

# SOMMAIRE

## INTRODUCTION GENERALE

---

### PARTIE I :PRESENTATION DE L'ETUDE

---

#### **CHAPITRE 1 : PRESENTATION DU BULBUL ORPHEE : *PYCNONOTUS JOCOSUS***

#### **CHAPITRE 2 : DES PAYSAGES INSULAIRES TROPICAUX MODELES PAR DE FORTS GRADIENTS**

#### **CHAPITRE 3 : BASES THEORIQUES ET CHOIX METHODOLOGIQUES**

---

### PARTIE II: ECOLOGIE DE L'INVASION AU NIVEAU DE L'ENSEMBLE DE L'ILE DE LA REUNION

---

#### INTRODUCTION

#### **CHAPITRE 1 : BIOGEOGRAPHIE ET INVASIBILITE,**

*Quelles parties de l'île sont les plus accueillantes ?*

#### **CHAPITRE. 2 : ALIMENTATION ET SUCCES DE L'INVASION**

*Quelles ressources alimentaires utiliser pour survivre à la Réunion ?*

#### CONCLUSION

---

### PARTIE III : SELECTION DES HABITATS AU NIVEAU DES PAYSAGES

---

#### INTRODUCTION

#### **CHAPITRE. 1 : PAYSAGES ET CAPACITE D'INSTALLATION DE L'ESPECE**

*Quelles associations de ressource choisir pour prospérer ?*

#### **CHAPITRE 2 : PAYSAGES ET DYNAMIQUE TEMPORELLE DE PROPAGATION**

*Que faire quand les ressources alimentaires ne sont pas suffisantes ?*

#### **CHAPITRE 3 : BIOMETRIE DU BULBUL ORPHEE A LA REUNION ET SELECTION D'HABITAT**

#### CONCLUSION

---

### PARTIE IV : REFLEXIONS SUR L'EMERGENCE D'INDICATEURS DE PROPAGATION & DISCUSSION GENERALE

---

#### ELEMENTS DE MODELISATION DE LA PROPAGATION

*Peut-on prédire la distribution du bulbul orphée à la Réunion ?*

#### DISCUSSION GENERALE & PERSPECTIVES

# Introduction générale

Dénoncées lors de la conférence de Rio, les invasions biologiques constituent avec la dégradation des biotopes, l'une des causes essentielles des extinctions récentes (Diamond, 1989) et de la baisse de la biodiversité. Définies par Williamson comme étant des accroissements durables de l'aire de répartition d'un taxon (Williamson, 1996), elles participent d'un processus dont les conséquences écologiques sont graves, mais dont les répercussions tant économiques que sociales peuvent être aussi redoutables (McNeely, 2001). L'agriculture est l'un des domaines qui furent les premiers concernés, les invasions biologiques dues le plus souvent à des espèces qui rentrent directement en compétition avec l'homme pour la production agricole.

## **A. L'arrivée d'un oiseau ravageur des cultures : un problème préoccupant à la Réunion**

Les oiseaux sont des déprédateurs de moindre envergure que les insectes mais ils sont néanmoins responsables de dégâts importants (Clergeau, 1997). Le Bulbul orphée, *Pycnonotus jocosus*, *Pycnonotidae*, passereau originaire du Sud-Est asiatique (King *et al.*, 1975), a été introduit dans diverses parties du monde (Lever, 1987). Il a montré une certaine efficacité dans la colonisation d'îles tropicales et notamment de l'île de la Réunion sur laquelle il est apparu au début des années 1970. Dans nombre des pays où cet oiseau a été introduit, les populations libres de Bulbul orphée, généralement inféodées aux écosystèmes les plus anthropisés (Carleton *et al.*, 1975) sont réputées occasionner des dégâts aux cultures (Williams *et al.*, 1984). A la Réunion, du statut d'oiseau rare chanteur et coloré, recherché par les habitants de l'île (fin des années 1970), il est passé progressivement à celui d'envahisseur potentiel (fin des années 1980) puis à celui de ravageur des cultures dans les années 1990. En 1995 les premières plaintes d'agriculteurs sont enregistrées et portent sur des dégâts de production de mandarine sur la côte est. La pression médiatique, la menace d'amplification de l'usage de pesticides par les exploitants et les projets régionaux de développement et de diversification de la culture fruitière ont vite abouti à une prise en compte du problème par la Chambre d'agriculture qui dès 1996 réunissait un groupe de travail interdisciplinaire (Clergeau *et al.*, 2002).

Beaucoup d'îles tropicales ((Atkinson, 1985); (Simberloff, 1995)), ont fait l'objet de nombreuses introductions, tant végétales qu'animales, (Simberloff, 1992) qui n'ont pas été sans conséquences ((Moutou, 1983); (Simberloff, 1995)). L'île de la Réunion ne fait pas exception à la règle. Les forêts originelles de la Réunion sont marquées par leur isolement et leur jeunesse. Elles sont relativement pauvres en espèces mais riches d'un fort taux d'endémisme qui atteint 30% pour les plantes à fleur, et qui participe au classement de la région parmi les 25 Hot-Spots de la biodiversité mondiale (Myers, 2000). La faune et la flore des îles sont le résultat d'un long processus de colonisation-installation-extinction-spéciation qui a conduit à la création de peuplements tout à fait originaux (MacArthur *et al.*, 1967). A la Réunion, cette colonisation originelle de l'île résulterait d'apports provenant de Madagascar, d'Afrique et même d'Australie par le biais des courants marins, des vents et des agents biotiques (Cadet, 1977). Ces derniers seraient essentiellement représentés par les oiseaux qui auraient contribué à hauteur de 50 % à l'introduction des genres végétaux (Cadet, 1977). En dehors du défrichement qui a suivi l'installation humaine sur l'île, les forêts sont actuellement menacées par des espèces végétales envahissantes fortement consommées par les oiseaux (vigne marronne, *Rubus alceifolius*; troëne, *Ligustrum robustum* subsp. *walkeri*; tabac-bœuf, *Clidemia hirta*) qui profitent des modifications ou des ouvertures du couvert boisé (piste, coupe, plantations) pour s'imposer au détriment de la régénération des espèces indigènes moins héliophiles ou moins compétitives.

L'importance de l'action humaine dans l'accélération des processus d'extinction d'espèces a conduit à considérer aujourd'hui la disparition d'une espèce comme une atteinte à un patrimoine mondial contre laquelle il faut agir. La survie de l'avifaune forestière actuelle de la Réunion, essentiellement constituée de taxons endémiques, est directement concernée par des modifications des faciès forestiers sous l'effet des pestes végétales, et par la compétition possible avec des avifaune introduite. L'exemple de l'île Maurice où les populations d'oiseaux endémiques tels que les genres *Hypsipetes* et *Terpsiphone* sont globalement beaucoup moins abondantes ou répandues qu'à la Réunion, traduit l'état de conservation bien meilleur des forêts réunionnaises tant du point de vue de la biodiversité végétale que de celui de la prédation et de la compétition avec des espèces introduites à caractère envahissant (oiseaux, vertébrés) (Safford, 1997). La Réunion a donc un rôle majeur à jouer dans la conservation de ces espèces endémiques ou limitées à ces deux îles.

Aux problèmes agricoles et à la préoccupation de certains biologistes quant à une éventuelle compétition avec des espèces endémiques comme *Hypsipetes borbonicus* ou *Zosterops spp.*, est venue s'ajouter à une éventuelle diffusion de pestes végétales introduites comme *Rubus alceifolius* (Simberloff *et al.*, 1999), voire à une éventuelle prédation d'insectes indigènes et de jeunes oiseaux, des cas similaires étant observés à Maurice par Cheke (Cheke, 1987).

*Perçu par la population réunionnaise à la fois comme un charmant visiteur des jardins et un dangereux ravageur des cultures fruitières, le Bulbul orphée, introduit à la Réunion il y a 30 ans, constitue aussi une menace pour la biodiversité de l'île.*

## B. Comprendre pour lutter efficacement

L'absence de moyens de lutte reconnus pour faire face à un ravageur des cultures non répertorié, qui est un cas fréquent dans les DOM où les contraintes phytosanitaires ne sont pas les mêmes qu'en métropole, est la porte ouverte à tous les abus. Les agriculteurs sont alors confrontés à l'alternative suivante : l'emploi de moyens de lutte illégaux souvent hautement toxiques pour la santé et l'environnement, et l'anéantissement de leur récolte.

Le partenariat dans la prise de décision et dans l'action, associé à une recherche biologique ciblée permet de mettre en place un système d'information de gestion à l'échelle du système agraire (Clergeau *et al.*, 2002). Son importance dans la réussite du suivi d'un projet de développement agricole est essentielle (Casley *et al.*, 1987). Concrètement, dans le cas de la lutte contre un ennemi des cultures, il s'agit de mettre en place un groupe de travail qui se donnera les moyens de mettre au point une méthode de lutte efficace et élaborer une stratégie de lutte optimale dans le cadre d'une gestion intégrée.

La compréhension des traits biologiques de l'espèce considérée, ainsi que la gestion qu'elle fait des ressources alimentaires disponibles selon les saisons, apparaît comme fondamentale dans la définition d'une stratégie de lutte (Flegg, 1979), tout comme l'intégration de l'évolution des usages du sol comme variable efficiente dans les processus colonisateurs. Les politiques d'aménagement du territoire tendant vers une interpénétration forte des milieux "naturels", agricoles et urbains, dans une optique voulue de multifonctionnalité, les processus de dispersion et de colonisation risquent, en effet, d'être de plus en plus perturbés, favorisant les espèces invasives qui sont moins sensibles à la modification accélérée des milieux que les espèces endémiques généralement hautement

spécialisées. La représentation cartographique est un des outils les plus puissants pour l'analyse de ces interactions. Elle propose des modes de représentation de l'information et des outils d'aide à la décision intéressants. L'élaboration de systèmes d'information à références spatiales appliqués à la gestion de la faune est une des méthodologies qui est en cours de développement dans ce sens (Le Lay *et al.*, 2001).

*Une étude de la biologie de l'espèce est nécessaire pour définir une méthode de lutte efficace. L'approche spatiale fournit des outils intéressants et adaptés à la mise au point de ces méthodes.*

### **C. Les invasions biologiques, un phénomène qui s'amplifie mais dont l'étude est récente**

Darwin les évoquait déjà dans son ouvrage sur l'origine des espèces en 1860, et l'on doit à C. Elton en 1958 les premiers travaux sur les invasions biologiques. Elles ont acquis dernièrement une telle ampleur que les conséquences pourraient en être une banalisation des faunes et des flores sur les différents continents (Lévêque, 2000). Elles se sont, en effet, multipliées avec le développement des transports maritimes puis celui plus récent des transports aériens à travers le monde et sont désormais présentées comme un symptôme de la mondialisation. Phénomène majoritairement accidentel, mais néanmoins souvent intentionnel, les invasions biologiques sont quasiment toujours l'oeuvre de l'homme (Williamson, 1996),(Elton, 1958).

Le terme d'« invasion biologique » se distingue du vocable « colonisation » par le fait qu'on appelle espèces invasives des organismes exotiques à caractère envahissant alors que les espèces colonisatrices sont les espèces dont les populations à un endroit précis ne sont pas permanentes (Williamson, 1996). L'UICN ajoute à la définition de Williamson des invasions biologiques un caractère perturbateur spécifiant qu'une espèce invasive nuit à la diversité biologique autochtone (voir (Pascal *et al.*, 2000) pour revue) et qu'en ce sens, elle est susceptible de causer des dommages économiques ou environnementaux (McNeely, 2001). Cette notion est reprise par Davis et Thompson qui, se basant sur l'idée que l'invasion n'est qu'un cas particulier de la colonisation, proposent les termes de « colonisateurs successionnels », « colonisateurs non invasifs » et « colonisateurs envahissants/invasifs ». Ce dernier correspond alors aux organismes se propageant sur de longues distances (c'est à dire employant des modes de propagation de type diffusion et saut), nouveaux dans la région concernée, et ayant un large impact sur le nouvel environnement (Davis *et al.*, 2000). On peut enfin élargir la notion d'espèces invasives à toutes espèces colonisant un nouveau milieu, même au sein de son aire de répartition, comme par exemple les Goélands *Larus argentatus* qui ne se reproduisent en milieu urbain, « île » continentale, que depuis quelques décennies (Pascal *et al.*, 2000). Nous avons choisi ici le terme d'« espèce invasive » pour parler des espèces exotiques envahissantes.

Les introductions correspondent quant à elles à des transports, par l'intermédiaire de l'homme, d'organismes ou tout autre matériel biologique pouvant servir de propagule (gamètes, graines, œufs, bouture...) et ainsi survivre et se reproduire, en dehors de leur aire naturelle de distribution (McNeely, 2001). Les pestes, quelles soient animales ou végétales, sont des organismes indésirables pouvant causer des préjudices à la production de plantes, ils peuvent être endémiques (Williamson, 1996) (McNeely, 2001).

La règle des trois 10, établie par Williamson, stipule que 10 % des espèces exotiques s'installent, 10% des espèces installées se maintiennent, et que 10 % des espèces qui se maintiennent deviennent envahissantes ou pestes.

Les étapes d'une invasion biologique ont été définies par Williamson comme étant :

- arrivée et établissement
- diffusion, propagation
- équilibre et conséquences

Les travaux menés pour tenter d'élucider les problèmes liés à l'arrivée et l'établissement d'une espèce invasive (phase (1)), ont porté sur deux notions, l'une de prédisposition de certaines espèces à s'adapter à un milieu inconnu, l'autre de propension des milieux concernés à résister plus ou moins aux espèces envahissantes, qualifiée d'invasibilité des milieux. La majorité des recherches sur les vertébrés envahissants a concerné cette phase.

La phase (2) (diffusion, propagation), qui est soumise aux mêmes contraintes de résistance des milieux et de prédisposition spécifique, est plus propice à la modélisation du fait de l'aspect strictement quantitatif de ses variables. Trois paramètres nécessitent d'être mesurés pour pouvoir vérifier l'adéquation des formules proposées : la vitesse de propagation de la population, le taux intrinsèque d'accroissement naturel (survie, fécondité...) et le coefficient de diffusion (Williamson, 1996).

La phase (3) (équilibre et impact), a fait essentiellement l'objet de mesures des impacts de l'introduction, ce qui est résumé généralement par une probabilité faible de dommage mais avec un impact important (Williamson, 1996). La définition de l'impact d'une espèce envahissante sur un milieu est encore floue. Trois notions apparaissent indispensables à la quantification de cette donnée : l'ampleur de distribution de l'organisme, son abondance et les effets rapportés à l'individu ou la biomasse (Parker *et al.*, 1999).

## 1- Traits distinctifs des espèces envahissantes

Un questionnement souvent abordé dans l'étude des invasions biologiques, du fait des applications directes qu'on peut en tirer, concerne la nature des facteurs susceptibles de prédire l'aptitude d'une espèce à devenir invasive. Les traits distinctifs des meilleurs colonisateurs ont été définis par de nombreux auteurs et différent selon les taxons. Pour les plantes, les caractères discriminant les meilleurs candidats à la colonisation chez les pins sont : un cycle court comportant une brève période juvénile, une forte production de graines et un faible poids de ces graines (Rejmànek *et al.*, 1996). Ces critères sont ceux qui caractérisent les espèces de stratégie « r » : généralistes, à bon pouvoir de dispersion et à fécondité élevée (Blondel, 1995). Pour les animaux, et les vertébrés en particulier, des traits de comportement interviennent en plus de l'efficacité de la reproduction et d'une tolérance à une large gamme de conditions physiques du milieu (Ehrlich, 1989) (Schoener, 1971). Il s'agit notamment de la mobilité, de la grégarité, d'une certaine indépendance des femelles et de l'aptitude à vivre en association avec l'homme (Ehrlich, 1989).

La parenté des espèces impliquées avec des espèces connues comme envahissantes est reconnue comme un indicateur important dans le recensement d'espèces potentiellement envahissantes (Heywood, 1989).

On distingue dans les faunes continentales, des espèces dites "majeures" qui sont fréquentes, abondantes et généralistes, et des espèces dites "satellites" qui sont moins abondantes et spécialistes (Blondel, 1995). En contexte insulaire, ce sont les espèces majeures qui ont les meilleures chances de coloniser les îles.

## 2- Invasibilité des milieux

L'invasibilité est la propension d'un milieu à être envahi par des espèces nouvelles (Lonsdale, 1999). La compétition interspécifique est une cause communément invoquée pour expliquer la résistance des milieux aux invasions (Naeem *et al.*, 2000) mais certains auteurs mettent en avant le rôle souvent sous-estimé des facteurs abiotiques dans le succès des invasions (Blackburn *et al.*, 2001). C'est ainsi que les milieux insulaires, qui payent un lourd tribut aux invasions biologiques (Pratt, 1994), sont souvent présentés comme des milieux propices du fait de la faible compétition et de la faible prédation. Mais, les recherches et les bilans d'invasions montrent que les continents sont également des territoires très touchés (Elton, 1958). D'autre part, les oiseaux font l'objet de nombreuses polémiques concernant le poids de la compétition dans l'invasibilité de ces îles (Sol, 2000) (Blackburn *et al.*, 2001)

Les perturbations qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique, sont réputées favoriser aussi les invasions, et les milieux fortement perturbés sont plus riches en espèces exotiques envahissantes que les milieux naturels intacts (Williamson, 1996).

*L'étude des invasions biologiques s'est surtout focalisée sur les premières phases de succès de l'introduction et les déterminants de cet établissement sur un nouveau territoire. Les phases de propagation et d'équilibre sont moins connues.*

## D. L'isolement insulaire, un moteur pour la spéciation et une chance pour l'observateur ?

Depuis Darwin, les théories en évolution et en écologie ont pu se construire grâce à l'étude des organismes et des communautés occupant des îles isolées, comme l'archipel d'Hawaii ou celui des Galapagos. Ces milieux, dont la surface et le degré d'isolement sont connus, représentent un cadre quasi-expérimental qui n'échappa pas à nombre de biologistes. MacArthur et Wilson ont ainsi proposé un modèle devenu célèbre, stipulant que la richesse spécifique d'une île résulte d'un contre-balancement plus ou moins efficace du taux d'extinction par le taux de colonisation, mettant ainsi en scène une sorte d'équilibre dynamique par renouvellement d'espèces (MacArthur *et al.*, 1967). Les taux d'immigration sont liés à la distance séparant l'île du continent alors que les taux d'extinction sont largement dépendants de la superficie de l'île (MacArthur *et al.*, 1967). L'insularité est synonyme d'isolement pour les espèces introduites qui finissent par s'individualiser des formes continentales par un mécanisme de spéciation.

L'intérêt particulier de La Réunion réside dans le fait que cette île est suffisamment petite pour que les événements humains y soient bien documentés, et suffisamment complexe en terme de milieux et de gradients pour que la réponse d'une espèce face à de multiples conditions bioclimatiques puisse y être étudiée finement voire modélisée.

*La Réunion bénéficie de conditions quasi-expérimentales favorables à l'étude des réponses d'une espèce introduite aux conditions bioclimatiques.*

## E. Biogéographie et propagation d'une espèce envahissante : la nécessité de déterminer la part des différents facteurs

Les travaux portant sur les modalités de colonisation d'une île par une espèce introduite présentent un intérêt fondamental (Williamson, 1996), mais aussi un intérêt local en permettant l'identification des facteurs qui ont autorisé cette colonisation (Gargominy *et al.*, 1996). Il est cependant difficile de retracer ces modalités quand l'introduction est ancienne et il est donc important d'en suivre l'évolution avant que les conséquences ne soient trop importantes.

A la Réunion, le Bulbul orphée, a vu ses populations augmenter de façon spectaculaire au cours des deux dernières décennies. La recrudescence de dégâts aux cultures, tant dans les régions envahies que dans celles où l'oiseau était discret jusqu'à présent, a conduit à l'élaboration d'une problématique qui se situe au carrefour de deux attentes, l'une de capitalisation de connaissances sur l'avifaune invasive et l'autre de nécessaire gestion de l'invasion ainsi que des conséquences de cette invasion. Le présent travail s'efforce donc de concilier les deux approches.

La mise en place d'un système d'échelles incluant les échelles intermédiaires que sont le paysage et la région permet de décider de la pertinence du niveau d'analyse (Piron, 1993) et donc du choix des modes d'action et de l'ampleur à donner aux interventions. Axée sur la recherche et la hiérarchisation de variables responsables de la distribution et de l'abondance du Bulbul orphée, cette étude s'est appuyée sur une méthodologie multi-échelle. Elle a pour objectif de proposer des orientations pour construire des outils de diagnostic des systèmes naturels et agricoles à des fins de gestion des populations d'oiseaux.

Nous avons alors cherché à :

- **Identifier des facteurs (géographiques, biologiques, historiques) pouvant favoriser la propagation de cette espèce à différentes échelles spatiales et temporelles.**
- **Définir des indicateurs comme outils de diagnostic pour limiter la colonisation et les conséquences de la colonisation des milieux qui ne sont atteints que de façon temporaire.**

Pour répondre à ces objectifs, nous avons choisi d'utiliser plusieurs approches théoriques et méthodologiques.

- Au vu de la grande diversité des microclimats, paysages et reliefs de l'île, une première approche concerne les **différences d'invasibilité de l'île** et de ses milieux contrastés : la colonisation est-elle homogène ? A l'échelle de l'île, la propagation est-elle favorisée par certaines conditions physiques ou géographiques ? Certains facteurs abiotiques sont-ils responsables de la distribution de l'espèce ? A l'échelle du paysage, certains éléments du paysage favorisent-ils l'installation de l'espèce ?
- Une deuxième approche concerne les potentialités offertes aux individus. Elle est axée sur la **sélection d'habitat** d'un point de vue alimentaire et spatial : les régions accueillant de fortes abondances d'oiseaux procurent-elles des ressources différentes des autres ? Elle s'appuie sur une hypothèse posée *a priori* : « Les comportements d'occupation de l'espace pourraient être différents entre la population fondatrice installée maintenant depuis 30 ans, et des oiseaux qui viennent juste de s'installer dans certaines parties de l'île. »
- Une troisième approche, dynamique, traite de la **stabilité des populations** dans les paysages de l'île, elle apporte des réponses sur la mobilité des oiseaux à différentes phases de la propagation, des cycles annuel et journalier et s'appuie sur l'hypothèse : « Le bulbul s'est adapté à l'île en intégrant un erratisme altitudinal parallèle aux disponibilités alimentaires ».

L'établissement d'un état des lieux des connaissances actuelles mondiales sur la biologie de l'oiseau a fait l'objet d'une partie préliminaire mais n'a donné que peu de pistes sur le déroulement des invasions précédentes. C'est donc dans un but de diagnostic qu'il a été établi des typologies basées sur les abondances de Bulbul orphée dans l'espace et dans le temps. Cette première étape a été à la base des interrogations suivantes, et son caractère descriptif doit être regardé comme un palliatif à la quasi-absence de bibliographie.

La démarche adoptée dans la thèse est volontairement généraliste et nécessairement globale. Elle a privilégié l'analyse systémique et les statistiques exploratoires afin de réduire son champ d'action. La démarche hypothético-déductive, complémentaire, vient dans un deuxième temps afin d'affiner les résultats et de leur appliquer des tests robustes. Elle s'est appuyée sur une méthodologie multi-échelle nécessitant des variables appropriées souvent complémentaires. La justification de ces choix est exposée dans une partie de méthodologie.

Les résultats présentés sont organisés autour des échelles d'étude. Le travail est découpé en quatre parties correspondant aux deux échelles d'étude choisies ainsi qu'à une partie bibliographique en début de mémoire justifiant ces choix ainsi qu'une partie synthétique en fin de mémoire débouchant sur la formulation d'hypothèses cohérentes avec les 2 niveaux d'étude, elle donne des premiers éléments de modélisation spatiale de la propagation de cette espèce sur l'île.

Afin d'identifier les variables pertinentes explicatives de la distribution et de l'abondance du Bulbul orphée sur l'île, nous avons mis en regard les abondances d'oiseaux, et des variables susceptibles d'influencer ces abondances, au sein des niveaux d'organisation que sont l'échelle de l'île et l'échelle du paysage. Les parties combinent les approches telles que décrites précédemment, avec néanmoins une dominante « invasibilité » pour le chapitre 1 partie II et « sélection d'habitat » pour les chapitres 2 de la partie II et 1 de la partie III. L'approche dynamique temporelle est abordée dans les chapitres 2 et 3 de la partie III. donne des premiers éléments de modélisation spatiale de la propagation de cette espèce sur l'île.

