébrés sont notamment la ressource alimentaire de nombreux oiseaux d'eau. Leur préservation est donc primordiale en tant que ressource alimentaire. Afin de préserver les invertébrés et les oiseaux d'eau, il semble indispensable de préserver les habitats d'eau douce. Cependant, la littérature semble présenter d'importantes lacunes en matière de connaissances sur la plupart des systèmes d'eau douce (en particulier les lacs et les zones humides).

Parmi les 10 000 espèces d'oiseaux vivant sur terre, 5 % ont impérativement besoin d'un habitat d'eau douce pour satisfaire au moins un de leurs traits d'histoire de vie (Dehorter et Guillemain 2008). Afin de vivre en eau douce, les espèces se sont adaptées via des adaptations morphologiques, notamment pour la locomotion (*e.g.* pattes palmées pour nager ou plonger chez les Anatidae) (Dehorter et Guillemain 2008). Ainsi, le changement climatique, la diminution de la surface en zones humides ou encore la raréfaction des invertébrés, auraient un impact majeur sur ces espèces qui se sont adaptées pendant des siècles à cet habitat d'eau douce. Enfin, les oiseaux d'eau, et notamment les Anatidae, rendent de nombreux services écosystémiques à la société humaine (**tableau 1**) tels que des services d'approvisionnement (*e.g.* alimentation) ou encore des services d'appui (*e.g.* dispersion des graines et des propagules) (Green et Elmberg 2014). Les Anatidae, et plus particulièrement le Canard souchet, dispersent des micro-eucaryotes et par conséquent participent au maintien de la connectivité écologique entre les habitats aquatiques au niveau des communautés microbiennes. Ainsi, la perte des oiseaux d'eau aurait un impact majeur sur les communautés microbiennes, végétales et faunistiques mais également sur la société humaine.

Enfin, si l'on s'intéresse à l'impact du changement global sur le Canard souchet, il est certain qu'une disparition des invertébrés d'eau douce entraînerait une disparition de l'espèce qui est « majoritairement carnivore ». De plus, la hausse des températures entraînant un assec précoce des zones en eau aurait un impact sur le cycle de vie de cette espèce en raréfiant les zones de haltes migratoires et de reproduction impactant ainsi la survie de l'espèce. Enfin, une diminution de la ressource en eau et en invertébrés en période de reproduction aurait un impact direct sur le taux de survie des canetons.

Chapitre n°8. Perspectives



Ce projet de thèse avait pour objectif de comprendre la relation entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet en halte prénuptiale dans deux zones humides vendéennes, le Marais breton et le Marais poitevin. Nous avons suivi pendant deux ans la dynamique des invertébrés d'eau douce sur trente plans d'eau artificiels nous permettant de montrer l'importance de ces plans d'eau pour de nombreux taxons et en particulier pour les oiseaux d'eau. La dynamique des invertébrés d'eau douce peut être ainsi être corrélée au cycle annuel du Canard souchet (**figure 30**). A partir des variables environnementales et de certains taxons clés d'invertébrés d'eau douce, nous avons pu définir quatre typologies de plans d'eau et les corrélés aux besoins en habitats du Canard souchet en halte prénuptiale (**figure 31**). Ce dernier possède un rythme nyctéméral lors de ces haltes prénuptiales. Nous avons également montré que les microcrustacés étaient le groupe dominant des plans d'eau du Marais breton et du Marais poitevin et que ce groupe était également dominant dans le régime alimentaire du Canard souchet. L'autre composante importante, jusqu'à présent supposée mais jamais démontrée, du régime alimentaire du souchet est la matière organique particulaire.

Malgré un échantillon faible au regard d'une population de centaines de milliers d'individus, nos résultats nous ont permis de comprendre l'utilisation de l'espace par les Canard souchet en halte migratoire. Cependant, équiper plus d'individus, en particulier des femelles, serait nécessaire. Nous avons fait face à des difficultés concernant la capture des femelles et des adultes. Les individus les plus facilement capturables étant les mâles juvéniles. Un effort de captures supplémentaires devrait être engagé pour confirmer les hypothèses d'utilisation de l'habitat et alimentaires de l'espèce quel que soit la classe d'âge ou le sexe. De plus, nous avons concentré nos recherches sur le Marais breton et le Marais poitevin, deux zones humides du littoral Atlantique. Elargir cette étude à des zones humides intérieures c'est-à-dire plus éloignées du littoral, ou encore à des latitudes et longitudes différentes serait un apport dans la compréhension de l'utilisation de l'habitat en fonction des ressources alimentaires présentes lors de ses haltes prénuptiales. En effet, certaines populations de Canard souchet localisées dans des zones humides intérieures telles qu'en Dombes ont aujourd'hui disparues. Il serait donc intéressant de comprendre les raisons de ces disparitions : perte de qualité des habitats ? diminution de la ressource alimentaire ? Enfin, nous avons uniquement étudié l'utilisation de l'habitat par les Canard souchet en haltes prénuptiales. Approfondir cette étude afin d'étudier la sélection de l'habitat en s'intéressant aux sites non utilisés par les individus serait pertinent. De plus, réaliser une étude du temps alloué par les individus à chaque activité journalière

(e.g. repos, alimentation, vigilance, etc.) permettrait d'affiner la compréhension de la sélection de l'habitat.

Concernant l'étude du régime alimentaire, il va de soi qu'augmenter significativement le nombre d'échantillons de plasma sanguin serait un réel plus afin d'affiner la compréhension du régime alimentaire de cette espèce. Il serait également important de réitérer l'étude en échantillonnant des taxons d'invertébrés d'autres plans d'eau d'une même zone humide afin de comprendre si la signature isotopique des taxons d'invertébrés est propre à chaque marais ou diffère entre les plans d'eau. De plus, toujours à partir des échantillons de plasma et d'invertébrés d'eau douce, utiliser d'autres marqueurs tels que les lipides permettrait d'affiner nos connaissances sur l'origine de la matière organique ingérée. A partir des méthodes que nous avons utilisées, il serait également intéressant d'étudier l'alimentation du Canard souchet en période d'hivernage et de reproduction afin d'améliorer la compréhension de son régime alimentaire annuel. De plus, cela permettrait d'identifier les taxons d'invertébrés d'eau douce essentiels à cette espèce ainsi que la part des invertébrés d'eau douce et de la végétation aquatique dans son alimentation au cours de son cycle annuel. Enfin, il serait pertinent de reproduire cette étude sur d'autres espèces d'Anatidae telles que le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*. A dire d'expert, dans les Marais breton et poitevin, une forte présence de Tadorne de Belon est constatée sur les plans d'eau fréquentés par les Canard souchet. Ainsi, comparer les régimes alimentaires de deux espèces s'alimentant principalement d'invertébrés permettrait d'affiner la compréhension de la sélection de leurs proies préférentielles en fonction des invertébrés présents au sein des plans d'eau.

Enfin, il semble important d'étudier la période de reproduction du Canard souchet dans les deux marais vendéens, ces derniers étant connus pour être des hauts lieux de reproduction de l'espèce étudiée. Ceci était l'un de nos objectifs principaux. Cependant, en raison de l'épidémie de la COVID-19, nous n'avons pas pu réaliser des captures en période de reproduction en 2020 réduisant les deux années d'étude à une seule saison (2021). La technique de capture n'ayant jamais été expérimentée sur le Canard souchet, le nombre d'individus capturés n'a pas permis de valoriser l'utilisation de l'espace pendant la période de reproduction.

A notre connaissance, cette étude est la première à être réalisée sur cette partie du cycle annuel du Canard souchet. Elle montre ainsi l'importance de l'hétérogénéité des habitats en zones

humides ainsi que l'importance des invertébrés d'eau douce en tant que maillon essentiel pour le Canard souchet. Bien que certains résultats restent à améliorer et à compléter, des mesures de gestions en faveur des invertébrés d'eau douce, du Canard souchet et plus généralement des oiseaux d'eau peuvent déjà être mis en avant pour les gestionnaires de zones humides et les propriétaires de plan d'eau.

Les variables de l'environnement affectent directement et indirectement l'utilisation des zones humides par les oiseaux d'eau. Dans l'absolu, toutes les variables liées à l'utilisation d'un habitat par les oiseaux devraient être prises en considération pour la gestion des zones humides. Cependant, les modalités de gestion se concentrent généralement sur une ou deux variables de l'habitat. L'interaction entre ces variables et les oiseaux d'eau reste parfois inexplorée et les études réalisées tiennent insuffisamment compte de la ressource alimentaire disponible, facteur extrêmement limitant pour l'utilisation d'un habitat par les oiseaux. Néanmoins, gérer les zones humides dans l'objectif d'optimiser l'abondance, la diversité et l'accessibilité à la ressource alimentaire est primordial. Les mesures de gestion recommandées, pour les plans d'eau à vocation cynégétique, en Marais breton et en Marais poitevin, seraient les suivantes :

(1) Optimiser les niveaux d'eau et reprofiler les berges en pente douce dans le but de rendre accessible l'habitat à une plus grande diversité d'oiseaux d'eau. La gestion hydraulique des habitats est prioritaire pour rendre une zone humide fonctionnelle et attractive. La gestion des niveaux d'eau a une incidence sur les milieux (*e.g.* prairies humides, roselières, plans d'eau, etc.) et sur les espèces inféodées. Conserver un niveau d'eau compris entre 15 et 20 cm (Williams 1996) durant l'hiver et le printemps permettrait de chevaucher les exigences en termes de niveau d'eau des canards de surface et des limicoles, d'autant plus si la topographie du site est diversifiée (Takekawa *et al.* 2006) et que la pente des berges est douce (Batzer *et al.* 2004 ; Balcombe *et al.* 2005). La fluctuation annuelle des niveaux d'eau, sur des berges en pente douce, permettra de mettre à jour en permanence des vasières sur lesquelles les limicoles et les anatidés viendront se nourrir tout en conservant des zones en eau plus profondes vers l'intérieur du plan d'eau. De plus, cela permettrait également d'optimiser la germination et la diversité floristique et donc d'améliorer l'abondance et la richesse en invertébrés d'eau douce. Cependant, conserver des habitats avec des grandes profondeurs d'eau (> 30 cm) est important pour les canards plongeurs (Isola *et al.* 2000) ou encore pour les activités de confort des canards de surface.

(2) Maintenir des niveaux d'eau stables. La fluctuation des niveaux d'eau est un phénomène naturel et cyclique pour une zone humide (sécheresse ou inondations saisonnières). Cependant cette fluctuation peut également être d'origine anthropique (*e.g.* irrigation, alimentation des plans d'eau par pompage, etc.). L'effet des fluctuations du niveau d'eau sur les oiseaux d'eau varie selon les espèces et les saisons. En règle générale, les fluctuations du niveau d'eau peuvent permettre la création d'habitats dont la profondeur de l'eau varie dans le temps et dans l'espace. Par conséquent, la quête de nourriture est favorisée et maintient une richesse et une abondance d'espèces d'oiseaux d'eau importantes (Dimalexis et Pyrovetsi 1997 ; Ntiamoa-Baidu *et al.* 1998). Au printemps, les plans d'eau sont soumis à une évaporation naturelle et à une baisse des niveaux d'eau qui est notamment due à la présence de végétation aquatique. Cependant, à cette période, il est nécessaire de maintenir des niveaux d'eau conséquents et stables pour la reproduction de l'avifaune aquatique. Les fluctuations du niveau d'eau peuvent créer des « pièges écologiques » et nuire à la reproduction, à l'élevage des couvées et à la mue des oiseaux d'eau (Kaminski *et al.* 2006). Par exemple, les nids sont abandonnés lorsqu'ils sont submergés. Plusieurs études ont montré que la densité de couvées d'oiseaux d'eau est supérieure dans les zones humides à niveaux d'eaux stables (Ogden 1991 ; Connor et Gabor 2006). Ces sites sont ainsi plus adaptés à la nidification des oiseaux d'eau. De plus, des fluctuations trop brutales des niveaux d'eau peuvent influencer la présence de végétation aquatique et en conséquence la diversité et l'abondance des communautés d'invertébrés d'eau douce. Cependant, il est important de noter que la gestion des niveaux d'eau dépend de la pluviométrie mais également des autorités locales (autorisation/restriction en fonction de la ressource en eau). Ainsi, pour les plans d'eau connectés au réseau hydraulique, la stabilité des niveaux d'eau peut être dépendante de la fluctuation du réseau. Pour les plans d'eau non connectés au réseau hydraulique, conserver des niveaux d'eau stables n'est pas toujours réalisable. En effet, en période estivale, le déficit hydrique du réseau hydraulique est un réel frein au maintien des niveaux d'eau. Enfin, la création d'îlots pourrait permettre aux oiseaux d'eau de nicher dans une zone qui restera à proximité immédiate de l'eau et isolée de la berge, même en cas de baisse des niveaux d'eau. Cependant, une baisse trop importante des niveaux d'eau pourrait entraîner une connexion des îlots à la berge rendant les îlots accessibles aux prédateurs terrestres. A l'inverse, une hausse trop brutale des niveaux d'eau pourrait entraîner une destruction des nids par inondation. Ainsi, le maintien des niveaux d'eau doit être réalisé en tenant compte des oiseaux nicheurs présents sur le site (*i.e.* présence de nids).

(3) Gérer la végétation aquatique. La présence de végétation aquatique est importante pour la diversité et l'abondance des invertébrés d'eau douce. Cependant, la présence de zones en eau dépourvues de végétation est essentielle pour certaines espèces d'anatidés telles que le Canard souchet et les canards plongeurs. Les sites les plus productifs ont un ratio de 50:50 entre l'eau libre et la végétation aquatique (Kushlan 1986 ; Ringelman 1992). La présence d'une pente douce avec une zone en eau plus profonde au centre du plan d'eau permettra d'optimiser la présence de végétation aquatique, cette dernière n'étant que peu ou pas présente lorsque les niveaux d'eau sont élevés. De plus, il est nécessaire de gérer la présence des hélophytes tels que les *Eleocharis* sp.. Une densité trop importante d'hélophytes peut entraîner une réduction des niveaux d'eau par absorption. La gestion des hélophytes peut être réalisée via un entretien mécanique (coupe de la végétation en dehors de la période de reproduction). Ainsi, en fonction de la densité de végétation aquatique et d'hélophytes, la gestion de la végétation pourra être réalisée par une absence de gestion ou via une gestion alternée sur les différentes parties du site. Cependant, avant toute action, il est nécessaire de réaliser un diagnostic des espèces floristiques présentes sur la zone à entretenir afin de ne pas détruire des espèces végétales patrimoniales et/ou protégées. Enfin, il est important de veiller à la présence d'espèces végétales exotiques envahissantes telles que la Jussie (*Ludwigia grandiflora* et *Ludwigia peploides*). Du fait de leur propagation très rapide, ces plantes peuvent entraîner une eutrophisation du site. Pour lutter contre leur invasion et permettre un recul durable de la colonisation, il est possible de réaliser un arrachage manuel régulier à l'échelle du site. De plus, avant tout complément d'eau dans un site à partir du réseau hydraulique (*i.e.* pompage), il est important qu'aucune espèce végétale envahissante soit présente dans les canaux et fossés.

(4) Estimer la ressource alimentaire disponible. L'estimation de la ressource alimentaire est difficile à mettre en œuvre par les propriétaires privés de plans d'eau. Cependant, pour les gestionnaires de zones humides, il devient primordial d'estimer la ressource alimentaire disponible, *i.e.* les invertébrés d'eau douce, pour les oiseaux d'eau. Ainsi, la mise en place d'un protocole standardisé à l'échelle des espaces naturels serait un réel bénéfice pour comprendre la quantité de ressource alimentaire présente dans ces habitats. A titre d'exemple, Lillie et Evrard (1994) ont estimé que 1 700 individus/m² étaient une abondance faible en invertébrés aquatiques, limitant la sélection d'une zone humide par les canards de surface ou limitant la production des nichées. Dans le cas de notre étude, les habitats présentant les plus faibles abondances en invertébrés possédaient, en moyenne, 1 832 individus/m² dans le sédiment et

5 047 individus/m³ dans la colonne d'eau. Par conséquent, si la ressource alimentaire est identifiée comme faible, les gestionnaires pourront mettre en œuvre des mesures de gestion en faveur des invertébrés d'eau douce telles que des mesures favorisant la présence de végétation aquatique.

(5) Optimiser la quiétude d'un site. La sureté du site influence la sélection de ce dernier par les oiseaux d'eau. Lorsque le dérangement ou la prédation sont importants sur un site, les oiseaux augmentent leur comportement de vigilance, diminuent leurs temps d'alimentation et de repos, et par conséquent s'affaiblissent et deviennent vulnérables (Bergan et Smith 1993 ; Dugger *et al.* 1994 ; Le Corre 2009). De plus, le dérangement peut, par exemple, influencer la date du départ des oiseaux d'eau d'un site et peut forcer les individus à quitter un site de halte migratoire dans un état sous-optimal. Ainsi, il est important de diminuer le dérangement par les activités humaines (activités de loisir majoritairement). De plus, la création d'îlots permet d'améliorer les conditions de quiétude du site en faveur des oiseaux d'eau reproducteurs (*i.e.* protection contre les prédateurs terrestres). Cependant, bien que la présence d'îlots soit un plus pour les oiseaux d'eau reproducteur, le dérangement d'origine anthropique devra rester limité.

(6) Contrôler la végétation prairiale par pâturage extensif et fauche annuelle. La fauche permet d'ouvrir le milieu donc d'assurer de la visibilité et de la sécurité aux oiseaux. A contrario, le pâturage intensif et la fauche précoce diminuent le succès reproducteur des oiseaux d'eau tel que le Canard souchet. Ce dernier réalise son nid à proximité immédiate des plans d'eau, au sein de la végétation rivulaire. Inversement, le pâturage extensif influence positivement l'abondance des invertébrés terrestres et augmente leur diversité par l'accroissement de la diversité floristique et par la présence d'insectes dans les bouses et crottins. De plus, l'hétérogénéité de la végétation et la création de petites dépressions par le piétinement favorisent l'accessibilité à la ressource alimentaire.

Bibliographie (hors articles)

A

- ALBRECHT T., D. HOŘÁK, J. KREISINGER, K. WEIDINGER, P. KLVAŇA et T.C. MICHOT, 2006 « Factors Determining Pochard Nest Predation Along a Wetland Gradient », *Journal of Wildlife Management*, 70, 3 : 784-791.
- ALI A., 1996 « A concise review of chironomid midges (Diptera: Chironomidae) as pests and their management », *Journal of Vector Ecology*, 21 : 105-121.
- ANDERSON A.M., D.A. HAUKOS et J.T. ANDERSON, 1999 « Diet Composition of Three Anurans from the Playa Wetlands of Northwest Texas », *Copeia*, 1999, 2 : 515-520.
- ANDERSON J.T. et L.M. SMITH, 1998 « Protein and energy production in playas: Implications for migratory bird management », *Wetlands*, 18, 3 : 437-446.
- ANDERSON J.T., L.M. SMITH et D.A. HAUKOS, 2000 « Food Selection and Feather Molt by Nonbreeding American Green-Winged Teal in Texas Playas », *The Journal of Wildlife Management*, 64, 1 : 222-230.
- ANDO H., S. IKENO, A. NARITA, T. KOMURA, A. TAKADA, Y. ISAGI, H. OGUMA, T. INOUE et A. TAKENAKA, 2022 « Temporal and interspecific dietary variation in wintering ducks in agricultural landscapes », *Molecular Ecology*, 0 : 1-13.
- ANDO H., H. MUKAI, T. KOMURA, T. DEWI, M. ANDO et Y. ISAGI, 2020 « Methodological trends and perspectives of animal dietary studies by noninvasive fecal DNA metabarcoding », *Environmental DNA*, 2, 4 : 391-406.
- ANKNEY C.D. et A.D. AFTON, 1988 « Bioenergetics of Breeding Northern Shovelers: Diet, Nutrient Reserves, Clutch Size, and Incubation », *The Condor*, 90, 2 : 459-472.
- ANKNEY C.D., A.D. AFTON et R.T. ALISAUSKAS, 1991 « The Role of Nutrient Reserves in Limiting Waterfowl Reproduction », *The Condor*, 93, 4 : 1029-1032.
- ANRAS L., P. BLACHIER, J. HUSSENOT, J.-P. LAGARDERE, P. LAPOUYADE, J. MASSE, B. POITEVIN et C. RIGAUD, 2004 *Les marais salés atlantiques, mieux connaître pour mieux gérer*. Rochefort, Forum des marais atlantiques. Dossier documentaire, 76pp.
- ARMSTRONG D.P. et T.D. NUDDS, 1985 « Factors Influencing Invertebrate Size Distributions in Prairie Potholes and Implications for Coexisting Duck Species », *Freshwater Invertebrate Biology*, 4, 1 : 41-47.
- ARZEL C., 2006 « Ecologie de la Sarcelle d'hiver et des autres canards de surface : connexion entre les sites d'hivernage, les haltes migratoires et les zones de reproduction ». Thesis (Ph.D.), Université Toulouse III - Paul Sabatier.

ARZEL C. et J. ELMBERG, 2004 « Time use, foraging behavior and microhabitat use in a temporary guild of spring-staging dabbling ducks (*Anas* spp.) », *Ornis Fennica*, 81, 4 : 157-168.

ARZEL C., J. ELMBERG et M. GUILLEMAIN, 2006 « Ecology of spring-migrating Anatidae: a review », *Journal of Ornithology*, 147, 2 : 167-184.

B

BAIRLEIN F., 2003 « The study of bird migrations – some future perspectives », *Bird Study*, 50, 3 : 243-253.

BALCOMBE C.K., J.T. ANDERSON, R.H. FORTNEY et W.S. KORDEK, 2005 « Aquatic macroinvertebrate assemblages in mitigated and natural wetlands », *Hydrobiologia*, 541, 1 : 175-188.

BALDASSARRE G.A. et E.G. BOLEN, 2006 *Waterfowl Ecology and Management*, 2^e éd. Malabar, Florida, Krieger Publishing Company.

BALDASSARRE G.A., R.J. WHYTE, E.E. QUINLAN et E.G. BOLEN, 1983 « Dynamics and Quality of Waste Corn Available to Postbreeding Waterfowl in Texas », *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 11, 1 : 25-31.

BALE J.S., G.J. MASTERS, I.D. HODKINSON, C. AWMACK, T.M. BEZEMER, V.K. BROWN, J. BUTTERFIELD, A. BUSE, J.C. COULSON, J. FARRAR, J.E.G. GOOD, R. HARRINGTON, S. HARTLEY, T.H. JONES, R.L. LINDROTH, M.C. PRESS, I. SYMRNIUDIS, A.D. WATT et J.B. WHITTAKER, 2002 « Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores », *Global Change Biology*, 8, 1 : 1-16.

BALLARD B.M., J.E. THOMPSON, M.J. PETRIE, M. CHEKETT et D.G. HEWITT, 2004 « Diet and Nutrition of Northern Pintails Wintering along the Southern Coast of Texas », *The Journal of Wildlife Management*, 68, 2 : 371-382.

BALMFORD A., B. FISHER, R.E. GREEN, R. NAIDOO, B. STRASSBURG, R. KERRY TURNER et A.S.L. RODRIGUES, 2011 « Bringing Ecosystem Services into the Real World: An Operational Framework for Assessing the Economic Consequences of Losing Wild Nature », *Environmental and Resource Economics*, 48, 2 : 161-175.

BARBIER C., 2009 « Enquête limicoles nicheurs en Marais breton vendéen (2007) », *La Gorgebleue*, 23 : 19-30.

BARTOSZEWICZ M. et A. ZALEWSKI, 2003 « American mink, *Mustela vison* diet and predation on waterfowl in the Slonsk Reserve, western Poland », *Folia Zoologica -Praha-*, 52 : 225-238.

BATT B.D.J., M.G. ANDERSON et A.D. AFTON, 1992 *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. University of Minnesota Press.

