

PREMIERE PARTIE : ROLE DES OISEAUX SAUVAGES DANS LE CYCLE EPIDEMIOLOGIQUE DES VIRUS INFLUENZA A

Avant de déterminer le rôle potentiel des oiseaux sauvages dans l'épidémiologie des virus influenza A faiblement pathogènes et hautement pathogènes, quelques éléments généraux sur les virus influenza A et sur la biologie de leurs principaux hôtes seront exposés.

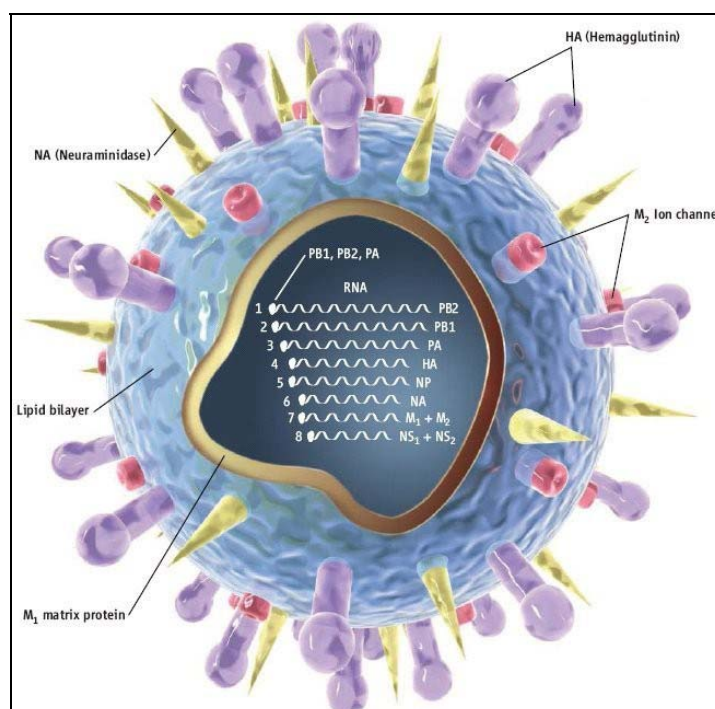
I. PRESENTATION DES VIRUS INFLUENZA A

1.1. Virologie

Les virus influenza A sont des virus à ARN appartenant à la famille des *Orthomyxoviridae* et au genre *Influenzavirus*. Il en existe trois types (A, B et C). Les virus influenza A sont capables d'infecter un grand nombre d'espèces dont les oiseaux et l'homme. Ce sont des virus enveloppés de forme sphérique, ovale ou allongée mesurant de 80 à 120 nanomètres de diamètre (Webster *et al.*, 1992 ; Peiris *et al.*, 2007) (cf figure 1).

Le génome viral est constitué de huit segments d'ARN monocaténaire, de polarité négative, codant onze protéines dont les deux glycoprotéines de surface, l'hémagglutinine (HA) et la neuraminidase (NA). L'hémagglutinine assure la fixation et la pénétration des virus dans la cellule. La neuraminidase permet la libération des nouveaux virions après la phase de multiplication virale. Il existe 16 HA et 9 NA distinctes déterminées à ce jour qui peuvent être associées selon de nombreuses combinaisons sur les particules virales. Elles déterminent des sous-types viraux transcrits sous la forme H_xN_y . Au sein de chaque sous-type, plusieurs souches virales génétiquement différentes peuvent être distinguées (Peiris *et al.*, 2007).

Figure 1 : représentation schématique de la structure des virus influenza aviaries (source: Bickel, 2006)



1.2.Nomenclature

Le système officiel international de nomenclature (OMS, 1971) des souches de virus influenza les désigne officiellement en associant :

- le type antigénique : A, B ou C ;
- l'espèce animale chez laquelle le virus a été isolé ;
- la localisation géographique de l'isolat (région ou pays) ;
- un numéro de référence ou le numéro de la souche ;
- l'année de l'isolement ;
- l'identification du sous-type indiqué entre parenthèses.

Par exemple, la souche A /dinde, *Meleagris spp./Italie/ 4580/ 99 (H7N1)* correspond à la souche virale de type A n° 4580, isolée en 1999 en Italie à partir de dindes, et possédant les antigènes de surface H7 et N1. Par convention, aucune espèce n'est indiquée lorsqu'il s'agit d'une souche isolée chez l'homme, comme dans l'exemple suivant : A/Paris/908/97(H3N2).