Les premières données sur les traits d'histoire de vie du Bulbul orphée à la Réunion sont présentés dans un document à part (Rapport complémentaire Région Réunion) et font l'objet d'une discussion à part sur les perspectives en matière de protection des cultures et conservation de la biodiversité.

## F. Récapitulatif de la problématique

### Enjeux pratiques : développement et conservation

- Limiter les pertes agricoles
- Protéger une biodiversité exceptionnelle
- Prendre en compte les flux d'individus entre milieu naturel et milieu agricole

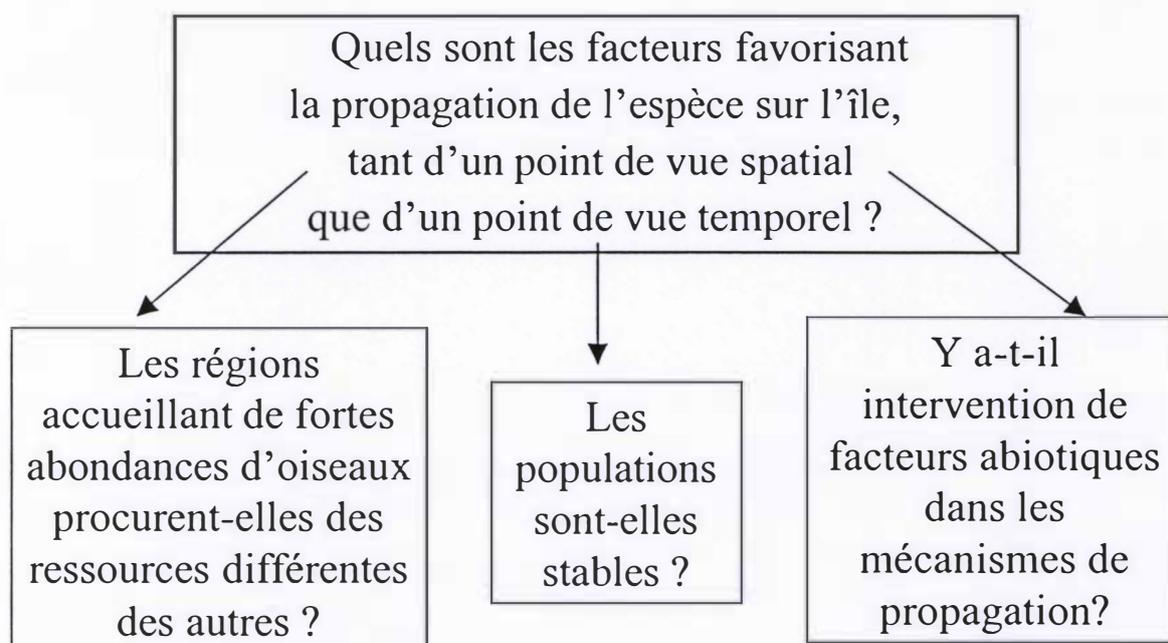
*La problématique est issue du constat de l'expansion sans limite apparente des populations de Bulbul orphée sur l'île de la Réunion et des conséquences connues (diminution de rendement des cultures fruitières) et inconnues (impact sur la faune et la flore de l'île) que cette invasion biologique pourrait entraîner.*

### Enjeux scientifiques et techniques : connaissances et savoir-faire

- Evaluer le rôle des facteurs abiotiques dans les invasions biologiques
- Relier invasiabilité des milieux et propagation
- Identifier des ressources pouvant jouer un rôle dans la propagation d'une espèce invasive
- Estimer le niveau de stabilité géographique des populations

*la problématique pose le problème de la différence d'invasibilité des parties de l'île. Elle est focalisée sur l'identification de facteurs favorisant la propagation de l'espèce et leur influence conjointe. La connaissance des mécanismes de sélection d'habitat de cette espèce pourrait en outre faire émerger des indicateurs de propagation utiles pour la mise au point de méthodes de lutte.*

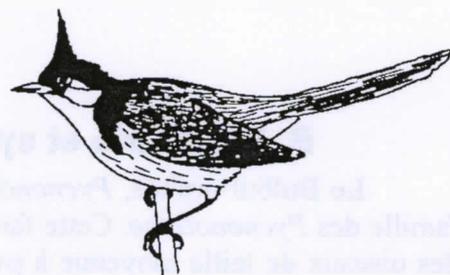
### Questions scientifiques :





**Partie I : PRESENTATION de l'ETUDE**





Chapitre 1 :

---

PRESENTATION DU BULBUL ORPHEE *PYCNONOTUS JOCOSUS*

---

## PRESENTATION DU BULBUL ORPHEE *PYCNONOTUS JOCOSUS*

Le Bulbul orphée n'est connu comme espèce envahissante que depuis quelques décennies. Souvent comparé à des espèces engendrant d'importants dégâts comme la mangouste à l'île Maurice ou le Bulbul cafre *Pycnonotus cafer* à Hawaii (Williams *et al.*, 1984), il n'a fait l'objet que de peu de recherches. Nous reprenons ici, en les complétant et les actualisant, les points abordés dans les premières synthèses bibliographiques à la Réunion (Quilici, 1996),(Barré, 1997).

### A. Noms communs

Communément appelé red-whiskered bulbul, dans la littérature anglo-saxonne (Carleton *et al.*, 1975; Lever, 1987) plus rarement red-eared bulbul (Delacour *et al.*, 1966), le Bulbul orphée fait l'objet de nombreuses dénominations qui se réfèrent soit à son chant, soit à son origine: merle de Maurice à la Réunion, merle de la Réunion à Mayotte; soit les 2: persian nightingale (Michel, 1986). D'autres noms sont plus spécifiques du pays : Kondé à Maurice (Michel, 1986) sipahi bulbul au Bengal; du lieu : china bulbul au marché aux oiseaux de Calcutta; ou de la langue Kaméra ou pahari: bulbul en hindi (Ali *et al.*, 1968-74).

### B. Biométrie et systématique

Le Bulbul orphée, *Pycnonotus jocosus*, appartient à l'ordre des Passeriformes et à la famille des *Pycnonotidae*. Cette famille, qui comprend plus de 120 espèces, se caractérise par des oiseaux de taille moyenne à pattes plutôt courtes, et à bec renflé à la base traduisant un régime autant insectivore que frugivore (Grassé, 1950). Les individus de cette famille sont connus pour être sociaux, grégaires et bavards...(Grassé, 1950)

A la Réunion, outre le Bulbul orphée, il existe un autre représentant de cette famille : *Hypsipetes borbonicus*, ou merle de Bourbon qui est une espèce endémique dont les populations, par ailleurs largement braconnées (Barré & Barrau, 1982), pourraient être menacées par le développement du Bulbul orphée comme ce fut le cas à Maurice pour une espèce voisine : *Hypsipetes olivaceus* (Safford, 1996)

A la Réunion, c'est la sous-espèce *P.j. emeria* qui a été introduite (Probst, 1991) Elle se différencie d'autres sous-espèces par la présence de taches blanches sur les rectrices (Ali *et al.*, 1968-74). Le mâle et la femelle sont de morphologie semblable. Les mesures de biométrie montrent un recouvrement partiel des mesures de longueur de l'aile pliée chez les sexes (80-88 mm chez les mâles, 78-84 mm chez les femelles) et la longueur de la queue (75-84 mm chez le mâle et 72-79 mm chez la femelle), et total pour le bec et le tarse (Ali *et al.*, 1968-74).

## C. Régime alimentaire

### Cas des *Pycnonotidae*

Ils se nourrissent principalement de baies et de fruits allant parfois jusqu'à causer des dommages aux cultures fruitières et maraîchères (Bulbul à ventre jaune-*Pycnonotus goiavier*- à Bornéo (Van Riper *et al.*, 1979), Bulbul indien -*Pycnonotus cafer*- à Fiji (Watling, 1977), Tahiti (Meyer, 1999) et Hawaii (Alert, 1988), Bulbul orphée -*Pycnonotus jocosus*- à la Réunion (Mandon-Dalger *et al.*, 1999), l'île Maurice, Hawaii (Van Riper *et al.*, 1979) et en Australie (Paton, 1985).

La plupart des Bulbuls sont frugivores et certains tels que le *Ixonotus guttatus* d'Afrique n'hésitent pas à effectuer de grands déplacements en groupes pour s'alimenter.

### Généralités sur l'alimentation de *Pycnonotus jocosus*

Le Bulbul orphée est communément décrit comme un oiseau frugivore-insectivore, se nourrissant de fruits indigènes comme exotiques et capable de chasser les insectes posés mais aussi en vol.

A la différence du Bulbul de Maurice, *Hypsipetes olivaceus*, dont les principales proies animales sont des insectes et des geckos endémiques du genre *Phelsuma*, le Bulbul orphée n'est que rarement mentionné comme prédateur de reptiles (une tentative citée à Hawaii (Van Riper *et al.*, 1979)), mais assez généralement accusé de pillage de nids (Grassé, 1950),(Barré *et al.*, 1996),(Michel, 1986).

### Dommages aux cultures

Le Bulbul orphée est connu pour causer des dégâts aux papayes (*Carica papaya*), mangues (*Mangifera indica*), avocats (*Persea americana*) et Ficus (*Ficus* sp.) à Hawaii (Van Riper *et al.*, 1979), néflier du Japon (*Eriobotrya japonica*), framboises (*Rubus albescens*), et mûres (*Morus rubra*) en Floride (Carleton *et al.*, 1975). Il a été étudié en tant que menace envers l'agriculture fruitière, mais les avis divergent concernant la capacité de ces oiseaux à percer la peau de certains fruits tels que les agrumes. Il est rapporté par certains auteurs comme incapable d'entamer un fruit dont la peau épaisse est intacte, et donc ne pouvant passer qu'après un premier ravageur pourvu d'un bec plus robuste (Carleton *et al.*, 1975) alors que d'autres auteurs pensent qu'il est capable de les manger sans aide extérieure, mais qu'il préfère les fruits très mûrs (Van Riper *et al.*, 1979). Nous avons observé les 2 cas, en captivité, l'oiseau se comporte en effet comme décrit par Carleton *et al.*, par contre en milieu naturel, il est capable d'attaquer un fruit sain préférant néanmoins les fruits très mûrs ou les parties plus sensibles (points d'attache des bananes par exemple ou points d'attaque d'autres ravageurs) (Mandon-Dalger, non publié)

### Dégradation des milieux naturels

Le Bulbul orphée est souvent soupçonné de nuire aux espèces endémiques proches quand il est introduit dans une île. C'est le cas aux îles Nicobars où les signes indiquant une compétition entre Bulbul orphée et Bulbul endémique de Nicobar *Hypsipetes nicobariensis* sont plus flagrants qu'un éventuel impact sur les cultures (Sankaran R., pers. comm.). Cette hypothèse a aussi été évoquée pour le Bulbul de Maurice *Hypsipetes olivaceus* et pour le Bulbul de la Réunion *Hypsipetes borbonicus* (Barré *et al.*, 1996), sans que des preuves tangibles aient été avancées notamment sur la prédation d'œufs et de couvées.

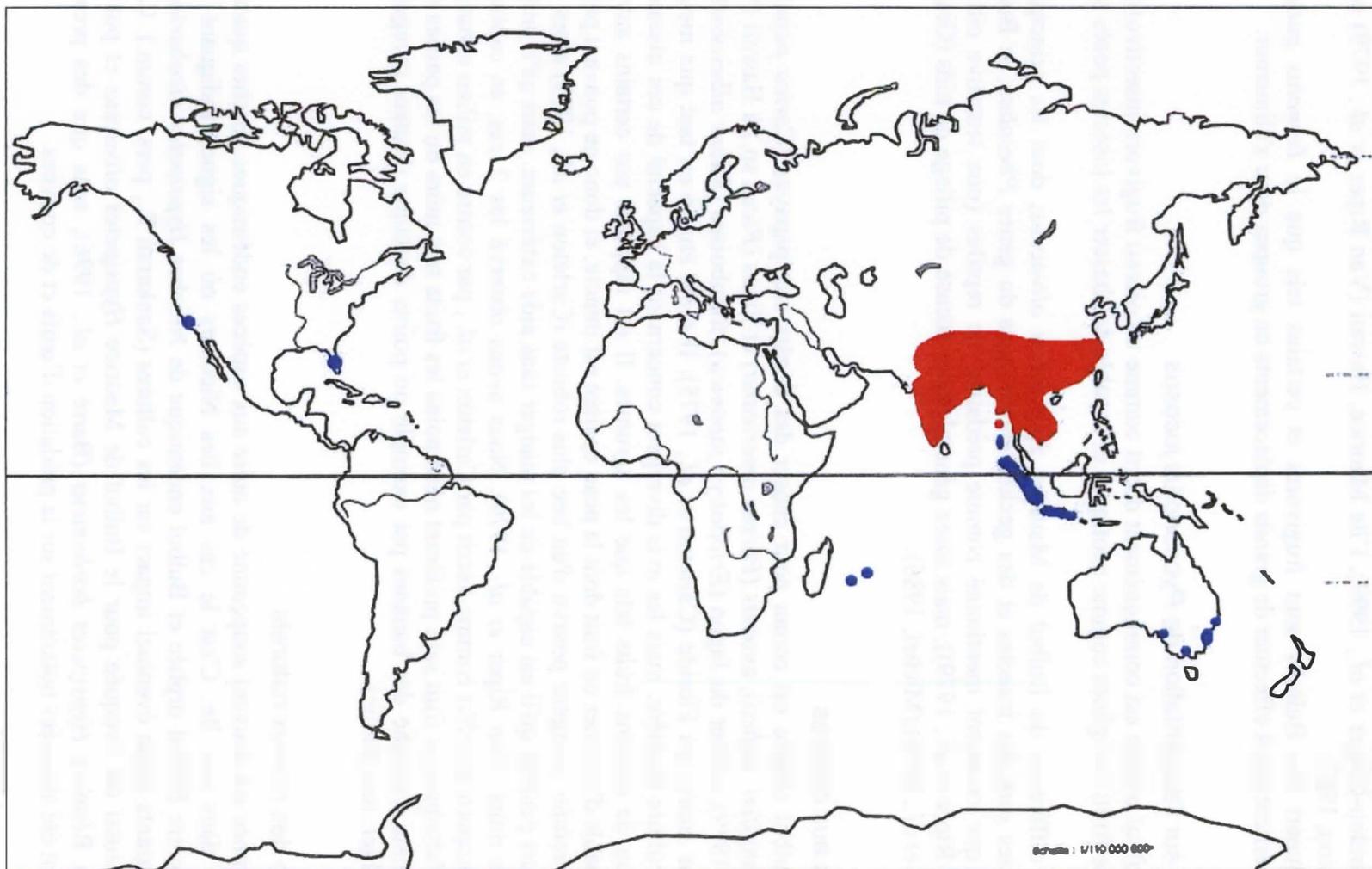


Figure 1-1-1 : Carte de chorologie mondiale distinguant aire d'origine (en rouge) et aire d'introduction (en bleu)

Un autre sujet d'inquiétude est la dispersion de plantes envahissantes. Quelques observations isolées ont permis de définir l'oiseau comme un disséminateur potentiel de pestes végétales. Les plantes susceptibles d'être consommées et disséminées sont principalement des espèces à petits fruits charnus tels que le « z'avocat marron » *Litsea glutinosa*, le « goyavier-fraise » *Psidium cattleianum* (Probst, 1990), et le « privet » *Ligustrum robustum* (Cheke, 1987) à Maurice, la "vigne marronne" *Rubus alceifolius*, (Simberloff *et al.*, 1999) et le « privet » *Ligustrum robustum* (Lavergne *et al.*, 1999) à la Réunion, ou enfin le « galabert » *Lantana camara*, et le « faux-poivrier » *Schinus terebenthifolius* en Floride (Carleton *et al.*, 1975). A Maurice, suite à l'introduction de *Pycnonotus jocosus*, on a observé l'explosion d'une peste végétale latente *Cordia interrupta*, (Cheke, 1987). Malgré un faisceau de présomptions, il n'existe pas de preuves formelles d'effet sur la dégradation des milieux naturels par le Bulbul orphée, du fait de l'absence d'étude quantitative du régime alimentaire menée sur le sujet en milieu naturel.

## D. Distribution et habitat

### Cas des *Pycnonotidae*

Les représentants de cette famille, présents dans les régions tropicales et subtropicales d'Afrique et d'Asie, vivent souvent en basse altitude et sont sédentaires (Smythies, 1970). Beaucoup d'espèces fréquentent des habitats forestiers, d'autres sont des hôtes communs et bruyants des jardins, zones de cultures ou de végétation secondaire. Ils vivent généralement dans les arbres et les buissons.

### Aire naturelle de *Pycnonotus jocosus*

Le Bulbul orphée est présent à l'état naturel en Asie du Sud-Est : Inde, Nepal, Bangladesh, Burma, îles Adaman, sud de la Chine, Thaïlande, Nord de la Malaisie, Cambodge, et Vietnam (Lever, 1987). C'est un oiseau commun de ces régions, même si certaines populations semblent avoir été décimées en Thaïlande du fait de son succès comme oiseau de cage (Thailand, 1999) (**Figure 1-1-1**).

La répartition de la sous-espèce *emeria* est conditionnée par une tolérance assez restreinte des contraintes climatiques telles que la pluviométrie comparativement à la sous-espèce *fuscicaudatus* à répartition plus large (Ali *et al.*, 1968-74) par exemple, ou à d'autres espèces telles que *Pycnonotus cafer* qui manifeste une plus grande tolérance aux zones sèches dans son aire naturelle (Vijayan, 1975), et en situation de colonisation (Williams *et al.*, 1984). Sa distribution est aussi conditionnée par l'altitude, il est mentionné comme commun jusqu'à 1500 m d'altitude.

Le Bulbul orphée affectionne les zones urbaines, les vergers et les lisières de forêt (Ali *et al.*, 1968-74). C'est un oiseau sédentaire qui vit le plus souvent par paire (Etchécopar *et al.*, 1983). Il est considéré comme fréquentant peu les milieux naturels en dehors des lisières de forêts (Ganesh *et al.*, 1999).

### Aire d'introduction de *Pycnonotus jocosus*

Il a été introduit en de nombreux endroits du monde (Lever, 1987) (**Figure 1-1-1**). Il est ainsi recensé en Australie dès 1880 (Lever, 1987), où il restait confiné aux régions

urbaines de Melbourne, d'Adelaïde et de Sydney en 1985 (Paton, 1985) aux alentours de laquelle il est commun (Slater *et al.*, 1986). En Floride, où il fut introduit en 1960, ses populations restent cantonnées à la région de Miami tout en se multipliant (Carleton *et al.*, 1975), puis son expansion se réalise vers le Sud, (Lever, 1987). La Californie est probablement sa limite Nord d'acclimatation, les effectifs restant faibles et les individus acclimatés restant concentrés autour des points d'eau (Hardy, 1973). Indigène dans les îles Andaman, le Bulbul orphée a été introduit dans les îles Nicobar (Camorta, milieu du XXe siècle) d'où il a diffusé avec l'aide de l'homme, dans les îles environnantes (Sankaran R., pers. comm.). Il serait aussi présent à Java et Sumatra (Lever, 1987).

C'est dans les îles tropicales que l'introduction du Bulbul orphée pose le plus de problèmes car il s'y développe de façon intempestive (Réunion, Maurice) (Clergeau *et al.*, 2001). Introduit sur l'île d'Oahu à Hawaii en 1965, il y a été décrété ravageur des cultures en 1988 (Alert, 1988), même si son congénère *Pycnonotus cafer* est jugé plus dangereux car meilleur colonisateur (Williams *et al.*, 1984). Présente à Maurice depuis 1892, l'espèce a colonisé l'île en moins de 20 ans (Carrié, 1910). Dès 1916 et encore actuellement, c'est l'oiseau le mieux représenté sur cette île (Carié, 1916; Cheke, 1987).

## E. Dortoirs et regroupements nocturnes

La présence de dortoirs n'est signalée qu'en Floride et qu'en dehors de la saison de reproduction. Les effectifs observés sont faibles (moins de 100 individus) au regard des dortoirs des autres espèces. Les oiseaux sont perchés dans de gros arbres de type *Ficus* sp. ou manguier, parfois de 2 arbres accolés (Carleton *et al.*, 1975). Nous n'avons pas trouvé d'autre littérature sur ce comportement.

## F. Reproduction

### Cas des *Pycnonotidae*

Les *Pycnonotidae* ont généralement des couvées dont la taille n'a rien d'exceptionnel (3 oeufs de façon quasi-invariable chez *Pycnonotus jocosus*, (Ali *et al.*, 1968-74), 2 à 3 chez *Pycnonotus cafer* (Watling, 1983), 3 à 4 chez *Pycnonotus taivanus* (Hsu *et al.*, 1997) même si la prédation et le faible pourcentage d'œufs qui éclosent sont une cause importante de mortalité (Ali *et al.*, 1968-74; Watling, 1983).

En régions tropicales et tempérées, les passereaux ont 2 couvées ou plus pendant la saison de reproduction. Le genre *Pycnonotus* est connu pour être prolifique pour le nombre de couvées par couple et par an. Néanmoins, celui-ci n'est pas forcément élevé: *Pycnonotus taivanus* peut avoir 2 nichées réussies (Hsu *et al.*, 1997), le Bulbul chinois *Pycnonotus sinensis* peut en avoir jusqu'à 4 par an alors que *Pycnonotus cafer* est décrit aux Fiji comme n'ayant que rarement plus d'une couvée par an (Watling, 1983).

Certains auteurs parlent d'éventuels regroupements en "colonies lâches" des femelles reproductrices chez *Andropadus latirostris* et *P. cafer* qui peuvent couvrir, à la vue les unes des autres (Brosset, 1981), (Vijayan, 1980). Ce comportement pourrait se produire seulement dans certains cas, comme il a été observé aux îles Fiji, sans qu'on en connaisse la cause (Watling, 1983).

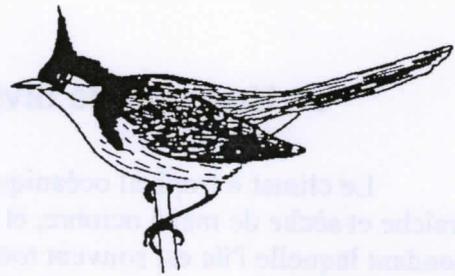
### *Pycnonotus jocosus*

Dans son aire naturelle, la sous-espèce *emeria* du Bulbul orphée se reproduit de mars à septembre, principalement d'avril à juin. Il est signalé que des nids atypiques peuvent être trouvés à n'importe quelle saison pour la sous-espèce *fuscicaudatus* (Ali *et al.*, 1968-74). Les nids en forme de coupe sont construits à faible hauteur (du sol jusqu'à 3 mètres de haut) dans les broussailles. Les couvées comportent en général 3 œufs mouchetés de rose surtout au gros bout (Etchécopar *et al.*, 1983). La période d'incubation est de 12 jours (Ali *et al.*, 1968-74).

La reproduction est décrite de février à août à Hawaii avec un pic de mars à juin. L'élevage des jeunes au nid est de 12 jours (Van Riper *et al.*, 1979). En Floride, la saison de reproduction est définie de février à juin avec la présence de jeunes en mars-avril. L'oiseau nicherait préférentiellement en zone urbaine, la nidification en forêt étant rare (Carleton *et al.*, 1975). En Australie, des comportements reproducteurs ont été observés d'octobre à janvier (Paton, 1985).

A Hawaii, les distances inter-nids des 3 nids étudiés sont faibles (2,7 à 3,2 mètres) (Ohashi *et al.*, 1977) in (Van Riper *et al.*, 1979) et sembleraient ranger le *P. jocosus* dans les Bulbuls pouvant former des "colonies lâches".