- BATZER D. et D. BOIX, 2016 « An Introduction to Freshwater Wetlands and Their Invertebrates ». in D. Batzer et D. Boix (dir.): *Invertebrates in Freshwater Wetlands*. 1-23. Cham, Springer International Publishing.
- BATZER D.P., M. MCGEE, V.H. RESH et R.R. SMITH, 1993 « Characteristics of invertebrates consumed by mallards and prey response to wetland flooding schedules », *Wetlands*, 13, 1 : 41-49.
- BATZER D.P., B.J. PALIK et R. BUECH, 2004 « Relationships between environmental characteristics and macroinvertebrate communities in seasonal woodland ponds of Minnesota », *Journal of the North American Benthological Society* 23(1):50-68, 23, 1.
- BATZER D.P., R.B. RADER et S.A. WISSINGER dir., 1999 *Invertebrates in freshwater wetlands of North America: ecology and management*. New York, Wiley.
- BATZER D.P. et S.A. WISSINGER, 1996 « Ecology of insect communities in nontidal wetlands », *Annual Review of Entomology*, 41 : 75-100.
- BAZIN P. et L. MERMET, 1999 « L'évaluation des politiques « zones humides » de 1994 : son origine, son déroulement, ses résultats », *Annales des Mines*, 14 : 79-89.
- BEARHOP S., D.R. THOMPSON, S. WALDRON, Ian.C. RUSSELL, G. ALEXANDER et R.W. FURNESS, 1999 « Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England », *Journal of Applied Ecology*, 36, 1 : 75-84.
- BELLA V.D., M. BAZZANTI et F. CHIAROTTI, 2005 « Macroinvertebrate diversity and conservation status of Mediterranean ponds in Italy: water permanence and mesohabitat influence », *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15, 6 : 583-600.
- BENGTSSON D., A. AVRIL, G. GUNNARSSON, J. ELMBERG, P. SÖDERQUIST, G. NOREVIK, C. TOLF, K. SAFI, W. FIEDLER, M. WIKELSKI, B. OLSEN et J. WALDENSTRÖM, 2014 « Movements, Home-Range Size and Habitat Selection of Mallards during Autumn Migration », *PLOS ONE*, 9, 6 : e100764.
- BERGAN J.F. et L.M. SMITH, 1993 « Survival Rates of Female Mallards Wintering in the Playa Lakes Region », *The Journal of Wildlife Management*, 57, 3 : 570-577.
- BERNARD P., 1994 *Rapport d'évaluation des politiques en matière de zones humides*. Paris, 392pp.
- BETHKE R.W. et T.D. NUDDS, 1993 « Variation in the Diversity of Ducks along a Gradient of Environmental Variability », *Oecologia*, 93, 2 : 242-250.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL, 2021 *European Red List of Birds*. Luxembourg: Publications Office of the European Union.
- BLOHM R.J., 1978 « Migrational Homing of Male Gadwalls to Breeding Grounds », *The Auk*, 95, 4 : 763-766.

Bibliographie

- BLOTT S. et K. PYE, 2001 « GRADISTAT: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments », *Earth Surface Processes and Landforms*, 26 : 1237-1248.
- BLUMS P. et A. MEDNIS, 1996 « Secondary Sex Ratio in Anatinae », *The Auk*, 113, 2 : 505-511.
- BLUMS P., A. MEDNIS, I. BAUGA, J.D. NICHOLS et J.E. HINES, 1996 « Age-Specific Survival and Philopatry in Three Species of European Ducks: A Long-Term Study », *The Condor*, 98, 1 : 61-74.
- BLUMS P.N., V.K. REDERS, A.A. MEDNIS et J.A. BAUMANIS, 1983 « Automatic Drop-Door Traps for Ducks », *The Journal of Wildlife Management*, 47, 1 : 199.
- BOERE G.C. et D.A. STROUD, 2006 « The flyway concept: what it is and what it isn't ». in G. C. Boere, C. A. Galbraith, et D. A. Stroud (dir.): *Waterbirds around the world*. 40-47. Edinburgh, UK, The Stationery Office.
- BOIX D., J. KNEITEL, B.J. ROBSON, C. DUCHET, L. ZÚÑIGA, J. DAY, S. GASCÓN, J. SALA, X.D. QUINTANA et L. BLAUSTEIN, 2016 « Invertebrates of Freshwater Temporary Ponds in Mediterranean Climates ». in D. Batzer et D. Boix (dir.): *Invertebrates in Freshwater Wetlands*. 141-189. Springer International Publishing.
- BOLDUC F. et A.D. AFTON, 2004 « Relationships between wintering waterbirds and invertebrates, sediments and hydrology of coastal marsh ponds », *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 27, 3 : 333-341.
- BONNET X., D. BRADSHAW et R. SHINE, 1998 « Capital versus Income Breeding: An Ectothermic Perspective », *Oikos*, 83, 2 : 333-342.
- BOREHAM S., 1994 « A study of freshwater invertebrate distribution and abundance from fieldwork by secondary school students in an Epping Forest pond », *Journal of Biological Education*, 28, 1 : 32-38.
- BOUCHARD R.W., 2004 « Aquatic invertebrates ». in *Guide to Aquatic Invertebrates of the Upper Midwest*. 9-33. University of Minnesota, Water Resources Center.
- BRAUNE E., O. RICHTER, D. SÖNDGERATH et F. SUHLING, 2008 « Voltinism flexibility of a riverine dragonfly along thermal gradients », *Global Change Biology*, 14, 3 : 470-482.
- BRENDONCK L., E. MICHELS, L. DE MEESTER et B. RIDDOCH, 2002 « Temporary pools are not 'enemy-free' », *Hydrobiologia*, 486, 1 : 147-159.
- BRIERS R.A. et J. BIGGS, 2003 « Indicator taxa for the conservation of pond invertebrate diversity », *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13, 4 : 323-330.
- BRISCOE A.G., S. NICHOLS, H. HARTIKAINEN, H. KNIPE, R. FOSTER, A.J. GREEN, B. OKAMURA et D. BASS, 2022 « High-throughput sequencing of faeces provides evidence for dispersal of parasites and pathogens by migratory waterbirds », *Molecular Ecology Resources*, 22, 4 : 1303-1318.

- BROOKS W.S., 1967 « Food and Feeding Habits of Autumn Migrant Shorebirds at a Small Midwestern Pond », *The Wilson Bulletin*, 79, 3 : 307-315.
- BROYER J. et L. CURTET, 2011 « The influence of fish farming intensification on taxonomic richness and biomass density of macrophyte-dwelling invertebrates in French fishponds », *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 400, 10 : 1-12.
- , 2012 « Biodiversity and fish farming intensification in French fishpond systems », *Hydrobiologia*, 694, 1 : 205-218.
- BRUDERER B. et L. JENNI, 1988 *Les migrations des oiseaux*. Sempach.
- BURDETT A.S., J.S. FENCL et T.F. TURNER, 2015 « Evaluation of freshwater invertebrate sampling methods in a shallow aridland river (Rio Grande, New Mexico) », *Aquatic Biology*, 23, 2 : 139-146.

C

- CALLICUTT J.T., H.M. HAGY et M.L. SCHUMMER, 2011 « The food preference paradigm: A review of autumn-winter food use by north American dabbling ducks (1900-2009) », *Journal of Fish and Wildlife Management*, 2, 1 : 29-40.
- CHAN K.M.A., M.R. SHAW, D.R. CAMERON, E.C. UNDERWOOD et G.C. DAILY, 2006 « Conservation Planning for Ecosystem Services », *PLOS Biology*, 4, 11 : e379.
- CHARNOV E.L., 1976 « Optimal foraging, the marginal value theorem », *Theoretical Population Biology*, 9, 2 : 129-136.
- CHESSER R.K., 1991 « Gene diversity and female philopatry », *Genetics*, 127, 2 : 437-447.
- CHURA N.J., 1962 « Food Availability and Selective Utilization by Juvenile Mallards (*Anas platyrhynchos platyrhynchos* L.) on the Bear River Migratory Bird Refuge, Utah ». Thesis (Ph.D.), Utah State University, Dept. of Wildlife Biology.
- CIZEL O., 2017 « Zones humides : l'évolution du cadre juridique », *Revue Restauration et réhabilitation des zones humides : enjeux, contextes et évaluation*, 24 : 22-27.
- CLARK R.G., L.G. SUGDEN, R.K. BRACE et D.J. NIEMAN, 1988 « The relationship between nesting chronology and vulnerability to hunting of dabbling ducks », *Wildfowl*, 39 : 137-144.
- COLLAZO J.A., D.A.O. HARRA et C.A. KELLY, 2002 « Accessible Habitat for Shorebirds: Factors Influencing Its Availability and Conservation Implications », *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 25 : 13-24.
- COMMISSARIAT GENERAL AU DEVELOPPEMENT DURABLE, 2019 *EFESE – La séquestration du carbone par les écosystèmes français*.

- CONNOR K.J. et S. GABOR, 2006 « Breeding waterbird wetland habitat availability and response to water-level management in Saint John River floodplain wetlands, New Brunswick », *Hydrobiologia*, 567, 1 : 169-181.
- CONVENTION DE RAMSAR SUR LES ZONES HUMIDES, 2018 *Perspectives mondiales des zones humides : état des zones humides à l'échelle mondiale et des services qu'elles fournissent à l'humanité*. Gland, Switzerland, Secrétariat de la Convention de Ramsar.
- COX R.R., M.A. HANSON, C.C. ROY, N.H. EULISS, D.H. JOHNSON et M.G. BUTLER, 1998 « Mallard Duckling Growth and Survival in Relation to Aquatic Invertebrates », *The Journal of Wildlife Management*, 62, 1 : 124-133.
- CRAMP S. et K.E.L. SIMMONS, 1977 *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Oxford, Oxford University Press.
- CROFTS A. et R.G. JEFFERSON dir., 1999 « Grassland management for species ». in *The Lowland Grassland Management Handbook*. 13:1-13:56. Royal Society for Nature Conservation.
- CROME F., 1985 « An Experimental Investigation of Filter-Feeding on Zooplankton by Some Specialized Waterfowl. », *Australian Journal of Zoology*, 33, 6 : 849.
- CROOK S.L., W.C. CONWAY, C.D. MASON et K.J. KRAAI, 2009 « Winter Time-Activity Budgets of Diving Ducks on Eastern Texas Reservoirs », *Waterbirds*, 32, 4 : 548-558.
- CUMMINS K.W., 1967 *Calorific Equivalents for Studies in Ecological Energetics*, 2^e éd. Pittsburgh, Pennsylvania, University of Pittsburgh.
- CYR H. et J.A. DOWNING, 1988 « The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes », *Freshwater Biology*, 20, 3 : 365-374.

D

- DAAN S., C. DIJKSTRA, R. DRENT et T. MEIJER, 1989 « Food supply and the annual timing of avian reproduction ». in *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Volume I: Proceedings XIX International Ornithological Congress, 1986, Ottawa*. 392-407. University of Ottawa Press.
- DANEL K. et K. SJÖBERG, 1977 « Seasonal emergence of chironomids in relation to egg-laying and hatching of ducks in a restored lake (northern Sweden) », *Wildfowl*, 28 : 129-135.
- DAVIDSON N.C., E. FLUET-CHOUINARD, C.M. FINLAYSON, N.C. DAVIDSON, E. FLUET-CHOUINARD et C.M. FINLAYSON, 2018 « Global extent and distribution of wetlands: trends and issues », *Marine and Freshwater Research*, 69, 4 : 620-627.
- DE LEON M.T. et L.M. SMITH, 1999 « Behavior of Migrating Shorebirds at North Dakota Prairie Potholes », *The Condor*, 101, 3 : 645-654.
- DEGRE D., 2006 « Réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon : dynamique et structure spatiale de la macrofaune et des limicoles hivernants ». Thesis (Ph.D.), La Rochelle.

- DEHORTER O. et M. GUILLEMAIN, 2008 « Global diversity of freshwater birds (Aves) ». in E. V. Balian, C. Lévêque, H. Segers, et K. Martens (dir.): *Freshwater Animal Diversity Assessment*. Developments in Hydrobiology. 619-626. Dordrecht, Springer Netherlands.
- DENNY P., 1994 « Biodiversity and wetlands », *Wetlands Ecology and Management*, 3, 1 : 55-611.
- DEREX J.-M., 2001 « Pour une histoire des zones humides en France (XVIIe-XIXe siècle) », *Histoire & Sociétés Rurales*, 15, 1 : 11-36.
- , 2006 « L'histoire des zones humides », *Etudes rurales*, 177 : 167-178.
- DIEHL S., 1992 « Fish Predation and Benthic Community Structure: The Role of Omnivory and Habitat Complexity », *Ecology*, 73, 5 : 1646-1661.
- DIETER C.D., L.D. FLAKE et W.G. DUFFY, 1996 « The effect of phorate on wetland macroinvertebrates », *Environmental Toxicology and Chemistry*, 15, 3 : 308-312.
- DIMALEXIS A. et M. PYROVETSI, 1997 « Effect of Water Level Fluctuations on Wading Bird Foraging Habitat Use at an Irrigation Reservoir, Lake Kerkini, Greece », *Colonial Waterbirds*, 20, 2 : 244-252.
- DINGLE H. et V.A. DRAKE, 2007 « What Is Migration? », *BioScience*, 57, 2 : 113-121.
- DONALD G.L. et C.G. PATERSON, 1977 « Effect of preservation on wet weight biomass of chironomid larvae », *Hydrobiologia*, 53, 1 : 75-80.
- DÖPFNER M., P. QUILLFELDT et H.-G. BAUER, 2009 « Changes in Behavioral Time Allocation of Waterbirds in Wing-Molt at Lake Constance », *Waterbirds*, 32, 4 : 559-571.
- DORST J., 1956 *Les migrations des oiseaux*. Payot.
- DOW H. et S. FREDGA, 1985 « Selection of nest sites by a hole-nesting duck, the Goldeneye *Bucephala clangula* », *Ibis*, 127 : 16-30.
- DREAL AUVERGNE-RHONE-ALPES, 2018 « Perla : arbre de décision », *Perla : détermination des invertébrés d'eau douce*. site internet (<http://www.perla.developpement-durable.gouv.fr/>).
- DRENT R., C. BOTH, M. GREEN, J. MADSEN et T. PIERSMA, 2003 « Pay-Offs and Penalties of Competing Migratory Schedules », *Oikos*, 103, 2 : 274-292.
- DRENT R.H. et S. DAAN, 1980 « The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding », *Ardea*, 68 : 225-252.
- DRIVER E.A., L.G. SUGDEN et R.J. KOVACH, 1974 « Calorific, chemical and physical values of potential duck foods », *Freshwater Biology*, 4, 3 : 281-292.
- DUBOWY P.J., 1985 « Feeding ecology and behavior of postbreeding male Blue-winged Teal and Northern Shovelers », *Canadian Journal of Zoology*, 63, 6 : 1292-1297.

- DUBOWY P.J., 1988 « Waterfowl Communities and Seasonal Environments: Temporal Variability in Interspecific Competition », *Ecology*, 69, 5 : 1439-1453.
- DUGGER B.D., K.J. REINECKE et L.H. FREDRICKSON, 1994 « Late Winter Survival of Female Mallards in Arkansas », *The Journal of Wildlife Management*, 58, 1 : 94-99.
- DUNCAN P., A.J.M. HEWISON, S. HOUTE, R. ROSOUX, T. TOURNEBIZE, F. DUBS, F. BUREL et V. BRETAGNOLLE, 1999 « Long-Term Changes in Agricultural Practices and Wildfowling in an Internationally Important Wetland, and Their Effects on the Guild of Wintering Ducks », *Journal of Applied Ecology*, 36, 1 : 11-23.
- DUPONT P., 1986 « Les grands traits de la végétation vendéenne », *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques*, 133, 1 : 25-40.
- DURANCE I. et S.J. ORMEROD, 2007 « Climate change effects on upland stream macroinvertebrates over a 25-year period », *Global Change Biology*, 13, 5 : 942-957.
- DWYER T.J., S.R. DERRICKSON et D.S. GILMER, 1973 « Migrational homing by a pair of mallards », *The Auk*, 90, 3 : 687-687.
- DYKMAN E. et B.J. HANN, 1996 *Seasonal emergence of chironomids (Chironomidae, Diptera) in Delta Marsh*. UFS (Delta Marsh). Annual Report, 7pp.

E

- ELDRIDGE J., 1990 « Aquatic invertebrates important for waterfowl production ». in *Waterfowl management handbook*. 1-7.
- ELKINS N., 1996 *Les oiseaux et la météo - L'influence du temps sur leur comportement*. Lausanne, Paris, Delachaux et Niestlé.
- ELPHICK C.S. et L.W. ORING, 1998 « Winter management of Californian rice fields for waterbirds », *Journal of Applied Ecology*, 35, 1 : 95-108.
- EMLEN J.M., 1966 « The Role of Time and Energy in Food Preference », *The American Naturalist*, 100, 916 : 611-617.
- EULISS N.H. et S.W. HARRIS, 1987 « Feeding Ecology of Northern Pintails and Green-Winged Teal Wintering in California », *The Journal of Wildlife Management*, 51, 4 : 724-732.
- EULISS N.H., R.L. JARVIS et D.S. GILMER, 1991 « Feeding Ecology of Waterfowl Wintering on Evaporation Ponds in California », *The Condor*, 93, 3 : 582-590.
- , 1997 « Relationship between waterfowl nutrition and condition on agricultural drainwater ponds in the Tulare Basin, California: Waterfowl body composition », *Wetlands*, 17, 1 : 106-115.
- EVARD J.O., 1999 « Mallard and blue-winged teal philopatry in northwest Wisconsin », *North American Bird Bander*, 242 : 38-42.

F

- FERRINGTON L.C., 2008 « Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater », *Hydrobiologia*, 595, 1 : 447-455.
- FOLK R.L. et W.C. WARD, 1957 « Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters », *Journal of Sedimentary Petrology*, 27, 1 : 3-26.
- FOUQUE C., E. CORDA, J. TESSON, J. MONDAIN-MONVAL, C. BARTHE, F. DEJ et M. BIRKAN, 2004 « Breeding chronology of anatids (Anatidae) and coots (*Fulica atra*) in France », *Game & wildlife science*, 21, 2 : 73-105.
- FOURNIER J.-Y., C. FOUQUE et P.D. du RAU, 2009 « An assessment of the importance of the Dombes region, France, for wintering wildfowl », *Wildfowl*, 0 : 86-99.
- FREDRICKSON L.H. et F.A. REED, 1988 « Invertebrate response to wetland management ». in *Waterfowl management handbook*. 1-6.
- FRIDAY L.E., 1987 « The diversity of macro invertebrate and macrophyte communities in ponds », *Freshwater Biology*, 18, 1 : 87-104.
- FRITZ H., M. GUILLEMAIN et S. GUERIN, 2000 « Changes in the frequency of prospecting fly-overs by Marsh harriers in relation to short term fluctuations in dabbling duck abundance », *Ardea*, 88, 1 : 9-16.
- FRY B., 1991 « Stable Isotope Diagrams of Freshwater Food Webs », *Ecology*, 72, 6 : 2293-2297.

G

- GADGIL M., 1971 « Dispersal: Population Consequences and Evolution », *Ecology*, 52, 2 : 253-261.
- GALLET S., A. HURUGUEN, B. BITEAU et S. GAUCHERAND, 2017 « Avant-propos - La restauration des zones humides, enjeu majeur du XXI^e siècle », *Sciences Eaux et Territoires* : 3-5.
- GANTER B. et F. COOKE, 1996 « Pre-incubation feeding activities and energy budgets of Snow Geese: can food on the breeding grounds influence fecundity? », *Oecologia*, 106 : 153-165.
- GARDNER R.C., S. BARCHIESI, C. BELTRAME, C.M. FINLAYSON, T. GALEWSKI, I. HARRISON, M. PAGANINI, C. PERENNOU, D.E. PRITCHARD, A. ROSENQVIST et M. WALPOLE, 2015 *State of the World's Wetlands and their Services to People: A compilation of recent analyses*. Gland, Switzerland, 20pp.
- GAUTHIER G., J. BÊTY et K.A. HOBSON, 2003 « Are Greater Snow Geese Capital Breeders? New Evidence from a Stable-Isotope Model », *Ecology*, 84, 12 : 3250-3264.

- GIBBS J.P., 1993 « Importance of small wetlands for the persistence of local populations of wetland-associated animals », *Wetlands*, 13, 1 : 25-31.
- VAN GILS J.A., P. EDELAAR, G. ESCUDERO et T. PIERSMA, 2004 « Carrying capacity models should not use fixed prey density thresholds: a plea for using more tools of behavioural ecology », *Oikos*, 104, 1 : 197-204.
- GOSS-CUSTARD J.D., 1977 « Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field », *Animal Behaviour*, 25 : 10-29.
- GRANT I.F., 2002 « Les invertébrés aquatiques ». in *Méthodes de suivi écologique pour évaluer les effets des pesticides dans les tropiques*. CTA Technical Publications. 183-193. University of Greenwich.
- GREEN A.J. et J. ELMBERG, 2014 « Ecosystem services provided by waterbirds », *Biological Reviews*, 89, 1 : 105-122.
- GREEN A.J., A.D. FOX, B. HUGHES et G.M. HILTON, 1999 « Time–activity budgets and site selection of White-headed Ducks *Oxyura leucocephala* at Burdur Lake, Turkey in late winter », *Bird Study*, 46, 1 : 62-73.
- GREENWOOD P.J., 1980 « Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals », *Animal Behaviour*, 28, 4 : 1140-1162.
- GREGG W.W. et F.L. ROSE, 1982 « The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment », *Aquatic Botany*, 14 : 309-324.
- GUERET J.-P., 2010 *Anatidés nicheurs en Marais poitevin - Synthèse de l'enquête 2010*. LPO, Parc interrégional du Marais poitevin.
- GUILLEMAIN M., C. ARZEL, P. LEGAGNEUX, J. ELMBERG, H. FRITZ, M. LEPLEY, C. PIN, A. ARNAUD et G. MASSEZ, 2007 « Predation risk constrains the plasticity of foraging behaviour in teals, *Anas crecca*: a flyway-level circumannual approach », *Animal Behaviour*, 73, 5 : 845-854.
- GUILLEMAIN M., P. DUNCAN et H. FRITZ, 2001 « Switching to a Feeding Method That Obstructs Vision Increases Head-Up Vigilance in Dabbling Ducks », *Journal of Avian Biology*, 32, 4 : 345-350.
- GUILLEMAIN M. et H. FRITZ, 2002 « Temporal variation in feeding tactics: exploring the role of competition and predators in wintering dabbling ducks », *Wildlife Biology*, 8, 1 : 81-90.
- GUILLEMAIN M., H. FRITZ et P. DUNCAN, 2002a « The importance of protected areas as nocturnal feeding grounds for dabbling ducks wintering in western France », *Biological Conservation*, 103, 2 : 183-198.
- GUILLEMAIN M., H. FRITZ, N. GUILLON et N. GUILLON, 2000 « Foraging Behavior and Habitat Choice of Wintering Northern Shoveler in a Major Wintering Quarter in France », *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 23, 3 : 353.

GUILLEMAIN M., H. FRITZ, M. KLAASSEN, A.R. JOHNSON et H. HAFNER, 2004 « Fuelling rates of garganey (*Anas querquedula*) staging in the Camargue southern France during spring migration », *Journal of Ornithology*, 145 : 152-158.

GUILLEMAIN M., G.R. MARTIN et H. FRITZ, 2002b « Feeding methods, visual fields and vigilance in dabbling ducks (Anatidae) », *Functional Ecology*, 16, 4 : 522-529.

GURD B.D., 2007 « Predicting resource partitioning and community organization of filter-feeding dabbling ducks from functional morphology », *The American Naturalist*, 169, 3 : 334-343.

H

HANSON M. et M. RIGGS, 1995 « Potential effects of fish predation on Wetland invertebrates: A comparison of wetlands with and without fathead minnows », *Wetlands*, 15 : 167-175.

HARAMIS G.M., J.D. NICHOLS, K.H. POLLOCK et J.E. HINES, 1986 « The Relationship Between Body Mass and Survival of Wintering Canvasbacks », *The Auk*, 103, 3 : 506-514.

HAURY J. et J.-L. BAGLINIERE, 1996 « Les macrophytes, facteur structurant de l'habitat piscicole en Rivière à Salmonidae. Étude de microrépartition sur un secteur végétalisé du Scorff (Bretagne Sud) », *Cybium: International Journal of Ichthyology*, 3, 20 : 111-127.