1.3.Les espèces réceptives et sensibles

On désigne par infection toute « pénétration et reproduction dans un organisme réceptif d'une entité étrangère capable de s'y multiplier et de reproduire des organismes identiques » (Toma *et al.*, 1991). Un individu infecté n'exprime pas forcément des symptômes cliniques, l'infection est alors dite inapparente ou asymptomatique.

La réceptivité d'une espèce est « son aptitude à héberger un agent pathogène, à en permettre le développement ou la multiplication » et sa sensibilité est « son aptitude à exprimer cliniquement l'action d'un agent pathogène » (Toma *et al.*, 1991). Une espèce peut donc être réceptive, mais non sensible si elle n'exprime pas cliniquement l'infection.

Une espèce est qualifiée d'hôte lorsqu'elle héberge et entretient l'agent pathogène dans les conditions naturelles. Pour les virus, on distingue les hôtes habituels et les hôtes occasionnels. Une espèce peut également être considérée comme réservoir d'un agent pathogène si elle permet sa survie. Selon les auteurs, la notion de réservoir est prise au sens strict (le réservoir suffit à assurer la survie de l'agent pathogène), au sens restreint (plusieurs partenaires sont réunis en une entité réservoir), ou au sens large (on considère également le mécanisme d'entretien d'un agent pathogène dans la nature par passages continuels et obligés dans une population réceptive) (Toma *et al.*, 1991). Nous retiendrons comme définition du réservoir celle donnée par Haydon *et al.* (2002) à savoir « une ou plusieurs populations ou environnements connectés épidémiologiquement dans lequel le pathogène peut être maintenu de façon permanente et à partir duquel la population cible s'infecte ».

Les oiseaux d'eau et en particulier ceux appartenant à l'ordre des Anseriformes (anatidés : canards, oies et cygnes) et des Charadriiformes (laridés : mouettes, goélands, sternes) sont les hôtes naturels de ces virus (Olsen *et al.*, 2006). Ils sont rarement sensibles. Ils peuvent être considérés comme réservoir de ces virus à partir duquel s'infectent les oiseaux d'élevages et les mammifères.

En effet, ces virus peuvent également infecter les élevages avicoles, en particulier de dindes et de poulets, chez lesquels ils ont provoqué des épizooties sévères.

Les virus influenza A inféodés aux oiseaux peuvent également affecter certains mammifères comme l'homme, le porc (*Sus scrofa*), le cheval (*Equus caballus*), le chat (*Felis*

catus), le chien (*Canis familiaris*), certains cétacés, pinnipèdes et mustélidés. Ces derniers sont des hôtes occasionnels pouvant être sensibles ou non à l'infection (Webster *et al.*, 1992).

Il existe également des virus circulant uniquement chez certaines espèces de mammifères comme les virus H1N1, H2N2, H3N1 chez l'homme ; H1N1, H3N2 chez le porc, H3N8 et H7N7 chez le cheval. Ces virus seraient initialement d'origine aviaire et se seraient par la suite adaptés à leur nouvel hôte (Webster *et al.*, 1992). Nous circonscrivons notre étude aux seuls virus aviaires actuels.

1.4. Pouvoir pathogène

Le pouvoir pathogène est « l'aptitude d'un agent à produire une maladie ». La virulence est « l'aptitude d'un agent à se multiplier dans un organisme en y entraînant des troubles ou des lésions ». Contrairement à la pathogénicité, la virulence ne s'applique qu'aux microorganismes et n'est fonction que de leur pouvoir de multiplication (Toma *et al.*, 1991).

On distingue des souches faiblement pathogènes (FP) et des souches hautement pathogènes (HP). Les premières sont responsables d'infections localisées à l'appareil respiratoire et au tractus digestif avec des symptômes peu marqués sauf si des conditions particulières exacerbent ces symptômes (infections concomitantes ou environnement défavorable). Les secondes entraînent une maladie septicémique responsable de 75 à 100 % de mortalité dans les élevages de volailles. Les virus HP décrits jusqu'à présent expriment tous soit H5 soit H7 (AFSSA, 2008).

L'hémagglutinine permet l'attachement et la pénétration des virus dans la cellule ce qui en fait un des déterminants majeurs de la virulence. Cette fonction est effective si la protéine précurseur est clivée en deux sous-unités HA1 et HA2 par les protéases de la cellule hôte. L'HA des souches FP, ne contient qu'une seule arginine au site de clivage, et ne peut de fait être clivée que par des enzymes présentes dans un nombre restreint de cellules du tractus respiratoire et digestif, d'où une infection localisée. Au contraire, l'HA des souches HP possède au site de clivage de multiples acides aminés basiques qui sont reconnus par des protéases ubiquitaires présentes dans de nombreux organes, ce qui explique l'infection généralisée causée par ces virus (Peiris *et al.*, 2007).