*Bien que le Bulbul orphée soit maintenant largement réparti dans les zones tropicales où il pose de nombreux problèmes à l'agriculture ou à la biodiversité, différents aspects de son comportement restent peu connus.*



Chapitre 2 :

---

LA REUNION :

DES PAYSAGES INSULAIRES TROPICAUX

MODELES PAR DE FORTS GRADIENTS

---

*Rapport-gratuit.com*   
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

## LA REUNION : DES PAYSAGES INSULAIRES TROPICAUX MODELES PAR DE FORTS GRADIENTS

La Réunion, âgée de 3 millions d'années, se situe par 21°06' de latitude sud et 55°32' de longitude est. Constituant, avec Rodrigues et Maurice, l'archipel des Mascareignes, la Réunion en est l'île la plus étendue (50 km x 70 km; surface = 2512 km<sup>2</sup>) et la plus accidentée (Piton des Neiges : 3 069 m; Piton de la Fournaise : 2 631 m) (**Figure 1-2-1**). Elle est située à environ 180 km au sud-ouest de l'île Maurice et à 800 km à l'est de Madagascar.

L'origine volcanique récente de La Réunion est responsable d'une topologie particulièrement accidentée. Les paysages très heurtés ont été modelés par une érosion intense résultant de fortes précipitations.

L'action conjuguée d'une géomorphologie et d'un climat contrasté, génère une grande variété de microclimats, et, par voie de conséquence, de formations végétales. Cadet a défini, à partir du coefficient pluviothermique d'Emberger, une série de régions écologiques largement modulées par la nature et l'intensité des activités humaines (urbanisation et activités agricoles)(Cadet, 1977).

### A. Une grande diversité de climats

Le climat « tropical océanique » présente deux saisons bien marquées: une saison fraîche et sèche de mai à octobre, et une saison chaude et pluvieuse allant de novembre à avril pendant laquelle l'île est souvent touchée par des cyclones (Météo France, 1997).

A cette dissymétrie temporelle des précipitations se rajoute une hétérogénéité spatiale. Les forts reliefs de l'île sont, en effet, à l'origine d'une dissymétrie de précipitation entre la côte Est ou « côte au vent » (3 à 10 m d'eau par an) exposée aux alizés et la côte Ouest ou « côte sous le vent » (0,6 à 2 m d'eau par an) protégée du vent. Il en résulte un gradient de pluviométrie grossièrement orienté Ouest-Est néanmoins fortement nuancé par l'altitude (**Figure 1-2-2**).

Les variations de température sont, quant à elles, beaucoup plus assujetties à l'altitude. Les moyennes annuelles sur le littoral sont de l'ordre de 23 à 26°C et de 12 à 17°C pour des altitudes de 1500 à 2000 m (altitude maximale de nos relevés). Le gradient thermique moyen local est de 0°65C pour 100 m.

Les microclimats engendrés par ce régime pluviométrique très hétérogène, couplés aux effets de l'altitude sur la température constituent un paramètre majeur de la production de biomasse sur l'île et notamment de la production fruitière. Les périodes de fructification sont décalées dans le temps en fonction de l'altitude et induisent une disponibilité de la ressource fruitière quasi-continue et, ce, sur des surfaces relativement réduites du fait des fortes pentes.

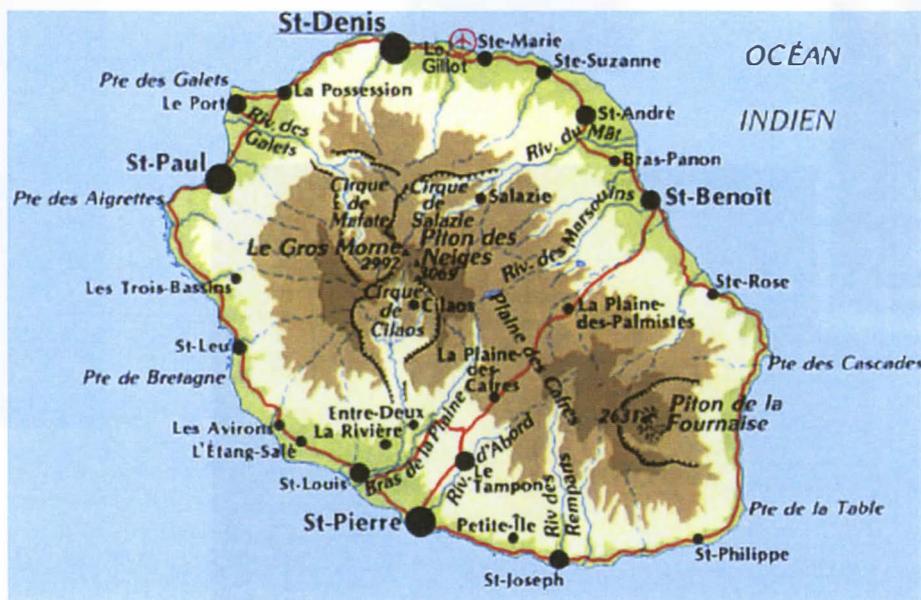


Figure 1-2-1 Carte de géographie physique de la Réunion

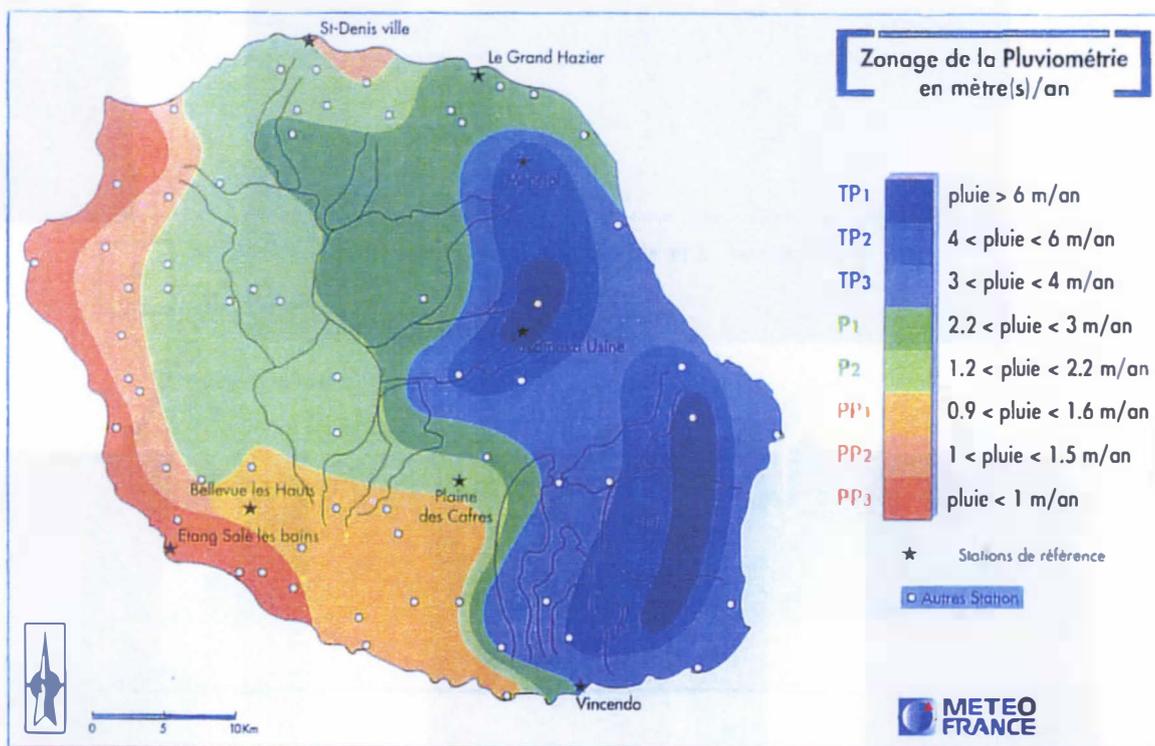


Figure 1-2-2 Zonage pluviométrique moyen annuel de l'île de la Réunion (Source Météo France)

## B. Une grande diversité de paysages

Les paysages actuels peuvent se résumer à trois grandes catégories (**Figure 1-2-4**) :

- les savanes présentes uniquement à l'Ouest : dans la zone la plus sèche de l'île. Elles couvrent une surface très réduite.
- Les paysages anthropisés dans lesquels on peut distinguer les villes et plusieurs paysages agricoles qui ont progressivement remplacé les forêts de basse altitude à de rares exception près (Sud de l'île, forêt de Mare-Longue)
- Les forêts qui revêtent de multiples formes engendrées par la multitude des microclimats présents sur l'île.

Nous présentons ici les paysages les plus communs de l'île (**Figure 1-2-3**).

### Paysages urbains

L'habitat humain est dispersé en règle générale et, à part en haute montagne, il existe peu de milieux où les habitations soient totalement absentes. Cependant le milieu urbain est concentré sur le littoral à quelques exceptions près dont nous n'avons pas tenu compte (Le Tampon, Salazie, Cilaos...). Il correspond à des zones résidentielles dans lesquelles les arbres sont très nombreux et les immeubles assez isolés. Les jardins contenant des espèces fruitières sont présents partout.

### Paysages agricoles

#### *La canne à sucre*

Les paysages des bas sont très marqués par la canne à sucre. La culture de canne peut couvrir plusieurs dizaines d'hectares en continu. Cependant, les enclaves de maraîchage et de vergers sont omniprésentes. Ce sont des milieux soumis à de constants changements et non des moindres : de décembre à juin, la canne passe de 0 à 4 m puis elle est coupée. Pour des raisons de capacité de production des usines de sucre, les planteurs sont soumis à des quotas, ce qui a pour conséquences d'étaler la coupe de la canne sur 6 mois. Une même parcelle peut alors être coupée en trois fois. Lors de la coupe, le milieu passe sans transition, d'un état de végétation dense de 4 m de haut à celui de sol recouvert de paille, ce qui donne des paysages très morcelés et différents d'une année à l'autre : certaines zones étant rasées sur de grandes surfaces, alors que d'autres bénéficient de canne non coupée ou déjà repoussée.

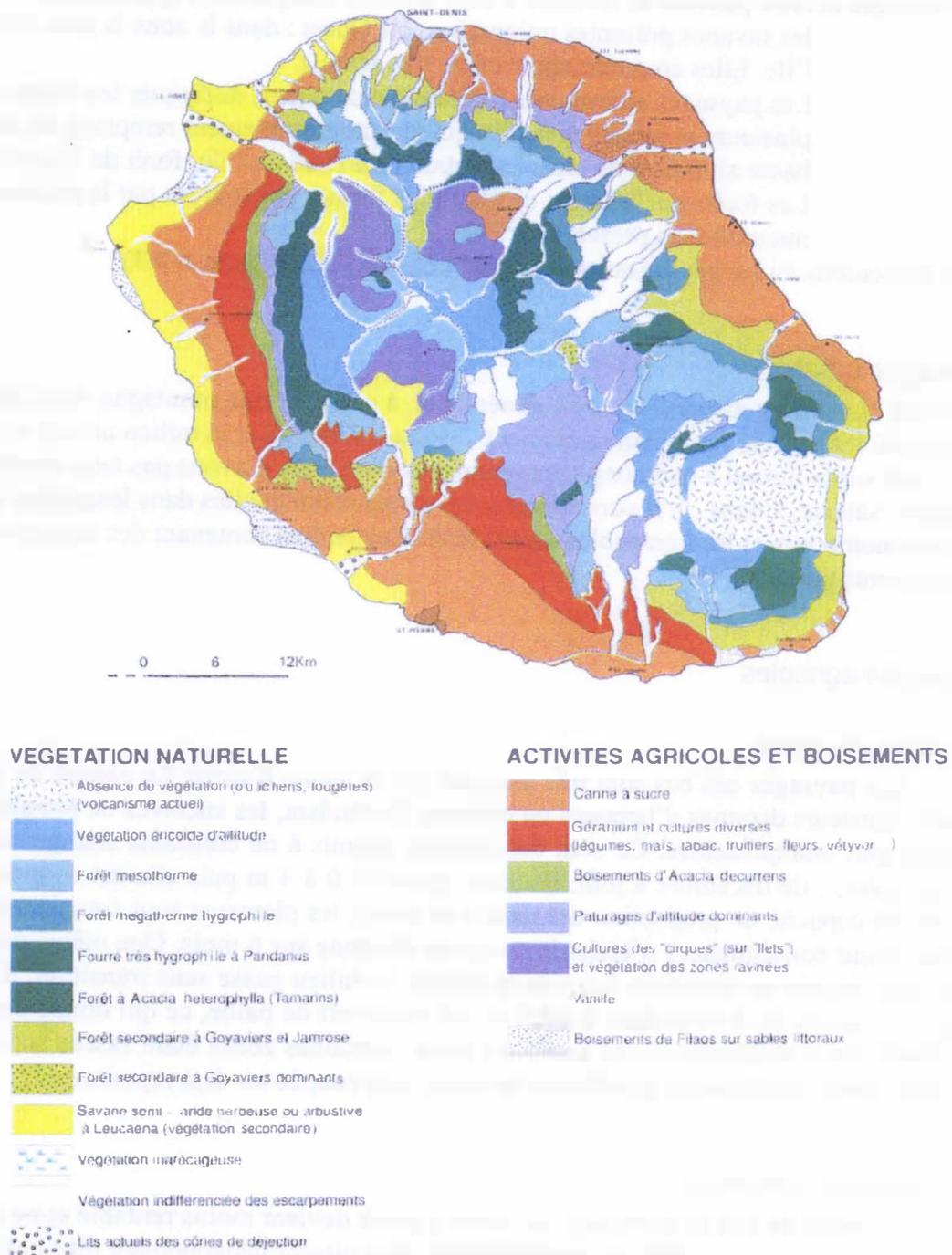
#### *Les cultures vivrières*

A partir de 800 m d'altitude, la canne à sucre devient moins rentable et ne se retrouve que de façon sporadique. Elle est remplacée par des cultures généralement plus basses et assez diversifiées (maraîchage, cultures fruitières, géranium...).

### Paysages forestiers

Le milieu forestier, est désormais constitué de forêts primaires définies par Cadet (Cadet, 1977) voisinant avec des formations secondaires induites par l'homme (sylviculture, formations denses d'espèces exotiques).

**VEGETATION NATURELLE PRIMAIRE ET SECONDAIRE (d'après Th. CADET)  
ET ACTIVITÉS AGRICOLES**



**Figure 1-2-4** carte de présentation des paysages

### *Végétation indigène*

L'île n'ayant jamais été reliée à un continent, son évolution en circuit fermé s'est traduite par un fort taux d'endémisme qui caractérise les forêts naturelles.

La végétation indigène est assez bien préservée en altitude, ce qui n'est pas le cas des régions de basse altitude où le paysage a été profondément modifié par l'homme, même si quelques reliquats sont présents sur les versants des ravines et que la réserve de Mare Longue au sud de l'île constitue une enclave de forêt primaire (Strasberg, 1995).

A l'origine, les forêts recouvraient l'île et étaient subdivisées en différents types correspondant aux conditions climatiques

- la forêt mégatherme hygrophile, ou forêt humide hétérogène de basse altitude (appelée localement "Bois de couleur des Bas") présente uniquement dans la zone au vent et aujourd'hui pratiquement disparue,
- la forêt mégatherme semi-xérophile, forêt semi-sèche, présente uniquement en basse altitude dans la zone au vent, et dans les cirques de Mafate et Cilaos. Elle subit actuellement une forte pression de la part d'espèces exotiques envahissantes telles que le choca (*Fucrea foetida*), la liane papillon (*Hiptage benghalensis*), le galabert (*Lantana camara*), l'avocat marron (*Litsea glutinosa*), et le faux poivrier (*Schinus terebenthifolius*)
- la forêt mégatherme hygrophile de moyenne altitude, ou forêt humide hétérogène de moyenne altitude, de 750 à 1100m à l'ouest et 600 à 800m à l'est,
- la forêt mésotherme hygrophile ou forêt humide hétérogène de montagne, bien conservée, au dessus de 1000 m à l'ouest et de 800 m à l'est, qui intègre les "Bois de couleur des Hauts", formations plus hétérogènes que les précédentes, composées pour l'essentiel des mêmes espèces végétales, mais localisées à plus haute altitude. Ces milieux ont à souffrir du développement des pestes végétales que sont la vigne marronne, *Rubus alceifolius*, le goyavier de Chine *Psidium cattleianum*, le longose, *Hedychium gardnerianum*, et le Bringellier marron *Solanum auriculatum*.
- les Tamarinaies (forêts à *Acacia heterophylla*) à la même altitude que les précédentes mais plutôt sur la côte ouest
- la végétation éricoïde d'altitude

Ces forêts indigènes présentent une relative homogénéité en dépit d'une diversité spécifique végétale importante. Les formations du littoral, notamment la forêt semi-xérophile, sont les plus menacées car elles subissent de fortes introductions. Cette biodiversité est menacée, notamment par l'introduction d'espèces exotiques (MacDonald *et al.*, 1991; Strasberg, 1995)

### *Plantations d'espèces ligneuses*

La sylviculture est pratiquée à la Réunion sous plusieurs formes. Elle concerne principalement une espèce à croissance rapide et dont le bois est de bonne qualité : *Cryptomeria japonica*. Cette espèce ne résistant pas aux cyclones, la sylviculture s'est diversifiée et concerne désormais aussi des essences locales.

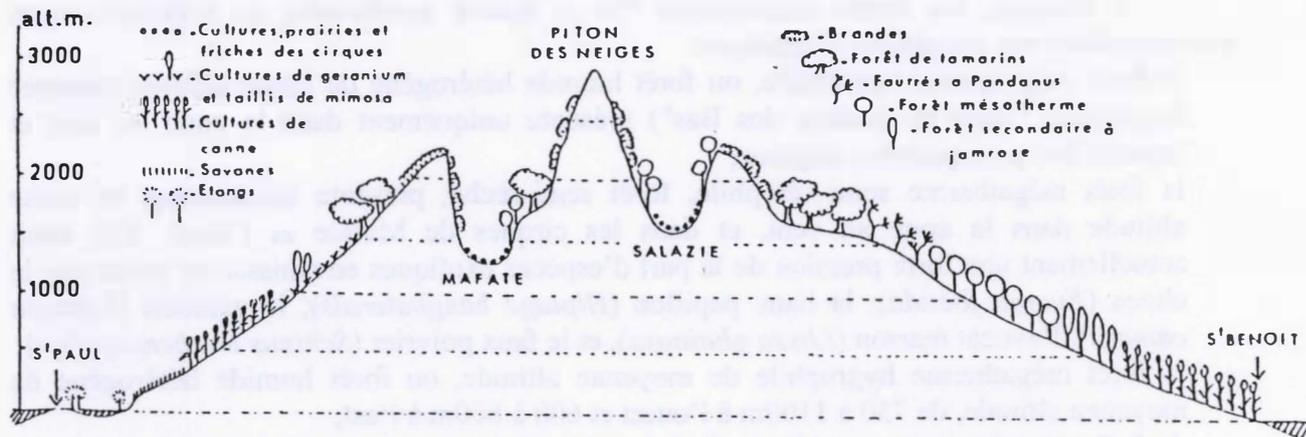


Figure 1-2-4 Etagement bioclimatique et effet de façade (coupe est ouest et représentation schématique de l'étagement de la végétation) (Barré 1983)

L'étagement bioclimatique de la végétation est marqué. Il diffère selon les versants du fait de l'effet de façade (figure 1-2-5).

### Importance des ravines

Le terme de ravine désigne à la Réunion le lit de torrents saisonniers. Ces éléments de paysages peuvent être extrêmement encaissés et donner lieu à de véritables précipices.

Les ravines, si elles représentent en surface une portion très limitée du territoire, constituent néanmoins à basse altitude les seules formations forestières souvent protégées de l'action de l'homme par leurs fortes pentes. Elles sont très marquées dans l'ouest de l'île où elles contrastent avec les paysages des bas moins arborés. *Hiptage benghalensis* y est particulièrement agressive et menace sérieusement les formations semi-xérophiles en utilisant notamment ces ravines comme corridor de propagation. A l'Est, les ravines se détachent moins du contexte général beaucoup plus arboré, et sont souvent envahies par une espèce ligneuse : le jamrosat (*Syzigium jambos*) dont l'abondance réduit la biodiversité.

## C. Histoire de l'avifaune

Les conséquences de la colonisation humaine sur l'avifaune des Mascareignes ont été désastreuses. Sur les 152 espèces disparues dans le monde depuis la fin du 17<sup>e</sup> siècle, près de 20% ont été décimées dans cette partie de monde. Ainsi l'avifaune originelle qui devait compter une soixantaine d'espèces d'oiseaux endémiques pour les 3 îles, n'en compte plus que 23 (Barré, 1988).

Découverte par les portugais, l'île de la Réunion est restée inhabitée jusqu'à ce que les premiers colons s'y établissent, il y a un peu plus de 3 siècles, et défrichent la frange côtière. Au 18<sup>e</sup> siècle, la pression démographique humaine s'accroît et les habitats de basse et moyenne altitude sont progressivement détruits. C'est à cette période que la plupart des espèces d'oiseaux disparaît.

Sur 37 espèces d'oiseaux nicheurs actuellement présentes sur cette île, 17 sont indigènes (dont 9 endémiques), le reste est constitué d'espèces exotiques dont certaines sont d'origine incertaine et de quelques espèces migratrices principalement marines (Barré, 1988).

## D. Histoire d'un peuplement humain

### Historique des successions

Les premiers animaux domestiques (caprins) furent lâchés par les arabes au 11<sup>e</sup> siècle et furent à l'origine des premiers sévices sur la faune et la flore avant même que l'île ne soit habitée. L'arrivée de l'homme sur l'île de la Réunion date du milieu du XVII<sup>e</sup> siècle. L'île devient très vite le "grenier des Mascareignes", on y trouve bétail, riz, légumes, fruits, qui servent à la subsistance des habitants mais aussi à l'approvisionnement des navires qui y font escale. Puis débute l'ère du café et d'autres cultures spéculatives telles que les épices et notamment la cannelle. La canne à sucre arrive au XIX<sup>e</sup> siècle et deviendra progressivement la culture principale de l'île (CNH, 1992). Les ravageurs des cultures, comme les rats, firent

aussi leur apparition à peu près en même temps, occasionnant aussi des dommages irrémédiables à beaucoup d'espèces d'oiseaux indigènes. Il semble aussi, que les animaux proches des hommes (chiens, porcs..) aient aussi causé la disparition d'espèces telles que la Tortue de St Paul , ou celle du solitaire de Bourbon (Berne, 1992). Mais le début du XVIIIe siècle est aussi marqué par la pullulation du criquet migrateur qui apparaît à Bourbon, fait des ravages et suscitera l'introduction du Martin triste *Acridotheres tristis*.

D'abord remplacées par le café, puis par la canne à sucre, les forêts de basse et moyenne altitude disparaissent au cours du XVIIIe siècle. L'exploitation des "Hauts" date de l'abolition de l'esclavage (1848). Cette partie de l'île est alors dévolue à l'élevage, aux cultures vivrières puis, dans l'Ouest, au géranium qui fait reculer la forêt jusqu'à 1400 m d'altitude (CNH, 1992).

#### Situation actuelle

La production de géranium ayant subi un fort revers au cours du XXe siècle, une bonne partie de ces terres est actuellement laissée en friches ou mise en pâtures (Blanfort, 1996). Ces zones sont particulièrement propices au développement de forêts secondaires où les pestes végétales prolifèrent allant jusqu'à constituer des formations quasi-monospécifiques (Robert, 1996). En outre l'urbanisation croissante fait reculer les champs de canne au détriment des dernières forêts de Basse altitude (exemple de Mare Longue).

***La Réunion est une île aux forts contrastes d'altitude, de climat et de paysage, ce qui a largement facilité notre découpage en plusieurs niveaux de fonctionnement écologique.***

Chapitre 3 :

---

**BASES THEORIQUES ET CHOIX METHODOLOGIQUES**

---



# BASES THEORIQUES ET CHOIX METHODOLOGIQUES

## A. Paysages et écosystèmes

### 1. Ecosystèmes, écocomplexes et paysages

La notion de géosystème proposée par Bertrand (1982) et présentée comme un système géographique lié à une unité spatiale bien déterminée, a parfois été opposée à celle d'écosystème qui peut s'appliquer à plusieurs niveaux de l'échelle spatiale (Forman *et al.*, 1986). La première, définie par les géographes, propose une vision plutôt phénoménologique alors que la deuxième est plutôt explicative (Blandin *et al.*, 1985). Mais qu'il s'agisse de géosystème ou d'écosystème, ces entités ont en commun l'homogénéité et il y est question d'associations d'espèces, étant entendu que le biotope tout comme la biocénose sont considérés comme homogènes (Duvigneaud, 1980).

Les aménageurs, souvent confrontés à de multiples interactions entre systèmes, ont développé le concept d'écocomplexe qui, en tenant compte des flux entre écosystèmes, répond au besoin d'un niveau d'intégration supérieur (Blandin and Lamotte, 1985).