HEITMEYER M.E. et L.H. FREDRICKSON, 1990 « Fatty Acid Composition of Wintering Female Mallards in Relation to Nutrient Use », *The Journal of Wildlife Management*, 54, 1 : 54-61.

HEPP G.R., 1985 « Effects of environmental parameters on the foraging behavior of three species of wintering dabbling ducks (Anatini) », *Canadian Journal of Zoology*, 63, 2 : 289-294.

HESPENHEIDE H.A., 1973 « Ecological Inferences From Morphological Data », *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 1 : 213-229.

HILDÉN O., 1964 « Ecology of duck populations in the island group of Valassaaret, Gulf of Bothnia », *Annales Zoologici Fennici*, 1, 3 : 153-279.

HOBSON K.A. et R.G. CLARK, 1992 « Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of ¹³C in Tissues », *The Condor*, 94, 1 : 181-188.

HOBSON K.A. et R.G. CLARK, 1993 « Turnover of ¹³C in Cellular and Plasma Fractions of Blood: Implications for Nondestructive Sampling in Avian Dietary Studies », *The Auk*, 110, 3 : 638-641.

HOHMAN W.L., C.D. ANKNEY et D.H. GORDON, 1992 « Ecology and management of postbreeding waterfowl ». in B. D. J. Batt, A. D. Afton, et M. Anderson (dir.): *Ecology and management of breeding waterfowl*. 128-189. Minneapolis, University of Minnesota Press.

HOLOPAINEN S., C. ARZEL, L. DESSBORN, J. ELMBERG, G. GUNNARSSON, P. NUMMI, H. PÖYSÄ et K. SJÖBERG, 2015 « Habitat use in ducks breeding in boreal freshwater wetlands: a review », *European Journal of Wildlife Research*, 61, 3 : 339-363.

HUGHES L. et F.A. BAZZAZ, 2001 « Effects of elevated CO₂ on five plant-aphid interactions », *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99, 1 : 87-96.

HUTCHENS J.J., J.B. WALLACE et J.W. GRUBAUGH, 2017 « Chapter 25 - Transport and Storage of Fine Particulate Organic Matter ». in G. A. Lamberti et F. R. Hauer (dir.): *Methods in Stream Ecology (Third Edition)*. 37-53. Academic Press.

I

ISOLA C.R., M.A. COLWELL, O.W. TAFT et R. SAFRAN, 2000 « Interspecific differences in habitat use of shorebirds and waterfowl foraging in managed wetlands of California's San Joaquin Valley », *Colonial Waterbirds*, 23 : 196-203.

J

JOHNSGARD P.A., 2017 *The North American Perching and Dabbling Ducks*. Lincoln, Nebraska, University of Nebraska–Lincoln.

JOHNSON D.H. et J.W. GRIER, 1988 « Determinants of Breeding Distributions of Ducks », *Wildlife Monographs*, 100, : 3-37.

JOHNSON D.H. et A.B. SARGEANT, 1977 Wildlife Research Report *Impact of red fox predation on the sex ratio of prairie mallards*. U.S. Fish and Wildlife Service.

JOHNSTON T.A. et R.A. CUNJAK, 1999 « Dry mass-length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada », *Freshwater Biology*, 41, 4 : 653-674.

JOOSTEN H., A. SIRIN, J. COUWENBERG, J. LAINE et P. SMITH, 2016 « The role of peatlands in climate regulation ». in A. Bonn, H. Joosten, M. Evans, R. Stoneman, et T. Allott (dir.): *Peatland Restoration and Ecosystem Services: Science, Policy and Practice*. Ecological Reviews. 63-76. Cambridge, Cambridge University Press.

JORDE D.G. et R.B. OWEN, 1988 « The need for nocturnal activity and energy budgets of waterfowl ». in M. W. Weller (dir.): *Waterfowl in Winter*. 169-180. Minneapolis, University of Minnesota Press.

K

KACELNIK A., 1984 « Central Place Foraging in Starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch Residence Time », *Journal of Animal Ecology*, 53, 1 : 283-299.

KAMINSKI M.R., G.A. BALDASSARRE et A.T. PEARSE, 2006 « Waterbird Responses to Hydrological Management of Wetlands Reserve Program Habitats in New York », *Wildlife Society Bulletin*, 34, 4 : 921-926.

- KEAR J., 2005 *Ducks, geese, and swans*. Oxford; New York, Oxford University Press.
- KEITH L.B., 1961 « A Study of Waterfowl Ecology on Small Impoundments in Southeastern Alberta », *Wildlife Monographs*, 6, : 3-88.
- KOOLOOS J.G.M., A.R. KRAAIJEVELD, G.E.J. LANGENBACH et G.A. ZWEERS, 1989 « Comparative mechanics of filter feeding in *Anas platyrhynchos*, *Anas clypeata* and *Aythya fuligula* (Aves, Anseriformes) », *Zoomorphology*, 108, 5 : 269-290.
- KUSHLAN J.A., 1986 « The Management of Wetlands for Aquatic Birds », *Colonial Waterbirds*, 9, 2 : 246-248.

L

- LAMBERTI G.A., 1996 « The Role of Periphyton in Benthic Food Webs ». in R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, et R. L. Lowe (dir.): *Algal Ecology*. Aquatic Ecology. 533-572. San Diego, Academic Press.
- LANGLET D., 2014 « Réponse des foraminifères à l'anoxie dans les milieux côtiers : études in situ de l'écologie des foraminifères benthiques, expériences en laboratoire et analyse du métabolisme anaérobie ». Thesis (Ph.D.), Université d'Angers ; Université Nantes Angers Le Mans (UNAM).
- LE CORRE N., 2009 « Le dérangement de l'avifaune sur les sites naturels protégés de Bretagne : état des lieux, enjeux et réflexions autour d'un outil d'étude des interactions hommes/oiseaux ». Thesis (Ph.D.), Université de Bretagne occidentale - Brest.
- LE FLOCH S. et J. CANDAU, 2001 « Le Marais Breton de Loire-Atlantique : la qualification paysagère d'un marais oublié », *Espace géographique*, 30, 2 : 127.
- LEFEUVRE J.-C., 1999 *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*. 204pp.
- LEGAGNEUX P., 2007 « Compromis entre alimentation et risque de prédation chez les canards hivernants : une approche multi-échelles ». Thesis (Ph.D.), Université Louis Pasteur.
- LI H. et J.F. REYNOLDS, 1995 « On Definition and Quantification of Heterogeneity », *Oikos*, 73, 2 : 280-284.
- LILLIE R.A. et J.O. EVRARD, 1994 « Influence of macroinvertebrates and macrophytes on waterfowl utilization of wetlands in the Prairie Pothole Region of northwestern Wisconsin », *Hydrobiologia*, 279, 1 : 235-246.
- LINCOLN F.C., 1934 « The Operation of Homing Instinct », *Bird-Banding*, 5, 4 : 149-155.
- LINDSTRÖM Å., 1995 « Stopover Ecology of Migrating Birds: Some Unsolved Questions », *Israel Journal of Zoology*, 41, 3 : 407-416.

- LINDSTROM A. et T. ALERSTAM, 1992 « Optimal Fat Loads in Migrating Birds: A Test of the Time-Minimization Hypothesis », *The American Naturalist*, 140, 3 : 477-491.
- LINDSTRÖM Å. et T. PIERSMA, 1993 « Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined », *Ibis*, 135, 1 : 70-78.
- LODGE D.M., 1985 « Macrophyte-gastropod associations: observations and experiments on macrophyte choice by gastropods », *Freshwater Biology*, 15, 6 : 695-708.
- LOESCH C.R. et R.M. KAMINSKI, 1989 « Winter Body-Weight Patterns of Female Mallards Fed Agricultural Seeds », *The Journal of Wildlife Management*, 53, 4 : 1081-1087.
- LOKEMOEN J.T., H.F. DUEBBERT et D.E. SHARP, 1990 « Homing and Reproductive Habits of Mallards, Gadwalls, and Blue-Winged Teal », *Wildlife Monographs*, 106 : 3-28.
- LOUCOUGARAY G., 2003 « Régimes de pâturage et hétérogénéité de la structure et du fonctionnement de la végétation prairiale (Marais Poitevin) ». Thesis (Ph.D.), Université Rennes 1.

M

- MA Z., Y. CAI, B. LI et J. CHEN, 2010 « Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective », *Wetlands*, 30, 1 : 15-27.
- MACARTHUR R.H. et E.R. PIANKA, 1966 « On Optimal Use of a Patchy Environment », *The American Naturalist*, 100, 916 : 603-609.
- MADSEN J., 1995 « Impacts of disturbance on migratory waterfowl », *Ibis*, 137, s1 : S67-S74.
- MAGNUSSON A.K. et D.D. WILLIAMS, 2009 « Top-down control by insect predators in an intermittent pond – a field experiment », *Annales de Limnologie*, 45, 3 : 131-143.
- MANNEVILLE O., V. VERGNE et O. VILLEPOUX, 2006 *Le monde des tourbières et des marais : France, Suisse, Belgique, Luxembourg*.
- MARCHADOUR B., 2014 *Oiseaux nicheurs des Pays de la Loire*. Paris, Coordination régionale LPO Pays de la Loire, Delachaux et Niestlé.
- MARCHADOUR B., J.-C. BEAUDOIN, E. BESLOT, N. BOILEAU, D. MONTFORT, W. RAITIERE, D. TAVENON et P. YESOU, 2014 *Liste rouge des populations d'oiseaux nicheurs des Pays de la Loire*. Bouchemaîne.
- MATSUBARA T., F. SUGIMORI, K. IWABUCHI et K. AOYAMA, 1994 « The relation between the feeding activity of wintering shovelers (*Anas clypeata*) and the horizontal distribution of zooplankton in Lake Teganuma, Japan », *Hydrobiologia*, 294, 3 : 253-261.
- MCNEIL R., P. DRAPEAU et J.D. GOSS-CUSTARD, 1992 « The Occurrence and Adaptive Significance of Nocturnal Habits in Waterfowl », *Biological Reviews*, 67, 4 : 381-419.

- MEIJER T. et R. DRENT, 1999 « Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds », *Ibis*, 141, 3 : 399-414.
- MEIRE P.M. et A. ERVYNCK, 1986 « Are oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) selecting the most profitable mussels (*Mytilus edulis*)? », *Animal Behaviour*, 34, 5 : 1427-1435.
- MELILLO J.M., A.D. MCGUIRE, D.W. KICKLIGHTER, B. MOORE, C.J. VOROSMARTY et A.L. SCHLOSS, 1993 « Global climate change and terrestrial net primary production », *Nature*, 363, 6426 : 234-240.
- MENDELSSOHN I.A., D.P. BATZER, C.R. HOLT et S.A. GRAHAM, 2014 « Abiotic Constraints for Wetland Plants and Animals ». in D. Batzer et R. R. Sharitz (dir.): *Ecology of Freshwater and Estuarine Wetlands*. 61-86. Berkeley, University of California Press.
- MICHOT T.C., E.B. MOSER et W. NORLING, 1994 « Effects of weather and tides on feeding and flock positions of wintering redheads in the Chandeleur Sound, Louisiana », *Hydrobiologia*, 279, 1 : 263-278.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT (MEA), 2005 *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Washington DC, Island Press.
- MITRA S., R. WASSMANN et P.L.G. VLEK, 2005 « An appraisal of global wetland area and its organic carbon stock », *Current Science*, 88, 1 : 25-35.
- MIZUTANI H., M. FUKUDA, Y. KABAYA et E. WADA, 1990 « Carbon Isotope Ratio of Feathers Reveals Feeding Behavior of Cormorants », *The Auk*, 107, 2 : 400-403.
- MOISAN J., 2010 *Guide d'identification des principaux macroinvertébrés benthiques d'eau douce du Québec, 2010 — Surveillance volontaire des cours d'eau peu profonds*. Direction du suivi de l'état de l'environnement, ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs.
- MONDY C., 2012 « De la communauté à l'individu : apport des traits des invertébrés benthiques dans la bio-évaluation des cours d'eau ». Thesis (Ph.D.), Université de Lorraine.
- MOOMAW W.R., G.L. CHMURA, G.T. DAVIES, C.M. FINLAYSON, B.A. MIDDLETON, S.M. NATALI, J.E. PERRY, N. ROULET et A.E. SUTTON-GRIER, 2018 « Wetlands In a Changing Climate: Science, Policy and Management », *Wetlands*, 38, 2 : 183-205.
- MOORE F.R., P. KERLINGER et T.R. SIMONS, 1990 « Stopover on a Gulf Coast Barrier Island by Spring Trans-Gulf Migrants », *The Wilson Bulletin*, 102, 3 : 487-500.
- MOREAU A., C. DUPUY, P. BOCHER et S. FARAU, 2021 « Morphological, calorific and nutritive characteristics of 656 freshwater invertebrates taxa », *Biodiversity Data Journal*, 9 : e70214.
- MOURONVAL JB., 2014 *Guide de détermination de l'âge et du sexe des canards*. ONCFS.
- MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE et OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE, 1989 *Répartition et chronologie de la migration pré-nuptiale et de la reproduction en France des oiseaux d'eau de gibier*. Paris.

N

- NECKLES H.A., H.R. MURKIN et J.A. COOPER, 1990 « Influences of seasonal flooding on macroinvertebrate abundance in wetland habitats », *Freshwater Biology*, 23, 2 : 311-322.
- NEWTON I., 1980 « The Role of Food in Limiting Bird Numbers », *Ardea*, 68, 1 : 11-30.
- NEWTON I., 2007 *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press.
- , 2011 « Migration within the annual cycle: species, sex and age differences », *Journal of Ornithology*, 152, 1 : 169-185.
- NOLET B., R. BEVAN, M. KLAASSEN, O. LANGEVOORD et Y.G.J.T. VAN DER HEIJDEN, 2002 « Habitat switching by Bewick's swans: Maximization of average long-term energy gain? », *Journal of Animal Ecology*, 71 : 979-993.
- NORDSTRÖM M., J. HÖGMANDER, J. NUMMELIN, J. LAINE, N. LAANETU et E. KORPIMÄKI, 2002 « Variable Responses of Waterfowl Breeding Populations to Long-Term Removal of Introduced American Mink », *Ecography*, 25, 4 : 385-394.
- NTIAMOA-BAIDU Y., T. PIERSMA, P. WIERSMA, M. POOT, P. BATTLETT et C. GORDON, 1998 « Water depth selection, daily feeding routines and diets of waterbirds in coastal lagoons in Ghana », *Ibis*, 140, 1 : 89-103.
- NUDDS T.D. et J.N. BOWLBY, 1984 « Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks », *Canadian Journal of Zoology*, 62, 10 : 2002-2008.
- NUDDS T.D., J. ELMBERG, H. PÖYSÄ, K. SJÖBERG et P. NUMMI, 2000 « Ecomorphology in breeding Holarctic dabbling ducks: the importance of lamellar density and body length varies with habitat type », *Oikos*, 91 : 583-588.

O

- OGDEN J.C., 1991 « Nesting by Wood Storks in Natural, Altered, and Artificial Wetlands in Central and Northern Florida », *Colonial Waterbirds*, 14, 1 : 39-45.
- OLSON E.J., E.S. ENGSTROM, M.R. DOERINGSFELD et R. BELLIG, 1995 « Abundance and Distribution of Macroinvertebrates in Relation to Macrophyte Communities in a Prairie Marsh, Swan Lake, Minnesota », *Journal of Freshwater Ecology*, 10, 4 : 325-335.
- OPERMANIS O., A. MEDNIS et I. BAUGA, 2001 « Duck nests and predators: interaction, specialisation and possible management », *Wildlife Biology*, 7, 2 : 87-96.
- OWEN M. et J.M. BLACK, 1990 *Waterfowl Ecology*. Blackie.

P

- PARMESAN C., 2006 « Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 1 : 637-669.
- PARMESAN C. et G. YOHE, 2003 « A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems », *Nature*, 421, 6918 : 37-42.
- PAULUS S.L., 1988 « Time-activity budgets of nonbreeding Anatidae: a review ». in M. W. Weller (dir.): *Waterfowl in Winter*. 135-152. Minneapolis, University of Minnesota Press.
- PERRY M.C. et A.S. DELLER, 1996 « Review of Factors Affecting the Distribution and Abundance of Waterfowl in Shallow-Water Habitats of Chesapeake Bay », *Estuaries*, 19, 2 : 272-278.
- PETERSON B.J. et B. FRY, 1987 « Stable Isotopes in Ecosystem Studies », *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18 : 293-320.
- PETIT-RENAUD G. et J.-J. GUILLOU, 2000 « L'hivernage du Canard souchet *Anas clypeata* en Loire-Atlantique. Relation avec les ressources trophiques des milieux d'accueil. Exemples de l'étang de Beaulieu-Couëron et de la Brière. », *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France, nouvelle série*, 22, 1 : 1-12.
- PETTIGREW C.T., B.J. HANN et L.G. GOLDSBOROUGH, 1997 « Waterfowl feces as a source of nutrients to a prairie wetland: responses of microinvertebrates to experimental additions », *Hydrobiologia*, 362, 1 : 55-66.
- PINDER L.C.V., 1986 « Biology of Freshwater Chironomidae », *Annual Review of Entomology*, 31 : 1-23.
- PIROT J.Y. et D. PONT, 1987 « Le Canard souchet (*Anas clypeata* L.) hivernant en Camargue : alimentation, comportement et dispersion nocturne », *La Terre et la Vie*, 42 : 59-79.
- POISBLEAU M., 2005 « Quelle utilisation des hormones dans l'étude des relations de dominance sociale et la compréhension des stratégies d'hivernage ? : cas des canards de surface et des bernaches cravants ». Thesis (Ph.D.), Montpellier 2.
- POMPANON F., B.E. DEAGLE, W.O.C. SYMONDSON, D.S. BROWN, S.N. JARMAN et P. TABERLET, 2012 « Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing », *Molecular Ecology*, 21, 8 : 1931-1950.
- POST D., 2002 « Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions », *Ecology*, 83, 3 : 703-718.
- POSTON H.J., 1974 *Home range and breeding biology of the Shoveler*.
- PÖYSÄ H., 1983 « Morphology-Mediated Niche Organization in a Guild of Dabbling Ducks », *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)*, 14, 4 : 317-326.

- PÖYSÄ H., 1986 « Species composition and size of dabbling duck (*Anas* spp.) feeding groups: are foraging interactions important determinants? », *Ornis Fennica*, 63 : 33-41.
- PÖYSÄ H., J. ELMBERG, P. NUMMI et K. SJÖBERG, 1994 « Species composition of dabbling duck assemblages: ecomorphological patterns compared with null models », *Oecologia*, 98, 2 : 193-200.
- PÖYSÄ H., J. ELMBERG, P. NUMMI et K. SJÖBERG, 1996 « Are Ecomorphological Associations among Dabbling Ducks Consistent at Different Spatial Scales? », *Oikos*, 76, 3 : 608-612.
- PÖYSÄ H. et J. SORJONEN, 2000 « Recolonization of breeding waterfowl communities by the whooper swan: vacant niches available », *Ecography*, 23, 3 : 342-348.
- PRATHER C.M., S.L. PELINI, A. LAWS, E. RIVEST, M. WOLTZ, C.P. BLOCH, I. DEL TORO, C.-K. HO, J. KOMINOSKI, T.A.S. NEWBOLD, S. PARSONS et A. JOERN, 2013 « Invertebrates, ecosystem services and climate change: Invertebrates, ecosystems and climate change », *Biological Reviews*, 88, 2 : 327-348.

Q

- QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2009 « QGIS Geographic Information System »,.

R

- RAMULA S., M. ÖST, A. LINDÉN, P. KARELL et M. KILPI, 2018 « Increased male bias in eider ducks can be explained by sex-specific survival of prime-age breeders », *PLOS ONE*, 13, 4 : e0195415.
- RESH V.H., G.A. LAMBERTI, D. BUCHWALTER et C.H. ERIKSEN, 2008 « Aquatic insect respiration ». in R. W. Merritt, K. W. Cummins, et M. B. Berg (dir.): *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 39-54. Kendall/Hunt Publishing Co ,U.S.
- RICHARDSON D.M. et R.M. KAMINSKI, 1992 « Diet Restriction, Diet Quality, and Prebasic Molt in Female Mallards », *The Journal of Wildlife Management*, 56, 3 : 531-539.
- RINGELMAN J.K., 1992 « Identifying the factors that limit duck production ». in *Waterfowl management handbook*. Fish and Wildlife Leaflet. 6. U.S. Fish and Wildlife Service.
- ROBEL R.J., B.M. PRESS, B.L. HENNING, K.W. JOHNSON, H.D. BLOCKER et K.E. KEMP, 1995 « Nutrient and Energetic Characteristics of Sweepnet-Collected Invertebrates », *Journal of Field Ornithology*, 66, 1 : 44-53.
- ROBERT M. et B. SAUGIER, 2003 « Contribution des écosystèmes continentaux à la séquestration du carbone », *Comptes Rendus Geoscience*, 335, 6 : 577-595.
- ROGERS S.I., C.E. CÁCERES et D.C. ROGERS, 2010 « Cladocera and Other Branchiopoda ». in *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. 773-827. Elsevier.

- ROHWER F.C. et M.G. ANDERSON, 1988 « Female-Biased Philopatry, Monogamy, and the Timing of Pair Formation in Migratory Waterfowl ». in R. F. Johnston (dir.): *Current Ornithology*. Current Ornithology. 187-221. Boston, MA, Springer US.
- ROMARE P., S. BERG, T. LAURIDSEN et E. JEPPESEN, 2003 « Spatial and temporal distribution of fish and zooplankton in a shallow lake », *Freshwater Biology*, 48, 8 : 1353-1362.
- ROSE P., A. ROPER, S. BANKS, C. GIORGIO, M. TIMMS, P. VAUGHAN, S. HATCH, S. HALPIN, J. THOMAS et M. O'BRIEN, 2022 « Evaluation of the time-activity budgets of captive ducks (Anatidae) compared to wild counterparts », *Applied Animal Behaviour Science*, 251 : 105626.
- ROTH S.K. et R.L. LINDROTH, 1994 « Effects of CO₂-Mediated Changes in Paper Birch and White Pine Chemistry on Gypsy Moth Performance », *Oecologia*, 98, 2 : 133-138.
- RUHÍ A., D. BOIX, S. GASCÓN, J. SALA et D.P. BATZER, 2013 « Functional and Phylogenetic Relatedness in Temporary Wetland Invertebrates: Current Macroecological Patterns and Implications for Future Climatic Change Scenarios », *PLOS ONE*, 8, 11 : e81739.

S

- SAFINE D.E. et M.S. LINDBERG, 2008 « Nest Habitat Selection of White-Winged Scoters on Yukon Flats, Alaska », *The Wilson Journal of Ornithology*, 120, 3 : 582-593.
- SAFRAN R.J., C.R. ISOLA, M.A. COLWELL et O.E. WILLIAMS, 1997 « Benthic invertebrates at foraging locations of nine waterbird species in managed wetlands of the northern San Joaquin Valley, California », *Wetlands*, 17, 3 : 407-415.
- SAGARIN R.D., J.P. BARRY, S.E. GILMAN et C.H. BAXTER, 1999 « Climate-Related Change in an Intertidal Community over Short and Long Time Scales », *Ecological Monographs*, 69, 4 : 465-490.
- SÁNCHEZ M.I., A.J. GREEN et R. ALEJANDRE, 2006 « Shorebird predation affects density, biomass, and size distribution of benthic chironomids in salt pans: an enclosure experiment », *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 1 : 9-18.
- SARGEANT A.B., S.H. ALLEN et R.T. EBERHARDT, 1984 « Red Fox Predation on Breeding Ducks in Midcontinent North America », *Wildlife Monographs*, 89 : 3-41.
- SCHEPKER T.J., T. LAGRANGE et E.B. WEBB, 2019 « Are Waterfowl Food Resources Limited during Spring Migration? A Bioenergetic Assessment of Playas in Nebraska's Rainwater Basin », *Wetlands*, 39, 1 : 173-184.
- SCHNEIDER D.W. et T.M. FROST, 1996 « Habitat Duration and Community Structure in Temporary Ponds », *Journal of the North American Benthological Society*, 15, 1 : 64-86.
- SIEGFRIED W.R., 1976 « Segregation in feeding behaviour of four diving ducks in southern Manitoba », *Canadian Journal of Zoology*, 54, 5 : 730-736.