On peut connaître la pathogénicité d'une souche en déterminant l'index de pathogénicité intra-veineuse sur poulet (IPIV). Les souches HP ont généralement un IPIV supérieur à 1,2 (0 correspondant au moins pathogène et 3 au plus pathogène). Ce test nécessite une installation protégée et un personnel expérimenté. Il dure au maximum 11 jours mais la réponse peut être obtenue en 24-48 heures pour les souches les plus virulentes. Cependant, en cas d'absence de manifestations cliniques au 8^{ème} jour après l'inoculation, les souches peuvent être considérées comme faiblement pathogènes (OIE, 2008).

Il est également possible de discriminer les souches HP et FP par RT-PCR en analysant la séquence du site de clivage de l'HA. Cette méthode est plus rapide et nécessite moins d'installation spécifique, et peut donc être mise en place par plus de laboratoires. Toutefois, elle ne permet d'estimer qu'une pathogénicité potentielle, et des discordances peuvent alors être constatées entre les deux méthodes (AFSSA, 2008 ; OIE, 2008).

1.5. Variabilité génétique

Deux mécanismes principaux sont responsables de la grande variabilité génétique des virus influenza A : la dérive génétique et les réassortiments génétiques.

1.5.1. La dérive génétique

Lors de la réplication virale, des erreurs de substitutions nucléotidiques commises par l'ARN polymérase surviennent fréquemment et sont à l'origine de mutations ponctuelles sur les séquences codant les protéines du virus. Ce phénomène est appelé « dérive génétique » ou « glissement génétique ». De plus, des erreurs répétées survenant lors de la copie de l'ARN (mécanisme appelé « bégaiement ») peuvent, si elles se produisent au niveau du site de clivage de l'HA, créer une accumulation de résidus basiques constituant le principal mécanisme d'acquisition de la virulence (Peiris *et al.*, 2007).

Chez les virus aviaires, l'importance évolutive des mutations ponctuelles est variable selon le gène et l'espèce hôte considérés. Chez les oiseaux sauvages qui sont considérés comme les espèces hôtes ou « hôtes ancestraux » (certains *anatinae* et *laridae* essentiellement), les virus influenza A évoluent peu et auraient atteint un niveau d'adaptation optimal résultant d'un phénomène de coévolution ; les mutations ne procureraient pas alors d'avantage sélectif (AFSSA, 2008). Au contraire, chez les volailles ou les oiseaux terrestres considérés comme des hôtes occasionnels, l'évolution est beaucoup plus rapide et concerne les gènes codant l'hémagglutinine et la neuraminidase. Les gènes codant la protéine de matrice (M1) et la nucléoprotéine (NP) sont en revanche conservés (AFSSA, 2008).

1.5.2. Le réassortiment génétique

Les réassortiments viraux, rendus possibles par la segmentation physique du génome viral, sont des échanges de séquences d'ARN entre deux virus différents lors de l'infection concomitante d'une même cellule hôte. Ils permettent la production de nouvelles formes virales. Ce phénomène peut conduire à modifier la structure d'une protéine de surface comme l'HA. Cet événement, appelé cassure antigénique *stricto sensu* est caractérisé par le remplacement d'une HA et/ou d'une NA par une HA et/ou NA d'un type moléculaire différent. Ce mécanisme peut alors entraîner l'apparition de nouveaux sous-types viraux (AFSSA, 2008).

II. BIOLOGIE DES PRINCIPAUX HOTES AVIAIRES DES VIRUS INFLUENZA A

Le cycle biologique des oiseaux migrateurs se compose d'une période de reproduction (printemps-été), de la migration post-nuptiale, d'une période d'hivernage, et de la migration pré-nuptiale au printemps. La saison de reproduction correspond à la période pendant laquelle une espèce pond, couve et élève ses jeunes jusqu'à l'envol. Nous adopterons dans ce manuscrit la classification des oiseaux proposée par le congrès ornithologique international (version 2.2) (COI, 2009).

2.1. Biologie des Anatidés

Les anatidés forment une famille de l'ordre des Anseriformes. Elle regroupe 4 sous-familles (COI, 2009) :

- dendrocygninés (dendrocygnes) ;
- tadorninés (tadornes) ;
- ansérinés (cygnes, oies, bernaches) ;
- anatinés (canards, eiders, harles, macreuses, erismatures).