Avec l'apparition de l'écologie du paysage, il a ensuite été fait appel à la notion de paysage, défini comme étant une « portion de territoire hétérogène composée d'ensembles d'écosystèmes en interaction qui se répètent de façon similaire » (Forman and Godron, 1986). Souvent dénoncé pour sa connotation subjective, le terme de paysage a pour les géographes une acceptation principalement visuelle, alors que les biologistes le définissent plutôt par sa structure et les activités humaines qui s'y déroulent.

### 2. Ecologie du Paysage

Employé pour la première fois en 1939 par Troll, le terme de Landscape ecology fut créé pour désigner une science à la croisée de la Géographie régionale et de la Biologie Végétale. Privilégiant les variations d'échelle tant spatiales que temporelles, elle a su trouver sa place dans la planification de l'occupation du sol comme dans l'analyse plus théorique des processus écologiques (Turner *et al.*, 1991).

Individualisée en réaction à l'écologie des écosystèmes, l'écologie du Paysage s'appuie sur (Burel *et al.*, 1999):

- la théorie de la hiérarchie
- la théorie biogéographique des îles
- la théorie des perturbations
- et des théories physiques telles que celle du chaos, celle de la percolation et la géométrie fractale

*L'écologie du paysage, en identifiant un niveau d'étude intermédiaire entre l'écosystème et la biosphère permet d'étudier les flux d'individus en environnement hétérogène*

## B. Intérêts de l'intégration de nouvelles variables spatiales et temporelles dans l'étude des invasions biologiques

En prenant en compte l'organisation de l'espace, l'écologie du paysage a permis d'envisager la dispersion sous un autre angle (Forman and Godron, 1986), (Burel and Baudry, 1999). Il ne s'agit plus alors du « déplacement qu'effectue un organisme entre son lieu de naissance et celui où il s'établira pour son premier essai de reproduction », comme le définit Blondel (Blondel, 1995), mais d'une notion plus large s'intéressant à un mouvement, ou type de mouvement, particulier (Burel and Baudry, 1999). Cette notion, rentrant parfaitement dans le cadre de la propagation d'une espèce envahissante, fournit à l'étude des invasions biologiques à la fois de nouveaux outils et de nouvelles perspectives.

### 1. Les variables envisagées dans les modèles de diffusion d'espèces invasives

Le modèle le plus ancien et dont s'inspirèrent beaucoup d'auteurs pour proposer des modèles plus complexes est celui de Fisher-Skellam. Il considère que la propagation d'une espèce envahissante est fonction du taux intrinsèque d'accroissement de population et de la dispersion (Williamson, 1996). Les deux paramètres pris en compte dans l'équation, en plus de la taille de la population, du temps et des dimensions spatiales, sont donc le coefficient de diffusion et le taux d'accroissement des populations. Le coefficient de diffusion, qui nous intéresse ici car représentatif du milieu, est le paramètre le plus difficile à estimer (Williamson, 1996). Certains utilisent des données de capture-recapture pour l'estimer (Shigesada *et al.*, 1997), d'autres se contentent de jauger si les valeurs théoriques sont raisonnables (Williamson, 1996). Dans l'ensemble, le coefficient de diffusion est donc assez mal mesuré et reste une valeur empirique dont on ne connaît pas les liens avec l'environnement biotique ou abiotique.

Le concept de taches favorables au sein d'une matrice neutre a permis d'élaborer une modélisation de la diffusion des espèces invasives s'inspirant du modèle de Fisher, mais qui prend en compte les variations du coefficient de diffusion et du taux de croissance intrinsèque selon le type d'élément rencontré, et donc en fonction des taches (Shigesada *et al.*, 1997).

### 2. Les variables spatiales proposées par l'écologie du paysage

#### *Notions d'éléments de paysage*

Dans l'analyse d'un paysage on distingue la matrice, les taches et les corridors. La matrice est souvent l'élément majoritaire en surface. Il joue un rôle important dans le fonctionnement du paysage puisque c'est sa « perméabilité » qui définit les possibilités de mouvements et le degré d'isolement des taches d'habitat (Forman and Godron, 1986). Les taches, sont des surfaces non linéaires différant en apparence de leur entourage (Forman and Godron, 1986). Elles « baignent » dans la matrice et forment une mosaïque (Burel and Baudry, 1999). Les éléments linéaires différents de la matrice, sont appelés corridors (Burel and Baudry, 1999). Lorsqu'ils sont assemblés, on parle de réseaux. A la périphérie des taches et des corridors, l'écotone est une zone linéaire séparant deux communautés. C'est un système large autour de la ligne que constitue la lisière. Il s'oppose au milieu intérieur et se caractérise par de fortes interactions avec les éléments jointifs (Burel and Baudry, 1999).

### *Relations paysages-espèces animales*

Les études de l'influence du paysage sur la distribution et l'abondance d'une espèce sont de deux ordres : l'approche métapopulation qui considère que le paysage est constitué de taches favorables et d'une matrice neutre ou défavorable, et l'approche paysage où cette dernière est considérée dans toute sa complexité (Burel and Baudry, 1999; Luoto *et al.*, 2001).

Pour étudier les relations existant entre la structure des paysages et les processus écologiques, divers indices ont été mis au point. Trois types d'indice peuvent ainsi être mis en regard des données biologiques :

- les indices de description géographique
- les indices de forme et de structure
- et les indices d'environnement ;

Les premiers quantifient la composition des paysages étudiés et permettent de relier les données biologiques à l'usage du sol. Les seconds mesurent l'hétérogénéité et la fragmentation du paysage en quantifiant la diversité de ses composants et leur forme. Ils permettent de relier les données biologiques à l'organisation des éléments du paysage. Les derniers mesurent les relations dans une fenêtre plus ou moins étendue autour du site d'étude ; ils font intervenir notamment les calculs de distance à des éléments source d'individus.

### *Définition de nouvelles variables à l'échelle du paysage: Hétérogénéité, fragmentation et connectivité*

De nouvelles variables pertinentes ont pu être définies, notamment pour l'étude de la dispersion des individus. Trois notions apparaissent essentielles :

- la connectivité, qui mesure les relations spatiales entre les taches. La connectivité est la faculté des espèces à se mouvoir et à tisser une relation entre des taches alors que la connexion spatiale est l'ensemble des éléments physiques qui peuvent permettre ces déplacements. Elle quantifie le degré de perméabilité du paysage aux mouvements des individus entre ses différents compartiments
- l'hétérogénéité qui quantifie la qualité de la mosaïque et la diversité des ressources. L'hétérogénéité prend en compte la diversité des éléments et leur arrangement spatial. On peut la mesurer par une formule dérivée de l'index de Shannon, qui peut s'appliquer à des cartes ou à une suite de points sur un transect (Burel and Baudry, 1999).
- la fragmentation qui représente la réduction de la surface des « taches » d'habitat et la distance les séparant les unes des autres.

### *Diffusion physique et dispersion biologique*

La percolation connue en tant que phénomène physique de diffusion de fluide dans un milieu hétérogène permet de décrire des phénomènes biologiques. Cette théorie permet notamment d'expliquer des observations de type tout ou rien, en les reliant à la structure du milieu dans lequel l'information diffuse, et à une valeur seuil (seuil de percolation) mesurant la proportion d'éléments favorables à la diffusion par rapport aux éléments hostiles (Burel and Baudry, 1999) .

En écologie, les applications portent sur les mouvements des animaux et la propagation des perturbations (Milne, 1991). On comprend bien son intérêt dans la modélisation des phénomènes de propagation d'espèces envahissantes. La géométrie fractale permet alors de mesurer le périmètre des pixels favorables jointifs (Burel and Baudry, 1999) et de quantifier le degré d'irrégularité et de fragmentation d'un paysage. L'étude de la diffusion des organismes a trouvé des outils novateurs dans la géométrie fractale qui permet

d'établir des liens entre la dimension fractale des éléments du paysage et la vitesse de diffusion (Milne, 1991).

#### *Prise en compte de l'hétérogénéité spatiale dans cette étude*

Pour tester les relations existant entre structure du paysage et abondance d'oiseaux, nous avons utilisé des mesures d'occupation du sol ainsi que des indices de structure tels que l'indice de Shannon et la Dimension Fractale des taches.

L'étude des domaines vitaux et des abondances d'oiseaux dans l'espace, nous a permis d'identifier des indices d'environnement et de connectivité, tels que les distances aux ravines ou les longueurs des axes principaux des domaines vitaux.

Nous avons cherché à caractériser le paysage du point de vue de l'oiseau en nous plaçant à l'échelle de la station, puis à l'échelle de sites de 50 ha, et enfin en identifiant les variations de taille du domaine vital du Bulbul orphée en fonction de la nature et de la structure du paysage.

### 3. Prise en compte de l'hétérogénéité temporelle

Les perturbations qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique, sont réputées favoriser les invasions (Williamson, 1996). Les définitions du concept de perturbation sont nombreuses. Blondel les définit comme étant «des événements localisés et imprévisibles qui endommagent, déplacent, ou tuent un ou plusieurs individus ou communautés, créant une occasion de colonisation pour de nouveaux organismes »(Blondel, 1995). Certains y ajoutent la notion de changement dans les ressources, la disponibilité du substrat ou l'environnement physique (White *et al.*, 1985).

Un autre phénomène est susceptible d'intervenir dans le succès ou l'échec des invasions selon Williamson. Indépendamment des caractéristiques strictement biologiques de l'espèce, cet auteur met en avant la fluctuation des ressources exploitables répercutée régulièrement sur les populations et donnant lieu à des phénomènes de type « cycles instables prédateur-proie » comme étant un facteur important dans l'évolution d'un processus d'invasion.

#### *Les variables envisagées dans l'étude des invasions biologiques et de la dispersion*

La vitesse de propagation de l'espèce peut être prédite, soit en déterminant des paramètres de biologie des populations au sein des populations existantes (dispersion, âge de reproduction ...), soit en extrapolant à partir des données connues sur la vitesse de propagation de l'espèce (Hastings, 1996).

La fidélité à un site peut être définie, soit par la tendance d'un animal à rester au même endroit durant une longue période de temps (de l'ordre de la saison), soit par le retour à une aire occupée antérieurement (White et Garrott, 1990).

#### *Prise en compte de l'hétérogénéité temporelle dans cette étude*

Afin de rendre compte de tout type de déplacements possibles et de progresser dans la détermination des formes possibles de dispersion chez le Bulbul orphée, nous avons mis en place des protocoles mettant en œuvre différents pas de temps imbriqués les uns dans les

autres, qui évaluent les variations d'abondance d'oiseaux à l'échelle de la journée, des saisons, voire de la colonisation, soit de la décennie.

Pour ce qui est de la colonisation, ce travail se place selon une approche synchronique. A la différence de beaucoup de travaux qui étudient les différences entre un état initial et un état après perturbation, notre étude est focalisée sur l'existence possible de comportements différents en des lieux ayant des histoires différentes. L'étude est néanmoins faite en même temps pour tous les sites considérés. Les relevés ont donc été effectués sur trois zones de l'île correspondant à des degrés différents de colonisation. Les conclusions devraient nous renseigner sur l'évolution de ces comportements en fonction de l'histoire de la colonisation.

L'étude au niveau paysage est plus de type suivi et permet d'examiner des comportements saisonniers grâce à des relevés mensuels répétés trois fois dans la journée.

*En utilisant des variables spatialisées, l'Ecologie du Paysage permettra d'affiner la caractérisation de la phase de propagation d'une invasion biologique. Les variables jugées comme pertinentes pour la présente étude concernent la nature et la structure des paysages.*

## C. Apports de la théorie de la hiérarchie à l'étude des invasions biologiques

### 1. Hiérarchisation des niveaux d'étude

Plusieurs approches utilisent des cadres d'étude faisant intervenir des échelles différentes et souvent emboîtées. C'est le cas de la théorie hiérarchique (Allen et Starr 1982,) qui intègre l'écologie des paysages (Turner and Gardner, 1991; Burel and Baudry, 1999). La théorie de la hiérarchie permet de décomposer les systèmes complexes en niveaux d'organisation grâce à une répartition des observations selon différentes échelles de temps et d'espace (Burel and Baudry, 1999). Elle est fondée sur l'existence d'une corrélation entre les échelles de temps et d'espace ainsi que sur la liaison des vitesses de fonctionnement des processus avec les niveaux d'organisation. Les niveaux d'intégration sont définis à la fois par des échelles spatio-temporelles disjointes, des vitesses de fonctionnement différentes et aussi par des variables qui leur sont propres ; ils ont été argumentés et définis pour les activités des mammifères (Senft *et al.*, 1987) ou des oiseaux (Wiens, 1985) (Clergeau, 1995).

Il est nécessaire de distinguer l'échelle (qui caractérise la dimension spatiale ou temporelle) du niveau d'organisation (qui caractérise la place au sein d'une hiérarchie biotique) (Turner and Gardner, 1991). L'identification des niveaux possibles varie avec les auteurs. Bergin distingue quatre niveaux: le niveau biogéographique (1000 km<sup>2</sup>) comme suffisamment large pour qu'une espèce puisse être confrontée à plusieurs climats et écosystèmes, le niveau régional (100 km<sup>2</sup>) correspondant aux grands usages géographiques du sol et qui est souvent associé avec des biomes spécifiques tels que les déserts ou les forêts, le niveau du macrohabitat (10km<sup>2</sup>) : qui inclut la zone minimum pour laquelle une population boucle son cycle de vie et le niveau du microhabitat qui se réduit à la zone autour du nid (Bergin, 1992). Les études portant sur le niveau régional comparent les paysages les uns avec les autres alors que celui portant sur le niveau du paysage traite des variations au sein d'un même paysage (Cale *et al.*, 1994).

Pour les agronomes, le fonctionnement des systèmes agraires peut aussi s'analyser à différentes échelles spatiales qui correspondent à des niveaux différents de fonctionnement. Jouve 1984 en identifie sept :

- les grandes aires agro-écologiques de l'ordre de  $10^8$  à  $10^9$  ha
- les espaces nationaux ( $10^6$  à  $10^8$  ha)
- la région ( $10^4$  à  $10^6$  ha)
- la petite région agricole ou « pays » ( $10^3$  à  $10^4$  ha)
- les collectivités rurales ( $10^3$  ha)
- les unités de production (1 à 100 ha)
- les parcelles (1 à 10 ha)

Dans l'étude des systèmes, on fait correspondre les notions de système agricole et de système de culture au niveau régional, la notion de système de production au niveau de l'unité de production qui est assez proche du niveau local et on définit un niveau supplémentaire, celui de la parcelle (et du troupeau) (Bedu *et al.*, 1987). Les disciplines mises en œuvre à ces niveaux appartiennent à trois catégories : l'étude du milieu physique (agroclimatologie, morphopédologie, phyto-écologie, géographie), la socio-économie, et les sciences techniques dans lesquelles on place entre autres, la protection des cultures (Jouve *et al.*, 1984). Ces trois catégories voient leur influence varier en fonction de l'échelle prise en compte. L'étude du milieu physique concerne essentiellement les grandes échelles (au sens donné par les écologues et non par les géographes, c'est à dire couvrant de larges surfaces (Wiens, 1989)), même si elle est souvent impliquée dans les autres. L'outil privilégié en est la cartographie. La socio-économie intervient surtout dans le diagnostic au niveau régional, elle permet d'identifier à la fois les contraintes et les possibilités de développement. Les sciences techniques qui débouchent sur des conseils techniques ou de gestion, sont rarement maître d'œuvre en matière de diagnostic. Elles fournissent néanmoins des appuis spécialisés importants.

Il résulte de cette approche l'apparition de niveaux intermédiaires correspondant à des réalités socio-économiques qui viennent s'intercaler entre les niveaux précédemment définis.

En terme d'impact des organismes invasifs, Parker *et al.* utilisent aussi la notion de niveaux (Parker *et al.*, 1999):

- effets sur les individus (paramètres démographiques...)
- effets génétiques
- effets sur les dynamiques des populations (abondances, croissance de population...)
- effets sur les communautés (richesse spécifique, diversité, structure trophique)
- effets sur le fonctionnement des écosystèmes (disponibilité des nutriments, productivité primaire).

L'étendue est définie comme étant la taille de la surface d'étude ou sa durée (Turner and Gardner, 1991) alors que le grain est la taille des unités individuelles d'observation. L'étendue est souvent assimilée à l'échelle d'étude. L'étendue et le grain définissent les limites de résolution d'une étude, et les variations d'une des deux entraînent des variations dans la définition de l'autre (Wiens, 1989). A mesure que le grain augmente, une plus grande proportion de l'hétérogénéité spatiale est perdue et la variance de la variable étudiée diminue, alors qu'elle augmente si l'on élargit l'étendue sans toucher au grain (Wiens, 1989).

## 2. Complexité des systèmes et méthodes d'analyse

« Les principes de l'écologie systémique impliquent la prise en compte de plusieurs niveaux d'organisation, la difficulté réside dans l'établissement des liens entre ces niveaux » (Blanford, 1996). L'analyse systémique propose une compréhension de la complexité des systèmes. Méthode innovante plutôt qu'école de pensée, elle propose d'autres concepts de modélisation de la complexité des systèmes. Par son côté résolument pluri-disciplinaire, elle se distingue de la démarche analytique, nécessairement cloisonnée par discipline, qui analyse individuellement les composantes du système. C'est en ce sens que cette démarche holistique privilégie les changements d'échelle, mais elle se distingue aussi par une approche exploratoire laissant une large part à la phase de diagnostic, et qui est caractérisée par l'identification et la hiérarchisation des facteurs intervenant dans un processus. Elle n'est pas antinomique de la démarche analytique, et des étapes analytiques s'avèrent même indispensables (Blanford, 1996).

On appelle système « un ensemble d'éléments liés entre eux par des relations lui conférant une certaine organisation pour remplir certaines fonctions » (Jouve in (Bedu, Martin, Knepfler, Tallec and Urbino, 1987)). Un système agricole, est « un mode d'exploitation du milieu, historiquement constitué, durable, système de force de production adapté aux conditions bio-climatiques d'un espace donné et répondant aux conditions et aux besoins sociaux du moment » ( Mazoyer in (Bedu, Martin, Knepfler, Tallec and Urbino, 1987)). C'est un concept qui correspond à un niveau d'organisation régional, et qui renvoie à l'organisation générale d'une communauté rurale.

## 3. Choix des niveaux d'intégration et des échelles pour cette étude

Conformément à la Théorie de la hiérarchie nous avons mis en place un protocole spatial comprenant des échelles imbriquées. Cette méthode déjà utilisée pour les communautés d'oiseaux (Jokimäki *et al.*, 1996) permet de prendre en compte les variables en fonction des échelles de perception, et d'évaluer la part des facteurs biogéographiques et celle des facteurs intervenant à l'échelle du paysage dans les dynamiques spatiales et temporelles des communautés d'oiseaux (Blondel *et al.*, 1988; Virkkala, 1991).

### *Choix des échelles*

Pour étudier la dynamique de colonisation du Bulbul orphée, nous avons choisi 4 échelles d'étude combinant l'espace et le temps et pouvant définir quatre niveaux de fonctionnement différents .

- La plus ample, à l'échelle de l'île et de la décennie, permet de comparer différents degrés d'invasion matérialisés par des zones de l'île situées à des distances variables des points d'introduction. On peut remarquer que le niveau biogéographique, défini en milieu continental, se retrouve, en contexte insulaire volcanique, concentrée sur de faibles surfaces qui présentent des caractéristiques très contrastées selon le versant de l'île et l'altitude.
- L'échelle du transect paysager et de l'année qui permet des comparaisons inter-paysage et inter-saisons.
- L'échelle des comparaisons intra-paysage qui permet d'étudier les phénomènes liés à des groupes d'oiseaux en fonction de différentes composantes d'un même paysage

- L'échelle du macro-habitat et de la journée qui permet des comparaisons d'habitat. Elle correspond à l'utilisation de l'espace au niveau individuel et permet de prendre en compte les phénomènes très localisés ainsi que les rythmes journaliers. D'autres échelles interviennent dans ce travail. L'échelle régionale administrative apparaît comme une réalité socio-économique, c'est à ce niveau que se place le groupe de travail. Elle englobe les deux premières notions ci-dessus. L'échelle du paysage est aussi une notion qui peut englober les deux dernières échelles définies ici. Nous utiliserons le terme d'échelle biogéographique pour les deux premières notions appliquées ici à l'île de la Réunion et le terme d'échelle du paysage pour les deux secondes en séparant néanmoins plusieurs aspects à chaque fois.

### *Variables choisies et protocoles mis en place*

Cette étude s'appuie sur une méthodologie multi-échelle, mettant en œuvre des protocoles imbriqués dans l'espace (niveaux de l'île et du paysage) et du temps (déplacements saisonniers et journaliers) qui répondent aux contraintes d'étude de la biogéographie et des paysages.

Nous avons distingué un niveau qualifié de biogéographique qui prend en compte les variations des facteurs climatiques et biotiques de type compétition à l'échelle de l'île, et un niveau qualifié de paysage qui envisage les effets de divers indices décrivant la nature et la structure des paysages (% occupation des sols, dimension fractale et Index de Shannon) sur la distribution des oiseaux. Nous avons retenu notamment deux facteurs abiotiques qui interviennent de façon significative dans le succès des invasions aviaires (Blackburn *et al.*, 2001) : La pluviométrie annuelle, connue comme étant un facteur de distribution et de ségrégation des *Pycnonotidae* (Vijayan, 1975; Lloyd *et al.*, 1998) et l'altitude, fortement corrélée à la température (alors que la pluviométrie ne l'est pas sur une île tropicale).

L'ensemble des facteurs étudiés à chacun des niveaux est résumé dans le **Tableau 1-3-I**.

**Tableau 1-3-I.** Types de variables étudiées au niveau biogéographique insulaire et au niveau paysage

	<b>Biogéographie, décennie et invasion</b>	<b>Paysages, saisons et propagation</b>	
Variables abiotiques dont l'effet a été testé sur les abondances de <i>Pycnonotus jocosus</i>	Distance aux points d'introduction	Nature du paysage	Perturbation (coupe de la canne)
	Présence de barrières naturelles	Occupation du sol	
	Altitude	Structure du paysage	Alternance des saisons
	Pluviométrie annuelle	Distance aux lisières	Fidélité journalière au site
Variables et facteurs biotiques étudiés sur <i>Pycnonotus jocosus</i>	Régime alimentaire	Compétition avec une espèce proche	Morphométrie

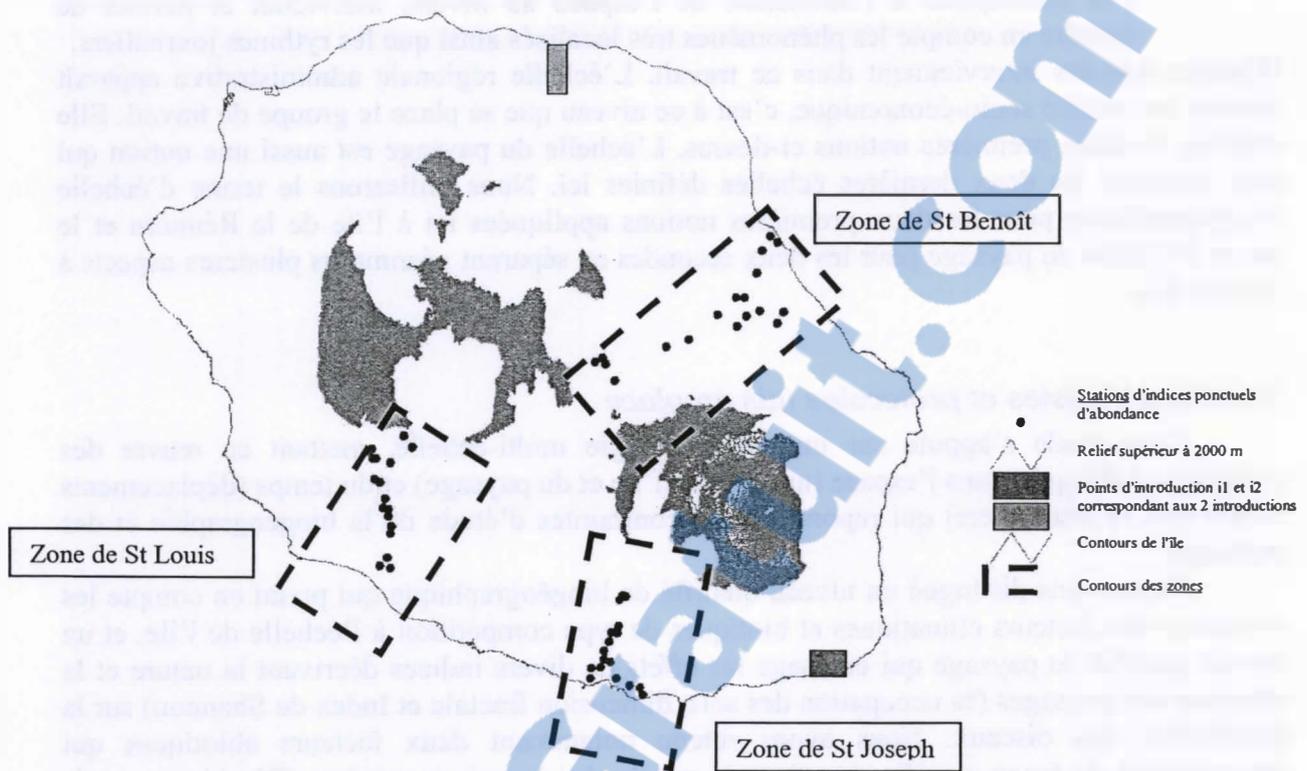


Figure 1-3-1 : Situation des zones, des transects, et des stations sur l'île

### *Terminologie spatiale adoptée*

Les paysages de la Réunion ont été décrits dans le chapitre précédent. La typologie que nous avons adoptée donne plus d'importance aux milieux anthropisés, que celle choisie par Besnard *et al.* (Besnard *et al.*, 1996). Elle se veut plus représentative des paysages de l'île d'une part, plus adaptée à l'étude d'un oiseau présenté dans la littérature comme un commensal de l'homme d'autre part, et en dernier lieu, prenant en compte des problèmes de gestion qui ne sauraient être résolus en occultant totalement l'influence de l'homme. Nous avons ainsi retenu les paysages :

- « Ville »
- « Canne à sucre »
- « vergers des hauts »
- « forêts »

Le protocole (**Figure 1-3-1**) que nous avons mis en place s'appuie sur 3 grandes zones qui comprennent chacune un transect de 18 stations et 3 sites. Les stations choisies le long de chaque transect ont été catégorisées par paysage. Chacun des paysages retenus comprend 4 stations.