- SIMON K.S., M.A. SIMON et E.F. BENFIELD, 2009 « Variation in ecosystem function in Appalachian streams along an acidity gradient », *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 19, 5 : 1147-1160.
- SMITH R.V., J.D. STAFFORD, A.P. YETTER, M.M. HORATH, C.S. HINE et J.P. HOOVER, 2012 « Foraging Ecology of Fall-Migrating Shorebirds in the Illinois River Valley » M. Hayward (dir.), *PLOS ONE*, 7, 9 : e45121.
- SOUTHWARD A.J., S.J. HAWKINS et M.T. BURROWS, 1995 « Seventy years' observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature », *Journal of Thermal Biology*, 20, 1 : 127-155.
- STAFFORD J.D., A.K. JANKE, E.B. WEBB et S.R. CHIPPS, 2016 « Invertebrates in Managed Waterfowl Marshes ». in D. Batzer et D. Boix (dir.): *Invertebrates in Freshwater Wetlands: An International Perspective on their Ecology*. 565-600. Cham, Springer International Publishing.
- STEARNS S.C., 1992 *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- STEPHENS D.W. et J.R. KREBS, 1986 *Foraging Theory*. Princeton University Press.
- STEWART R.E., 1962 Special Scientific Report - Wildlife *Waterfowl populations in the Upper Chesapeake region*. U.S. Fish and Wildlife Service, 208pp.
- STRAYER D.L., 2006 « Challenges for freshwater invertebrate conservation », *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 2 : 271-287.
- STREEVER W.J., D.L. EVANS, C.M. KEENAN et T.L. CRISMAN, 1995 « Chironomidae (Diptera) and vegetation in a created wetland and implications for sampling », *Wetlands*, 15, 3 : 285-289.
- SWANSON G.A., 1977 « Diel Food Selection by Anatinae on a Waste-Stabilization System », *The Journal of Wildlife Management*, 41, 2 : 226.
- SWANSON G.A., 1985 « Invertebrates consumed by dabbling ducks (anatinae) on the breeding grounds », *Journal of the Minnesota Academy of Science*, 50, 3 : 37-40.
- SZABÓ B., A. SZABÓ, C.F. VAD, E. BOROS, D. LUKIĆ, R. PTACNIK, Z. MÁRTON et Z. HORVÁTH, 2022 « Microbial stowaways: Waterbirds as dispersal vectors of aquatic pro- and microeukaryotic communities », *Journal of Biogeography*, 49, 7 : 1286-1298.
- DE SZALAY F.A. et V.H. RESH, 1996 « Spatial and temporal variability of trophic relationships among aquatic macroinvertebrates in a seasonal marsh », *Wetlands*, 16, 4 : 458-466.

T

- TACHET H., P. RICHOUX, M. BOURNAUD et P. USSEGLIO-POLATERA, 2010 *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie*. CNRS Editions.
- TAFT O.W. et S. HAIG, 2003 « Historical wetlands in Oregon's Willamette Valley: Implications for restoration of winter waterbird habitat », *Wetlands*, 23, 1 : 51-64.
- TAKEKAWA J.Y., A.K. MILES, D.H. SCHOELLHAMER, N.D. ATHEARN, M.K. SAIKI, W.D. DUFFY, S. KLEINSCHMIDT, G.G. SHELLENBARGER et C.A. JANNUSCH, 2006 « Trophic structure and avian communities across a salinity gradient in evaporation ponds of the San Francisco Bay estuary », *Hydrobiologia*, 567, 1 : 307-327.
- TAMISIER A., 1974 « Etho-ecological studies of Teal wintering in the Camargue (Rhône Delta, France) », *Wildfowl*, 25, 25 : 123-133.
- TAMISIER A. et M.-C. TAMISIER, 1981 « L'existence d'unités fonctionnelles démontrée chez les sarcelles d'hiver en Camargue par la biotéléométrie », *La Terre et la Vie*, 35, 4 : 563-580.
- THOMAS C.D., E.J. BODSWORTH, R.J. WILSON, A.D. SIMMONS, Z.G. DAVIES, M. MUSCHE et L. CONRADT, 2001 « Ecological and evolutionary processes at expanding range margins », *Nature*, 411, 6837 : 577-581.
- TIDWELL P.R., E.B. WEBB, M.P. VRTISKA et A.A. BISHOP, 2013 « Diets and Food Selection of Female Mallards and Blue-Winged Teal During Spring Migration », *Journal of Fish and Wildlife Management*, 4, 1 : 63-74.
- TIETJE W.D. et J.G. TEER, 1996 « Winter Feeding Ecology of Northern Shovelers on Freshwater and Saline Wetlands in South Texas », *The Journal of Wildlife Management*, 60, 4 : 843-855.
- TITMAN R., E. TITMAN et S. CRAIK, 2021 « Timing of pair formation and male acquisition of alternate plumage by three wintering dabbling ducks », *The Canadian Field-Naturalist*, 135, 1 : 39-46.
- TITMAN R.D., 1983 « Spacing and Three-bird Flights of mallards breeding in pothole habitat », *Canadian Journal of Zoology*, 61, 4 : 839-847.
- TORRENCE S.M. et M.G. BUTLER, 2006 « Spatial structure of a diving duck (*Aythya, Oxyura*) guild: how does habitat structure and competition influence diving duck habitat use within northern prairie wetlands? », *Canadian Journal of Zoology*, 84, 9 : 1358-1367.
- TOWERS D.J., I.M. HENDERSON et C.J. VELTMAN, 1994 « Predicting dry weight of New Zealand aquatic macroinvertebrates from linear dimensions », *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 28, 2 : 159-166.
- TRAILL L.W., M.L.M. LIM, N.S. SODHI et C.J.A. BRADSHAW, 2010 « Mechanisms driving change: altered species interactions and ecosystem function through global warming: Ecosystem function under global warming », *Journal of Animal Ecology*, 79, 5 : 937-947.

TRIPLET P., 2012 *Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières*. ÆSTUARIA, cultures et développement durable.

———, 2022 *Dictionnaire encyclopédique de la diversité biologique et de la conservation de la nature*, 8^e éd.

TRIPLET P. et V. SCHRICKE, 1998 « Les facteurs de dérangements des oiseaux d'eau: synthèse bibliographique des études abordant ce thème en France », *Bulletin mensuel Office National de la Chasse*, 235 : 20-27.

TROLLIET B., O. GIRARD et F. IBANEZ, 2016a « Les anatidés nicheurs du Marais breton », *Faune sauvage*, 313 : 4-10.

———, 2016b « Les limicoles nicheurs du Marais breton », *Faune sauvage*, 312 : 4-10.

TUCHMAN N.C., R.G. WETZEL, S.T. RIER, K.A. WAHTERA et J.A. TEERI, 2002 « Elevated atmospheric CO₂ lowers leaf litter nutritional quality for stream ecosystem food webs », *Global Change Biology*, 8, 2 : 163-170.

TURNER A. et J. TRELXER, 1997 « Sampling Aquatic Invertebrates from Marshes: Evaluating the Options », *Journal of the North American Benthological Society*, 16, 3 : 694-709.

V

VANNI M.J., 2002 « Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems », *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 1 : 341-370.

VERGER F., 2005 *Marais et estuaires du littoral français*. Paris, Belin.

VÖRÖSMARTY C.J. et D. SAHAGIAN, 2000 « Anthropogenic Disturbance of the Terrestrial Water Cycle », *BioScience*, 50, 9 : 753-765.

W

WALLACE J. et R. MERRITT, 2003 « Filter-Feeding Ecology of Aquatic Insects », *Annual Review of Entomology*, 25 : 103-132.

WALTHER G.-R., E. POST, P. CONVEY, A. MENZEL, C. PARMESAN, T.J.C. BEEBEE, J.-M. FROMENTIN, O. HOEGH-GULDBERG et F. BAIRLEIN, 2002 « Ecological responses to recent climate change », *Nature*, 416, 6879 : 389-395.

WARTINBEE D.C., 1979 « Diel emergence patterns of lotic Chironomidae », *Freshwater Biology*, 9, 2 : 147-156.

WATSON J.T., K.D. CHOATE et G.R. STEINER, 1990 « Performance of constructed wetland treatment systems at Benton, Hardin, and Pembroke, Kentucky, during the early vegetation establishment phase ». in P. F. Cooper et B. C. Findlater (dir.): *Constructed Wetlands in Water Pollution Control*. 171-182. Pergamon.

- WEBB E.B., L.M. SMITH, M.P. VRTISKA et T.G. LAGRANGE, 2010 « Effects of Local and Landscape Variables on Wetland Bird Habitat Use During Migration Through the Rainwater Basin », *Journal of Wildlife Management*, 74, 1 : 109-119.
- WEBER L.M. et S.M. HAIG, 1996 « Shorebird Use of South Carolina Managed and Natural Coastal Wetlands », *The Journal of Wildlife Management*, 60, 1 : 73-82.
- WELLBORN G.A., D.K. SKELLY et E.E. WERNER, 1996 « Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient », *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 1 : 337-363.
- WELLER M.W., 1957 « An Automatic Nest-Trap for Waterfowl », *The Journal of Wildlife Management*, 21, 4 : 456-458.
- WELLER M.W., 1988 *Waterfowl in winter: selected papers from symposium and workshop held in Galveston, Texas, 7-10 January 1985*. Minneapolis, University of Minnesota Press.
- WHIGHAM D.F., C. CHITTERLING et B. PALMER, 1988 « Impacts of freshwater wetlands on water quality: A landscape perspective », *Environmental Management*, 12, 5 : 663-671.
- WHITE D.H. et D. JAMES, 1978 « Differential Use of Fresh Water Environments by Wintering Waterfowl of Coastal Texas », *The Wilson Bulletin*, 90, 1 : 99-111.
- WHITTAKER R.H. et G.E. LIKENS, 1973 « Primary production: The biosphere and man », *Human Ecology*, 1, 4 : 357-369.
- WIGGINS G.B., R.J. MACKAY et I.M. SMITH, 1980 « Evolutionary and Ecological Strategies of Animals in Annual Temporary Pools », *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 58 : 97-206.
- WILCOX C., 2001 « Habitat Size and Isolation Affect Colonization of Seasonal Wetlands by Predatory Aquatic Insects », *Israel Journal of Zoology*, 47, 4 : 459-476.
- WILCOX D.A. et J.E. MEEKER, 1992 « Implications for faunal habitat related to altered macrophyte structure in regulated lakes in northern Minnesota », *Wetlands*, 12, 3 : 192-203.
- WILLIAMS C.S. et Wm.H. MARSHALL, 1938 « Duck Nesting Studies, Bear River Migratory Bird Refuge, Utah, 1937 », *The Journal of Wildlife Management*, 2, 2 : 29-48.
- WILLIAMS D.D., 1996 « Environmental Constraints in Temporary Fresh Waters and Their Consequences for the Insect Fauna », *Journal of the North American Benthological Society*, 15, 4 : 634-650.
- WILSON E.O., 1987 « The Little Things That Run the World (The Importance and Conservation of Invertebrates) », *Conservation Biology*, 1, 4 : 344-346.
- WITTER M.S. et I.C. CUTHILL, 1993 « The Ecological Costs of Avian Fat Storage », *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 340, 1291 : 73-92.

WOOD K.A., K. BRIDES, M.E. DURHAM et R.D. HEARN, 2021 « Adults have more male-biased sex ratios than first-winter juveniles in wintering duck populations », *Avian Research*, 12, 1 : 51.

WOODIN M.C. et T.C. MICHOT, 2006 « Foraging behavior of redheads (*Aythya americana*) wintering in Texas and Louisiana », *Hydrobiologia*, 567, 1 : 129-141.

Z

ZAMMUTO R.M., 1986 « Life histories of birds: clutch size, longevity, and body mass among North American game birds », *Canadian Journal of Zoology*, 64, 12 : 2739-2749.

ZIMMER K.D., M.A. HANSON et M.G. BUTLER, 2000 « Factors influencing invertebrate communities in prairie wetlands: a multivariate approach », *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 1 : 76-85.

ZVEREVA E.L. et M.V. KOZLOV, 2006 « Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant–herbivore interactions: a metaanalysis », *Global Change Biology*, 12, 1 : 27-41.

ZWEERS G.A., 1973 « Structure, Movement, and Myography of the Feeding Apparatus of the Mallard (*Anas Platyrhynchos* L.) a Study in Functional Anatomy », *Netherlands Journal of Zoology*, 24, 4 : 323-467.

Annexes

Annexe n°1. Liste des communications orales et écrites réalisées dans le cadre de la thèse

Les communications orales :

Annexe 1.a. Participation au 35^{ème} « *Congress of the International Union of Game Biologists* » du 21 au 24 septembre 2021 à Budapest, Hongrie.

« **Trophic relationships between freshwater invertebrates and the Northern Shoveler *Spatula clypeata* in pre-nuptial period (Vendée, France)** »

Annexe 1.b. Participation au 6^{ème} « *Pan-European Duck Symposium* » du 19 au 23 septembre 2022 à Coimbra, Portugal.

« **Isotopic niches of the Northern shoveler *Spatula clypeata* on prenuptial stopovers sites in the Vendée wetlands, France** »

Annexe 1.c. Participation à l'émission de radio « *La Biodiversité ça me dit* » diffusée le samedi 5 novembre 2022 sur Nov FM.

« **La Biodiversité ça me dit : connaissez-vous bien le Canard souchet ?** »

Les posters :

Annexe 1.d. Participation au « *Colloque des doctorants de 2ème (et de 3ème) année* » du 23 au 24 septembre 2021 à La Rochelle.

« **Relations trophiques entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet *Spatula clypeata* en halte prénuptiale** »

Les articles de vulgarisation scientifique :

Annexe 1.e. MOREAU A., 2020a « **Invertébrés et Canard souchet : quels liens ?** », *Le Chasseur Vendéen*, 101 : 28-29.

Annexe 1.f. MOREAU A., 2020b « **Suivi des invertébrés d'eau douce en Marais breton et en Marais poitevin** », *Le Chasseur Vendéen*, 104 : 23-27.

Annexe 1.g. MOREAU A., 2021 « **Caractérisation des sites de haltes pré-nuptiales du Canard souchet *Spatula clypeata* (Vendée)** », *Le Chasseur Vendéen*, 108 : 26-29.

Annexe 1.h. MOREAU A., 2022 « **Les invertébrés d'eau douce** », *Le Chasseur Vendéen*, 110 : 28-31.

Annexe 1.a. 35^{ème} « Congress of the International Union of Game Biologists ».

Trophic relationships between freshwater invertebrates and the Northern Shoveler *Spatula clypeata* in pre-nuptial period (Vendée, France)

Axelle MOREAU¹*, Christine DUPUY², Pierrick BOCHER², Sébastien FARAU¹

¹ Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée, 85010 La Roche-sur-Yon, France

² Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-La Rochelle University, 17000 La Rochelle, France

* Presenter: Axelle Moreau amoreau@chasse85.fr





Annexe 1.b. 6^{ème} « Pan-European Duck Symposium ».

Isotopic niches of the Northern shoveler *Spatula clypeata* on prenuptial stopovers sites in the Vendée wetlands, France

Axelle MOREAU¹*, Pierrick BOCHER², Pascal BONNIN, Sébastien FARAU, Christine DUPUY²

¹ Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée, 85010 La Roche-sur-Yon, France

² Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-La Rochelle University, 17000 La Rochelle, France

* Presenter: Axelle Moreau amoreau@chasse85.fr





Annexe 1.c. Émission de radio « *La Biodiversité ça me dit* ».



NOV Fm 93.1

La BIODIVERSITÉ ça me dit!
de 12h30 à 13h

1^{er} samedi de chaque mois
Avec le Syndicat Mixte de la Baie de Bourgneuf

DISPONIBLE SUR Google play Disponible sur App Store www.novfm.fr



ADMIN REDACTION NOV LA BIODIVERSITÉ ÇA ME DIT 7 NOVEMBRE 2022

La Biodiversité ça me dit : connaissez-vous bien le canard souchet ?



Nouveau volet de "La Biodiversité ça me dit", ce 5 novembre. L'émission, initiée par le Syndicat mixte de la Baie de Bourgneuf, s'intéresse au canard souchet, très présent dans le Marais breton vendéen et sujet de thèse de notre invitée, Axelle Moreau, doctorante à l'Université de la Rochelle et salariée au pôle environnement de la Fédération départementale des chasseurs de la Vendée.

00:00 27:13

f t in

Annexe 1.d. Participation au « Colloque des doctorants de 2ème (et de 3ème) année » du 23 au 24 septembre 2021 à La Rochelle.



Axelle MOREAU^{1,2*}
 1 Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée, 65010 La Roche-sur-Yon, France
 2 Littoral Environnement et Sociétés (UMR 7266, CNRS-La Rochelle University, 17000 La Rochelle, France
 * Contact : amoreau@hassedf.fr






Relations trophiques entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet *Spatula clypeata* en halte prénuptiale

Les sites de haltes migratoires du Canard souchet

- Le Marais breton (32 000 ha) et le Marais poitevin (100 000 ha) (fig. 1) sont des sites d'accueil favorables pour le Canard souchet en haltes prénuptiales. D'autres facteurs sont nécessaires pour l'accueil de ces oiseaux, tels que l'accessibilité et la disponibilité des ressources alimentaires (1), en particulier les invertébrés aquatiques (2).
- La relation entre le Canard souchet et les invertébrés aquatiques a été démontrée (3) mais doit encore être explorée. Ainsi, l'objectif est de décrire les sites d'alimentation du Canard souchet en haltes prénuptiales (abondance et diversité des invertébrés d'eau douce, caractéristiques de l'habitat) et de comprendre les stratégies de sélection de ces sites d'alimentation.

Méthode

- De mars à avril 2020 et 2021, vingt-deux Canard souchet ont été équipés d'une balise GPS/GSM (fig. 2) en Marais breton et poitevin.
- De mars à avril 2021, un suivi des sites exploités minimum 72 h par les individus équipés d'une balise a été réalisé. Pour 32 sites, les invertébrés aquatiques d'une taille supérieure à 200 µm ont été échantillonnés à l'aide d'un filet à plancton.

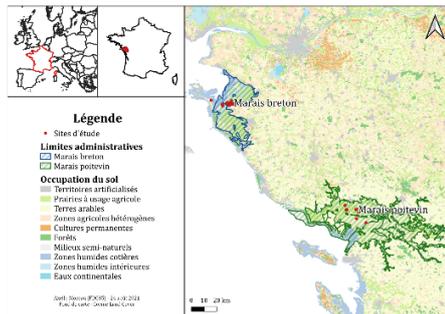


Figure 1 : Zone d'étude.



Figure 2 : Canard souchet mâle et femelle.

Les habitats des sites de haltes prénuptiales



Figure 3 : Domaines vitaux.

- La taille des domaines vitaux ne diffère pas entre les individus du Marais breton et poitevin, ainsi qu'entre les mâles et les femelles (fig. 3). Les Canard souchet ne peuvent stocker qu'une petite quantité d'énergie (4) (« reproducteurs à revenu »*). Ainsi, l'ensemble des individus s'alimente similairement afin d'obtenir des conditions corporelles optimales pour réaliser la migration prénuptiale.
- Les domaines vitaux sont majoritairement composés de plans d'eau. Cependant, il existe une variabilité inter-marais et inter-sexes dans la composition et la taille des habitats dans les domaines vitaux. En effet, les espèces qui utilisent des habitats non permanents (e.g. assèchement des plans d'eau) doivent continuellement ajuster leur utilisation du territoire afin de répondre à leurs besoins énergétiques.

- Le comportement des anatidés sur le site de nidification est variable entre les espèces :
 - Les reproducteurs « sur revenu » (income breeders) ne peuvent stocker que de petites quantités de réserves d'énergie. En arrivant sur les sites de nidification, ils recherchent une nourriture riche en protéines et en calcium (invertébrés), qui leur apporte les nutriments nécessaires pour produire une couvée.
 - Les reproducteurs « sur capital » (capital breeders) peuvent emmagasiner une grande quantité d'énergie leur permettant de parcourir des milliers de kilomètres et d'être prêts, à destination, à pondre une couvée et à la couvrir en puisant dans leur réserve.

Les sites d'alimentation en haltes prénuptiales

- Les Canard souchet suivent un rythme nyctéméral dans l'utilisation des différents sites de leur domaine vital (fig. 3 et fig. 4) :
 - Les sites diurnes (sites de remise = repos) sont des plans d'eau peu végétalisés, profonds (fig. 5) et dominés par les Copépodes (fig. 6).
 - Les sites nocturnes (sites de gainage = alimentation) sont des prairies inondables ou des plans d'eau peu profond recouverts à plus de 50 % de végétation aquatique et dominés par les Cladocères.
- La densité en invertébrés aquatiques des sites diurnes et nocturnes est similaire. En effet, en période de halte, le Canard souchet fréquente des sites de remise riches en invertébrés car il augmente son activité d'approvisionnement en période diurne afin d'accumuler suffisamment de protéines pour la migration.
- L'ensemble des sites fréquentés par le souchet sont dominés par les microcrustacés. En effet, en raison de son bec en forme de cuillère doté de lamelles très denses (5), le Canard souchet privilégie les proies de petites taille. Son comportement alimentaire est ainsi considéré comme hautement spécialisé.

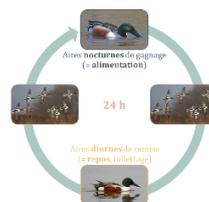
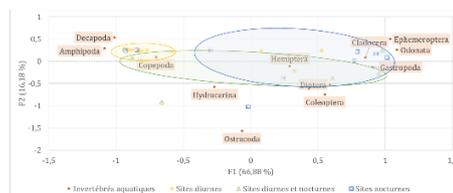
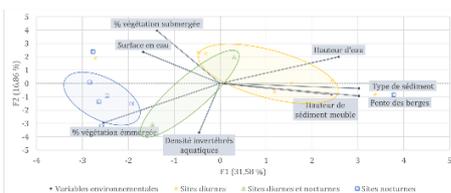


Figure 4 : Dortoirs diurnes et aires d'alimentation nocturnes des canards en haltes prénuptiales, formant ensemble leurs unités fonctionnelles.

Conclusion

- Cette étude démontre l'importance, pour les Canard souchet en haltes prénuptiales, des zones humides à habitats hétérogènes et denses en invertébrés aquatiques telles que les Marais breton et poitevin.
- Afin de comprendre la relations trophiques entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet en haltes prénuptiales, des prélèvements de plasma ont été réalisés sur ces derniers en 2021. Ces prélèvements ont pour objectif de déterminer l'alimentation de ces individus à travers une analyse isotopique. En effet, la composition isotopique des consommateurs reflète celle de leurs sources d'alimentation.



Références

[1] Z. Ma, Y. Cai, B. Li, et J. Chen, « Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective », *Wetlands*, vol. 30, no 1, p. 15-27, 2010, doi: 10.1007/s13157-009-0001-6.
 [2] S. K. Skagen et H. D. Oman, « Dietary Flexibility of Shorebirds in the Western Hemisphere », *Canadian Field-Naturalist*, vol. 110, p. 419-444, 1996.
 [3] M. A. Colwell et S. L. Landrum, « Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance », *Condor*, vol. 95, no 1, p. 94-103, 1993, doi: 10.2307/1369390.
 [4] C. Arzú, J. Jilberg, et M. Caullmann, « Ecology of spring-migrating Anatidae: a review », *J. Ornithol.*, vol. 147, no 2, p. 167-184, 2006, doi: 10.1007/s10336-006-0054-8.
 [5] T. D. Nudds et N. Bowby, « Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks », *Can. J. Zool.*, vol. 62, no 10, p. 2002-2008, 1984, doi: 10.1139/z84-293.

Encadré par :
 Christine DUPUY*
 Pierrick BOCHER*
 Sébastien FARAU*

Date : 31/08/2021

Annexe 1.e. Le Chasseur Vendéen, 101, février 2020.