Dans la sous-famille des anatinés, on distingue notamment les genres suivants :

- genre *Anas* : canard colvert (*A. platyrhynchos*), canard souchet (*A. clypeata*), canard pilet (*A. acuta*), canard chipeau (*A. strepera*), canard siffleur (*A. penelope*), sarcelle d'hiver (*A. crecca*), sarcelle d'été (*A. querquedula*), etc. ;
- genre *Aythya* : fuligule milouin (*Aythya ferina*), fuligule morillon (*Aythya fuligula*), etc. ;
- genre *Netta* : nette rousse (*Netta rufina*), etc. ;
- genre *Aix* : canard mandarin (*Aix galericulata*), canard carolin (*Aix sponsa*).

Les anatidés se nourrissent d'invertébrés, d'herbes aquatiques ou de graines. Les harles (*Mergus spp.*) sont les seuls anatidés à se nourrir de poissons. On distingue parmi les anatidés ceux qui « barbotent », ceux qui « plongent » et ceux qui « fourragent » pour s'alimenter. Les cygnes, les tadornes ou les canards de surface (genres *Anas* et *Aix*) sont des « barboteurs » qui s'alimentent à la surface ou juste en dessous en eaux peu profondes. Les canards plongeurs (genres *Aythya* et *Netta*) se nourrissent principalement en plongeant entre 5 et 15 mètres de profondeur. Les anatidés fourrageurs comprennent les oies et certains canards qui fouillent la terre pour en extraire les racines, les tubercules ou les bulbes (Schricke *et al.*, 1992 ; FAO, 2007).

2.1.1. En période de reproduction

Dans l'hémisphère nord, elle s'étale de mars à juillet pour la plupart des anatidés. Chez le canard colvert, les pontes commencent dès la fin du mois de février. Les couples se sont formés au cours de l'hiver sur les sites d'hivernage. Chaque espèce a un calendrier de reproduction qui lui est propre : par exemple, le canard colvert est très précoce mais sa période de reproduction est très étalée dans le temps (de fin février à juin) alors que le fuligule morillon se reproduit tardivement et sur une courte période (mai-juin). La chronologie de la reproduction varie selon les sites et les régions : en France, les populations de canards colverts

et de fuligules milouins nichent plus précocement dans le Forez que dans la Dombes (Rhône-Alpes) alors que ces deux sites sont proches géographiquement (100 km de distance). De même les canards colverts du Nord-Ouest se reproduisent plus tôt que ceux du Sud-Est (Schricke *et al.*, 1992).

Les anatidés sont principalement des nicheurs solitaires, à l'exception de quelques espèces comme l'oie à tête barrée (*Anser indicus*) qui niche en colonies de plusieurs milliers d'oiseaux (FAO, 2007). Leurs nids sont localisés en général à moins de 200 mètres de l'eau (étangs, lacs, rivières, marais), avec une gamme d'habitats variés selon les espèces, comme pour le canard colvert qui peut faire son nid dans des milieux très divers (cultures agricoles, ronciers, arbres creux, blocs de pierre). Les nids sont en général bien cachés dans la végétation. Une fois installés, les mâles adoptent un comportement territorial plus ou moins marqué selon les espèces (Schricke *et al.*, 1992 ; FAO, 2007).

Le succès de la reproduction, exprimé en nombre de jeunes à l'envol par femelle reproductrice, dépend principalement de la disponibilité alimentaire. Celui-ci est meilleur lorsque les femelles ont accumulé suffisamment de réserves avant la reproduction. La réussite de la reproduction dépend d'une part de la nourriture nécessaire pour couvrir les besoins des adultes et des jeunes, et d'autre part du choix du site du nid (protection contre les intempéries climatiques, les prédateurs et le dérangement). Dans certaines zones, la réduction des effectifs de populations nicheuses de canards peut s'expliquer par la prédation associée à l'évolution des pratiques agricoles et à la modification des milieux (Schricke *et al.*, 1992).

Les femelles des canards s'occupent des jeunes jusqu'à ce qu'ils puissent voler alors que les oies et les cygnes créent des unités familiales qui peuvent durer jusqu'à la saison de reproduction suivante (FAO, 2007).

2.1.2. La mue (Schricke *et al.*, 1992)

Tous les anatidés muent chaque année, ce qui consiste en un renouvellement partiel ou total du plumage. Ce phénomène, lié à l'action conjuguée des hormones thyroïdiennes et hypophysaires, se déroule sur plusieurs mois : il débute dès la fin de la reproduction pour se terminer à la fin de l'hivernage. Il entraîne une perte de poids et une dépense d'énergie élevée, de sorte que l'oiseau doit trouver une alimentation riche pendant cette période.