Nous utilisons le terme de station dans le sens du lieu physique sur lequel ont été effectués des Indices Ponctuels d'Abondance (IPA) répartis dans le temps. Il y a 54 stations réparties dans l'île.

Les stations sont réparties le long d'un gradient altitudinal. Chaque transect regroupe 18 stations réparties selon un gradient altitudinal et un gradient de paysages :

- 4 stations en paysage urbain entre 0 et 300m d'altitude
- 4 stations en paysage canne à sucre entre 200 et 600 m
- 4 stations en paysage agriculture des hauts entre 500 et 1000 m
- 4 stations en paysage forêt entre 800 et 1600 m
- 2 stations en ravines.

Les sites correspondent à des portions de territoire, d'à peu près 50 ha, supposés représentatifs d'un paysage donné. Il y a 9 sites représentatifs de 3 types de paysages. Ce sont les lieux sur lesquels ont été effectués

- les opérations de baguage
- les prélèvements de fientes
- les suivis de radio-tracking,
- Des suivis de population par comptage sur plans quadrillés

*La hiérarchisation des niveaux d'étude propose de prendre en compte des variables spatiales et temporelles différentes selon le niveau d'organisation considéré. La compilation de ces données dans une analyse systémique permet alors d'appréhender la complexité des systèmes. Les échelles choisies sont celles de l'île qualifiée de biogéographique et celle du paysage. Des variables biotiques et abiotiques ont été étudiées pour chacune d'elle.*

## D. Biogéographie et invasion d'une île par un passereau

### 1. Construction d'outils de diagnostic

La discrimination de facteurs pouvant influencer sur la distribution et l'abondance d'une espèce est une première étape essentielle dans l'élaboration d'outils de diagnostic rapide en matière de prédiction du risque (de la Roque de Severac, 1997). Nous avons ainsi orienté notre étude vers la construction d'outils de diagnostic des systèmes naturels et agricoles pour la gestion des populations d'oiseaux en vue d'améliorer:

- La protection des cultures d'une part,
  - la protection des milieux naturels d'autre part.
- Les variables retenues comme pertinentes constituent :
- d'une part des outils de modélisation du processus spatial d'invasion
  - d'autre part des outils de diagnostic liés à des objectifs de gestion tels que l'établissement de cartes à risques.

Le suivi d'un projet de développement agricole s'effectue en employant les données contenues dans un système d'information de gestion. Elle intervient notamment dans la prise de décision en matière de gestion (Casley *et al.*, 1987). Un facteur essentiel dans la réussite d'un tel projet réside dans le choix d'indicateurs appropriés permettant de refléter la concordance entre les motivations des bénéficiaires et les raisons d'être du projet (Casley and Kumar, 1987). Le travail présenté ici vise à définir de tels outils. Les indicateurs ou marqueurs viendront s'inscrire dans un contexte de gestion intégrée menée par le groupe de travail « Merle de Maurice ». Ils serviront d'outils de diagnostic et de suivi dans la mise en place d'une lutte et d'une stratégie de lutte contre l'oiseau.

### 2. Des outils d'analyse de données adaptés

#### *Pertinence des analyses multidimensionnelles dans la sélection de variables*

Empruntée à l'écologie végétale, l'analyse multidimensionnelle est un outil couramment utilisé dans les études de sélection d'habitat chez les petits oiseaux terrestres (Morse, 1985). Ayant pour rôle principal la réorganisation des données, ce type d'analyse fournit une meilleure lisibilité et l'identification a posteriori de groupes de données, ainsi que des associations et oppositions entre ces groupes. Elle présente l'avantage, comparativement aux statistiques descriptives ne traitant qu'une ou deux variables à la fois, de proposer un outil de synthèse intéressant (Escofier *et al.*, 1998).

Travailler simultanément sur plusieurs échelles permet de décider de la pertinence du niveau d'analyse pour un phénomène donné. Dans ce cadre, l'analyse factorielle des correspondances procure une méthode d'étude de l'incidence de mêmes facteurs sur des niveaux différents (Piron, 1993). La méthode de l'analyse factorielle des correspondances, peut aussi être appliquée à des données dynamiques, et permettre ainsi d'expliquer la liaison statistique entre les régions et les époques (Lebreton, 1973). L'analyse des correspondances est à l'intersection des notions d'optimum écologique et d'espèce indicatrice (Prodon *et al.*, 1994)

Le pouvoir discriminant des analyses inter et intra-classe et de l'analyse discriminante permet de distinguer, parmi un ensemble de facteurs sélectionnés *a priori*, le ou les facteurs pertinents pour la description des différences observées dans les conditions expérimentales.



## *Régressions multiples, hiérarchie et globalité*

La régression multiple linéaire fournit un modèle utilisé dans la quantification de l'abondance d'une espèce de vertébrés en fonction de facteurs biogéographiques et structuraux (Walsh *et al.*, 1996). C'est un outil puissant qui permet en outre de s'affranchir pas à pas de l'influence des variables efficaces pour ne plus prendre en compte que l'effet qui ne leur est pas dû. Il s'applique particulièrement au cas présent en ce sens qu'il permet de hiérarchiser les différents niveaux étudiés.

## *Statistiques spatiales*

Il existe 3 classes spécifiques de données spatiales (Kaluzny *et al.*, 1998):

- les données géostatistiques qui sont des mesures prises sur des sites ponctuels fixes. La variabilité spatiale est alors modélisée en fonction de la distance entre les sites d'échantillonnage,
- les données en réseau qui sont constituées de variables associées à des régions agencées ou non en grilles. La relation de voisinage peut être définie par les distances entre centroïdes des régions, les frontières ou tout autre paramètre.
- les semis de points pour lesquels les sites eux-mêmes sont les variables prises en compte.

Les outils utilisés pour analyser les données spatiales diffèrent avec le type de données rencontré.

- Les données géostatistiques sont traitées en tant que réalisation de fonctions aléatoires. On utilise des outils de type exploratoire comme les variogrammes qui permettent d'interroger les données (Chauvet, 1992). La modélisation par mise en équation passe par le rangement des couples de données dans un réseau de classes de distances (ou lags) et son association à la moyenne des écarts quadratiques correspondants. Elle permet d'obtenir, par interpolation (ou krigeage), des estimations de points pour des sites non échantillonnés.
- L'analyse des données en réseau permet de trouver les plus proches voisins, de calculer des autocorrélations ou de modéliser la relation spatiale sous forme d'autorégression. L'autocorrélation spatiale exprime la liaison pouvant exister entre les valeurs prises par une variable aléatoire dans un ensemble de zones géographiques et la situation de ces zones les unes par rapport aux autres (Jayet, 1993).
- L'analyse des semis de points permet de tester la distribution de points qui n'ont pas été fixés par le protocole en utilisant des méthodes telles que celle du noyau. Une analyse exploratoire peut être faite par la méthode du plus proche voisin.

## *Choix des outils d'analyse*

Mettre en évidence la nature des facteurs pouvant influencer sur cette distribution a été notre premier souci. Les hiérarchiser pour chaque échelle d'étude fut une seconde étape. Les outils utilisés dans ce cadre sont des outils de type exploratoire utilisant les statistiques multidimensionnelles, et des modèles linéaires. La finalité de cette étude étant de participer à la modélisation de la dynamique de propagation de cet oiseau sur l'île, nous avons cherché à mettre en évidence les principaux facteurs responsables de l'abondance d'oiseaux aux différentes échelles.

Pour déterminer des tendances générales permettant de valider les indicateurs obtenus, nous avons aussi cherché à voir s'ils ne s'excluaient pas (variables corrélées). L'introduction de séries chronologiques a permis d'autre part d'identifier les mouvements à court et à long

terme. Pour cela, les statistiques multidimensionnelles ont été utilisées ainsi que les outils proposés par les statistiques spatiales sur semis de point.

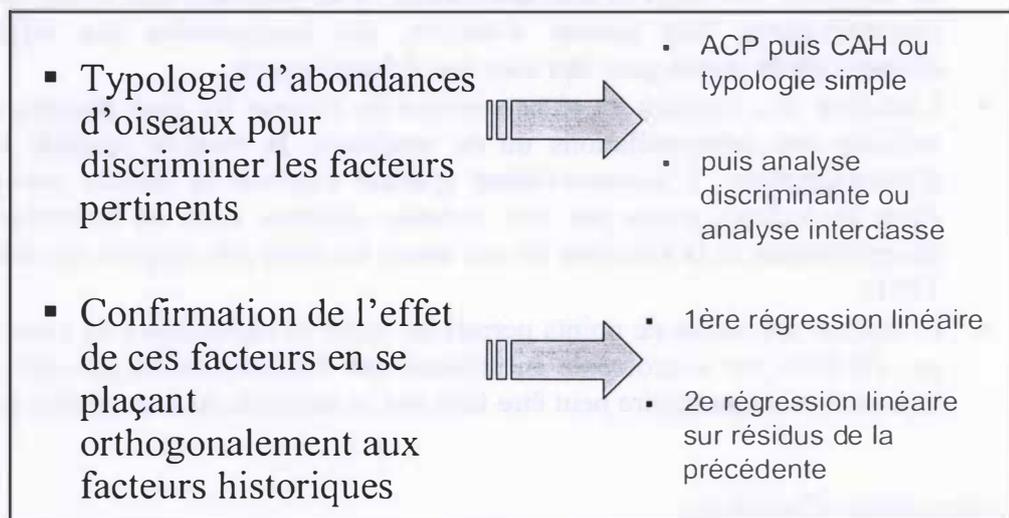
De façon à identifier les facteurs intervenant dans la distribution des oiseaux au sein des paysages, nous avons établi une typologie basée sur les abondances d'oiseaux puis discriminé les facteurs responsables de cette typologie.

Nous avons accordé une large place aux analyses multivariées tant du point de vue descriptif-exploration des données que du point de vue explicatif-recherche de liaisons entre variables. Les ordinations de type ACP et Classification Hiérarchique Ascendante ont été utilisées à des fins de typologie ainsi que les AFC. L'analyse factorielle discriminante et l'analyse inter-classe sont des outils de choix dans la recherche et la hiérarchisation des descripteurs et ont été utilisées. Elles nous ont permis d'isoler des facteurs à chaque niveau d'étude.

### 3. Démarche statistique adoptée

Les analyses ont été faites en 2 étapes. Une première étape (parties II et III) a permis de sélectionner les facteurs susceptibles d'influer sur les abondances d'oiseaux en fonction des échelles d'étude. Une seconde étape a permis de s'affranchir de l'effet des facteurs de l'échelle biogéographique et de vérifier si les facteurs identifiés à l'échelle des paysages ont encore un effet significatif. La démarche est présentée dans la **Figure 1-3-2**.

**Figure 1-3-2** Outils choisis pour discriminer les facteurs pertinents et leur influence conjointe aux deux échelles d'étude

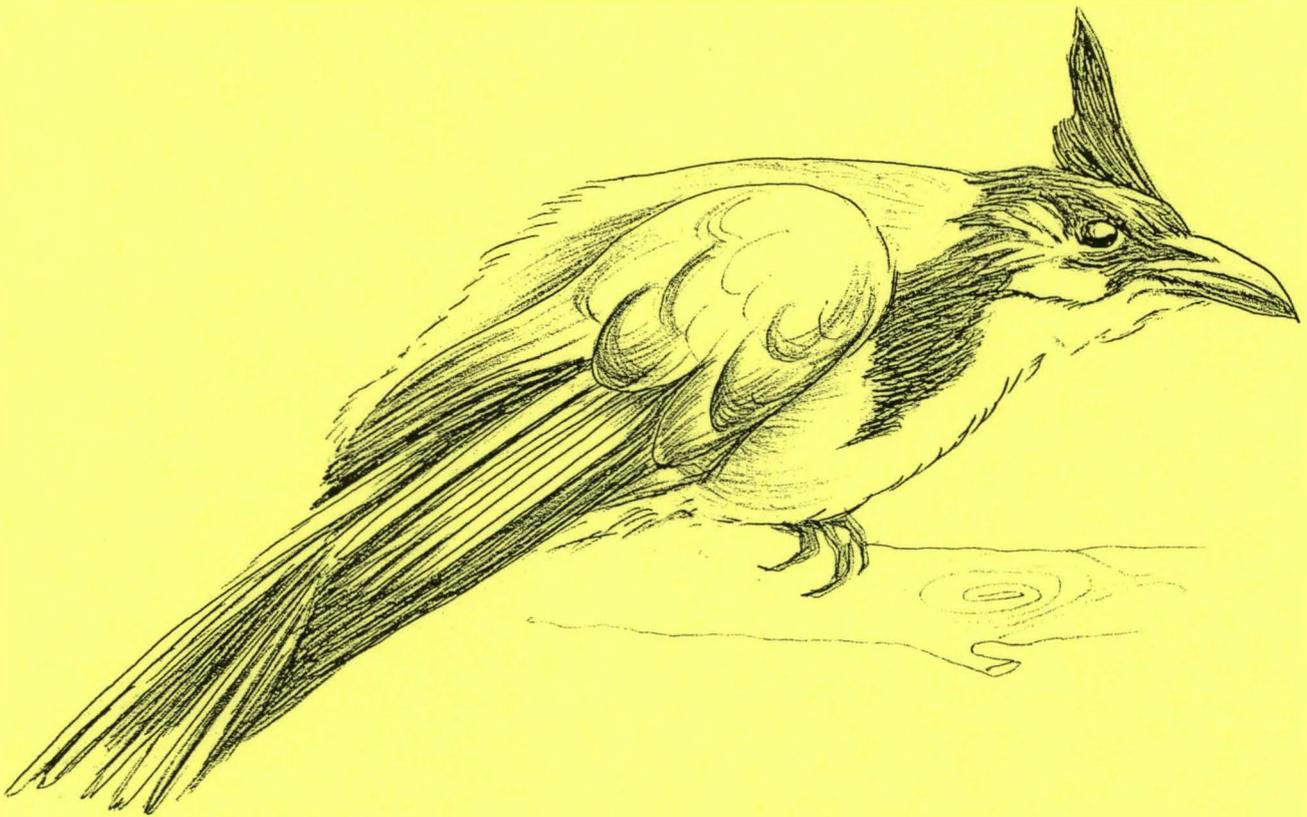


*Dans le but d'identifier des indicateurs de forte abondance de Bulbuls et caractériser les facteurs favorisant la propagation de l'oiseau, nous avons eu recours à des typologies. Les outils statistiques utilisés font appel à l'analyse de données pour la sélection des indicateurs et à la régression multiple linéaire pour la modélisation des abondances d'oiseaux.*

## E. Récapitulatif des niveaux d'intégration adoptés et des outils utilisés

*L'écologie du paysage, qui tient compte des flux d'individus entre écosystèmes, propose une méthodologie multi-échelle intégrant des variables spatiales et temporelles en adéquation avec la description des mécanismes de propagation d'une espèce invasive.*

*Les niveaux d'intégration étant définis par des échelles spatio-temporelles disjointes, nous avons distingué un niveau qualifié de biogéographique qui prend en compte les variations des facteurs climatiques et biotiques de type compétition à l'échelle de l'île, et un niveau qualifié de paysage qui envisage les effets de divers indices décrivant la nature et la structure des paysages (% occupation des sols, dimension fractale et Index de Shannon) sur la distribution des oiseaux. Sur le plan temporel, l'étude au niveau biogéographique se place d'un point de vue synchronique qui prend en compte les réponses des oiseaux dans trois situations de colonisation différentes. L'étude au niveau paysage est plus de type suivi et permet d'examiner des comportements saisonniers.*



**Partie II : ECOLOGIE de l'INVASION  
au niveau de l'ensemble de l'ILE de la REUNION**

---

# INTRODUCTION

---

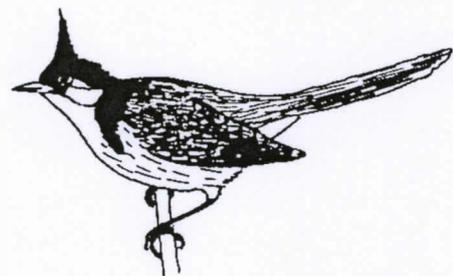
Une problématique essentielle en écologie fonctionnelle est celle de la détermination des causes de la distribution et de l'abondance des organismes. Beaucoup de travaux ont concerné l'échelle biogéographique continentale ou régionale et la définition des aires de répartition. Deux théories s'opposent sur la nature des facteurs intervenant dans ces distributions. L'une stipulant que les facteurs biotiques tels que la compétition sont essentiels (MacArthur *et al.*, 1967), l'autre identifiant les facteurs abiotiques, tels que le climat, comme principaux responsables de la répartition biogéographique des espèces (Andrewartha *et al.*, 1954). Ces deux théories se répondent de la même façon dans l'étude des invasions biologiques. L'identification des facteurs intervenant dans la distribution des espèces en cours de colonisation de nouveaux habitats, prend alors une dimension expérimentale essentielle non seulement pour la compréhension du déterminisme de succès de ces invasions mais aussi pour la généralisation des facteurs en cause dans la répartition des espèces.

La synthèse des travaux effectués sur le Bulbul orphée (voir partie bibliographie) ne permet pas de dire, ni de prédire le comportement de l'espèce en milieu naturel extérieur à l'aire de distribution normale, en dehors du fait qu'elle est invasive. C'est donc dans cette optique que nous avons mis en regard les abondances d'oiseaux, avec des variables susceptibles d'influencer ces abondances. Les variables choisies sont :

- Les abondances d'un passereau endémique appartenant à la même famille que le Bulbul orphée
- des variables abiotiques.

Les facteurs climatiques étant intimement liés avec la végétation, nous avons aussi cherché, au sein des items consommés par l'oiseau, des espèces végétales discriminant les classes d'abondance d'oiseau et identifiant ainsi les causes potentielles des *preferendum* climatiques. La distribution des ressources est fluctuante dans l'espace et dans le temps, et la synchronisation de l'arrivée de propagules de l'espèce colonisatrice avec la disponibilité en ressources nécessaires à leur implantation est un élément important dans le succès de la colonisation (Davis *et al.*, 2000) que nous avons aussi voulu prendre en compte. En outre, cité comme disséminateur de plantes envahissantes (Carleton *et al.*, 1975) et facilitateur potentiel de pestes en voie d'installation (Lavergne *et al.*, 1999), le bulbul orphée pourrait contribuer à la modification d'habitat suggérée par Simberloff (Simberloff *et al.*, 1999). C'est pourquoi nous avons aussi pris en compte les facteurs alimentaires

Cette partie est découpée en deux chapitres qui traitent de l'influence des facteurs biotiques et abiotiques, ainsi que du régime alimentaire et de la variabilité des ressources.



Chapitre 1 :

---

BIOGEOGRAPHIE INSULAIRE ET INVASIBILITE.

---

# BIOGEOGRAPHIE INSULAIRE ET INVASIBILITE

## Quelles parties de l'île sont les plus accueillantes ?

### 1.1. Introduction

Les facteurs biotiques pourraient jouer un rôle important dans l'acclimatation des passereaux sur l'île de la Réunion en favorisant les espèces installées en premier (Moulton *et al.*, 1996). Cependant, le Bulbul orphée, introduit très récemment, n'a pas bénéficié d'un effet de priorité et s'est néanmoins remarquablement bien installé sur l'île en moins de 30 ans (il est même classé nuisible depuis 2000). L'espèce *Hypsipetes borbonicus* est le seul représentant local de la famille des *Pycnonotidae*. C'est une espèce endémique qui n'est plus présente désormais qu'en milieu forestier (Barré *et al.*, 1996). En tant que principal concurrent potentiel du Bulbul orphée sur le plan trophique, il aurait pu nuire à l'installation de ce dernier. Il peut encore le cantonner dans une niche écologique restreinte, ou disparaître lui-même sous la pression de compétition si compétition il y a car les avis divergent. A Hawaii, le Bulbul orphée est considéré comme n'exerçant pas de préjudice sur les espèces endémiques (Pratt, 1994). Par contre, dans les Mascareignes, il est soupçonné de mettre en danger l'existence des espèces de *Pycnonotidae* endémiques *Hypsipetes borbonicus* à la Réunion (Barré, 1988) et *Hypsipetes olivaceus* sur l'île Maurice. Nous avons cherché à savoir dans quelle mesure la dominance numérique du bulbul orphée était un indicateur du succès de son installation en un lieu donné.

Le succès des invasions d'oiseaux dépend aussi de la pertinence de l'environnement abiotique sur le site d'introduction (Blackburn *et al.*, 2001). Des travaux antérieurs sur les *Pycnonotidae* ont montré que la distribution de trois espèces de Bulbuls africains est principalement reliée aux moyennes pluviométriques annuelles ainsi qu'aux températures minimales du mois le plus froid (Lloyd *et al.*, 1998). Nous avons formulé l'hypothèse selon laquelle les variations d'abondance du Bulbul orphée pourraient s'expliquer par l'influence de la pluviométrie, de l'altitude et des distances aux points d'introduction pour ce qui est de l'échelle de l'île que nous assimilons à l'échelle biogéographique.

## 1.2. Matériel et méthodes

### 1.2.1. Comptages d'oiseaux

#### 1.2.1.1. Choix de la méthode de comptage

Les comptages d'oiseaux peuvent se faire selon plusieurs méthodes :

- Les captures au filet utilisées surtout dans une optique de mesure de fidélité au site (Brosset, 1981; Poulin *et al.*, 1993).
- Les comptages sur bande en dénombrant les oiseaux de part et d'autre de l'itinéraire parcouru sur une largeur de 20 m. Appelés aussi Indices kilométriques d'abondance, ils ont été utilisés pour étudier l'avifaune forestière dans l'aire d'origine du Bulbul orphée (Ganesh *et al.*, 1999). Ils ont été employés à la Réunion par N. Barré pour des oiseaux dits terrestres opposés par l'auteur à ceux qui ne se posent jamais. (Barré, 1983).
- Les Indices Ponctuels d'Abondance. Cette méthode décrite par Blondel (Blondel *et al.*, 1970) est très employée car peu coûteuse en temps et néanmoins très fiable.