[ENVIRONNEMENT]

INVERTÉBRÉS ET CANARD SOUCHET : QUELS LIENS ?

Dans un objectif de conservation des écosystèmes d'eau douce et des espèces qui y sont liées, la Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée souhaite approfondir ces connaissances sur les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet. Pour se faire, la FDC85 finance actuellement une thèse de doctorat, menée par Axelle MOREAU et sous la direction de l'Université de La Rochelle. Cette thèse s'articule autour de deux grands axes :

1 Comprendre, sur une année complète, l'abondance (nombre d'individus d'une même espèce) et la diversité (nombre d'espèces différentes) des invertébrés d'eau douce mais également les facteurs environnementaux qui influent sur la présence de ces espèces, en Marais breton et en Marais poitevin.

2 Etudier la phénologie des périodes de migration pré-nuptiale et de reproduction du Canard souchet *Anas clypeata* ainsi que les relations trophiques entre cette espèce et les invertébrés aquatiques.



Canard souchet

LE CHASSEUR VENDÉEN • N°101 • 28

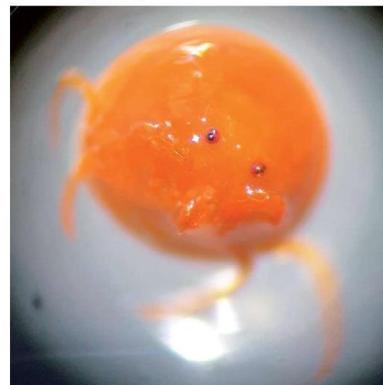
QU'EST-CE QU'UN INVERTÉBRÉ AQUATIQUE ?

Les invertébrés sont des animaux qui n'ont pas de colonne vertébrale. Ils se retrouvent dans presque toutes les eaux douces. Ils sont moins nombreux dans les eaux les plus polluées et les eaux souterraines profondes. Environ 90 000 espèces sont connues (majoritairement insectes, crustacés, mollusques et acariens) mais beaucoup d'espèces d'invertébrés d'eau douce restent à découvrir.

Les invertébrés aquatiques jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes d'eau douce tout en étant des indicateurs de la qualité des milieux. Ils régulent, par exemple, la décomposition de la matière organique, la clarté de l'eau, et le cycle des éléments nutritifs. Les invertébrés sont présents dans la plupart des chaînes alimentaires, ils constituent l'aliment de base de nombreux poissons d'eau douce, ainsi que de nombreux autres vertébrés tel que les oiseaux. Ils affectent ainsi de nombreux services écosystémiques tout en étant très sensibles aux conditions environnementales et de ce fait au changement climatique.

Enrichir nos connaissances sur les invertébrés aquatiques revêt donc un enjeu important, à la fois pour répondre à la problématique du changement global mais surtout pour la conservation des écosystèmes et des espèces qui y sont liées. Les liens entre les invertébrés aquatiques et l'avifaune aquatique sont régulièrement étudiés mais ils restent néanmoins insuffisamment explorés.

Hydracarien (Acarien)



LA ZONE D'ÉTUDE

Cette étude est menée sur 20 sites en Marais breton et 10 sites en Marais poitevin. Les deux zones d'études sélectionnées présentent un fort intérêt écologique au regard de la diversité de leurs habitats, de leur flore et accueillent une avifaune (limicoles et anatidés) importante en hivernage. Le Marais breton, site d'étude principal, est l'un des principaux sites français pour la reproduction du Canard souchet. En 2015, 1 600 couples reproducteurs de Canard souchet ont été dénombrés soit 60 à 80 % des effectifs nicheurs à l'échelle nationale.



LE SUIVI DE LA DYNAMIQUE ANNUELLE DES INVERTÉBRÉS AQUATIQUES

Le suivi des invertébrés d'eau douce est réalisé sur deux ans, de novembre 2019 à octobre 2021. D'août à février la fréquence des suivis est mensuelle tandis que de mars juillet, la fréquence des suivis est bimensuelle. Cette dernière période correspond au moment où les invertébrés aquatiques sont présents en plus grand nombre.

Pour chaque site, l'échantillonnage des invertébrés est réalisé à partir de deux méthodes : le carottage pour les invertébrés endogés (espèces vivant sous terre) et l'utilisation d'un filet à plancton pour les invertébrés épigés (espèces vivant dans la colonne d'eau).

L'utilisation de deux méthodes permet d'optimiser l'échantillonnage de la diversité des invertébrés qui vivent dans la zone en eau.

Dans le cadre de ce suivi, lors de chaque passage, les sites sont caractérisés à partir de plusieurs variables environnementales qui décrivent la géographie, la météorologie, le régime hydrique, le milieu physique et chimique ou encore la végétation.

Pour chaque échantillon, les individus sont dénombrés et identifiés au laboratoire.

L'ÉTUDE DU CANARD SOUCHET EN PÉRIODE DE REPRODUCTION

La pose d'outils télémétriques sur des souchets est indispensable pour étudier leurs déplacements et caractériser leur site de reproduction. Afin d'optimiser les chances d'équiper des individus nicheurs au sein des deux marais, la période de capture privilégiée est de mars à juin 2020 et 2021.

Sur les sites de marquage des Canards souchet, pour plusieurs individus, un prélèvement de sang par effraction cutanée et récupération par capillarité est réalisé. Ces prélèvements ont pour objectif de déterminer l'alimentation de ces individus à travers une analyse isotopique. La composition isotopique des consommateurs reflète celle de leurs sources d'alimentation.

Axelle MOREAU
Doctorante



APPEL À CONTRIBUTIONS

Dans le cadre de cette thèse, un programme de captures de Canards souchets est actuellement soumis et en cours de finalisation. Ces oiseaux seront équipés de balises GPS/GSM pour suivre leurs déplacements et caractériser leurs sites d'alimentation.

La FDC85 lance un appel à contributions auprès des structures qui seraient intéressées pour le financement et l'accompagnement de ces balises. Vous pourrez donner le nom de votre souhait à la balise et donc au souchet suivi ! L'ordre de prix d'une balise est d'environ 1000 à 1200 € TTC.

Pour plus de renseignements, vous pouvez contacter Sébastien FARAU, en charge du programme, par mail : sfarau@chasse85.fr

LE CHASSEUR VENDÉEN • N°101 - 29



[ENVIRONNEMENT]



SUIVI DES INVERTÉBRÉS D'EAU DOUCE

en Marais breton et en Marais poitevin

Dans un objectif de conservation des écosystèmes d'eau douce et des espèces qui y sont liées, la Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée (FDC85) souhaite approfondir ses connaissances sur les invertébrés d'eau douce. Pour ce faire, la FDC85 finance actuellement une thèse de doctorat, menée par Axelle MOREAU et sous la direction de l'Université de La Rochelle. L'un des objectifs de cette thèse est l'étude de l'abondance (nombre d'individus d'une même espèce), la diversité (nombre d'espèces différentes) et la biomasse (masse totale des organismes vivants dans un lieu) annuelle des invertébrés d'eau douce en Marais breton et en Marais poitevin.

LA ZONE D'ÉTUDE

Le Marais breton est une zone humide d'une superficie d'approximativement 32 000 ha, située sur le littoral Atlantique des départements de la Vendée et de la Loire-Atlantique. Initialement, il était intégré à la Baie de Bretagne mais, durant la préhistoire, la sédimentation fluviale provenant de la Charente et de la Loire a créé une zone de dépôt, fermant petit à petit la baie. Aujourd'hui, cette zone humide possède un vaste réseau hydraulique constitué majoritairement d'eau douce, et est en grande partie composée de prairies humides naturelles protégées par des dunes et des digues.

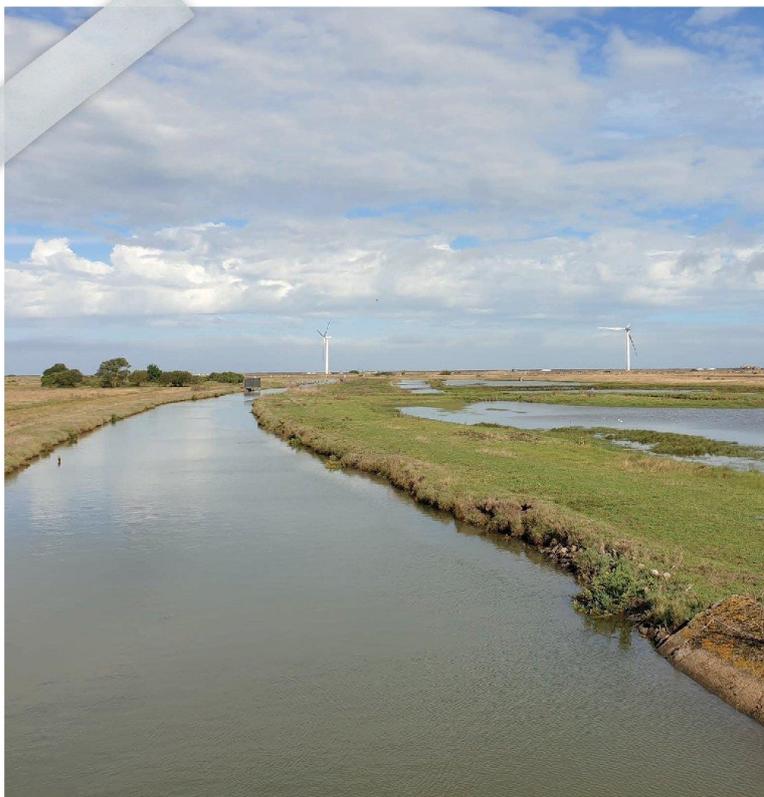
Le Marais poitevin, quant à lui, constitue la plus vaste des zones humides des « Marais de l'Ouest » avec une surface d'environ 81 000 ha. Il est situé sur le littoral Atlantique des départements de la Vendée et de la Charente-Maritime et s'étend jusque dans les Deux-Sèvres. De manière similaire au Marais breton, il faisait partie du Golfe du Poitou avant

d'être comblé naturellement par des apports marins.

Les habitats sélectionnés pour la mise en œuvre de cette étude sont des baisses et des mares des prairies humides du marais doux, appartenant à des chasseurs et parfois cogérés avec des exploitants agricoles. L'échantillonnage et la prospection des habitats aquatiques s'effectue sur 20 sites en Marais breton et 10 sites en Marais poitevin.

LA PÉRIODE D'ÉTUDE

Le suivi des invertébrés d'eau douce est réalisé sur deux ans, de novembre 2019 à octobre 2021. D'août à février, la fréquence des suivis est mensuelle tandis que de mars à juillet, la fréquence des suivis est bimensuelle. Cette dernière période correspond au moment où les invertébrés aquatiques sont présents en plus grand nombre.



[ENVIRONNEMENT] LES INVERTÉBRÉS D'EAU DOUCE

L'ACQUISITION DES DONNÉES

Dans cette étude, le terme « invertébrés aquatiques » comprend les organismes endogés (vivant dans ou à proximité du sédiment) et épigés (vivant dans la colonne d'eau) d'une taille supérieure à 0,2 millimètres. Pour chaque site, l'échantillonnage des invertébrés aquatiques est réalisé à partir de deux méthodes : le carottage (figure 1) pour les invertébrés endogés et l'utilisation d'un filet à plancton (figure 2) pour les invertébrés épigés. L'utilisation de deux méthodes permet d'optimiser l'échantillonnage de la diversité des invertébrés qui vivent dans la masse d'eau.

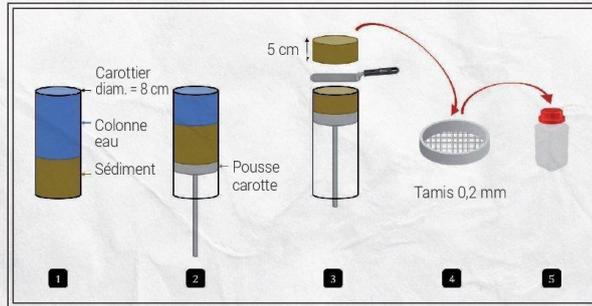


Figure 1 : Etapes de la méthode d'échantillonnage des invertébrés aquatiques endogés. (1) Prélèvement d'une carotte de sédiment à l'aide d'un carottier de diamètre 8 cm. (2) Retrait de la colonne d'eau à l'aide d'un pousse carotte. (3) Prélèvement des cinq premiers centimètres de sédiment. (4) Tamisage à l'aide d'un tamis de maille 0,2 millimètres. (5) Mise en pot de l'échantillon et fixation à l'éthanol 70 °.

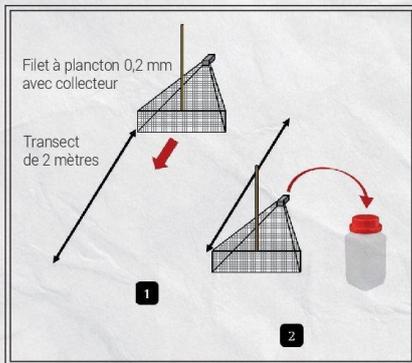


Figure 2 : Etapes de la méthode d'échantillonnage des invertébrés aquatiques épigés. (1) Réalisation d'un transect de deux mètres à l'aide d'un filet à plancton de maille 0,2 millimètres. (2) Retrait du contenu du collecteur, mise en pot de l'échantillon et fixation à l'éthanol 70 °.



De plus, lors de chaque passage, les sites sont caractérisés à partir de plusieurs variables environnementales qui décrivent la géographie, la météorologie, le régime hydrique, le milieu physique et chimique ou encore la végétation.

Tableau 1 : Variables environnementales relevées lors de chaque passage pour chaque site.

Type	Description
Géographique	Surface en eau (m ²)
	Occupation du sol
	Modes de gestion et/ou pratiques agricoles
Météorologique	Température de l'air (°C)
	Pluviométrie (mm)
	Humidité (%)
	Vent moyen (km/h)
	Durée d'ensoleillement (h)
Régime hydrique	Mise en eau : permanente ou temporaire (date de l'assec)
	Pompage : oui/non, date
	Perte en eau (%)
	Hauteur d'eau (cm)

Type	Description
Paramètres physico-chimiques	Hauteur de vase (cm)
	Taux d'envasement (%)
	Profondeur du site (cm) : correspond à la hauteur d'eau et de vase
	Granulométrie du substrat
	Température (°C)
	Oxygène dissous
	Conductivité
Description de la végétation	Salinité
	pH
	Type de la végétation aquatique
	Recouvrement de la végétation aquatique : émergée (%)
	Recouvrement de la végétation aquatique : submergée (%)
	Type de la végétation rivulaire
	Recouvrement de la végétation rivulaire : herbacées (%)
Recouvrement de la végétation rivulaire : héliophytes (%)	
Type des espèces végétales envahissantes	
Recouvrement des espèces végétales envahissantes aquatiques (%)	
Recouvrement des espèces végétales envahissantes rivulaires (%)	

Au laboratoire, les échantillons sont lavés à l'eau claire dans un tamis de 0,2 millimètres. Pour chaque échantillon, les individus sont dénombrés et identifiés à l'aide d'une cellule de tri et d'une loupe binoculaire.

Figure 3 : Laboratoire



LE BILAN DE LA PREMIÈRE ANNÉE DE SUIVI

Les invertébrés du sédiment

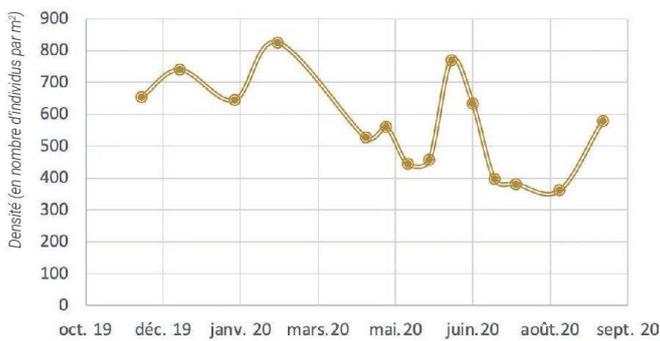


Figure 4 : Evolution annuelle de la densité des invertébrés aquatiques du sédiment (moyenne du nombre d'individus par site).

En période hivernale, la densité des invertébrés aquatiques du sédiment (figure 4) semble stable (environ 725 individus / m²) puis cette densité tend à décroître en période estivale. Cette baisse de densité peut s'expliquer par les conditions météorologiques. En effet, l'augmentation de la température de l'air et la baisse de la pluviométrie a entraîné une baisse des niveaux d'eau voire des assèchs temporaires entraînant une disparition de certaines communautés d'invertébrés aquatiques. Cependant, la fluctuation des niveaux d'eau due au pompage et à certaines précipitations estivales, explique le pic d'invertébrés de fin mai – début juin.

En période hivernale (figure 5) et estivale (figure 6), les taxons majoritaires dans le sédiment des plans d'eau sont identiques. La densité des Oligochètes et des Ceratopogonidés est similaire entre ces deux périodes. La densité des Gammares et des Ostracodes tend à diminuer en période estivale tandis que celle des Chironomes a triplé !

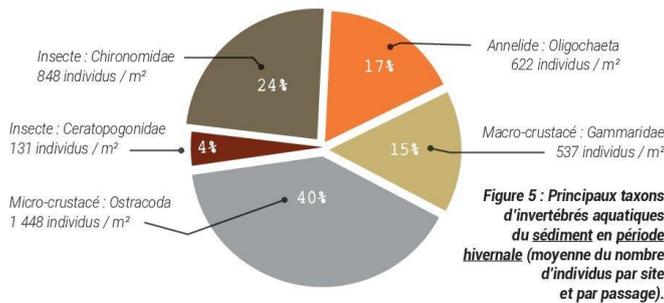


Figure 5 : Principaux taxons d'invertébrés aquatiques du sédiment en période hivernale (moyenne du nombre d'individus par site et par passage).

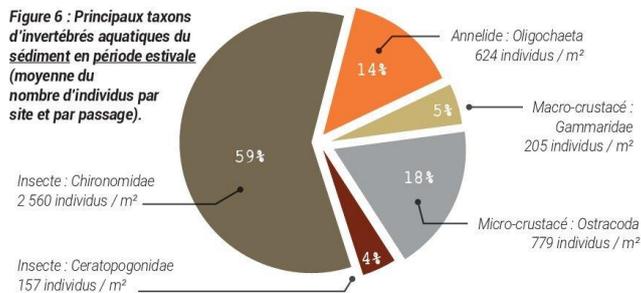


Figure 6 : Principaux taxons d'invertébrés aquatiques du sédiment en période estivale (moyenne du nombre d'individus par site et par passage).



LE CHASSEUR VENDÉEN · N°104 · 25

[ENVIRONNEMENT] LES INVERTÉBRÉS D'EAU DOUCE

[Focus sur les chironomes]

Classification :

- Embranchement : Arthropoda
- Classe : Insecta
- Ordre : Diptera
- Famille : Chironomidae

Noms :

- Nom scientifique : Chironomidae
- Nom français : Chironome
- Autres noms communs français : Ver de vase, ver de vase rouge

Origine des noms :

• Origine du nom scientifique :

Chironomidae du grec [chironomia] = art d'user des gestes de la main lors d'un discours ; en allusion à sa posture quand il est posé avec ses pattes antérieures relevées au-dessus de la tête et maintenues en avant par des mouvements brusques.

• Origine du nom français :

- Chironomidés = exacte traduction du nom scientifique.
- Ver de vase rouge = en allusion aux espèces dont les larves vivent dans la vase et utilisent l'hémoglobine pour fixer l'oxygène dissous dans l'eau.

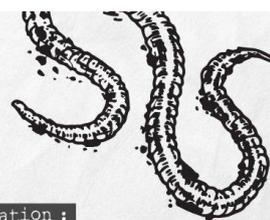
Distribution géographique et biotope :

Les chironomes sont cosmopolites. Il existe environ 1 500 espèces en Europe et 400 espèces ont été dénombrees en France. La majorité des espèces vivent dans les fleuves, les rivières et les lacs (jusqu'à 200 m de profondeur). Ces espèces préfèrent les cours d'eau à débit lent ou les eaux stagnantes. Quelques espèces fréquentent les eaux saumâtres ou la mer dans la zone intertidale. Généralement, la larve vit dans la vase au fond de l'eau tandis que l'adulte est aérien.

Reproduction - multiplication des espèces d'eau douce :

Les mâles adultes (imago) forment des essaims tournoyants qui peuvent atteindre une taille de plusieurs mètres à proximité des sites d'émergence. Une femelle prête à s'accoupler entre dans un de ces essaims où elle rencontre rapidement un partenaire. En effet, les antennes plumbeuses du mâle sont dotées d'organes de perception acoustique qui lui permettent de reconnaître le vol des femelles. Immédiatement après l'accouplement, la femelle pond en une seule fois jusqu'à plusieurs centaines d'œufs dans l'eau. L'éclosion a lieu après quelques jours. La larve qui en sort mène une vie aquatique généralement dans la vase. Une fois sa maturité atteinte, elle quitte son habitat, remonte sous la surface de l'eau et se transforme en nymphe. Ce stade ne dure que quelques heures. Ensuite, la nymphe perce la surface où de l'air s'introduit alors entre la peau de la nymphe et l'imago qui peut ainsi émerger en tant qu'adulte et s'envoler. Généralement, il n'y a qu'une génération par an. L'imago vit au plus quelques jours à une période précise de l'année selon l'espèce alors que la larve vit le reste de l'année et hiverne.

Source : COROLLA Jean-Pierre, SOHIER Sandra, KUPFER Michel in : DORIS, 05/04/2020 : Chironomidae (famille) Newman, 1836, <https://doris.ffesm.fr/ref/specie/2593>



Alimentation :

• **Larve** : L'alimentation est surtout composée de micro-nutriments tels des bactéries, des algues, du plancton et des déchets organiques.

• **Imago (adulte)** : Chez la plupart des espèces, l'adulte ne se nourrit pas. Chez quelques-unes, il consomme du nectar ou du miellat. Il ne se nourrit jamais de sang (ne pique pas).

Vie associée :

Les Chironomidés sont particulièrement utiles en raison de la capacité d'adaptation de leurs larves à des milieux difficiles où elles peuvent atteindre des densités de population élevées, pour ensuite servir d'aliment aux oiseaux d'eau (majoritairement Canards pilet, colvert et chipeau), aux poissons et à d'autres prédateurs des eaux douces tels des crustacés, des hydracariens et divers insectes. Les adultes sont utilisés par de nombreux oiseaux pour nourrir leurs poussins.

Informations complémentaires :

Chez la larve, la respiration se fait essentiellement par la peau. Les espèces vivant dans la vase, qui est un milieu anoxique (pauvre en oxygène), utilisent l'hémoglobine pour fixer l'oxygène ce qui leur donne leur fameuse couleur rouge. La larve est très résistante à la pollution. Elle contribue à ameublir, aérer et oxygéner la couche superficielle de vase et de sédiment des plans d'eau. Dans les petites rivières très polluées par de la matière organique, il y a souvent d'énormes pullulations de Chironomidés (100 000 individus au mètre carré).



LE CHASSEUR VENDÉEN • N°104 - 26

Les invertébrés de la colonne d'eau

La densité des invertébrés aquatiques épigés semble fluctuer tout au long de l'année (figure 7) avec trois pics de production : décembre, février à avril et fin mai à début juin. Les invertébrés épigés sont dominés, aussi bien en hiver qu'en été, par les micro-crustacés (figure 8 et 9). Ces derniers représentent 97 % de la densité des plans d'eau. Leur présence peut expliquer les trois pics de production détectés. En effet, les pics d'abondances des Cladocères sont en mai-juin et août-septembre, et en une moindre densité en fin d'hiver-début

du printemps. Les Copépodes, quant à eux, présentent généralement un pic d'abondance au printemps en relation avec l'élévation des températures et le développement du phytoplancton. Pendant l'été, les ressources phytoplanctoniques s'épuisent, les copépodes connaissent généralement un déclin. Ils se développent à nouveau en automne lorsque le stock de nourriture se reconstitue et que les prédateurs deviennent plus rares mais ce pic secondaire est généralement plus modeste que celui du printemps.