Le plumage est très variable d'un individu à l'autre pendant cette période en fonction de l'état d'avancement de la mue. On distingue quatre types de plumages selon l'âge de l'oiseau et l'époque de l'année : le plumage juvénile, le plumage intermédiaire ou d'éclipse, le plumage pré-nuptial et le plumage nuptial. Dans l'hémisphère nord, de juin à septembre les adultes sont en plumage d'éclipse et les jeunes en plumage juvénile ; d'octobre à mai on peut observer les livrées pré-nuptiale et nuptiale chez les jeunes et les adultes. Chez ces derniers, on distingue :

- la mue d'éclipse (acquisition du plumage d'éclipse), correspondant au renouvellement de toutes les plumes, se traduisant par une incapacité temporaire à voler pendant trois semaines à un mois. Chez les canards, elle se passe pendant la période de reproduction pour le mâle pendant que la femelle couve et pour la femelle après la période de reproduction soit avec un décalage d'un à deux mois par rapport au mâle ;
- la mue nuptiale (acquisition du plumage nuptial), correspondant à un renouvellement partiel du plumage. Chez les canards, elle est plus longue chez la femelle et peut durer jusqu'à la fin de l'incubation.

2.1.3. Les migrations (Schricke et al., 1992)

Les migrations sont des déplacements géographiques cycliques dans le temps et dans l'espace entre une aire de reproduction et une ou plusieurs aires internuptiales (quartiers d'hivernage ou de haltes migratoires). Chaque année, les différentes populations de canards migrateurs effectuent un aller-retour entre leurs aires de reproduction et leurs aires d'hivernage uniques ou multiples (situées plus au sud que l'aire de reproduction). On distingue essentiellement deux grandes périodes de migration dans l'hémisphère nord : la migration d'automne ou postnuptiale (trajet de la zone de reproduction à la zone d'hivernage) et la migration printanière ou pré-nuptiale (de la zone d'hivernage à la zone de reproduction). Pour certaines espèces, il existe également une migration de mue : les oiseaux vont se regrouper sur un même site pour muer, avant de reprendre leur migration vers les quartiers d'hivernage.

Avant d'arriver sur leur zone d'hivernage, les oiseaux réalisent des haltes migratoires (repos, alimentation). Les zones de haltes migratoires sont le plus souvent des quartiers d'hivernage. Un même site peut donc avoir deux fonctions différentes pour une même espèce. C'est le cas de la Camargue qui accueille un très grand nombre d'oiseaux hivernant de septembre à mars, et des oiseaux de passage qui rejoindront d'autres quartiers d'hivernage.

La plupart des anatidés sont considérés comme des oiseaux migrateurs au moyen cours : ils abandonnent la totalité de leur aire de reproduction pour une aire d'hivernage qui n'est pas trop éloignée de la première. Certaines espèces comme le canard pilet, la sarcelle d'été et le canard souchet sont qualifiés de « migrateurs au long cours » car ils hivernent en totalité ou partiellement en Afrique sahélienne et sub-sahélienne (Sénégal, Mali, Tchad) sur des zones situées à plusieurs milliers de kilomètres de leur aire de reproduction (Nord-Ouest de l'Europe, Russie occidentale, Sibérie).

D'autres espèces comme le canard colvert, la sarcelle d'hiver ou les cygnes tuberculés (*Cygnus olor*) sont des migrateurs partiels et n'abandonnent pas totalement leur aire de reproduction ; les deux zones de reproduction et d'hivernage se chevauchent donc. On assiste à un glissement des populations vers le sud lors de la migration automnale. Certains individus sont sédentaires.

Tous les déplacements d'oiseaux ne sont pas considérés comme des mouvements migratoires mais peuvent correspondre à des mouvements de dispersion des individus. C'est le cas notamment des jeunes qui se dispersent dans toutes les directions autour de la zone de nidification à l'issue de la période de reproduction. De tels mouvements affectant toutes les catégories d'âges existent également en hiver et sont souvent liés à des contraintes météorologiques sur leurs quartiers d'hivernage : ainsi, lors de « vagues de froid », les oiseaux peuvent-ils se déplacer vers le sud à la recherche de conditions plus clémentes. Il existe également des déplacements entre différents quartiers d'hivernage. Ainsi, il a été estimé que 20 % des sarcelles d'hiver en Camargue peuvent changer d'aire au cours de l'hiver (Pradel *et al.*, 1997).