Nous avons utilisé les captures au filet et surtout les Indices Ponctuels d'Abondance. Ceux-ci ont été employés selon la méthode décrite par Blondel avec un pas de temps de 10 minutes communément utilisé (Davis *et al.*, 2000) (Kwok *et al.*, 1999). Nous avons choisi d'évaluer l'abondance d'une seule espèce, *Pycnonotus jocosus* en faisant varier les conditions spatiales et temporelles.

#### 1.2.1.2. Captures d'oiseau

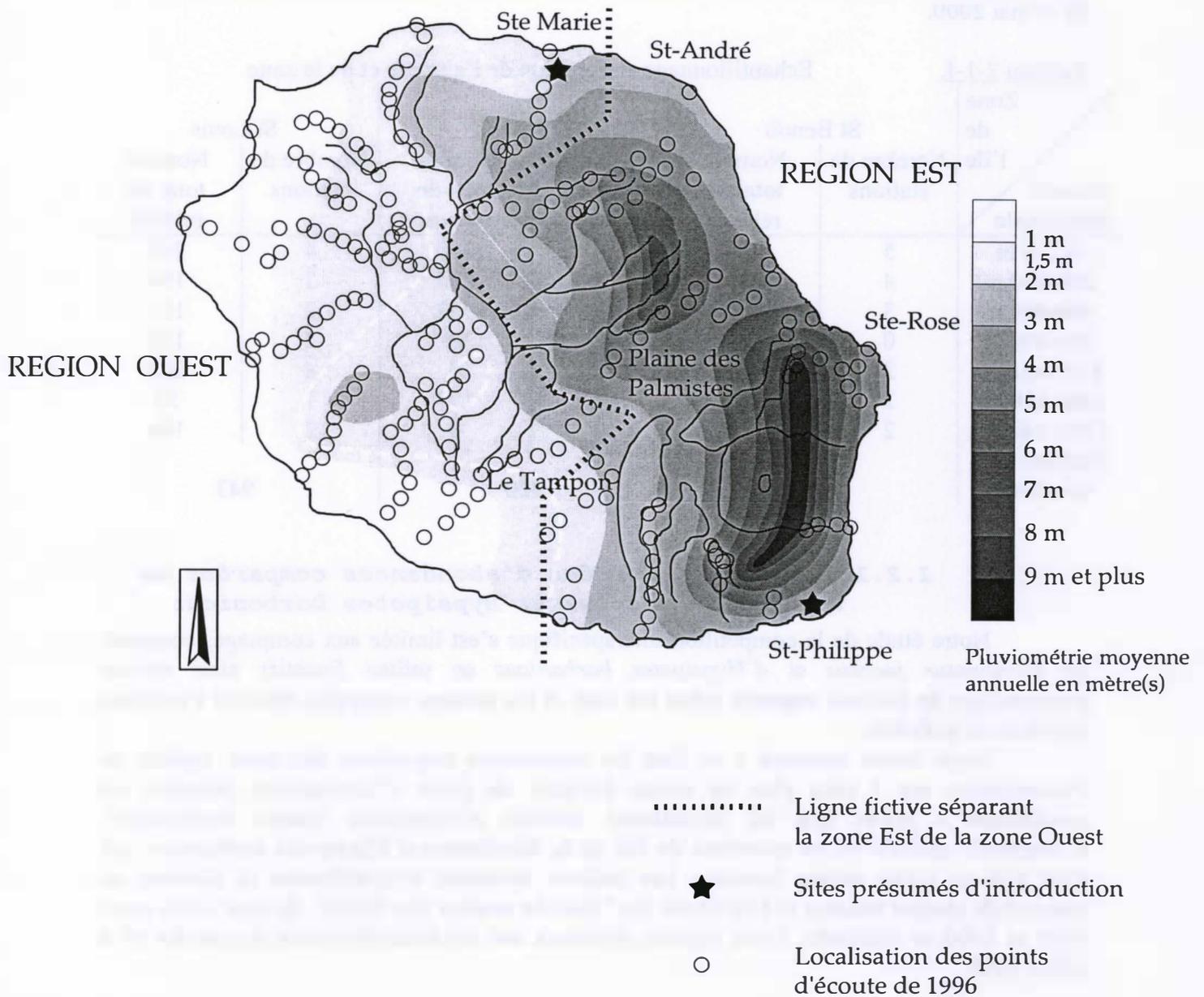
Les données de capture d'oiseaux (voir méthodologie correspondante dans le chapitre 2) ont permis de donner un aperçu de la proportion de Bulbul orphée par rapport aux autres oiseaux présents dans les milieux étudiés, 30 ans après son introduction. Le taux de capture a été comparé en fonction des paysages et des saisons.

#### 1.2.1.3. Recueil des données d'abondance

##### 1.2.1.3.1. Données Bibliographiques d'abondance (source Besnard)

En juillet et août 1996, pendant l'hiver austral, 194 recensements répartis le long de transects altitudinaux régulièrement espacés tout autour de l'île (**Figure 2-1-1**) avaient été effectués par points d'écoute d'une durée de 15 mn (Besnard *et al.*, 1996).

Pour les besoins de l'analyse, l'île avait été partitionnée en deux sous ensembles : son versant Est comprenant la partie de l'île la plus arrosée et située à l'est d'une frontière fictive intégrant la topographie des cirques, son versant Ouest situé à l'ouest de cette frontière (**Figure 2-1-1**).



**Figure 2-1-1** Partitionnement de l'île de la Réunion selon les résultats d'abondance de Bulbul orphée de 1996

1.2.1.3.2. *Données d'abondance recueillies depuis 1998*

L'échantillonnage a été opéré le long d'un gradient altitudinal, dans 4 milieux bien définis (Villes, Cannes, Hauts, Forêts) dans trois zones différentes de l'île (Tableau 2-1-I) avec des relevés étalés dans le temps sur une durée totale de 2 ans. Il a été corrigé en octobre 98 (nombre des relevés multiplié par 4) afin de pouvoir avoir accès aux variations journalières qui peuvent être suscitées par des comportements de trajets aux dortoirs. Au cours de ces travaux, 3515 IPA ont été effectués sur 54 stations (soit un total de plus de 600 heures de comptage...). 2860 ont été pris en compte.

D'une durée de 10 mn, ces relevés ont été répétés 3 fois dans la journée selon des plages horaires fixes (6h30-10h / 10h-14h30 / 14h30-18h), et le tout 17 fois entre septembre 98 et mai 2000.

Tableau 2-1-I. Echantillonnage en fonction de l'altitude et de la zone

Tranche altitudinale \ Zone de l'île	St Benoit		St Joseph		St Louis	
	Nombre de stations	Nombre total de relevés	Nombre de stations	Nombre total de relevés	Nombre de stations	Nombre total de relevés
0-200 m	5	280	5	269	4	217
200-400 m	4	225	4	204	3	154
400-600 m	3	160	3	152	2	104
600-800 m	0	0	2	98	2	104
800-1000 m	2	105	0	0	4	205
1000-1200 m	2	114	4	197	1	53
1200-1400 m	2	110	0	0	2	106
Nombre total de relevés		997		920		943

1.2.1.3.3. *Données d'abondances comparées de Pycnonotus jocosus et Hypsipetes borbonicus*

Notre étude de la compétition interspécifique s'est limitée aux comptages conjoints de *Pycnonotus jocosus* et d'*Hypsipetes borbonicus* en milieu forestier ainsi qu'aux pourcentages de Bulbuls capturés selon les sites et les saisons, comparés reste de l'avifaune pris dans sa globalité.

Nous avons comparé à ce titre les abondances respectives des deux espèces de *Pycnonotidae* sur 3 sites plus ou moins éloignés du point d'introduction principal, en considérant *a priori* que les abondances initiales d'*Hypsipetes* étaient équivalentes. L'amplitude spatiale en est restreinte du fait de la distribution d'*Hypsipetes borbonicus*, qui n'est présent qu'en milieu forestier. Les milieux forestiers échantillonnés se trouvent au sommet de chaque transect et font partie des "Bois de couleur des Hauts", ils sont situés entre 1000 et 1500 m d'altitude. Deux espèces d'oiseaux ont été échantillonnées de janvier 99 à juillet 2000.

## 1.2.2. Recueil des données spatiales :

### 1.2.2.1. Mesures de distances

Les distances des stations aux points présumés d'introduction (St André et St Philippe), ainsi que les distances à la « frontière la plus proche du paysage canne à sucre », ont été mesurées à l'aide du programme Arcview de ESRI, et de la BD topo Réunion livrée par l'IGN.

### 1.2.2.2. Mesures de surfaces

Afin de calculer les vitesses de propagation en km par an, nous avons utilisé l'expansion radiale (distance au point d'introduction) ainsi que la racine carrée de la surface occupée (Williamson, 1996). Nous avons ainsi estimé les surfaces cumulées des aires de colonisation par tranche de 5 ans par cartographie. Nous avons utilisé nos propres données ainsi que des données bibliographiques concernant La Réunion (Barré, 1983) (Cheke, 1987) (Mandon-Dalger *et al.*, 1999) ainsi que des publications portant sur l'invasion d'autres îles telles que l'île Maurice (Carrié, 1910) (Carrié, 1916) ou Oahu (Williams *et al.*, 1984) par cet oiseau ou des régions continentales comme la Floride (Carleton *et al.*, 1975) et l'Australie (Paton, 1985).

## 1.2.3. Analyse des données

### Données 1996

L'analyse de la corrélation entre l'abondance des oiseaux, l'altitude et la pluviométrie, a été réalisée sur la moyenne des recensements après leur regroupement par classes altitudinales de 50 m et par classe de pluviométrie moyenne annuelle de 50 cm pour les valeurs inférieures à 2m et d'un m pour celles supérieures. Il a été procédé à une analyse des résidus afin de s'assurer du bien fondé de l'usage du coefficient de corrélation.

Pour le rôle de l'habitat dans l'abondance du Bulbul orphée, nous avons pris en considération uniquement les points d'écoute où il y a eu observation d'oiseau, réparti les résultats relatifs à ces points d'écoute dans les différents milieux définis dans (Mandon-Dalger *et al.*, 1999) puis comparé à une répartition égalitaire théorique.

### Données 1998-2001

Les variations d'abondances d'oiseaux selon les situations géographiques ont été testées par analyse de variance, tests de comparaison de moyennes.

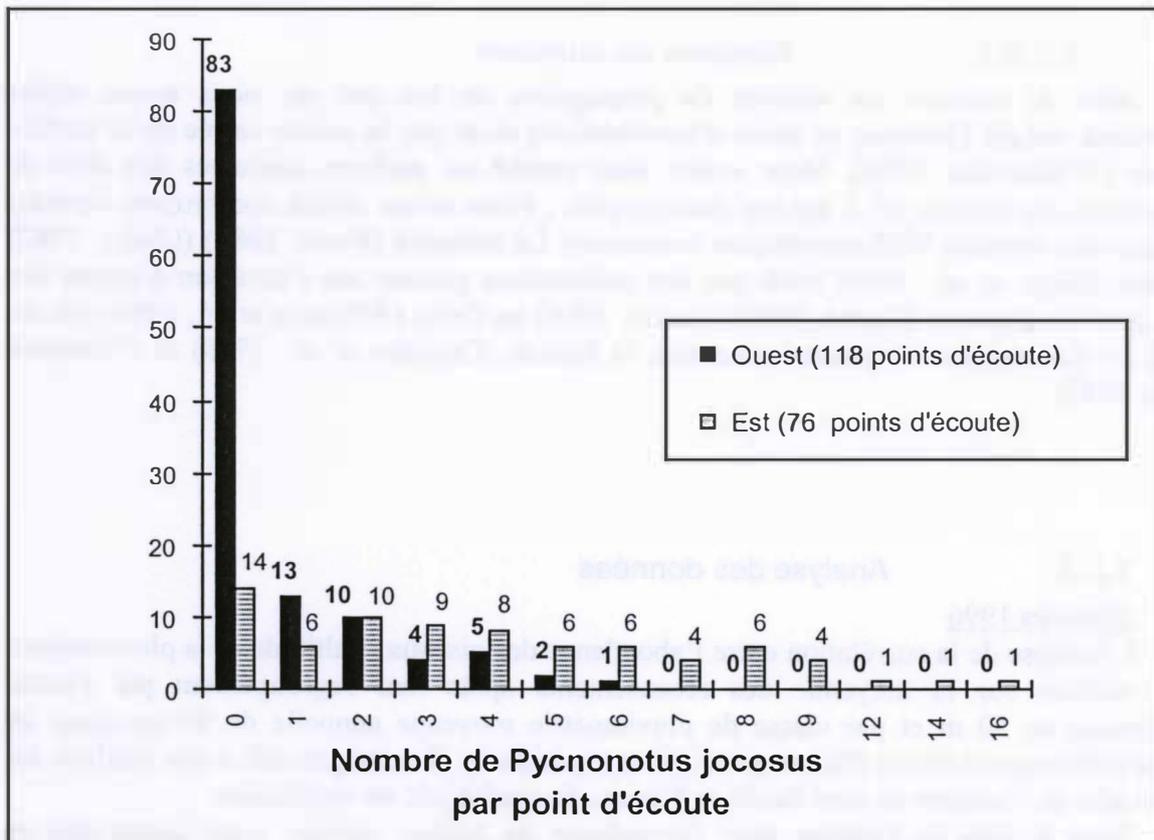
Afin d'améliorer la normalité, nous avons opéré des transformations de variables. Les données d'abondance d'oiseaux ont été transformées en logarithme népérien ( $x+1$ ) avant tout traitement statistique. C'est la transformation la plus adaptée dans le cas de comptages animaux comprenant des valeurs nulles (Dagnelie, 1998).

## 1.3. Résultats

### 1.3.1. Résultats préliminaires et hypothèses de départ

#### 1.3.1.1. Constat d'une asymétrie de répartition de l'espèce sur l'île de la Réunion

##### 1.3.1.1.1. Données de 96



**Figure 2-1-2** Variation d'abondance de *Pycnonotus jocosus* en fonction de la région (76 points d'écoute sur la région Est, 118 points d'écoute sur la région Ouest) résultats de 1996.

L'analyse des résultats des 194 points d'écoutes réalisés en 1996 autorise une certaine quantification de l'abondance locale de l'espèce. Les histogrammes de fréquence du nombre de points d'écoute en fonction du nombre d'oiseaux repérés obtenus pour les parties Est et Ouest de l'île révèlent deux situations contrastées (**Figure 2-1-2**). Outre le fait que le Bulbul n'est pas observé dans 70,3% des cas dans la partie Ouest de l'île contre 18,4% dans la partie Est, l'analyse par khi-deux généralisé (pour les besoins de l'analyse -fréquences attendues supérieures à 5- il a été nécessaire de regrouper les points d'écoute totalisant un nombre de Bulbul orphée supérieur ou égal à 5) montre une différence significative de la représentation de l'espèce dans ces deux parties de l'île, la partie Est apparaissant plus densément peuplée que la partie Ouest, (Khi-deux = 69,570; ddl = 5;  $p(X^2) < 0,0001$ ;  $p(G^2) < 0,0001$ ).

### 1.3.1.1.2.

### Données 1998-2001

Les relevés effectués à partir de 98 peuvent aussi faire l'objet d'une classification Est-Ouest. Dans un but comparatif, nous avons pris en compte les transects de St Louis et de St Benoît afin d'homogénéiser spatialement les relevés et l'hiver 99 (juillet-août) comme période de référence afin de comparer les relevés à des saisons équivalentes.

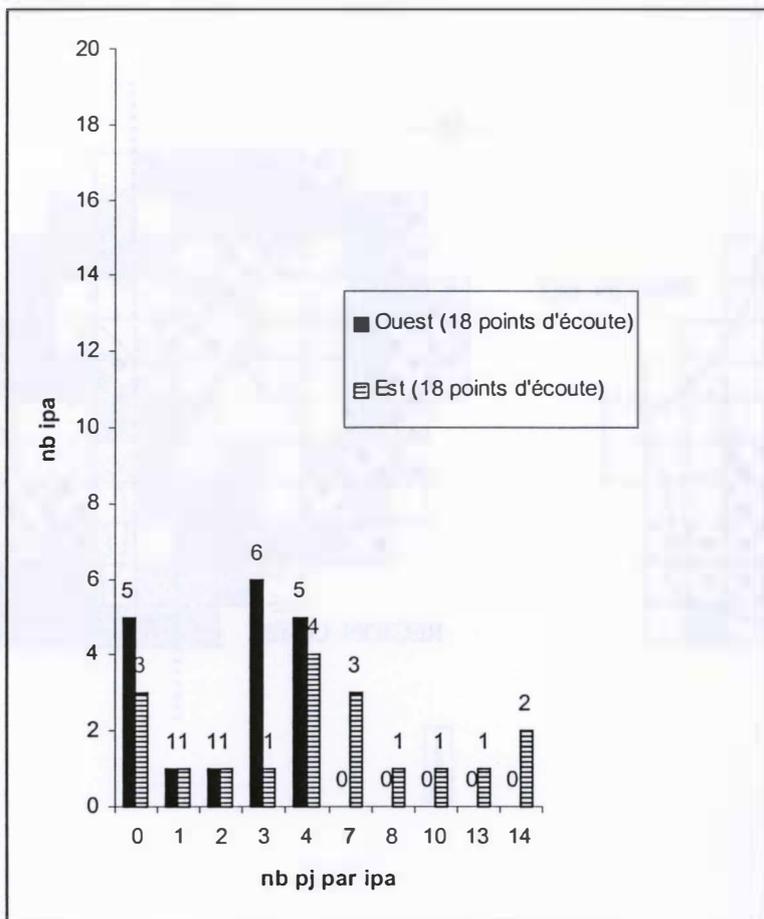


Figure 2-1-3 Variation d'abondance de *Pycnonotus jocosus* en fonction de la région (18 points d'écoute sur la région Est, 18 points d'écoute sur la région Ouest) résultats de 1999.

L'asymétrie de répartition signalée précédemment se retrouve même si elle a évolué, sur les histogrammes de fréquence (Figure 2-1-3). En regroupant de la même façon que précédemment les points d'écoute totalisant un nombre de Bulbul orphée supérieur ou égal à 5, on obtient aussi une distribution observée différente de la distribution théorique homogène (Khi-deux = 12.1825, df = 5, p-value < 0.05).

### 1.3.1.2.

### Variations de vitesse de colonisation

#### 1.3.1.2.1.

#### A l'échelle de la Réunion

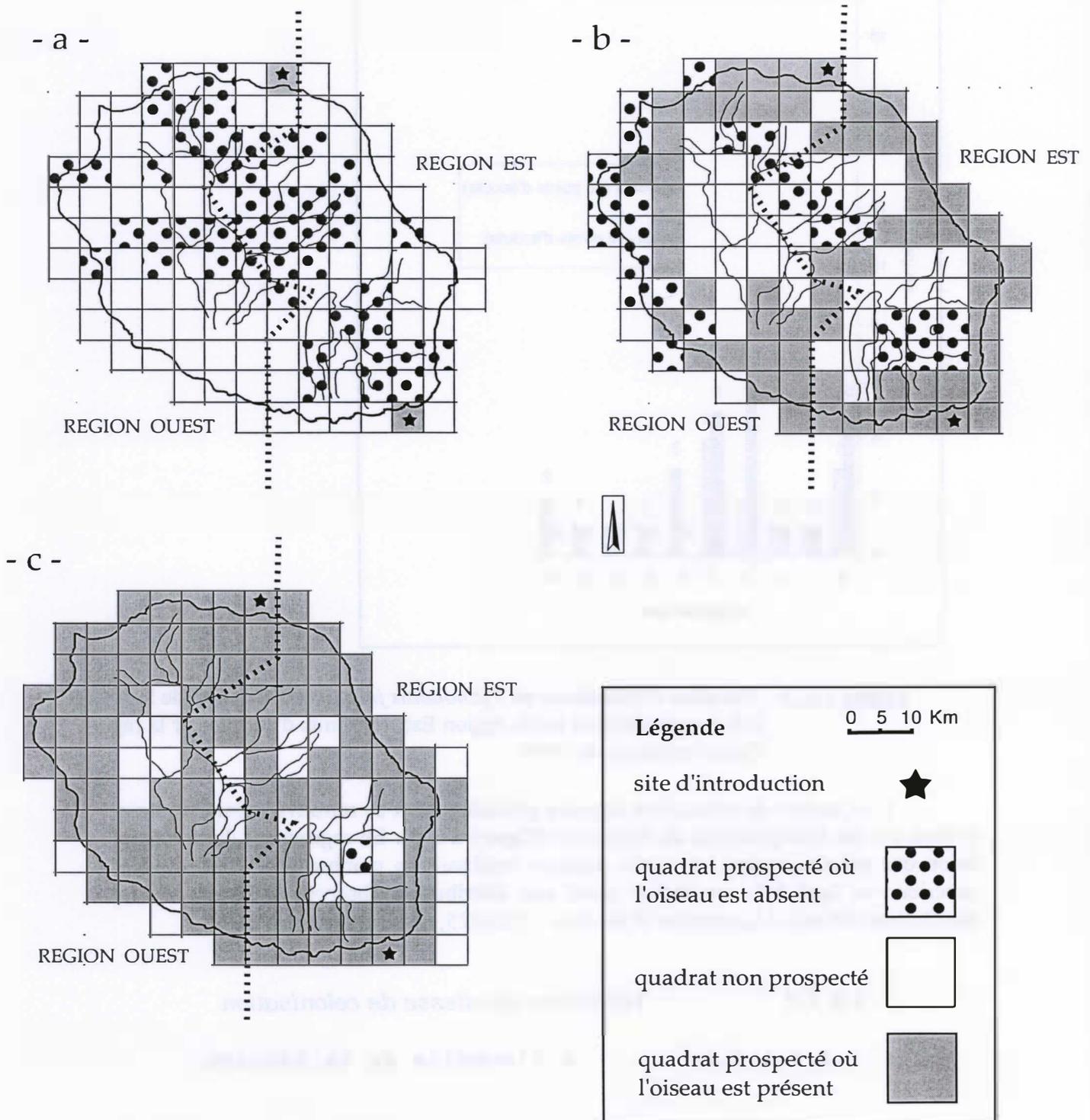


Figure 2-1-4 : Chronologie de la colonisation  
 a : 1980, b : 1990, c : 1998

### 1.3.1.2.1.1. Description chronologique de la colonisation de l'île

En 1980 (Figure 2-1-4 a), 8 ans après la date présumée de son introduction, le Bulbul n'est représenté que par deux petites colonies localisées sur ses deux sites supposés d'introduction (Barré, 1983); (Barré *et al.*, 1996). Il n'est présent que sur 2 des 48 carrés unitaires inventoriés à cette époque.

En 1990 (Figure 2-1-4 b), l'oiseau, déjà signalé par Cherel (1989)(Cherel, 1989) entre St. Philippe et Ste Rose dès 1985, est présent dans 61 des 87 carrés

échantillonnés, et absent dans 26 d'entre eux. Sa présence n'a pas été diagnostiquée pour 148 des 503 pointages réalisés cette année. Présent sur l'ensemble du pourtour de l'île, il semble avoir privilégié pour s'établir le milieu ouvert anthropisé de basse altitude. Cependant, alors qu'il reste absent des milieux forestiers, il est déjà signalé dans les " plaines ", région située entre les deux volcans à une altitude moyenne de 1000 m et constituée de milieux ouverts voués à l'élevage. Enfin, Probst (1991) (Probst, 1991) rapporte sa présence en cage en plusieurs endroits non touchés par la colonisation.

En 1998 (Figure 2-1-4 c), sur les 102 carrés échantillon prospectés, 101 révèlent la présence du Bulbul. Celui-ci n'est absent que d'un seul carré. Il a conquis la quasi-totalité des milieux, y compris les milieux indigènes, dont la forêt. Seuls les milieux montagnards sont épargnés.

### 1.3.1.2.1.2. Vitesses de colonisation

Nous estimons la superficie occupée par le Bulbul à 380 km<sup>2</sup>, dix ans après son introduction sur l'île. Bien que cette vitesse varie en fonction des directions, nous pouvons l'évaluer à 6,2 km par an durant les dix premières années et 14,7 km par an entre 1985 et 1995

### 1.3.1.3. Anisotropie du milieu

Les premiers relevés d'abondance, datant de 1996, ont été opérés principalement en milieu naturel. Une deuxième analyse des données de Besnard (Besnard *et al.*, 1996) met en évidence que, dès cette époque, les milieux anthropisés étaient plus fréquentés que les milieux forestiers (Tableau 2-1-II).