Il est également important de noter que la répartition saisonnière de ces trois groupes de micro-crustacés est similaire. Les Copépodes et les Cladocères représentent 35 à 40 % de la densité d'invertébrés aquatiques tandis que les Ostracodes représentent 20 % des effectifs. Cette répartition saisonnière tend à s'interroger sur l'importance respective de ces groupes pour le fonctionnement d'une zone en eau.

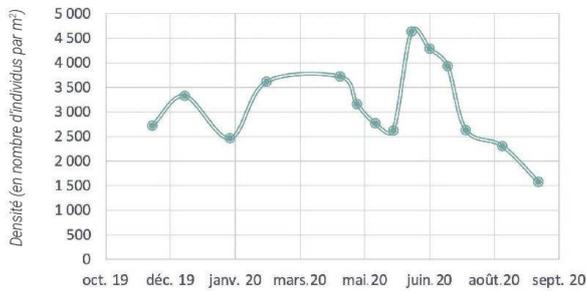


Figure 7 : Evolution annuelle de la densité des invertébrés aquatiques de la colonne d'eau

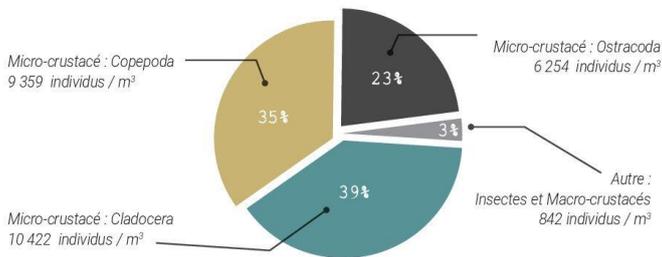


Figure 8 : Principaux taxons d'invertébrés aquatiques de la colonne d'eau en période hivernale

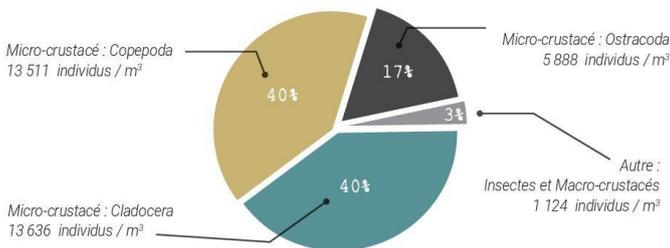


Figure 9 : Principaux taxons d'invertébrés aquatiques de la colonne d'eau en période estivale

Axelle MOREAU
Docteurant – Service Environnement



[Cladocera]



[Copepoda]



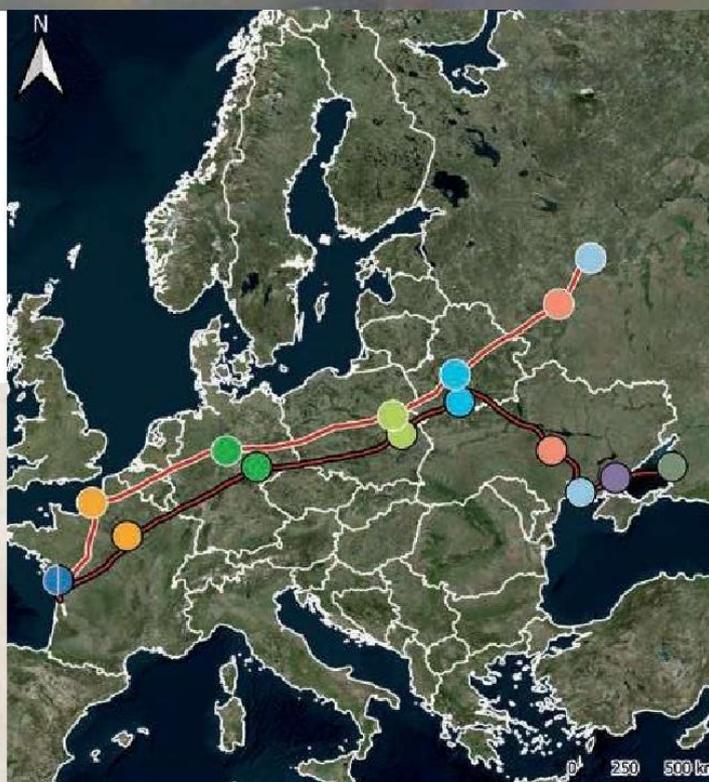
[Exemple d'insecte :
Fleidae]

LE CHASSEUR VENDÉEN · N°104 · 27

Annexe 1.g. *Le Chasseur Vendéen*, 108, novembre 2021.



Le Canard souchet (*Spatula clypeata*) est un canard barboteur. Il est caractérisé par un bec massif en forme de spatule équipé de plus de 100 lamelles. Ce bec particulier est utilisé pour filtrer la nourriture à la surface de l'eau. Comme les autres anatidés, l'espèce possède un dimorphisme sexuel qui se traduit par un plumage particulièrement coloré pour les mâles durant la période nuptiale qui court d'octobre à juin.



Les sites de haltes migratoires du Canard souchet

La migration prénuptiale commence début février et finie fin avril. C'est un voyage sur de longues distances (figure 1), qui a un coût élevé en énergie. C'est pour cela que la migration prénuptiale nécessite des haltes. Le Marais breton (32 000 ha) et le Marais poitevin (100 000 ha) sont des sites d'accueil favorables pour le Canard souchet en haltes prénuptiales. La taille des zones humides influence l'abondance et la diversité des oiseaux. Cependant, d'autres facteurs sont nécessaires pour l'accueil des oiseaux

d'eau tels que l'accessibilité et la disponibilité en ressources alimentaires. Les oiseaux d'eau possèdent un régime alimentaire varié qui inclut entre autres les invertébrés aquatiques. La relation entre le Canard souchet et les invertébrés aquatiques a été démontrée mais doit encore être explorée. Ainsi, l'objectif de l'étude menée par la Fédération Départementale des Chasseurs de la Vendée (FDC85) est de décrire les sites d'alimentation du Canard souchet en haltes prénuptiales et de comprendre les stratégies de sélection de ces sites d'alimentation.



Méthode

De mars à avril 2020 et 2021, vingt-deux Canard souchet ont été équipés d'une balise GPS/GSM en Marais breton et poitevin. De mars à avril 2021, un suivi des sites exploités au minimum 72 h par les individus équipés d'une balise a été réalisé. Pour 32 sites (figure 2), les invertébrés aquatiques d'une taille supérieure à 200 µm ont été échantillonnés à l'aide d'un filet à plancton.

Figure 2 - Localisation des 32 sites exploités plus de 72 h par les Canards souchet en halte prénuptiale.

- Sites d'étude
- Limites administratives**
 - Marais breton
 - Marais poitevin
- Occupation du sol**
 - Territoires artificialisés
 - Prairies à usage agricole
 - Terres arables
 - Zones agricoles hétérogènes
 - Cultures permanentes
 - Forêts
 - Zones humides côtières
 - Zones humides intérieures
 - Eaux continentales



Les habitats des sites de haltes prénuptiales

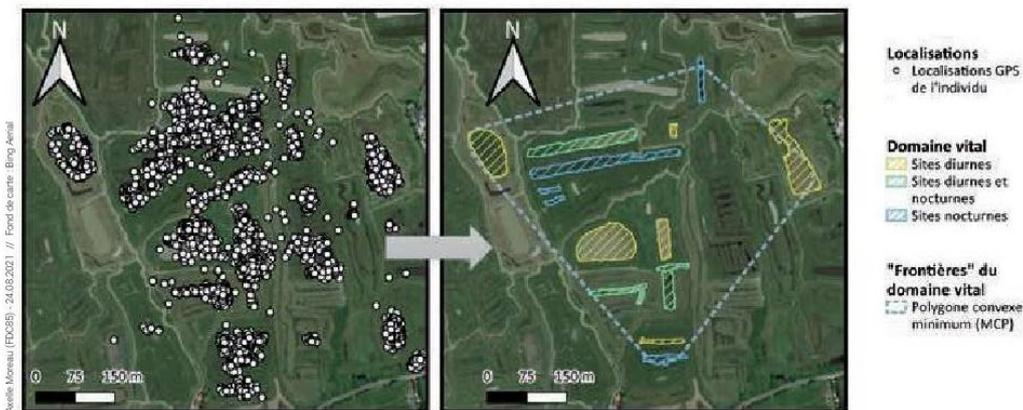
Le domaine vital correspond à la zone spatiale où un individu vit ordinairement et qui suffit à répondre à ses besoins primaires. Pour un individu équipé d'une balise GPS/GSM, il est possible d'obtenir sur une carte la zone où il passe la

majorité de son temps, et qui désigne donc son domaine vital. Ainsi, les domaines vitaux, sur les sites de haltes prénuptiales vendéens, des individus équipés d'une balise GPS/GSM ont été estimés. Chaque balise transmet quotidiennement l'ensemble

des localisations journalières des individus. A partir de ces données, l'ensemble des points localisés sur une zone de halte migratoire ont été utilisés pour calculer le domaine vital de l'individu (figure 3).

[ENVIRONNEMENT] CARACTÉRISATION DES SITES DE HALTES PRÉNUPTIALES DU CANARD SOUCHET

Figure 3 - Méthode pour l'estimation des domaines vitaux. À partir de l'ensemble des localisations journalières d'un individu (carte de gauche), le domaine vital de l'individu est estimé (carte de droite).



Cette étude montre que la taille des domaines vitaux ne diffère pas entre les individus du Marais breton et du Marais poitevin, ainsi qu'entre les mâles et les femelles. Les Canard souchet ne peuvent stocker qu'une petite quantité d'énergie, ce sont des « reproducteurs sur revenu »*.

Ainsi, l'ensemble des individus s'alimente similairement afin d'obtenir des conditions corporelles optimales pour réaliser la migration prénuptiale. Les domaines vitaux sont majoritairement composés de plans d'eau. Cependant, il existe une variabilité inter-marais et inter-sexes dans la composition

et la taille des habitats dans les domaines vitaux. En effet, les espèces qui utilisent des habitats non permanents (e.g. assèchement des plans d'eau) doivent continuellement ajuster leur utilisation du territoire afin de répondre à leurs besoins énergétiques.

*** Le comportement des anatidés en migration prénuptiale et sur le site de nidification est variable entre les espèces :**

• Les reproducteurs « sur revenu » (figure 4) sont majoritairement des anatidés de petite taille tel que le Canard souchet et la Sarcelle d'hiver *Anas crecca*. Ils ne peuvent stocker que de petites quantités de réserves d'énergie. Ils ont ainsi besoin de plusieurs sites de haltes lors de la migration prénuptiale. En arrivant sur les sites de nidification, ils recherchent une nourriture riche en protéines et en calcium (invertébrés), qui leur apporte les nutriments nécessaires pour produire une couvée.



Figure 4 - Dynamique des reproducteurs « sur revenu ».

• Les reproducteurs « sur capital » (figure 5) sont majoritairement des anatidés de grande taille tel que l'Oie cendrée *Anser anser* et la Bernache cravant *Branta bernicla*. Ils peuvent emmagasiner une grande quantité d'énergie leur permettant de parcourir des milliers de kilomètres et d'être prêts, à destination, à pondre une couvée et à la couvrir en puisant dans leur réserve.

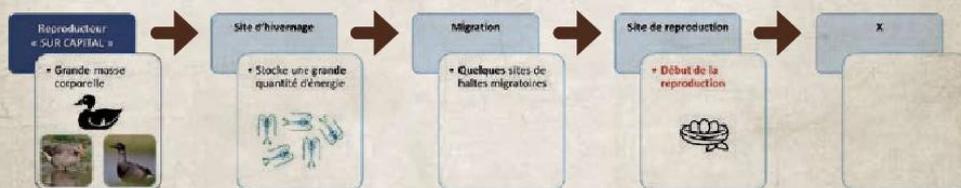


Figure 5 - Dynamique des reproducteurs « sur capital ».

Les sites d'alimentation en haltes prénuptiales

Les Canard souchet suivent un rythme nyctéméral dans l'utilisation des différents sites de leur domaine vital (figure 6). Les sites diurnes (sites de remise = repos) sont des plans d'eau peu végétalisés, profonds et dominés par les Copépodes (figure 7). Les sites nocturnes (sites de gagnage = alimentation) sont des prairies inondables ou des plans d'eau peu profond recouverts à plus de 50 % de végétation aquatique et dominés par les Cladocères (figure 8).



Figure 7 - Les copépodes sont des petits crustacés vivant dans l'eau de mer et dans presque tous les habitats d'eau douce (lacs, marais, rivières, eaux souterraines). Ils forment la base du zooplancton.



Figure 8 - Les cladocères ou puces d'eau sont des petits crustacés d'eau douce. Quelques espèces sont marines et beaucoup sont benthiques (vivent sur le fond). Les cladocères constituent une part importante du zooplancton.

La diversité en invertébrés aquatiques (= nombre d'espèces différentes) des sites nocturnes est supérieure à celle des sites diurnes. En effet, la forte présence de végétations aquatiques sur les sites d'alimentation entraîne une plus grande diversité d'invertébrés aquatiques. Cependant, la densité d'invertébrés aquatiques (= nombre d'individus) entre les

Figure 6 - Dortoirs diurnes et aires d'alimentation nocturnes des canards en haltes prénuptiales, formant ensemble leurs unités fonctionnelles.



sites diurnes et nocturnes est similaire. En effet, en période de halte, le Canard souchet fréquente des sites de remise riches en invertébrés car il augmente son activité d'approvisionnement en période diurne afin d'accumuler suffisamment de protéines pour la migration.

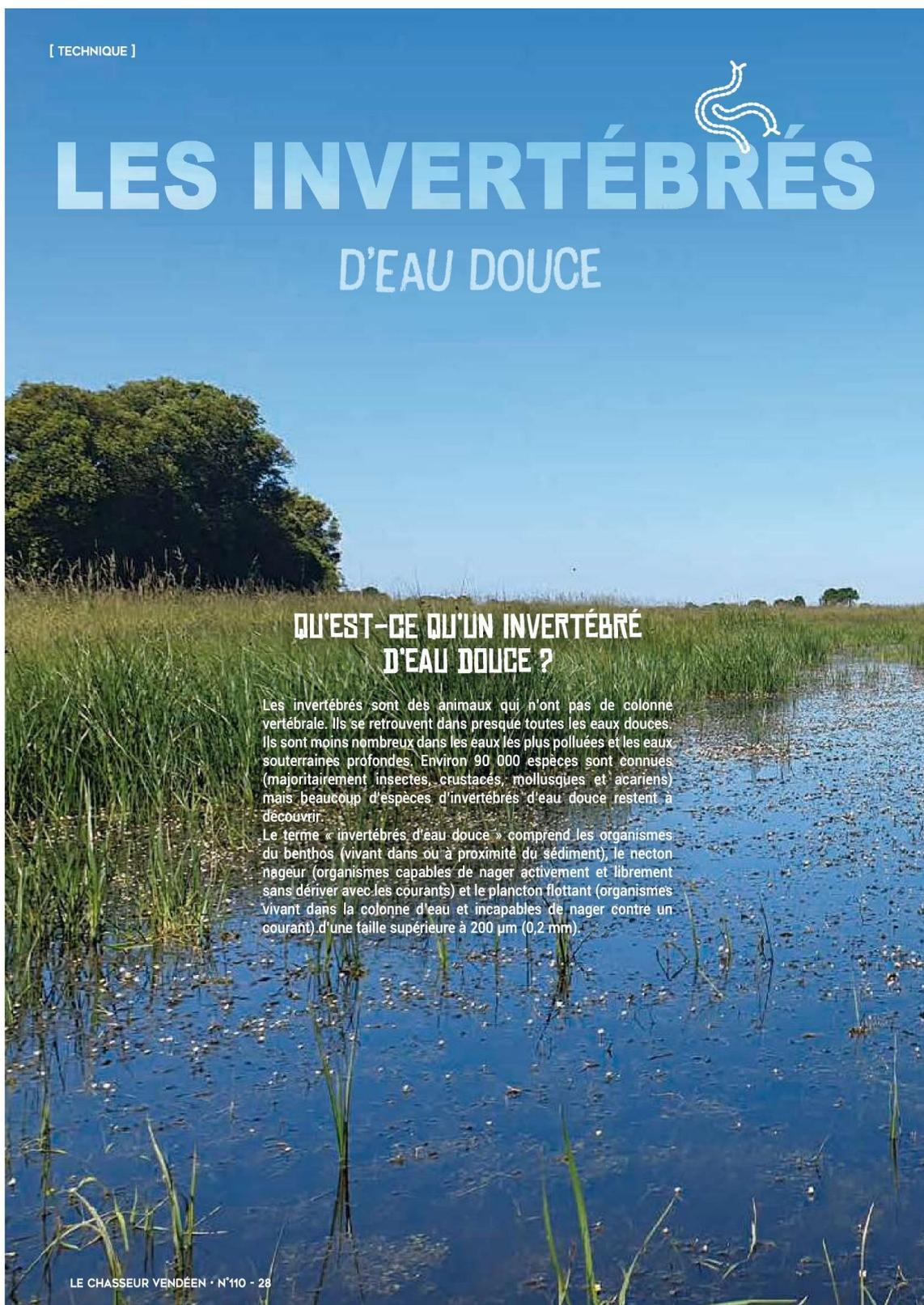
L'ensemble des sites fréquentés par le souchet sont dominés par les microcrustacés. En effet, en raison de son bec en forme de cuillère doté de lamelles très denses, le Canard souchet privilégie les proies de petite taille. Son comportement alimentaire est ainsi considéré comme hautement spécialisé.

Conclusion

Cette étude démontre l'importance, pour les Canards souchet en haltes prénuptiales, des zones humides à habitats hétérogènes et denses en invertébrés aquatiques telles que les Marais breton et poitevin.

Afin de comprendre la relation proie-prédateur entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet en haltes prénuptiales, des prélèvements de plasma ont été réalisés sur ces derniers en 2021. Ces prélèvements ont pour objectif de déterminer l'alimentation de ces individus à travers une analyse isotopique. En effet, la composition isotopique des consommateurs reflète celle de leurs sources d'alimentation.

Axelle MOREAU,
Doctante



QUELS RÔLES JOUENT LES INVERTÉBRÉS D'EAU DOUCE ?

Les invertébrés d'eau douce jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes d'eau douce. En effet, ils régulent les taux de production primaire, la décomposition, la clarté de l'eau, la stratification thermique et le cycle des éléments nutritifs dans les lacs, les cours d'eau et les rivières.

Grâce à leur forte valeur nutritive, les invertébrés d'eau douce constituent une ressource alimentaire essentielle de nombreux organismes, tel que la faune piscicole, les amphibiens, les reptiles et les oiseaux d'eau. En effet, les oiseaux d'eau possèdent un régime composé d'invertébrés lors des différentes phases de leur cycle biologique. Au sein de cette communauté, les oiseaux de rivage se nourrissent presque exclusivement

d'invertébrés, tandis que la consommation d'invertébrés varie considérablement selon les espèces de canards de surface. Les limicoles, comme le Vanneau huppé ou encore les grands échassiers, figurent également comme autres prédateurs de ces invertébrés.

Ainsi, les invertébrés d'eau affectent de nombreux services écosystémiques tout en étant très sensibles aux conditions environnementales et de ce fait au changement climatique. Le manque de connaissances à leur égard est donc un enjeu important, à la fois pour répondre à la problématique du changement global mais surtout pour la conservation des écosystèmes et des espèces qui y sont liées.

QUELQUES EXEMPLES D'INVERTÉBRÉS D'EAU DOUCE PRÉSENTS EN VENDÉE

LES CRUSTACÉS



AMPHIPODE

Ecologie : Amphipode est un mot désignant des « animaux à pieds différents » en raison des deux genres de pattes. Les Amphipodes sont omnivores. Ils se trouvent généralement dans des zones humides permanentes où ils peuvent devenir abondants. Ils ne s'adaptent pas aux conditions de sécheresse.

Importance pour les oiseaux d'eau : La Sarcelle d'hiver, le Canard chipeau et le Canard colvert consomment des amphipodes en petites quantités.

Exemple : Gammare – 20 mm.



ISOPODE

Ecologie : Isopode est un mot désignant des « animaux à pieds identiques » car toutes leurs pattes sont de même forme. Ils sont détritivores. Ils sont surtout actifs la nuit et fuient la lumière. Ils peuvent survivre à l'assèchement temporaire du plan d'eau en s'enfouissant dans la vase. Actifs toute l'année, ils se trouvent même au fond des eaux gelées.

Importance pour les oiseaux d'eau : Aucune importance particulière.

Exemple : Aselle – 10 mm.



COPÉPODE

Ecologie : Les copépodes se nourrissent d'algues, de plancton et de débris. Ils se reproduisent tout l'été et tolèrent les eaux appauvries en oxygène ainsi que les conditions défavorables (sécheresse et/ou gèle). Ils peuvent survivre à l'hiver en tant qu'œuf ou en diapause (arrêt temporaire du développement).

Importance pour les oiseaux d'eau : Ils représentent une partie du régime alimentaire des femelles reproductrices de Poule d'eau ou de Canard chipeau.

Exemple : Copépode - 2 mm.

LE CHASSEUR VENDÉEN • N°110 - 29

[TECHNIQUE]

LES CRUSTACÉS



CLADOCÈRE

Ecologie : Les cladocères utilisent leurs antennes pour nager. Ils migrent verticalement, remontant le soir et descendant à l'aube. A la sortie de l'hiver, lorsque les eaux se réchauffent, les cladocères se reproduisent rapidement et atteignent souvent des grandes populations.

Importance pour les oiseaux d'eau : Les cladocères constituent la majeure partie du régime alimentaire du Canard souchet. Ils sont également consommés par le Canard chipeau et le Canard colvert.

Exemple : Cladocère – 2 mm.



OSTRACODE

Ecologie : Les ostracodes tolèrent un large éventail d'environnements, de températures et de chimie de l'eau. Ils sont omnivores. Les œufs peuvent suspendre leur développement dans des conditions défavorables (sécheresse et/ou gèle).

Importance pour les oiseaux d'eau : Ils sont consommés en petites quantités par les femelles reproductrices de Canard chipeau et souchet.

Exemple : Ostracode – 2 mm.

LES INSECTES

HÉMIPTÈRE

Ecologie : Les hémiptères sont des prédateurs, principalement à la recherche d'autres insectes. Ils saisissent leurs proies avec leurs pattes avant et sucent les fluides corporels avec leur bec. Ils hivernent cachés dans la boue et la végétation.

Importance pour les oiseaux d'eau : Ils sont présents en petites quantités dans le régime alimentaire du Canard chipeau et des femelles de souchet.

Exemple : Pleidae – 2 à 3 mm.



ODONATE

Ecologie : Dans l'ordre des odonates, seules les larves sont aquatiques. Les adultes sont aériens et vivent pendant un an. La larve de libellule est une prédatrice vorace. Grâce à son masque, elle parvient à capturer des proies variées : crustacés, larves d'insectes aquatiques, batraciens (du têtard à la petite grenouille) et même de petits alevins.

Importance pour les oiseaux d'eau : Les nymphes d'odonates sont plus importantes pour les canards plongeurs que pour les canards barboteurs.

Exemple : Anisoptera (larve) - 50 mm.



DIPTÈRE

Ecologie : L'ordre des diptères inclut toutes les mouches à deux ailes comme les taons, les moustiques, les moucherons, etc. Ils sont présents dans la végétation aquatique de tous les types de zones humides. La famille la plus abondante (Chironomidae) est connue sous le nom de « vers de vase ».

Importance pour les oiseaux d'eau : Les diptères aquatiques sont d'une importance majeure pour les Canards pilets, colvert et chipeau.

Exemple : Ceratopogonidae (larve) – 30 mm.



EPHÉMÉROPTÈRES

Ecologie : Les larves d'éphémères se rencontrent dans toutes sortes de plans d'eau douce : rivière, lac, étang. Les larves passent par environ douze à quarante mues successives avant d'émerger pour se métamorphoser en adulte apte à la reproduction. La vie larvaire dure généralement de 3 à 6 mois alors que l'adulte ne vivra que quelques jours. Lors de la reproduction, les adultes entament en fin de journée un vol nuptial très caractéristique : les mâles se regroupent en essaim important qui monte et descend et dans lequel les femelles entrent. Les mâles se jettent sur elles et ce sont les plus rapides à les attraper qui peuvent se reproduire. Trop lourd, le couple chute jusqu'au sol. Durant cette chute qui ne dure que quelques secondes, l'accouplement a lieu. Le mâle meurt peu de temps après tandis que la femelle ira pondre ses œufs.