2.1.4. En période d'hivernage

L'hivernage est la période qui se situe chronologiquement entre la migration postnuptiale et la migration pré-nuptiale. Les anatidés y réalisent quatre activités principales : sommeil,

alimentation, toilette et nage (incluant également les activités sociales et sexuelles). L'étude de la sarcelle d'hiver en Camargue a permis de diviser la période d'hivernage en trois grandes phases (Tamisier et Dehorter, 1999) :

- pré-hivernage (août à septembre). Les oiseaux, en grande majorité des jeunes, viennent d'effectuer leurs migrations. Leur poids moyen est faible et leurs besoins alimentaires élevés. Ils consacrent en moyenne 12 heures de leur budget temps à se nourrir. La mue les contraint à une toilette fréquente et augmente les dépenses énergétiques ;
- hivernage proprement dit (octobre à décembre). L'augmentation du poids des individus, la fin de la mue, et la persistance des températures douces se traduisent par une diminution du temps dévolu à l'alimentation (9 heures en moyenne) ;
- post-hivernage (janvier à mars). La chute de la température ambiante, la nécessité d'accumuler des réserves en vue de la migration pré-nuptiale comme de la reproduction, et les parades nuptiales contraignent les oiseaux à consacrer plus de temps à l'alimentation (12-13 heures) et au sommeil.

Ces trois phases se retrouvent également chez les autres espèces de canards avec des différences portant sur la durée consacrée à chaque activité. Elles sont notamment largement conditionnées par la valeur énergétique des aliments consommés : les graines sont plus riches en énergie que les plantes. Ainsi, les herbivores (canards chipeaux ou siffleurs) consacrent plus de temps à l'alimentation que les granivores (sarcelles, canard colvert).

Les Canards

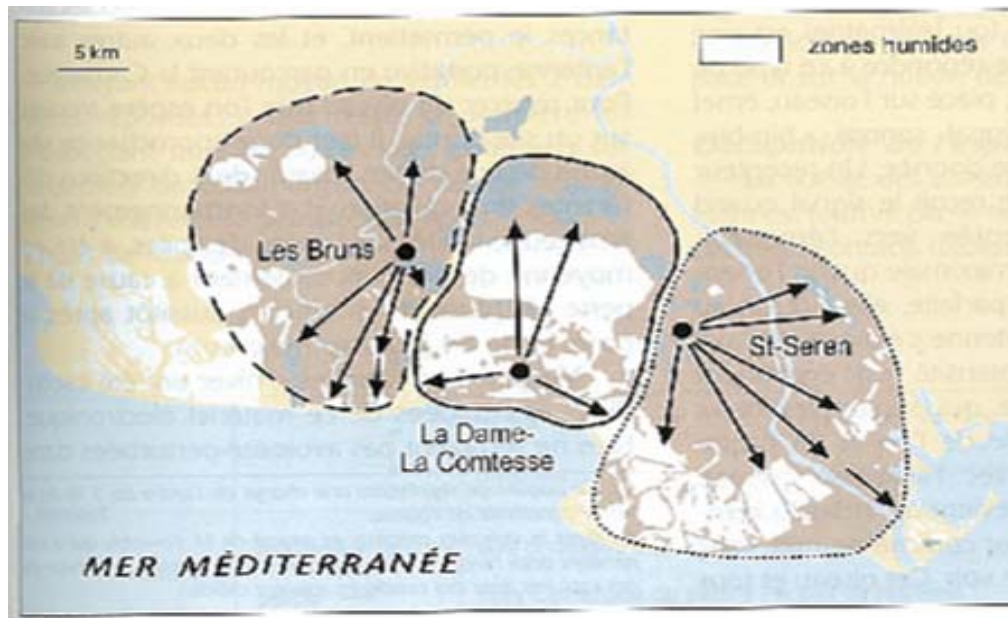
La périodicité des différentes activités est liée au rythme nyctéméral. Les activités de confort (toilette, sommeil) ont lieu le jour alors que les oiseaux s'alimentent principalement la nuit sur d'autres emplacements. La journée, des centaines voire des milliers d'individus se rassemblent sur des sites de grande surface appelés « **remises** » sur lesquels ils réalisent leurs activités de confort. Ils se dispersent en plus petits groupes la nuit sur d'autres sites appelés « **gagnages** » pour se nourrir. Les canards effectuent alors chaque jour l'aller-retour entre les gagnages et les remises, distants de 10 à 40 km. Les remises et les gagnages peuvent rassembler une ou plusieurs espèces de canards (Tamisier et Dehorter, 1999 ; Schricke *et al.*, 1992).