Tableau 2-1-II. Variation d'abondance de *Pycnonotus jocosus* en fonction de la région et du milieu (76 points d'écoute sur la région Est, 118 points d'écoute sur la région Ouest) résultats de 1996

	EST	OUEST
milieux anthropisés	5,46 ± 1,09 (n=41)	0,91 ± 0,11 (n=68)
forêts secondaires	2,71 ± 1,31 (n=14)	0,50 ± 0,45 (n=24)
forêts indigènes	2,06 ± 1,49 (n=16)	0,25 ± 0,36 (n=16)
fouffrés primaires	2,00 ± 2,48 (n=5)	0 (n=6)

Le nombre de milieux et celui de points d'écoute révélant l'absence de l'oiseau étant élevés, les données de 1996 ne peuvent pas fournir une comparaison très fine de fréquentation des milieux. Néanmoins, un test de khi-deux calculé sur les effectifs totaux observés dans chaque milieu donne une différence significative entre l'est et l'ouest (Khi-deux = 19,52 ; ddl=5 ;  $p < 0,01$ ). En outre, la distribution répond aux mêmes exigences dans les deux zones de façon significative ( $p < 0,05$ ). Elle n'est pas due au hasard.

Ces premiers résultats montrent que le milieu anthropique est fréquenté en priorité. Il y a une hiérarchie de l'intensité de colonisation en fonction des milieux.

#### 1.3.1.4. Hypothèses de départ

Les premiers résultats suggèrent une forte influence des facteurs abiotiques à l'échelle de l'île et soulignent la nécessité d'identifier les priorités de colonisation ainsi que d'affiner le rôle des milieux dont les ressources pourraient ne pas être équivalentes. Pour répondre aux hypothèses de départ que nous précisons ici :

- (1) les comportements d'occupation de l'espace pourraient être différents entre la population fondatrice installée depuis 30 ans, et des oiseaux s'étant installés plus récemment,
- (2) les conditions bioclimatiques très contrastées pourraient en outre influencer sur les vitesses de propagation de l'espèce,

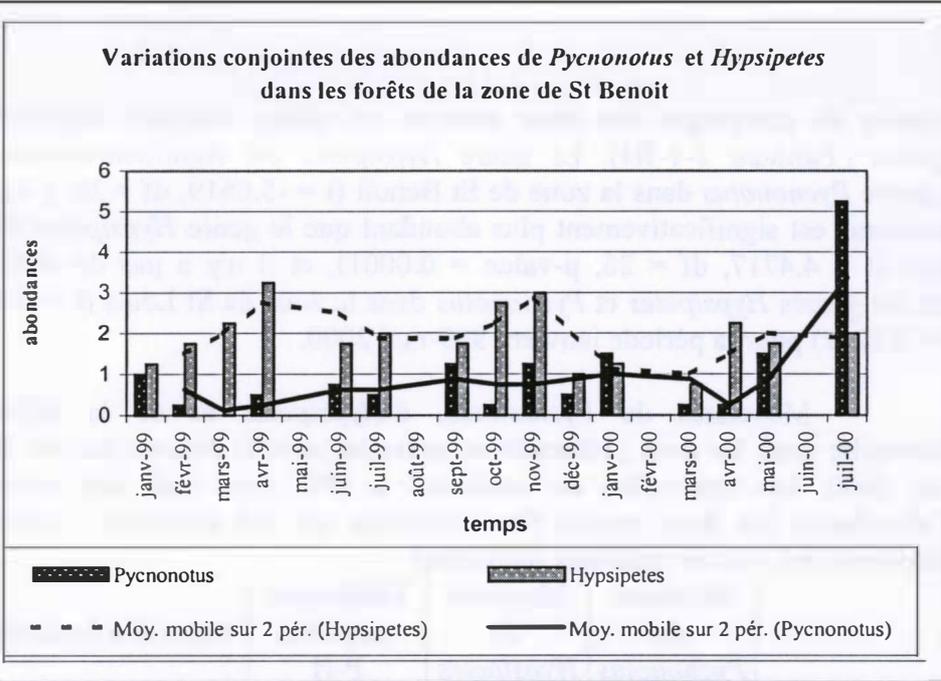
nous avons décomposé les facteurs abiotiques en facteurs climatiques, et facteurs historiques. Ces derniers sont en rapport direct avec l'historique de l'introduction (distance aux points d'introduction, présence ou non de reliefs entre la station de comptage et les points d'introduction).

### 1.3.2. Facteurs biotiques

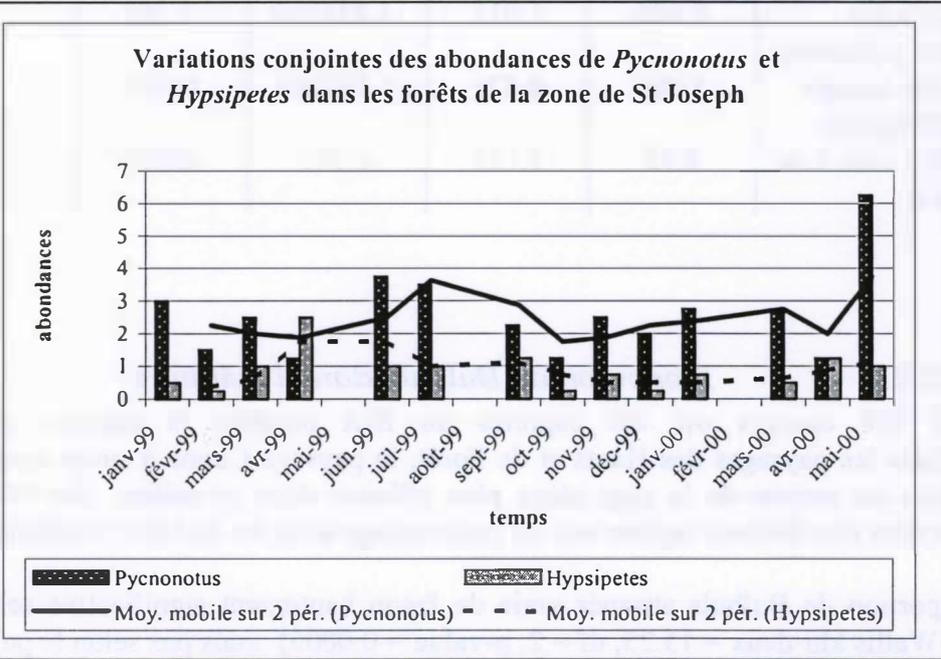
#### 1.3.2.1. Compétition avec le Bulbul de la Réunion

L'étude des variations conjointes d'abondance permet de mettre en évidence une situation de dominance marquée de *Pycnonotus* sur *Hypsipetes* dans la zone de St Joseph où le genre *Hypsipetes* est en minorité tout au long de l'année (**Figure 2-1-5 b**). Il existe, d'autre part, deux situations de dominance numérique du genre *Hypsipetes* sur *Pycnonotus* avec des incursions massive de *Pycnonotus* à la saison de fructification des goyavier-fraise (*Psidium cattleianum*) pour les zones de St Benoît et St Louis (l'année 1999 a été marquée par une très mauvaise production de goyavier-fraises – Normand, pers comm.) (**Figure 2-1-5 a & b**). On remarque néanmoins que l'augmentation très nette des effectifs de *Pycnonotus* sur les derniers mois dans la zone de St Louis pourrait correspondre à une intensification de la colonisation dans cette zone (**Figure 2-1-5 c**).

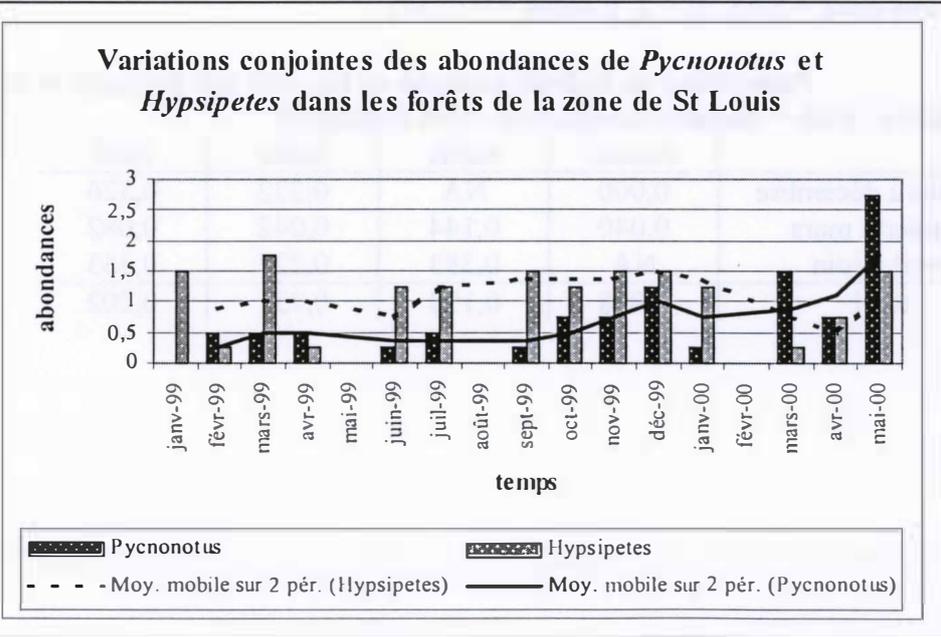
a



b



c



**Figure 2-1-5 :**  
Variations d'abondance des genres *Pycnonotus* et *Hypsipetes* dans les trois zones d'étude en fonction du temps

Les moyennes de comptages des deux espèces en milieu forestier montrent des résultats hétérogènes (Tableau 2-1-III). Le genre *Hypsipetes* est significativement plus abondant que le genre *Pycnonotus* dans la zone de St Benoît ( $t = -5.0619$ ,  $df = 26$ ,  $p\text{-value} = 0$ ), le genre *Pycnonotus* est significativement plus abondant que le genre *Hypsipetes* dans la zone de St Joseph ( $t = 4.4717$ ,  $df = 26$ ,  $p\text{-value} = 0.0001$ ), et il n'y a pas de différence significative entre les genres *Hypsipetes* et *Pycnonotus* dans la zone de St Louis ( $t = -1.6023$ ,  $df = 26$ ,  $p\text{-value} = 0.1212$ ) pour la période janvier 1999-mai 2000.

Tableau 2-1-III. Moyennes de *Pycnonotus*, d'*Hypsipetes* et de la différence mensuelle entre les deux (échantillons appariés) pour la période janvier 1999 à mai 2000. Les intervalles de confiance à 95% sont ceux des moyennes d'abondance des deux genres (les moyennes ont été calculées à partir des moyennes des relevés matinaux mensuels)

	Moyenne de <i>Pycnonotus</i>	Moyenne de <i>Hypsipetes</i>	Différence moyenne P-H	intervalle de confiance à: 95%	
Forêt zone B (St Benoît/Plaine des palmistes)	0.696	1.911	-1.214286	-1.707	-0.721
Forêt zone J (St Joseph /Plaine des Grègues)	2.607	0.875	1.732143	0.936	2.528
Forêt zone L (St Louis /Les Makes)	0.75	1.125	-0.375	-0.856	0.106

### 1.3.2.2. Proportion de Bulbuls dans l'avifaune

Au total 788 oiseaux ont été capturés au filet pendant la période d'étude principalement dans les paysages des Hauts et de Forêt, le paysage Canne à sucre ayant fait l'objet de captures au moyen de la cage-piège plus efficace dans ce milieu. Sur ces 788 individus, 159 étaient des Bulbuls orphée soit un pourcentage total de 20.18% (Tableau 2-1-IV).

La proportion de Bulbuls attrapés varie de façon hautement significative selon la saison (Kruskal-Wallis khi-deux = 15.23,  $df = 2$ ,  $p\text{-value} = 0.0005$ ) mais pas selon le paysage (Kruskal-Wallis khi-deux = 5.45,  $df = 2$ ,  $p\text{-value} = 0.0655$ ).

Tableau 2-1-IV. Proportions de Bulbuls capturés en fonction des paysages et de la saison. (NA = données manquantes -Non Available)

	cannes	forêts	hauts	total
octobre à décembre	0,000	NA	0,332	0,326
janvier à mars	0,040	0,144	0,042	0,082
avril à juin	NA	0,383	0,227	0,333
total	0,038	0,198	0,251	0,202

### 1.3.3. Facteurs abiotiques

#### 1.3.3.1. Indépendance des facteurs étudiés

Les facteurs abiotiques dont nous avons choisi de tester l'influence sur les variations spatiales de moyenne annuelle de Bulbul orphée (exprimées en Log népérien) sont :

- la pluviométrie moyenne sur l'année 1999 pour chacune des stations de comptage
- l'altitude de la station de comptage
- la distance de la station de comptage au point d'introduction i1
- la distance de la station de comptage au point d'introduction i2
- la présence de relief intermédiaire entre la station de comptage et le point d'introduction \*
- ainsi que les interactions des 3 derniers facteurs.

\* Quelques Bulbuls orphée ont été vus passant par-dessus des reliefs de plus de 2200m de haut (Mandon-Dalger, Morne Langevin, août 2001) (Probst, Piton des Neiges, pers.comm.). Considérant qu'il s'agit de cas exceptionnels mais toutefois possibles, nous avons envisagé la présence de montagnes comme étant un handicap sérieux à la propagation de l'espèce .

Afin de représenter cet handicap et matérialiser l'existence d'un possible contournement lorsque l'altitude du relief existant entre la station et le point d'introduction dépasse 2000 m nous avons introduit un facteur « présence / absence de relief intermédiaire »

Dans le but d'examiner la dépendance de la variable abondance d'oiseaux avec les facteurs considéré mais aussi de vérifier que ceux-ci ne sont pas corrélés les uns aux autres, nous avons fait une Analyse en Composantes Principales (**Figure 2-1-6**). Le plan F1-2 de cette analyse totalise 66,59 % de l'inertie.

La matrice de corrélation ne montre pas de corrélation forte entre les variables (**Annexe I**). Il est à prévoir que l'altitude aura une forte influence sur les abondances d'oiseau. L'effet de la distance au point d'introduction i2 devra être discuté du fait de liaisons possibles avec deux autres facteurs.

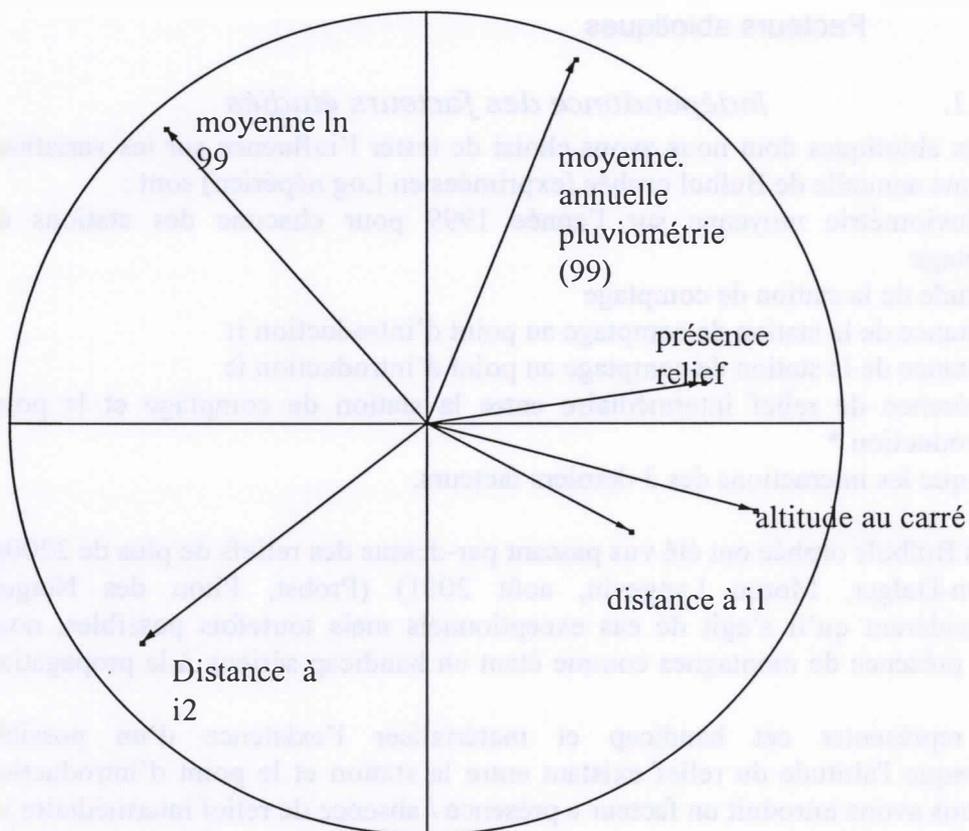
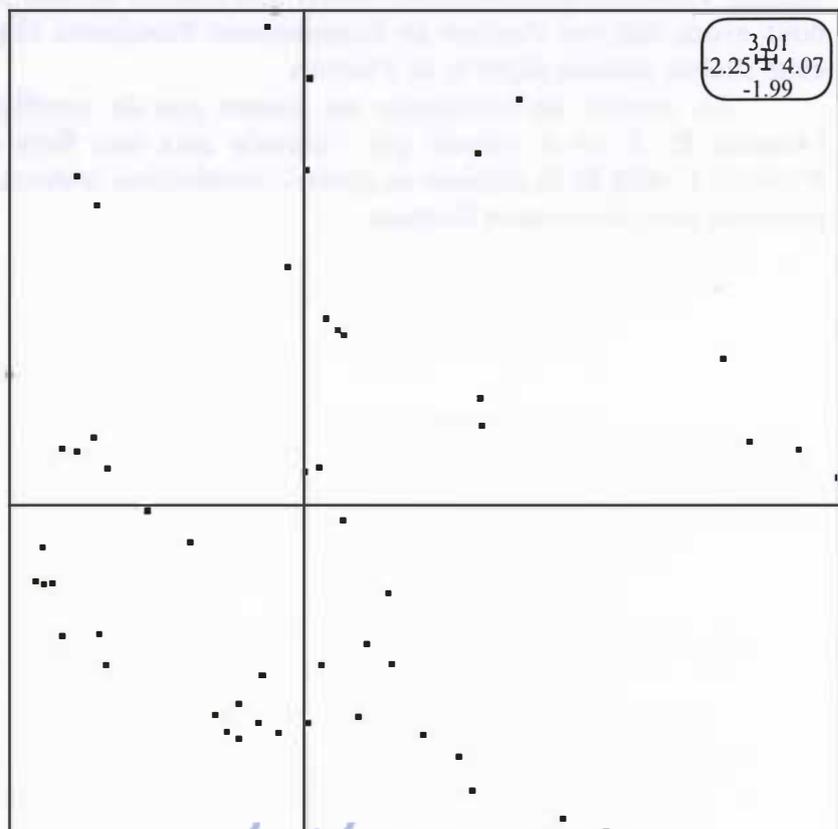


Figure 2-1-6 :  
 Plan F1-2 de  
 l'analyse en  
 composante  
 principale des  
 facteurs  
 susceptibles  
 d'intervenir sur  
 l'abondance de  
 Bulbul orphée au  
 niveau  
 biogéographique

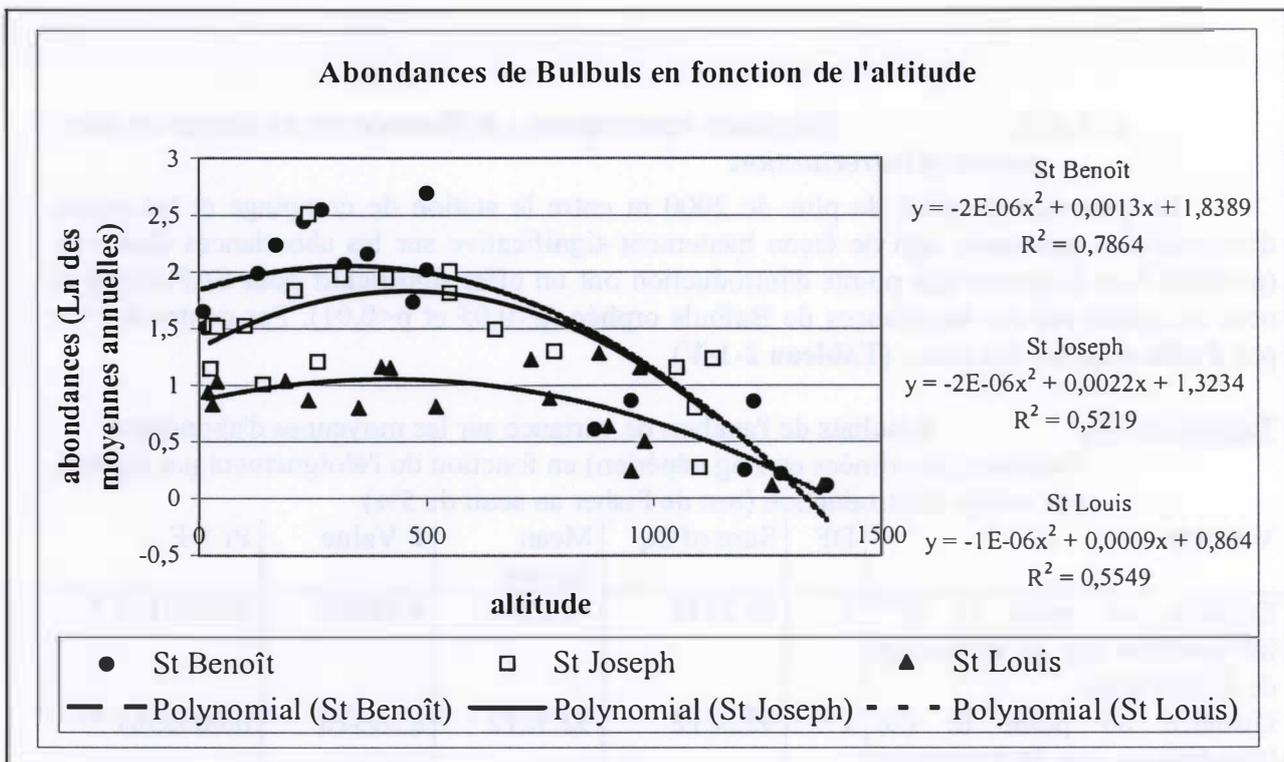


### 1.3.3.2. Facteurs historiques : Influence de la distance aux points d'introduction

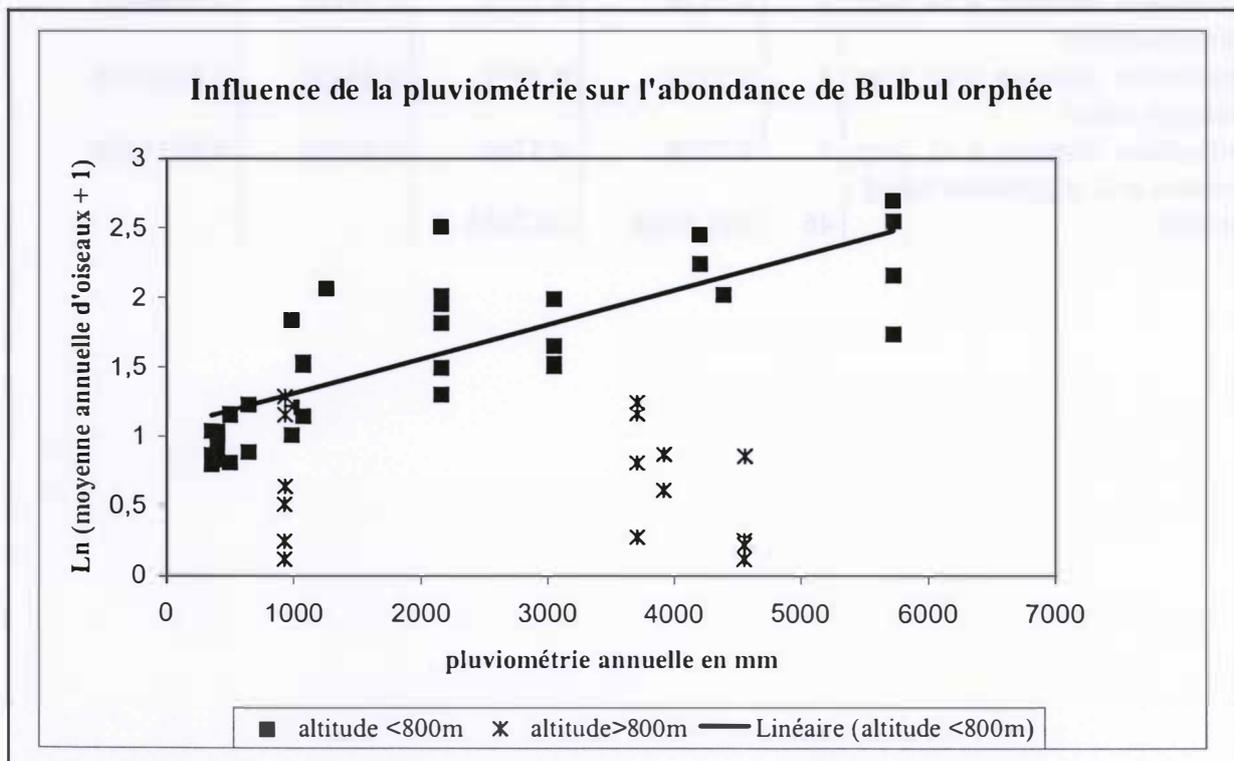
La présence de relief de plus de 2000 m entre la station de comptage et les points d'introduction présumés, agit de façon hautement significative sur les abondances d'oiseaux ( $p < 0,01$ ). Les distances aux points d'introduction ont un effet significatif pour St Philippe et pour St André sur les abondances de Bulbuls orphée ( $p < 0,05$  et  $p < 0,01$ ). Par contre il n'y a pas d'effet conjoint des deux. (Tableau 2-1-V)

**Tableau 2-1-V.** Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux (exprimées en Log népérien) en fonction de l'éloignement par rapport aux points d'introduction (test de Fisher au seuil de 5%)

Variable	DF	Sum of Sq	Mean Square	F Value	Pr > F
Distance au point i1 (1 <sup>ère</sup> introduction sur la commune de St Philippe)	1	48.2346	48.2346	4.48098	0.0397137 *
Distance au point i2 (2 <sup>e</sup> introduction sur la commune de Ste Marie)	1	92.5212	92.5212	8.59518	0.0052361 **
Présence / absence de relief entre station et point d'introduction	1	113.5616	113.5616	10.54983	0.0021732 **
Interaction distance à i1 avec distance à i2	1	10.9336	10.9336	1.01573	0.3188068
Interaction distance à i1 avec présence relief	1	0.7731	0.7731	0.07182	0.7899052
Interaction distance à i2 avec présence relief	1	0.3372	0.3372	0.03132	0.8603020
Interaction distance à i1 avec distance à i2 et présence relief	1	0.3768	0.3768	0.03501	0.8524059
Résidus	46	495.1582	10.7643		



**Figure 2-1-7 :** Influence de l'altitude sur les moyennes d'abondance d'oiseaux dans les trois zones étudiées (n=18 pour chaque zone). Les abondances d'oiseaux sont exprimées en Log népérien de (1+ moyenne annuelle de l'année 1999 sur la station considérée avec n=51 pour chaque station) et les altitudes en mètres. Les équations des courbes obtenues et leurs coefficients de détermination R<sup>2</sup> sont indiqués en marge du graphique.