Importance pour les oiseaux d'eau : Aucune importance particulière.

Exemple : Ephémère – 10 mm.



LE CHASSEUR VENDÉEN • N°110 - 30

LES MOLLUSQUES / GASTÉROPODES

PLANORBE

Ecologie : Les planorbes aiment les eaux calmes. Leur préférence va aux eaux un peu calcaires qui facilitent la formation de leur coquille. Possédant un poumon, les Planorbes doivent remonter à la surface pour respirer.

Importance pour les oiseaux d'eau : Les gastéropodes sont une source de calcium très importante pour la plupart des canards en période de reproduction. Ils sont également consommés par de nombreux limicoles.

Exemple : Planorbe – 20 à 30 mm.



LYMNÉE

Ecologie : Les limnées se nourrissent surtout de végétaux aquatiques, souvent en décomposition. Ces animaux sont hermaphrodites et se reproduisent par trois. L'individu du milieu agit, à la fois, comme mâle et femelle alors que les deux autres fonctionnent uniquement comme mâle ou femelle. Lorsque leur mare s'assèche l'été, elles s'enfoncent dans la vase, ferment l'ouverture de leur coquille et peuvent subsister très longtemps à l'état de vie ralentie.

Importance pour les oiseaux d'eau : Les gastéropodes sont une source de calcium très importante pour la plupart des canards en période de reproduction. Ils sont également consommés par de nombreux limicoles.

Exemple : Lymnée – 50 à 60 mm.



PHYSE

Ecologie : Les physes sont très sensibles à la sécheresse et à la salinité. Elles sont hermaphrodites et un accouplement n'est pas obligatoire (ponte spontanée). Les physes nées à l'automne peuvent hiberner durant l'hiver et vivre environ 1 an. Celles nées au printemps vivent environ 3 à 4 mois.

Importance pour les oiseaux d'eau : Les gastéropodes sont une source de calcium très importante pour la plupart des canards en période de reproduction. Ils sont également consommés par de nombreux limicoles.

Exemple : Physe – 10 mm.



LES « AUTRES »



HYDRACARIEN

Ecologie : La diversité de ces acariens permet d'en trouver dans toutes les eaux douces. À l'état larvaire, le régime alimentaire est celui d'un parasite. Adultes, ils deviennent prédateurs. Leur dispersion est assurée grâce aux insectes ailés qu'ils parasitent. Ils indiquent la qualité d'une biocénose. Ils interviennent comme régulateur des populations d'insectes aquatiques.

Importance pour les oiseaux d'eau : Aucune importance particulière.

Exemple : Hydracarien – 2 à 6 mm.



OLIGOCHÈTE

Ecologie : Les oligochètes mélangent les sols et consomment des algues ainsi que des débris. Leur distribution n'est généralement pas limitée par la température et de nombreuses formes aquatiques survivent dans de faibles concentrations en oxygène.

Importance pour les oiseaux d'eau : Les oligochètes sont particulièrement importants pour la Poule d'eau, le Canard colvert et le pilet.

Exemple : Oligochète - 1 à 30 mm.

Axelle MOREAU,
Doctorante

LE CHASSEUR-VENDÉEN - N°110 - 31

Annexe n°2. Fiche de renseignements

Lors de la rencontre avec chaque propriétaire, une fiche de renseignements a été remplie afin d'obtenir toutes les informations importantes quant à la surface en eau et la connectivité du plan d'eau.

Etude des invertébrés d'eau douce Fiche de renseignements

Nom : _____ Prénom : _____

Ref. : _____

Mail : _____ Téléphone : _____

Localisation du plan d'eau

Situé sur la commune de : _____

Lieu dit : _____

Caractéristiques du plan d'eau

Surface en eau (m²) : _____

Capacité du plan d'eau (m³) : _____

Connexion du plan d'eau au fossé

Plan d'eau déconnecté : Oui Non

Plan d'eau connecté par une tranchée : Oui Non

Plan d'eau connecté par un tuyau toujours ouvert : Oui Non

Plan d'eau connecté par un tuyau refermable : Oui Non

Plan d'eau alimenté par pompage : Oui Non

Connexion au réseau : Primaire Secondaire Tertiaire

Contact

Axelle MOREAU
Doctorante | FDC85 | LIENSs
amoreau@chasse85.fr
06.38.59.11.38



Annexe n°3. Cahier de suivi

Lors de la rencontre avec chaque propriétaire, un cahier de suivi a été fourni à chaque propriétaire afin qu'il y saisisse tous les mouvements d'eau et toutes les actions d'entretien qu'il effectuait sur le site durant les deux années de suivi.

Etude des invertébrés d'eau douce et de leurs liens avec les oiseaux d'eau

Nom : FDC85 - Choisy Prénom : _____

Ref. : _____



Contact

Axelle MOREAU
Doctorante | FDC85 | LIENSs
amoreau@chasse85.fr
06.38.59.11.38



Etude des invertébrés d'eau douce et de leurs liens avec les oiseaux d'eau



Quels sont les objectifs de cette étude ?

- Comprendre, sur une année complète, l'abondance (nombre d'individus d'une même espèce) et la diversité (nombre d'espèces différentes) des invertébrés d'eau douce mais également les facteurs environnementaux qui influent sur la présence de ces espèces, en Marais breton et en Marais poitevin.
- Etudier les relations proies-prédateurs entre les oiseaux d'eau (principalement le Canard souchet *Anas clypeata*) et les invertébrés aquatiques en période de reproduction. Les invertébrés constituent l'alimentation de base de nombreux poissons d'eau douce, ainsi que de nombreux oiseaux.

Qu'est-ce qu'un invertébré aquatique ?

Les invertébrés sont des animaux qui n'ont pas de colonne vertébrale. Ils se retrouvent dans presque toutes les eaux douces. Ils sont moins nombreux dans les eaux les plus polluées et les eaux souterraines profondes. Environ 90 000 espèces sont connues (majoritairement insectes, crustacés, mollusques et acariens) mais beaucoup d'espèces d'invertébrés d'eau douce restent à découvrir.

Les invertébrés jouent un rôle important dans le fonctionnement des zones humides et ont une incidence directe sur le bien-être humain. Ils régulent, par exemple, la décomposition, la qualité et la clarté de l'eau dans les lacs, les cours d'eau et les rivières.



Insecte
Hémiptère



Crustacé
Amphipode



Mollusque
Planorbe



Acarien
Hydracarien

En quoi consiste cette étude ?

La zone d'étude

L'échantillonnage et la prospection des habitats aquatiques s'effectue sur **20 sites en Marais breton** et **10 sites en Marais poitevin**.



La période d'étude

Ce suivi est réalisé sur deux ans, de novembre 2019 à octobre 2021. La fréquence des suivis est **bimensuelle de mars à juillet**. Cette période correspond au moment où les invertébrés aquatiques sont présents en plus grand nombre. Plusieurs espèces d'invertébrés aquatiques hivernent au stade d'œufs, de minuscules larves ou nymphes. Par conséquent, **d'août à février**, la fréquence des suivis est **mensuelle** (échantillonnage lors de la nouvelle lune).

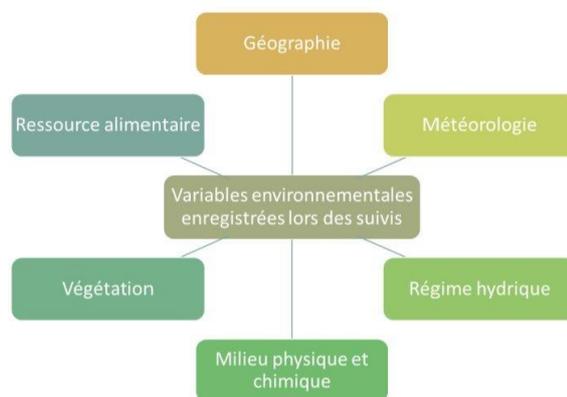


L'acquisition des données

Pour chaque site, l'échantillonnage des invertébrés aquatiques est réalisé à partir de deux méthodes : le **carottage (a)** pour les **invertébrés endogés** (espèces vivant sous terre) et l'utilisation d'un **filet à plancton (b)** pour les **invertébrés épigés** (espèces vivant dans la colonne d'eau). L'utilisation de deux méthodes permet d'optimiser l'échantillonnage de la diversité des invertébrés qui vivent dans la zone en eau. Pour chaque échantillon, les individus sont dénombrés et identifiés au laboratoire (c).

Les paramètres environnementaux

Dans le cadre du suivi des invertébrés aquatiques, lors de chaque passage, les sites sont décrits à partir de plusieurs variables environnementales.



Contact
Axelle MOREAU
 Doctorante | FDC85 | LIENSs
 amoreau@chasse85.fr
 06.38.59.11.38



Calendrier prévisionnel

Etude des invertébrés d'eau douce et de leurs liens avec les oiseaux d'eau

2019

Novembre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
-----------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Décembre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
-----------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

2020

Janvier	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
----------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Février	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
----------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Mars	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
-------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Avril	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
--------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Mai	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Juin	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
-------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Juillet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
----------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

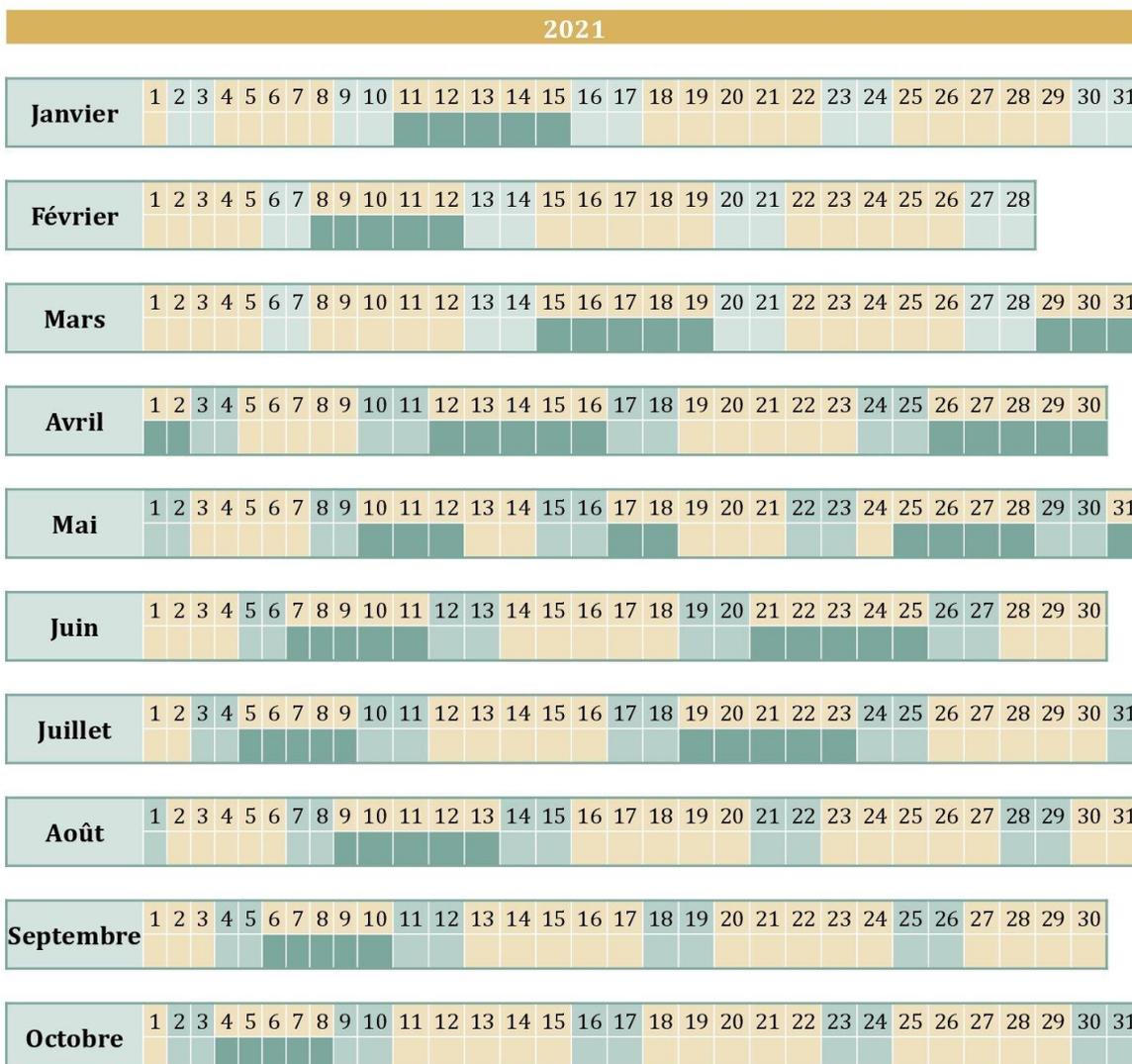
Août	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
-------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Septembre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Octobre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
----------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Novembre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
-----------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Décembre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
-----------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----



 Semaine de passage pour le prélèvement des invertébrés aquatiques

Contact

Axelle MOREAU
 Doctorante | FDC85 | LIENSs
 amoreau@chasse85.fr
 06.38.59.11.38



Annexe n°4. Exemple d'informations envoyées aux propriétaires avant chaque suivi sur site

L'exemple concerne le passage n°5 de mars 2020. Les propriétaires ont reçu le calendrier de passage sur site pour mars 2020 ainsi que les données environnementales et invertébrés prélevés sur site au passage précédent, c'est-à-dire en février 2020 (passage n°4).

Etude des invertébrés d'eau douce et de leurs liens avec les oiseaux d'eau Planning : mars 2020

Contact :
Axelle MOREAU | Doctorante | FDC85 | LIENSs
amoreau@chasse85.fr
06.38.59.11.38



Marais	Ref.	Date de passage sur site	Matin / Après-midi	Heure approximative de passage sur site	Accompagnateur n°1	Accompagnateur n°2
Poitevin	MP04	lundi 16 mars 2020	Matin	09:00	BOBINEAU Maxime (FDC85)	x
Poitevin	MP03	lundi 16 mars 2020	Matin	09:45		
Poitevin	MP01	lundi 16 mars 2020	Matin	10:30		
Poitevin	MP02	lundi 16 mars 2020	Matin	11:15		
Poitevin	MP05	mardi 17 mars 2020	Matin	08:30	BOBINEAU Maxime (FDC85)	VERNEAU Philippe (FDC85)
Poitevin	MP06	mardi 17 mars 2020	Matin	10:00		
Poitevin	MP09	mardi 17 mars 2020	Matin	11:00		
Poitevin	MP10	mardi 17 mars 2020	Matin	12:00		
Poitevin	MP07	mardi 17 mars 2020	Après-midi	14:00	MERLET Cyril (FDC85)	GUIBERT Marc (Administrateur FDC85)
Poitevin	MP08	mardi 17 mars 2020	Après-midi	15:00		
Breton	MB20	mercredi 18 mars 2020	Matin	08:30		
Breton	MB18	mercredi 18 mars 2020	Matin	09:30		
Breton	MB17	mercredi 18 mars 2020	Matin	10:30	PIETERS Léopold (Administrateur FDC85)	AMELINEAU Jacky (Bénévole)
Breton	MB16	mercredi 18 mars 2020	Matin	11:30		
Breton	MB15	mercredi 18 mars 2020	Matin	12:15		
Breton	MB13	mercredi 18 mars 2020	Après-midi	14:00		
Breton	MB14	mercredi 18 mars 2020	Après-midi	14:45	LERAY Adeline (FDC85)	x
Breton	MB12	jeudi 19 mars 2020	Matin	08:30		
Breton	MB11	jeudi 19 mars 2020	Matin	09:30		
Breton	MB10	jeudi 19 mars 2020	Matin	10:30		
Breton	MB08	jeudi 19 mars 2020	Matin	11:30	VERNEAU Philippe (FDC85)	x
Breton	MB19	jeudi 19 mars 2020	Après-midi	14:00		
Breton	MB09	jeudi 19 mars 2020	Après-midi	14:45		
Breton	MB03	vendredi 20 mars 2020	Matin	08:30		
Breton	MB01	vendredi 20 mars 2020	Matin	09:15	BONNIN Pascal (FDC85)	x
Breton	MB02	vendredi 20 mars 2020	Matin	10:00		
Breton	MB04	vendredi 20 mars 2020	Matin	10:45		
Breton	MB05	vendredi 20 mars 2020	Matin	11:30		
Breton	MB06	vendredi 20 mars 2020	Après-midi	13:30	REGIS Mathieu (FDC85)	GUIBERT Marc (Administrateur FDC85)
Breton	MB07	vendredi 20 mars 2020	Après-midi	14:15		

Marais	Ref.	Date de passage sur site	Matin / Après-midi	Heure approximative de passage sur site	Accompagnateur n°1	Accompagnateur n°2
Poitevin	MP04	lundi 30 mars 2020	Matin	09:00	VERNEAU Philippe (FDC85)	x
Poitevin	MP03	lundi 30 mars 2020	Matin	09:45		
Poitevin	MP01	lundi 30 mars 2020	Matin	10:30		
Poitevin	MP02	lundi 30 mars 2020	Matin	11:15		
Poitevin	MP05	mardi 31 mars 2020	Matin	08:30	BONNIN Pascal (FDC85)	x
Poitevin	MP06	mardi 31 mars 2020	Matin	10:00		
Poitevin	MP09	mardi 31 mars 2020	Matin	11:00		
Poitevin	MP10	mardi 31 mars 2020	Matin	12:00		
Poitevin	MP07	mardi 31 mars 2020	Après-midi	14:00	MIMAUD Mickael (FDC85)	AMELINEAU Jacky (Bénévole)
Poitevin	MP08	mardi 31 mars 2020	Après-midi	15:00		
Breton	MB20	mercredi 1 avril 2020	Matin	08:30		
Breton	MB18	mercredi 1 avril 2020	Matin	09:30		
Breton	MB17	mercredi 1 avril 2020	Matin	10:30	EVEILLE Eric (FDC85)	
Breton	MB16	mercredi 1 avril 2020	Matin	11:30		
Breton	MB15	mercredi 1 avril 2020	Matin	12:15		
Breton	MB13	mercredi 1 avril 2020	Après-midi	14:00		
Breton	MB14	mercredi 1 avril 2020	Après-midi	14:45	VERNEAU Philippe (FDC85)	x
Breton	MB12	jeudi 2 avril 2020	Matin	08:30		
Breton	MB11	jeudi 2 avril 2020	Matin	09:30		
Breton	MB10	jeudi 2 avril 2020	Matin	10:30		
Breton	MB08	jeudi 2 avril 2020	Matin	11:30	EVEILLE Eric (FDC85)	
Breton	MB19	jeudi 2 avril 2020	Après-midi	14:00		
Breton	MB09	jeudi 2 avril 2020	Après-midi	14:45		
Breton	MB03	vendredi 3 avril 2020	Matin	08:30		
Breton	MB01	vendredi 3 avril 2020	Matin	09:15	VERNEAU Philippe (FDC85)	x
Breton	MB02	vendredi 3 avril 2020	Matin	10:00		
Breton	MB04	vendredi 3 avril 2020	Matin	10:45		
Breton	MB05	vendredi 3 avril 2020	Matin	11:30		
Breton	MB06	vendredi 3 avril 2020	Après-midi	13:30	VERNEAU Philippe (FDC85)	x
Breton	MB07	vendredi 3 avril 2020	Après-midi	14:15		

Etude des invertébrés d'eau douce et de leurs liens avec les oiseaux d'eau

Bilan passage n°4 : février 2020

Contact :
Axelle MOREAU | Doctorante | FDCRS | LIENSs
amoreau@chasse65.fr
06.38.59.11.38



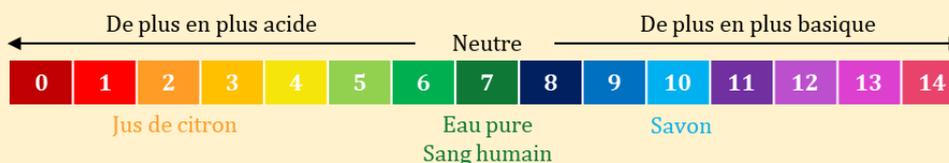
Site & Date	Hauteur d'eau moyenne (en cm)	Hauteur de vase moyenne (en cm)	Taux d'envasement moyen (en %)	Température de l'eau (en °C)	pH	Salinité	Concentration en oxygène dissous (en mg/l)	Saturation en oxygène dissous (en % de saturation)	Recouvrement en végétation aquatique submergée et émergée (en %)
MB01									
25/11/2019	23,3	3,0	11%	11,2	7,3	0,1	8,9	82%	100
18/12/2019	34,7	3,8	10%	7,4	7,2	0,1	8,6	72%	100
24/01/2020	41,0	14,0	25%	2,5	7,8	0,1	13,0	95%	100
19/02/2020	38,3	6,7	15%	9,5	7,6	0,1	10,1	87%	100
MB02									
25/11/2019	19,3	35,3	65%	11,3	8,9	1,5	10,0	93%	100
18/12/2019	40,7	26,3	39%	8,0	8,2	1,1	10,7	90%	100
24/01/2020	46,0	36,0	44%	2,6	8,8	1,0	13,7	99%	100
19/02/2020	47,7	34,3	42%	9,9	9,6	0,8	na	na	100
MB03									
25/11/2019	34,7	20,7	37%	10,7	8,0	0,9	9,7	89%	0
18/12/2019	50,0	27,3	35%	7,8	7,8	0,7	7,6	64%	0
24/01/2020	44,7	29,0	39%	2,7	8,0	0,5	13,0	96%	0
19/02/2020	54,7	24,7	31%	9,1	8,0	0,4	11,2	96%	0
MB04									
25/11/2019	16,0	11,0	41%	12,8	7,1	0,9	10,3	98%	100
18/12/2019	24,0	6,0	20%	7,9	6,8	0,6	10,0	85%	100
24/01/2020	28,0	10,0	26%	3,6	7,7	0,5	12,9	96%	100
19/02/2020	33,0	4,0	11%	9,4	7,6	0,4	na	na	100
MB05									
25/11/2019	14,0	3,3	19%	12,7	7,4	1,7	10,1	97%	100
18/12/2019	20,7	5,7	22%	8,0	7,6	1,1	11,4	97%	100
24/01/2020	24,0	4,7	16%	3,4	7,9	0,9	12,9	96%	100
19/02/2020	23,7	2,7	10%	9,9	7,9	0,8	na	na	100
MB06									
25/11/2019	15,7	13,2	47%	13,5	7,9	0,7	10,9	106%	35
18/12/2019	31,5	11,4	26%	9,1	7,7	0,5	10,3	90%	35
24/01/2020	29,0	19,2	40%	4,8	7,9	0,4	12,7	98%	35
19/02/2020	28,2	26,9	49%	11,5	8,2	0,3	na	na	35
MB07									
25/11/2019	41,7	19,7	32%	13,3	8,3	1,2	11,4	110%	100
18/12/2019	54,3	14,4	21%	9,7	8,0	1,0	11,4	101%	25
24/01/2020	50,5	15,8	24%	4,3	7,9	0,9	12,9	99%	25
19/02/2020	55,0	28,4	33%	11,6	8,0	0,8	na	na	30
MB08									
26/11/2019	25,0	18,0	42%	13,4	8,0	1,0	10,4	101%	100
19/12/2019	31,0	18,0	37%	10,8	7,9	0,8	10,6	98%	100
23/01/2020	26,3	8,3	24%	2,9	7,8	0,7	12,5	91%	100
20/02/2020	14,0	16,7	54%	10,1	9,4	0,5	na	na	100
MB09									
26/11/2019	22,7	12,0	35%	14,6	8,1	0,3	10,3	103%	100
19/12/2019	25,7	16,0	38%	12,6	8,1	0,2	10,7	103%	100
23/01/2020	25,7	13,0	34%	4,3	7,5	0,2	12,4	94%	100
20/02/2020	32,0	9,3	23%	12,2	7,7	0,1	na	na	100
MB10									
26/11/2019	12,7	9,3	42%	13,1	7,4	0,4	9,0	86%	100
19/12/2019	27,7	10,0	27%	10,6	7,7	0,3	8,9	82%	100
23/01/2020	28,3	11,0	28%	1,9	7,6	0,2	11,8	89%	100
20/02/2020	35,0	15,3	30%	9,9	7,6	0,2	na	na	100
MB11									
26/11/2019	28,0	18,7	40%	12,7	7,8	0,7	9,8	94%	100
19/12/2019	23,3	8,0	26%	10,4	7,9	0,5	10,2	93%	100
23/01/2020	33,3	8,3	20%	1,9	8,0	0,4	13,3	95%	100
20/02/2020	33,3	9,7	22%	9,8	7,9	0,3	na	na	100
MB12									
26/11/2019	27,3	22,0	45%	12,1	8,1	0,5	9,7	92%	100
19/12/2019	36,0	22,3	38%	10,5	8,1	0,4	10,4	95%	100
23/01/2020	48,7	16,0	25%	2,9	8,3	0,3	12,8	92%	100
20/02/2020	47,7	21,7	31%	10,1	9,3	0,3	na	na	100
MB13									
27/11/2019	41,0	14,3	26%	12,5	8,5	1,2	10,9	104%	100
20/12/2019	43,3	11,3	21%	11,6	8,5	0,9	11,6	110%	100
22/01/2020	47,3	16,0	25%	4,2	9,1	0,7	14,1	107%	100
21/02/2020	50,7	17,0	25%	10,6	8,9	0,5	na	na	100
MB14									
27/11/2019	31,0	22,7	42%	12,1	8,5	1,8	10,6	100%	0
20/12/2019	36,7	7,3	17%	11,5	8,6	1,3	11,5	109%	0
22/01/2020	43,0	14,0	25%	3,8	8,5	1,1	13,9	104%	0
21/02/2020	23,7	13,3	36%	10,0	9,1	0,9	na	na	100
MB15									
27/11/2019	22,3	9,7	30%	12,1	8,4	2,8	11,1	72%	100
20/12/2019	34,2	4,5	12%	10,6	8,4	1,6	10,9	100%	100
22/01/2020	38,3	9,0	19%	2,0	8,6	2,0	14,3	101%	100
21/02/2020	30,5	7,7	20%	8,5	8,5	1,4	na	na	100