L'étude de la répartition et des mouvements des sarcelles d'hiver en Camargue a permis d'élaborer le modèle des "**unités fonctionnelles**" (Tamisier et Dehorter, 1999). Ce sont les mêmes individus qui exploitent les mêmes remises et les mêmes gagnages. "L'unité fonctionnelle ainsi constituée est à la fois le groupe social et l'espace géographique utilisé par le groupe" (Isenmann, 2004). Ainsi, à chaque remise correspond un ou plusieurs gagnages exploités par les individus de la remise. Par exemple, la Camargue peut être divisée en trois secteurs géographiques exploités par trois groupes distincts de sarcelles d'hiver, chaque secteur comprend une remise et plusieurs terrains d'alimentation nocturnes (*cf* figure 2). De plus, un individu occupe toujours la même remise et le même emplacement à l'intérieur du groupe, ce qui signifie qu'il a toujours les mêmes voisins (Tamisier et Dehorter, 1999). Ce modèle a été aussi démontré dans le golfe du Morbihan (Morbihan), en baie du Mont-Saint-Michel (Manche) et au Sénégal ainsi que pour d'autres espèces de canards de surface (canards siffleur et pilet) (Schricke *et al.*, 1992). Certaines espèces de canards comme les canards siffleur et souchet peuvent exploiter plusieurs remises au cours de la même journée (Tamisier et Dehorter, 1999).

Ce modèle est cependant un peu différent chez certaines espèces de canards plongeurs pour lesquels les activités de confort et d'alimentation s'effectuent sur les mêmes sites mais pas aux mêmes endroits (fuligules milouins et morillons sur certains sites) (Schricke *et al.*, 1992).

L'unité fonctionnelle correspond en fait à un schéma d'organisation sociale. Le grégarisme diurne et l'alimentation nocturne sont considérés comme une adaptation à la pression de prédation diurne exercée par les prédateurs aériens (laridés, rapaces). La sécurité individuelle des canards est alors assurée par une surveillance collective (Schricke *et al.*, 1992).

Figure 2: représentation du modèle des "unités fonctionnelles" au nombre de trois chez les sarcelles d'hiver (*Anas crecca*) en Camargue (source: Tamisier et Dehorter, 1999).



Les points désignent les remises et le bout des flèches les gagnages

Les cygnes et oies

Les cygnes se rassemblent en petits groupes pendant l'hiver comptant en général de 10 à 100 individus (oiseaux.net, 2009).

Les oies sont très grégaires et peuvent former des groupes structurés de plusieurs centaines à plusieurs milliers d'individus. Il existe une organisation au sein de ces groupes où l'unité est en général le groupe familial, le couple ou le groupe d'immatures. Les oies s'alimentent en général à l'aube et en matinée, et en fin de journée si la nourriture est abondante, et sinon toute la journée. Lorsqu'elles sont inféodées au milieu maritime (comme la bernache cravant, *Branta bernicla*), elles peuvent suivre le rythme tidal lorsqu'elles se nourrissent dans les vasières (alimentation pendant la mer basse et repos pendant la mer haute). Les périodes d'alimentation peuvent être entrecoupées de brefs retours sur les zones de remise où les oies vont s'abreuver lorsqu'elles ne le peuvent sur les zones de gagnage. Ces zones de remise et de gagnage sont souvent proches l'une de l'autre (moins de 5 km de distance) et parfois confondues (Yésou, 1989 ; Schricke, 2003 ; oiseaux.net, 2009).

2.2. Biologie des laridés

Les laridés, appartenant à l'ordre des Charadriiformes, regroupent l'ensemble des espèces de mouettes, goélands, sternes et guifettes. A l'exception de la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) qui vit en pleine mer en dehors de la période de reproduction, ces oiseaux ne

s'éloignent guère des terres et sont considérés comme des oiseaux de rivage. La plupart mène une vie grégaire tout au long de l'année pouvant constituer des groupes comptant jusqu'à plusieurs milliers d'oiseaux. Certaines espèces sont cependant peu sociables comme le goéland marin (*Larus marinus*). En général, ils se nourrissent le jour d'insectes aquatiques et terrestres principalement, mais aussi d'invertébrés marins, poissons, vers, fruits, et graines (Larousse, 1972 ; oiseaux.net, 2009).

En dehors de la période de reproduction, les individus se rassemblent sur des reposoirs diurnes entre les phases d'alimentation, et sur des dortoirs la nuit. Alors que les reposoirs varient selon les disponibilités alimentaires, les dortoirs sont des sites traditionnels qui rassemblent de quelques dizaines à plusieurs milliers d'individus (jusqu'à 100 000). Cela peut être un étang, un lac, une portion de fleuve ou de large rivière, un estuaire ou un marais, des prés humides, des vasières, des îlots rocheux voire des toits de maisons. En général, les dortoirs sont situés à l'abri des prédateurs terrestres et du vent. Les laridés se réunissent en fin d'après-midi en petits groupes, près des zones d'alimentation, puis rejoignent des sites qui constituent des pré-dortoirs avant de gagner les dortoirs (Larousse, 1972 ; Erard *et al.*, 1992).

De la fin février à la mi-mars, les individus se rendent sur leurs sites de reproduction. Certaines espèces de mouettes et goélands sont migratrices (goéland cendré *Larus canus*, mouette mélanocéphale *Larus melanocephalus*), d'autres se déplacent vers l'intérieur des terres ou restent sur le littoral pour nicher (goéland argenté *Larus argentus*, goéland marin, mouette rieuse *Larus ridibundus*). Les sternes et les guifettes de l'hémisphère nord sont migratrices : la sterne arctique (*Sterna paradisea*) parcourt jusqu'à 35 000 km aller-retour. La plupart des laridés niche en colonies pouvant regrouper des dizaines à des milliers d'oiseaux selon les espèces et les sites de nidification : ils construisent leurs nids à proximité des uns des autres (à moins de 1 mètre) sur un îlot, un banc de sable, une paroi rocheuse... en général à l'abri des prédateurs terrestres. La densité des nids varie de 2 à 5 au mètre carré dans les grosses colonies, mais n'est que de 8 à 10 sur 100 m² dans les plus petites. Les colonies sont en général monospécifiques, mais peuvent associer plusieurs espèces sur certains sites. Quelques espèces nichent cependant en couples isolés comme le goéland marin, et d'autres peuvent nicher selon les deux modalités (sterne caspienne *Sterna caspia*, sterne pierregarin, goéland cendré) (Larousse, 1972 ; oiseaux.net, 2009).

2.3. Biologie des scolopacités

Ce sont des petits échassiers ou limicoles appartenant à l'ordre des Charadriiformes. Ils sont divisés en cinq sous-familles :

- les calidridinés (bécasseaux, combattants) ;
- les gallinaginés (bécassines, bécassins) ;
- les scolopacinés (bécasses) ;
- les tringinés (barges, courlis, chevaliers) ;
- les arénariinés (tournepierres).

Les scolopacités possèdent un bec dont la longueur est supérieure à celle de la tête leur permettant de se nourrir essentiellement d'insectes aquatiques, de mollusques, de vers ou de crustacés en fouillant la vase (Larousse, 1972 ; oiseaux.net, 2009).

La plupart des espèces sont migratrices, certaines voyagent sur des grandes distances comme le bécasseau cocorli (*Calidris ferruginea*) qui parcourt chaque année 30 000 km entre

le nord de la Sibérie et l’Afrique du Sud. En Europe, les scolopacidés se reproduisent dans les zones situées au nord de l’Europe et en Sibérie, souvent dans les landes sèches de montagne, dans les marais et la toundra. Ils migrent en groupes de taille très variable vers le sud (région méditerranéenne, Afrique du nord, et jusqu’à l’Afrique du Sud pour certaines espèces) dès juillet pour les premiers individus et ce jusqu’en septembre. On les retrouve sur les plages ou dans les zones humides.

En général, ces oiseaux sont territoriaux pendant la saison de reproduction et sociables sinon. La distance entre deux nids est alors variable selon les espèces et la disponibilité des ressources alimentaires. Par exemple, elle peut être de 120 mètres entre deux nids de chevaliers guiguettes (*Actitis hypoleucos*) si la nourriture est abondante. Certaines espèces nichent au contraire en colonies plus ou moins lâches avec des nids espacés de un mètre (barge à queue noire *Actitis hypoleucos*) à une dizaine de mètres (chevalier stagnatile *Tringa stagnatilis*). En dehors de la période de reproduction, ces oiseaux adoptent soit un comportement grégaire et constituent des groupes de plusieurs centaines à plusieurs milliers d’individus (bécasseau maubèche *Calidris canutus*, bécasseau variable *Calidris alpina*), ou des bandes plus petites de moins de 30 individus (courlis cendré *Numenius arquata*, bécasseau de Temminck *Calidris temminckii*, chevalier guiguette *Actitis hypoleucos*) ; ou soit un comportement solitaire (chevalier cul-blanc *Tringa ochropus*, chevalier aboyeur *Tringa nebularia*). Certaines espèces se mêlent plus facilement aux autres limicoles (tournepietre à collier *Arenaria interpres*, combattant varié *Philomachus pugnax*). Durant la migration, il est courant de trouver plusieurs espèces de limicoles sur le même site de repos (oiseaux.net, 2009).