MB16									
27/11/2019	26,0	6,7	20%	11,9	8,2	2,4	10,8	102%	100
20/12/2019	30,7	8,3	21%	10,4	8,1	1,2	9,9	91%	100
22/01/2020	33,3	12,3	27%	2,0	8,3	1,1	13,1	93%	100
21/02/2020	38,0	13,3	26%	8,7	8,2	0,9	na	na	100
MB17									
27/11/2019	18,8	7,2	27%	11,8	7,9	5,9	10,5	101%	30
20/12/2019	68,5	16,7	20%	10,2	9,1	4,6	10,3	94%	5
22/01/2020	60,3	14,7	20%	2,6	8,1	4,1	13,8	98%	5
21/02/2020	44,7	15,3	26%	8,2	8,1	3,7	na	na	2
MB18									
27/11/2019	26,9	8,4	25%	11,4	8,2	2,2	10,6	99%	10
20/12/2019	23,3	3,3	13%	9,8	8,1	1,7	10,1	91%	5
22/01/2020	18,7	6,7	26%	1,1	8,5	1,2	14,3	98%	95
21/02/2020	25,0	7,3	23%	7,2	8,9	1,4	na	na	100
MB19									
26/11/2019	20,7	12,0	37%	14,5	6,3	0,8	10,6	106%	100
19/12/2019	19,3	16,3	46%	12,6	8,2	0,4	10,9	104%	100
23/01/2020	19,0	9,3	33%	3,1	8,1	0,3	13,7	101%	100
20/02/2020	20,0	10,7	35%	12,2	8,3	0,2	na	na	100
MB20									
27/11/2019	36,0	11,3	24%	11,3	8,4	16,4	10,0	93%	0
20/12/2019	34,0	7,3	18%	10,3	8,3	12,3	9,3	85%	0
22/01/2020	40,7	8,0	16%	1,2	8,5	10,0	13,6	95%	0
21/02/2020	39,3	9,8	20%	7,1	8,6	8,4	na	na	0
MP01									
22/11/2019	29,7	0,0	0%	7,7	8,4	0,8	11,2	95%	100
16/12/2019	29,7	12,5	30%	11,0	8,1	0,6	10,4	95%	100
20/01/2020	28,3	13,3	32%	3,8	8,5	0,6	13,3	99%	100
17/02/2020	32,7	6,7	17%	11,4	8,3	0,5	11,1	100%	100
MP02									
22/11/2019	20,3	9,0	31%	7,6	9,3	0,9	12,5	106%	100
16/12/2019	18,0	20,0	53%	10,9	8,3	0,6	10,5	96%	100
20/01/2020	17,7	14,7	45%	3,2	8,9	0,6	13,9	101%	100
17/02/2020	21,3	22,3	51%	10,5	8,7	0,5	11,2	100%	100
MP03									
22/11/2019	27,3	9,7	26%	7,4	8,3	0,8	11,1	94%	100
16/12/2019	31,8	14,8	32%	10,5	8,1	0,6	9,8	89%	100
20/01/2020	27,7	16,3	37%	2,8	8,9	0,5	13,1	93%	100
17/02/2020	33,7	22,0	40%	10,4	8,4	0,5	41,3	92%	100
MP04									
22/11/2019	28,7	7,3	20%	7,8	8,2	0,5	9,5	81%	100
16/12/2019	29,3	18,7	39%	10,6	8,0	0,4	8,2	74%	100
20/01/2020	25,7	20,7	45%	2,1	8,2	0,4	12,9	62%	100
17/02/2020	28,7	13,0	31%	9,7	8,3	0,4	10,4	91%	100
MP05									
21/11/2019	33,2	12,0	27%	7,0	8,6	1,6	11,9	99%	0
17/12/2019	46,0	19,0	29%	10,6	8,2	1,2	10,0	91%	0
21/01/2020	53,3	11,3	18%	1,8	8,3	1,1	13,2	92%	0
18/02/2020	40,3	11,3	22%	7,2	8,1	1,1	8,6	69%	0
MP06									
21/11/2019	15,3	1,0	6%	7,0	8,3	1,5	11,5	96%	100
17/12/2019	42,3	13,7	24%	10,7	8,2	0,4	10,0	91%	100
21/01/2020	26,7	7,7	22%	1,0	8,6	0,4	13,9	95%	100
18/02/2020	29,7	16,0	35%	5,9	8,4	0,4	10,4	88%	100
MP07									
21/11/2019	33,7	0,0	0%	8,2	9,0	1,6	11,7	101%	100
17/12/2019	43,0	14,3	25%	10,9	8,5	1,1	11,2	102%	100
21/01/2020	39,7	11,3	22%	4,9	9,2	0,9	14,4	110%	100
18/02/2020	39,7	7,3	16%	12,7	9,1	0,9	13,4	126%	100
MP08									
21/11/2019	59,0	4,0	6%	9,1	8,2	1,0	11,3	100%	0
17/12/2019	91,7	4,3	5%	11,1	8,2	0,3	9,5	87%	0
21/01/2020	55,3	6,0	10%	6,0	7,1	0,4	12,8	101%	0
18/02/2020	60,0	6,7	10%	12,2	8,4	0,4	10,9	100%	0
MP09									
21/11/2019	49,7	20,3	29%	7,1	8,3	1,0	11,9	99%	100
17/12/2019	70,7	15,3	18%	10,7	8,0	0,8	9,6	87%	100
21/01/2020	57,3	14,3	20%	1,8	8,4	0,8	13,8	97%	100
18/02/2020	56,3	22,7	29%	10,3	8,3	0,7	10,2	90%	100
MP10									
21/11/2019	12,8	3,0	19%	7,8	8,3	1,6	12,0	102%	0
17/12/2019	14,0	10,3	42%	10,8	7,9	1,0	10,2	93%	3
21/01/2020	15,3	9,3	38%	2,1	8,4	1,0	13,8	98%	3
18/02/2020	21,7	8,7	29%	10,0	8,3	0,8	10,8	95%	100

Explication des variables environnementales

Le pH

Le pH : pH est un sigle signifiant potentiel hydrogène. Cet indice caractérise le degré d'acidité ou de basicité d'un milieu. Il s'exprime sans unité.



La salinité

La salinité : La salinité désigne la quantité de sels dissous dans un liquide. Elle s'exprime sans unité. L'eau douce a une salinité de 0 à 0,5 et l'eau de mer a une salinité moyenne de 35.

Exemple	Mer considérée	Eaux continentales	Mer Baltique	Océan Atlantique	Mer Méditerranée	Mer Morte
	Salinité	0 - 0,5	3 - 8	33,5 - 37,4	38,4 - 41,2	192,2 - 260

L'oxygène

La concentration en oxygène dissous (en mg/l) : La concentration en oxygène dissous résulte de paramètres physiques, chimiques et biologiques. En dessous de certaines concentrations, des conséquences pouvant aller jusqu'à la mort des espèces sont observées.

La saturation en oxygène dissous (en % de saturation) : Le pourcentage de saturation exprime la quantité d'oxygène présente dans l'eau par rapport à la quantité totale d'oxygène que l'eau peut contenir (dépend de la température, salinité, pression). L'écart au 100% renseigne donc sur l'équilibre entre la consommation et la production d'oxygène.

Valeurs de référence Directive Cadre sur l'Eau (DCE)	Très bon	Bon	Moyen	Médiocre	Mauvais
Concentration en oxygène dissous (mg/l)	> 5 mg/l	3 - 5 mg/l	2 - 3 mg/l	1 - 2 mg/l	< 1 mg/l

Etude des invertébrés d'eau douce et de leurs liens avec les oiseaux d'eau

Bilan passage n°4 : février 2020

Contact :
Axelle MOREAU | Doctorante |
FDC85 | LIENSs
amoreau@chasse85.fr
06.38.59.11.38



Site & Date	Milieu végétalisé		Milieu NON végétalisé	
	Invertébrés aquatiques du sol (densité/m ²)	Invertébrés aquatiques de la colonne d'eau (densité/m ³)	Invertébrés aquatiques du sol (densité/m ²)	Invertébrés aquatiques de la colonne d'eau (densité/m ³)
MB01				
25/11/2019	66	28 239	0	0
18/12/2019	332	16 601	0	0
24/01/2020	2 588	16 507	0	0
19/02/2020	3 384	93 897	0	0
MB02				
25/11/2019	597	18 451	0	0
18/12/2019	531	26 366	0	0
24/01/2020	464	24 948	0	0
19/02/2020	1 128	34 263	0	0
MB03				
25/11/2019	0	0	3 384	19 033
18/12/2019	0	0	11 146	68 995
24/01/2020	0	0	7 564	10 216
19/02/2020	0	0	6 369	1 005
MB04				
25/11/2019	663	14 817	0	0
18/12/2019	1 725	22 103	0	0
24/01/2020	332	26 207	0	0
19/02/2020	531	16 526	0	0
MB05				
25/11/2019	2 389	116 843	0	0
18/12/2019	929	23 362	0	0
24/01/2020	4 578	49 577	0	0
19/02/2020	2 919	64 300	0	0
MB06				
25/11/2019	66	1 775	199	43 042
18/12/2019	0	135 277	133	44 376
24/01/2020	730	20 329	1 128	11 746
19/02/2020	464	169	265	13 005
MB07				
25/11/2019	0	4 761	0	0
18/12/2019	0	836	133	601
24/01/2020	929	8 385	1 858	8 160
19/02/2020	199	366	1 062	66
MB08				
26/11/2019	730	1 981	0	0
19/12/2019	332	14 873	0	0
23/01/2020	1 924	3 840	0	0
20/02/2020	2 521	8 310	0	0
MB09				
26/11/2019	464	16 770	0	0
19/12/2019	0	8 244	0	0
23/01/2020	265	55 108	0	0
20/02/2020	464	21 164	0	0
MB10				
26/11/2019	0	43 996	0	0
19/12/2019	66	25 408	0	0
23/01/2020	133	26 310	0	0
20/02/2020	332	97 653	0	0

MB11				
26/11/2019	398	77 418	0	0
19/12/2019	1 990	34 601	0	0
23/01/2020	663	2 169	0	0
20/02/2020	2 919	6 009	0	0
MB12				
26/11/2019	0	15 061	0	0
19/12/2019	0	24 535	0	0
23/01/2020	398	3 812	0	0
20/02/2020	2 986	20 254	0	0
MB13				
27/11/2019	3 384	27 531	0	0
20/12/2019	863	5 155	0	0
22/01/2020	1 858	423	0	0
21/02/2020	2 654	2 667	0	0
MB14				
27/11/2019	0	0	12 208	9 033
20/12/2019	0	0	3 782	2 498
22/01/2020	0	0	10 483	4 695
21/02/2020	6 900	644	0	0
MB15				
27/11/2019	133	10 441	0	0
20/12/2019	133	5 108	0	0
22/01/2020	464	12 488	0	0
21/02/2020	863	43 117	0	0
MB16				
27/11/2019	66	8 563	0	0
20/12/2019	133	20 047	0	0
22/01/2020	464	4 291	0	0
21/02/2020	730	10 160	0	0
MB17				
27/11/2019	398	7 324	995	8 189
20/12/2019	0	0	2 521	516
22/01/2020	0	0	1 194	366
21/02/2020	0	0	1 327	1 700
MB18				
27/11/2019	133	31 887	1 659	382 845
20/12/2019	0	0	199	11 897
22/01/2020	1 062	12 272	0	0
21/02/2020	1 261	27 962	0	0
MB19				
26/11/2019	199	3 070	0	0
19/12/2019	66	19 878	0	0
23/01/2020	199	930	0	0
20/02/2020	5 839	11 944	0	0
MB20				
27/11/2019	0	0	332	1 258
20/12/2019	0	0	597	16 141
22/01/2020	0	0	3 981	62 225
21/02/2020	0	0	6 701	84 563
MP01				
22/11/2019	8 360	5 343	0	0
16/12/2019	3 516	5 060	0	0
20/01/2020	3 649	4 357	0	0
17/02/2020	3 715	17 972	0	0
MP02				
22/11/2019	3 981	64 178	0	0
16/12/2019	19 772	27 985	0	0
20/01/2020	6 369	2 873	0	0
17/02/2020	2 322	35 765	0	0

MP03				
22/11/2019	5 175	9 005	0	0
16/12/2019	2 986	35 221	0	0
20/01/2020	3 848	29 333	0	0
17/02/2020	3 052	47 549	0	0
MP04				
22/11/2019	2 521	15 887	0	0
16/12/2019	2 322	14 488	0	0
20/01/2020	2 787	21 737	0	0
17/02/2020	9 222	8 300	0	0
MP05				
21/11/2019	0	0	464	23 258
17/12/2019	0	0	66	14 488
21/01/2020	0	0	663	5 944
18/02/2020	0	0	2 853	13 089
MP06				
21/11/2019	1 924	17 944	0	0
17/12/2019	464	22 516	0	0
21/01/2020	1 725	9 070	0	0
18/02/2020	1 659	8 441	0	0
MP07				
21/11/2019	730	7 117	0	0
17/12/2019	6 635	18 601	0	0
21/01/2020	2 986	1 033	0	0
18/02/2020	3 516	1 352	0	0
MP08				
21/11/2019	0	0	2 057	901
17/12/2019	0	0	1 393	1 268
21/01/2020	0	0	1 924	15 793
18/02/2020	0	0	8 493	1 615
MP09				
21/11/2019	332	16 610	0	0
17/12/2019	730	12 338	0	0
21/01/2020	1 062	3 606	0	0
18/02/2020	531	779	0	0
MP10				
21/11/2019	0	0	597	3 821
17/12/2019	0	0	398	21 315
21/01/2020	0	0	929	3 561
18/02/2020	8 758	29 315	0	0

Annexe n°5. Charte de mécénat pour les suivis télémétriques de Canard souchet



Charte de mécénat pour les suivis télémétriques de Canard souchet

Sébastien FARAU sfarau@chasse85.fr

Contexte

La FDC de Vendée, dans le cadre d'une thèse réalisée par Axelle MOREAU sous encadrement scientifique de l'Université de la Rochelle, a lancé un appel à contributions auprès de mécènes désireux de s'investir dans la recherche scientifique concernant les invertébrés aquatiques et les oiseaux d'eau, en l'occurrence le Canard souchet. Des balises GPS/GSM vont être équipées sur soixante individus entre 2020 et 2021, lors des stationnements pré-nuptiaux et pendant la période de reproduction. La FDC de Vendée finance en l'état l'intégralité de la thèse et souhaite donc être soutenue.



FIGURE 1. Canard souchet *Anas clypeata*

Type et prix des balises

Les balises achetées seront fournies par la société lituanienne Ornitela, qui dispose d'une expérience désormais reconnue en matière de suivis télémétriques. Le choix du matériel a été fait en fonction de la fiabilité, du prix et du poids de l'oiseau (un maximum de 5 %, préférentiellement 3 %, est à respecter pour équiper les individus, en tenant compte du harnais et de la bague). Le matériel choisi pour l'année 2020 est donc :

OrniTrack-E10 3G : longueur 47 mm, largeur 18 mm, hauteur 21,5 mm, poids 12,5 g. Une réduction de 20 % est appliquée du fait d'une commande de plus vingt équipements du même type. Le prix appliqué après réduction est de 1020 € HT, soit 1204 € TTC. Ce prix inclut 180 € de transfert de données pendant deux ans. Au-delà des deux ans, la FDC85 poursuivra les suivis avec les équipements continuant d'émettre.

Les échanges entre la FDC85 et Ornitela se poursuivront pour obtenir un matériel de qualité équivalente à moindre prix.



FIGURE 2. OrniTrack-E10 3G

Conditions d'échanges entre la FDC85 et le mécène

La FDC85

Elle fournit un justificatif de l'achat global du matériel et une facture détaillée et individuelle au mécène. Une carte des déplacements est fournie une fois par mois au mécène, en sélectionnant un ou des trajets intéressants. Si des informations sont de nature à compromettre les travaux de recherche (ex. : localisation d'un nid), ces dernières sont masquées aux périodes correspondantes.

Dans le cas où l'individu équipé serait prédaté ou tué à la chasse, les conditions suivantes s'appliqueront :

- Si la balise est récupérée et en état, elle sera rééquipée sur un individu lors d'une capture suivant. Ce dernier aura alors le même nom que le premier oiseau, avec le préfixe "2" adossé.
- Si la balise n'est pas récupérée, seul le cas d'une prédation intervenant dans le mois suivant l'équipement conduira à équiper un nouvel individu sur une balise financée par la FDC85. Dans le cas d'un oiseau tué à la chasse, au moins trois (oiseau équipé au plus tard en mai) se seront écoulés et justifieront d'informations utiles au programme de recherche.

Charte de mécénat pour les suivis télémétriques de Canard souchet — 2/2

Dans le cadre d'équipements défectueux (non-émission suite à un équipement dans le mois suivant), la FDC85 s'engage à équiper une autre balise au titre du financement. Dans le cas où aucun oiseau ne serait équipé dans le cadre des travaux, le mécène serait remboursé à compter du mois de juin 2021. La FDC85 s'engage à mentionner le mécène, nominativement et/ou par son logo selon les contenus, dans toutes les publications relatives aux travaux du programme personnel. Elle informe en amont le mécène de cette mention afin qu'il puisse à son tour communiquer.



FIGURE 3. Canard souchet *Anas clypeata*

Le mécène

Le versement de la somme correspondante à la balise est fait préalablement à l'équipement de l'oiseau par la FDC85. Le mécène s'engage à communiquer auprès de ses adhérents sur la nécessité de faire remonter le matériel en cas d'oiseaux prélevés à la chasse. Le mécène s'engage à prévenir la FDC85 en amont de toute communication, et citer les travaux de recherche menés dans le cadre de l'étude. L'utilisation des données reste à un titre purement informatif par le mécène avant toute valorisation scientifique par la FDC85.

Relation entre les invertébrés d'eau douce et le Canard souchet *Spatula clypeata* en halte prénuptiale dans deux zones humides de Vendée (France)

Résumé : « Reproducteur sur revenu », le Canard souchet *Spatula clypeata* réalise plusieurs haltes migratoires entre son site d'hivernage et de reproduction afin de reconstituer ses réserves et d'achever sa migration prénuptiale. Les invertébrés d'eau douce constituent les principales proies du Canard souchet et sont capturés principalement par filtration. Ce projet de recherche s'est articulé autour de trois grands axes qui étaient : (1) de comprendre l'abondance, la diversité et l'habitat des invertébrés d'eau douce dans deux zones humides réputées pour leur abondance élevée en Canard souchet, le *Marais breton* et le *Marais poitevin* ; (2) d'étudier les caractéristiques environnementales et nutritives des habitats utilisés par le Canard souchet en halte prénuptiale ; (3) de définir des mesures de gestion de l'habitat en faveur de l'ensemble des cortèges d'espèces étudiées. Cette étude a montré que les plans d'eau étudiés étaient abondants en invertébrés d'eau douce. L'étude a permis de définir quatre typologies d'habitat en fonction des variables environnementales et de la présence de certains taxons clés d'invertébrés.

En halte migratoire, le Canard souchet utilisait différents habitats en suivant un rythme nyctéméral. Les sites diurnes étaient des habitats profonds, peu végétalisés et dominés par les microcrustacés, tandis que les sites nocturnes étaient des habitats peu profonds, végétalisés et présentant une grande diversité taxonomique en invertébrés. La taille des domaines vitaux ne différait pas entre les deux zones humides, entre les sexes ou entre les classes d'âge (juvéniles et adultes). Enfin, cette étude a révélé qu'en halte prénuptiale, le Canard souchet se nourrissait principalement de Cladocera, Copepoda, larves de Chironomidae, Pleidae et de Matière Organique Particulaire. Les résultats de ce travail pourront aider à définir des mesures de gestion et de conservation de l'habitat en faveur de l'ensemble des cortèges d'espèces étudiées.

Mots clés : zones humides, Canard souchet, invertébrés d'eau douce, habitat, halte prénuptiale, niche isotopique.

Relationship between freshwater invertebrates and Northern shoveler *Spatula clypeata* in prenuptial stopover in two wetlands of Vendée (France)

Summary : "Income breeder", the Northern shoveler *Spatula clypeata* makes several stopovers between its wintering and breeding site in order to replenish its reserves and complete its pre-breeding migration. Freshwater invertebrates are the main prey of the Northern shoveler and are captured mainly by filtration. This research project had three main objectives: (1) to understand the abundance, diversity, and habitat of freshwater invertebrates in two wetlands known for their high abundance of Northern shoveler, the *Marais breton*, and the *Marais poitevin*; (2) to study the environmental and nutrient characteristics of the habitats used by the Northern shoveler during its prenuptial stopover; (3) to define habitat management measures in favour of all of the species groups studied. This study showed that the ponds studied were abundant in freshwater invertebrates. The study defined four habitat typologies based on environmental variables and the presence of some key invertebrate

taxa. During migratory stopover, the Northern shoveler used different habitats with a nycthemeral rhythm. Daytime sites were deep and sparsely vegetated habitats dominated by microcrustaceans, while nighttime sites were shallow and vegetated habitats with high invertebrate taxonomic diversity. Home range sizes did not differ between the two wetlands, between sexes or between age classes (juveniles and adults). Finally, this study revealed that during the prenuptial stopover, the Northern shoveler fed mainly on Cladocera, Copepoda, Chironomidae larvae, Pleidae and Particulate Organic Matter. The results of this work could help to define management and habitat conservation measures for all the species studied.

Keywords : wetlands, Northern shoveler, freshwater invertebrates, habitat, prenuptial stopover, isotopic niche.



Laboratoire Littoral ENvironnement et Sociétés
(LIENSs)

UMR 7266, Institut du Littoral et de
l'Environnement, 2 rue Olympe de Gouges
17000 La Rochelle