**Figure 2-1-8 :** Influence de la pluviométrie sur les moyennes d'abondance d'oiseaux pour deux tranches d'altitude (n= 37 et n= 17).

### 1.3.3.3. Rôle de l'altitude dans l'abondance du Bulbul orphée.

Le carré de l'altitude influe sur l'abondance d'oiseaux de façon très hautement significative (ANOVA,  $p < 0,001$ ) (Tableau 2-1-VI), ce qui confirme et précise les résultats obtenus sur les données de 1996 (corrélation très hautement significative entre le nombre d'oiseaux et la pluviométrie jusqu'à 6 m d'eau par an ( $r = 0,557$ ,  $p < 0,001$ )).

Tableau 2-1-VI. Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des altitudes (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	Sum of Sq	Mean Square	F Value	Pr > F
Altitude au carré	1	11.18712	11.18712	44.10602	1.847221e-008
Résidus	52	13.18936	0.25364		

La relation de type polynomiale qui existe entre les abondances de Bulbuls orphée et l'altitude montre que pour les zones colonisées depuis longtemps, les abondances d'oiseaux les plus élevées se situent aux alentours de 400 m alors que pour la zone de St Louis, en cours de colonisation, la corrélation est moins nette et il existe des points de fortes abondances aux alentours de 700-800 m (Figure 2-1-7).

### 1.3.3.4. Facteurs climatiques : influence de la pluviométrie annuelle

A la Réunion, l'asymétrie de répartition de l'espèce suggère pour les données de 1996 une distribution en relation avec la pluviométrie (qui présente un gradient est-ouest). Néanmoins, si les surfaces touchées par les pluies de 0 à 5 m sont comparables, les zones recevant de 6 à 10 m d'eau sont très localisées et difficiles d'accès. Il existe une corrélation très hautement significative entre le nombre d'oiseaux et la pluviométrie jusqu'à 6 m d'eau par an ( $r = 0,557$ ,  $p < 0,001$ ). Mais les résultats ne nous permettent pas de conclure s'il y a un optimum de pluviométrie ou si les données pour les pluviométries supérieures sont sous estimées.

L'influence de la pluviométrie est précisée par les résultats de 1998-2000 qui permettent de distinguer les zones montagneuses où les abondances d'oiseaux ne sont pas corrélées à la pluviométrie ( $r = -0.012$ ), des zones dont l'altitude est inférieure à 800 mètres où l'influence de la pluviométrie est très hautement significative ( $r = 0.78$ ,  $p < 0.001$ ) (Figure 2-1-8).

## 1.4. Discussion

### 1.4.1. Chronologie de l'invasion

#### *Succès de l'invasion*

Les résultats de capture suggèrent une dominance numérique de l'espèce à plusieurs endroits (jusqu'à 38% des individus capturés) ce qui est d'autant plus important que cet oiseau ne fait partie de l'avifaune de ces paysages que depuis moins de 20 ans (Barré, 1983). Toutefois, il est important de mentionner que capturabilité et visibilité sont différentes d'une espèce d'oiseau à l'autre. Le Bulbul orphée s'étant manifestement bien installé à la Réunion, on peut penser que cette espèce généraliste a pris possession d'une niche vide de frugivore / espèce de lisière.

#### *Les deux invasions ont-elles été simultanées ?*

L'introduction du Bulbul orphée à la Réunion n'est pas datée avec précision : Barré la considère comme effective en 1972 (Barré, 1988) alors que Cherel parle d'une introduction "vers" 1972 (Cherel, 1989). D'autre part, l'éventualité d'une deuxième introduction décalée dans le temps est envisageable, la rareté des données existant sur la double introduction l'autorisant. Il semble en effet, que Barau ait été le seul témoin de l'installation qu'il évoque en 1978 et qu'on peut situer dans le nord, région qu'il habitait. Les autres auteurs ne font que se référer au texte qu'il publie en 1982. Cherel (1989) mentionne qu'à partir de 1984-1985, le bulbul est "signalé de St Philippe à Ste Rose" (sud de l'île), et qu'il "remonte dans l'Est au moins jusqu'à St André" et de parler d'un "boom démographique à partir du Sud". Par contre, sa présence n'est pas signalée comme s'intensifiant dans les environs de Ste Marie à cette époque. L'hypothèse d'un lâcher postérieur à 1972 dans les environs de Ste Marie est pertinente. Cette deuxième introduction pourrait avoir été perpétrée à partir d'individus déjà présents sur l'île capturés dans le sud et échappés de cage (Mandon-Dalger *et al.*, 1999).

### 1.4.2. Facteurs biotiques

#### *Compétition interspécifique et ancienneté de l'introduction*

La ségrégation active est définie comme étant une forme de compétition interspécifique qui est spatiale, trophique ou temporelle, et qui positionne les espèces concernées dans des portions précises et bien délimitées des gradients de ressources (Blondel, 1995). Elle est généralement imputée à des critères morphologiques faisant intervenir la taille. Néanmoins, cette distribution des espèces pourrait avoir une origine historique indépendante de la morphologie. Elle pourrait faire intervenir, notamment en milieu insulaire où toutes les espèces sont ou ont été des espèces colonisatrices, un processus de priorité de colonisation qui a été mis en évidence à la Réunion (Moulton *et al.*, 1996)

Les résultats de Tassin suggèrent une exclusion des aires d'influence des deux espèces de *Pycnonotidae* à la Réunion. Dans une zone très faiblement colonisée par le Bulbul orphée (Hauts de l'Ouest) les comptages montrent que l'altitude médiane de présence du Bulbul orphée est de 791 m  $\pm$  369 alors que celle du Bulbul de la Réunion est de 1398 m  $\pm$  264 (Tassin, 2002). Nos résultats de capture en milieu agricole des « Hauts » montrent des situations différentes selon les zones d'étude. Les résultats de comptage présentés ici provenant de 3 sites forestiers éloignés les uns des autres, montrent 3 situations différentes

quant aux abondances respectives de *Pycnonotus jocosus* et *Hypsipetes borbonicus*. Les zones d'étude correspondant à des degrés différents de colonisation par le Bulbul orphée, on peut supposer que la pression de compétition exercée pourrait varier en fonction des milieux et des densités de population de l'espèce introduite. L'altitude ou la distance à la lisière de forêt pourraient aussi être des facteurs intervenant dans la distribution des deux espèces de *Pycnonotidae*.

Il est connu que les facteurs biotiques agissent sur l'installation d'une espèce lors d'une invasion (phénomène de tout ou rien), mais ils pourraient aussi agir sur la propagation comme un frein. Il est alors nécessaire d'en tenir compte dans le calcul des coefficients de diffusion des milieux soumis à compétition dans les modèles de diffusion d'espèces invasives (Shigesada *et al.*, 1997).

### *Compétition intraspécifique et invasion biologique*

L'élargissement des niches écologiques en milieu insulaire est généralement attribué à un déplacement de la compétition qui, principalement interspécifique, devient intraspécifique (Blondel, 1995). Les différences d'abondance entre les deux espèces de *Pycnonotidae* pour la zone de St Louis sont intéressantes en ce sens qu'elles varient avec le temps. La dominance numérique d'une espèce sur l'autre s'inverse progressivement. Il est connu que certaines espèces occupent des habitats peu favorables de façon temporaire (Théorie source-puits). Cette fréquentation peut même être modélisée. Auger *et al.* ont montré que la présence de populations de faible densité sur le site « puits » combinée à la présence de populations de forte densité sur le site « source » pouvait conduire à des oscillations périodiques d'abondance (Auger *et al.*, 2000). Concernant le Bulbul orphée à la Réunion, certains milieux pourraient ainsi jouer le rôle de « source » pour alimenter des milieux « puits » soumis à la compétition, jusqu'à ce que l'espèce puisse s'y maintenir. La distance au point d'introduction interviendrait alors de façon conjointe avec la compétition dans l'expression des abondances de Bulbul orphée.

La dominance numérique de *Pycnonotus* par rapport à *Hypsipetes* dans la partie de l'île la plus anciennement colonisée pourrait résulter d'une deuxième phase (plus agressive) dans la colonisation. Cette deuxième phase serait alors le résultat des premiers signes de compétition intraspécifique par élargissement de niche et aurait pour conséquences une compétition interspécifique du fait de l'installation d'individus stables dans des milieux qui n'avaient pas paru optimaux auparavant. C'est en ce sens que la mesure de la dominance numérique par rapport à une espèce proche pourrait constituer un indicateur du succès d'une invasion biologique en milieu insulaire.

Ces hypothèses demandent à être testées de façon plus exhaustive et confrontées à l'influence de la proximité des lisières forestières.

#### 1.4.3. Facteurs abiotiques et installation de l'espèce

##### *Facteurs abiotiques et aire de répartition*

En comparaison avec une autre espèce de Bulbul, *Pycnonotus cafer*, Vijayan (1975) estime qu'en Inde ces 2 espèces ont un fort degré de recouvrement puisqu'elles occupent toutes les deux les milieux agricoles, résidentiels et les fourrés, mais que le Bulbul orphée se distingue de son cousin par une prédilection pour les milieux humides compris entre 500 et 2000 m. Ce constat est repris par Williams & Giddings (1984) pour expliquer la répartition

des 2 espèces à Hawaii (Williams *et al.*, 1984). En outre, en Californie, l'oiseau reste cantonné aux alentours des plans d'eau (Hardy, 1973).

#### *Pluviométrie et propagation*

A propos de l'évolution spatiale de la colonisation, Williamson dit qu'elle "ne se fait pas de façon homogène telles les ondes générées par une pierre tombée dans l'eau" (Williamson, 1996). Cela semble se vérifier à la Réunion. La corrélation avec l'altitude que nous montrons suggère l'intervention d'autres facteurs dans le processus de colonisation que la simple chronologie. Elle soulève, en outre, la question d'une éventuelle barrière écophysiological située aux alentours de 800 mètres d'altitude. Les deux jeux de données de la Réunion permettent de faire la distinction entre l'altitude et la pluviométrie, montrant ainsi que ces deux variables entrent en jeu dans le processus d'installation de l'espèce. En effet, le relief n'est pas plus marqué dans l'ouest que dans l'est. Il ne peut donc pas justifier une hétérogénéité d'abondance. En outre, la distance qui sépare la région Ouest des points d'introduction n'est pas supérieure à celle séparant St Benoît (localité où l'oiseau est très présent) de ces mêmes points. Or les alentours de St Benoît sont colonisés dès 1985 alors qu'à la même époque il n'est fait aucune allusion à la colonisation de la côte Ouest. Une hypothèse envisageable est donc que la côte Est soit plus favorable à l'installation de l'espèce que la côte Ouest.

#### *Qualité de la propagation*

Nos données viennent confirmer celles de Williamson : "les vitesses de propagation sont fortement influencées par les conditions locales, et varient avec l'habitat" (Williamson, 1996). La colonisation de l'Europe par la Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*) montre une répartition discontinue de la propagation (Williamson, 1996), tout comme celle des États Unis par l'Etourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) (Maurer & Villard, 1994). La notion de front de colonisation paraît alors inappropriée, et une telle distribution fragmentée reflète des variations géographiques dans la sélection d'habitat (Maurer & Villard, 1994). Elles montrent clairement que les invasions biologiques sont soumises à l'influence des facteurs abiotiques comme le souligne Blackburn (Blackburn *et al.*, 2001). L'importance de facteurs que nous avons qualifié d'historiques sur les abondances d'oiseaux permet de souligner le caractère à la fois qualitatif de la propagation (front de l'invasion) et quantitatif (prolifération fonction de bonnes ou mauvaises conditions de milieu).

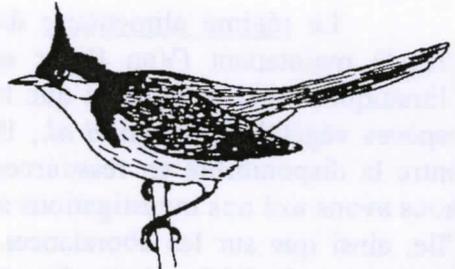
## 1.5. Récapitulatif

*Les premiers résultats permettent de préciser les hypothèses*

- *les comportements d'occupation de l'espace pourraient être différents entre la population fondatrice installée depuis 30 ans, et des oiseaux s'étant installés plus récemment,*
- *les conditions bioclimatiques très contrastées pourraient en outre influencer sur les vitesses de propagation de l'espèce.*

*Les variations d'abondance de Bulbul orphée sur l'île de la Réunion peuvent être imputées (en partie au moins) à l'anisotropie du milieu ainsi qu'à l'historique de l'introduction. Nos résultats mettent en évidence malgré une présence de l'oiseau dans tous les sites échantillonnés y compris dans les formations indigènes, des vitesses de colonisation différentes des versants, la préférence allant aux milieux chauds et pluvieux. Ils montrent l'influence de la distance aux points d'introduction, de l'interaction de cette distance et des reliefs, de la pluviométrie annuelle ainsi que du carré de l'altitude sur les abondances observées.*

Rapport-Gratuit.com



Chapitre 2 :

---

ALIMENTATION ET SUCCES DE L'INVASION

---

# ALIMENTATION ET SUCCES DE L'INVASION

## *Quelles ressources alimentaires utiliser pour survivre à la Réunion ?*

### 2.1. Introduction

Le succès des invasions biologiques est assujéti à de multiples facteurs dont on peut citer comme exemple l'origine géographique de l'organisme invasif (Brown, 1989), la chance (Crawley, 1989), ou les mécanismes de compétition (Moulton *et al.*, 1996). La qualité et la disponibilité des ressources sont d'importants facteurs de réussite de l'invasion (Davis *et al.*, 2000).

Le régime alimentaire du Bulbul orphée, décrit uniquement de façon qualitative jusqu'à maintenant (Van Riper *et al.*, 1979) nécessitait d'être quantifié. Les conditions climatiques contrastées ainsi que la désynchronisation de la fructification au sein de mêmes espèces végétales (Brown *et al.*, 1996) rendent difficile l'étude d'une éventuelle corrélation entre la disponibilité en ressources alimentaires et l'abondance des oiseaux. C'est pourquoi nous avons axé nos investigations sur les choix pratiqués par l'oiseau en fonction des zones de l'île, ainsi que sur les abondances d'oiseaux et leur rapport avec les espèces consommées. Nous avons étudié les choix alimentaires en fonction des conditions climatiques et à l'aide des résultats d'occupation de l'espace ainsi que d'une brève synthèse bibliographique de quelques plantes très consommées, nous avons cherché à déterminer les espèces végétales pouvant contribuer à la différence d'abondance observée entre les zones.

Les espèces végétales introduites envahissantes ou pestes végétales sont connues pour fournir des fruits en abondance. Elles peuvent notamment fournir des fruits permettant au Bulbul orphée de se sustenter toute l'année (Van Riper *et al.*, 1979). Ces pestes végétales se distinguent des autres plantes par trois facteurs discriminants. Une période juvénile courte, des productions de graines, massives et faiblement espacées les unes des autres, ainsi qu'un faible poids de ces graines sont des critères qui permettent de prédire le caractère envahissant d'une plante. Ils se traduisent par une reproduction précoce et fournie ainsi qu'une croissance rapide de la population (Rejmànek *et al.*, 1996).

La prise en compte de l'utilisation des ressources par les oiseaux est, enfin, un élément important dans la définition de la politique de gestion des populations de faune sauvage (Clergeau *et al.*, 2002). Elle permet, en effet, de tenir compte du comportement de l'oiseau dans le choix d'itinéraires techniques ou la mise en place de nouvelles parcelles agricoles. L'étude du régime alimentaire s'inscrivait donc aussi dans une logique de gestion.

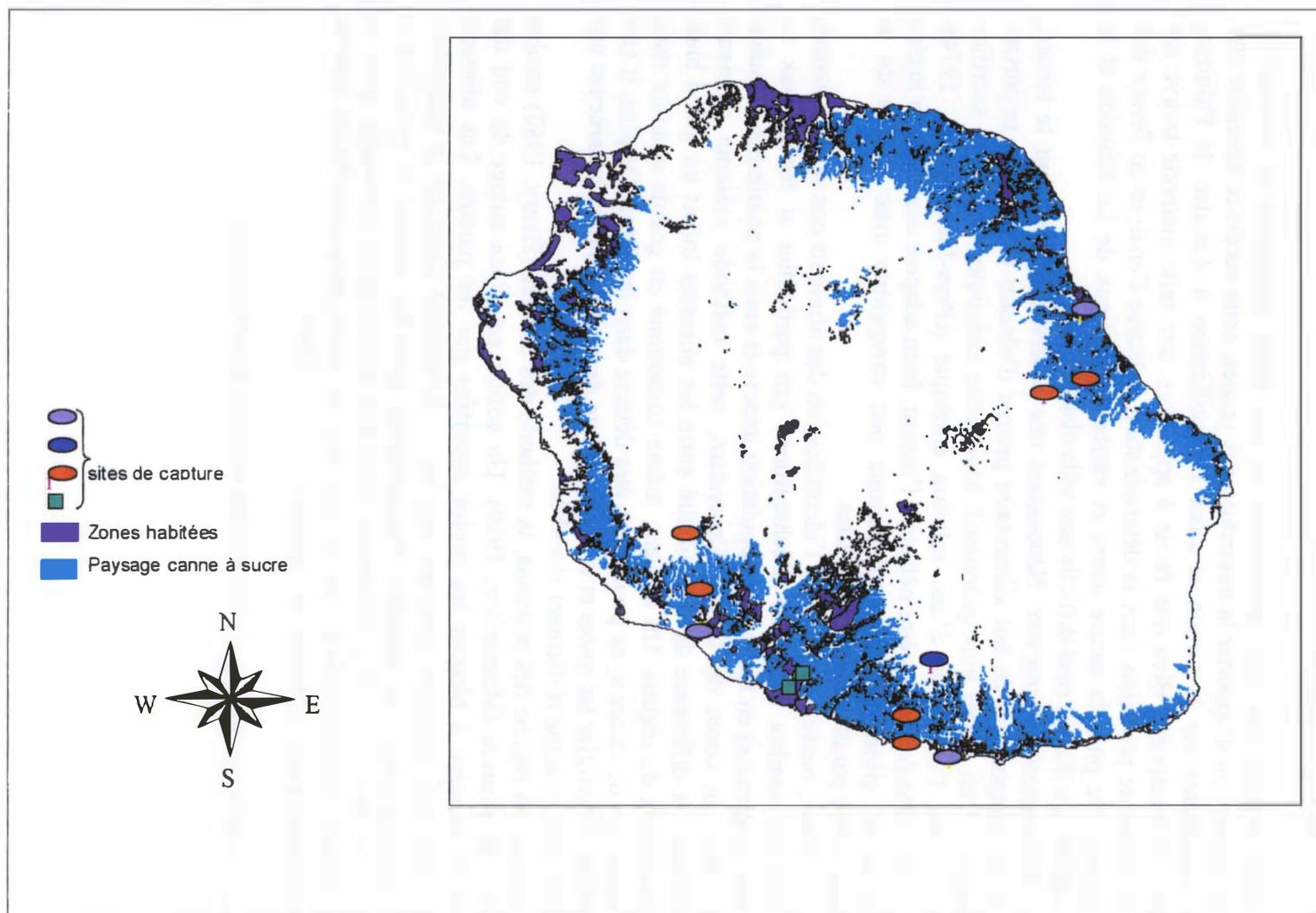
## 2.2. Matériel et méthode

### 2.2.1. Choix de la méthode utilisée

On peut rappeler les différentes techniques utilisées pour étudier le régime alimentaire des passereaux (voir(Henry, 1982) pour revue) :

- l'observation directe, basée sur l'observation sur une durée déterminée des oiseaux en train de se nourrir ou d'apporter la nourriture aux jeunes, cette méthode nécessite une présence importante sur le terrain et aussi l'identification à distance de l'aliment consommé ou transporté. Bien que facile à appliquer, une telle méthode trouve ses limites en terme de précision dans la détermination et biaise l'analyse en faveur des grosses proies. De plus, la nature dense et variée des milieux de La Réunion et la grande mobilité du Bulbul rend difficile une telle observation.
- l'analyse des contenus stomacaux. Nécessitant une présence moindre sur le terrain, l'étude de la composition du bol alimentaire permet d'obtenir un nombre important d'échantillons et un aspect plus quantitatif. Mais cette technique requiert le sacrifice des animaux ou l'utilisation d'une solution émétique ((Prys-Jones *et al.*, 1974); (Gavett *et al.*, 1986)) pouvant être néfaste à l'oiseau. Bien adaptée aux espèces jugées nuisibles ou au gibier, elle apparaît comme peu compatible avec l'étude de la population menée parallèlement sur les sites.
- l'analyse de fèces, basée elle aussi sur l'identification des aliments non digérés permet de récolter un nombre important d'échantillons (en particulier si les oiseaux se regroupent en dortoirs) en laissant la population intacte et ainsi la possibilité d'étudier des variations au cours du temps. Cependant, cette méthode présente plusieurs inconvénients : la différence de digestibilité entre les aliments induit un grand biais dans l'évaluation du régime. Un aliment, même consommé en grande quantité mais qui ne laisse pas de «trace », ne pourra pas être détecté dans les fèces. De plus, il faut être capable d'identifier les restes et la nature même de ces restes rend hasardeuse une estimation de la quantité réellement absorbée.
- pour l'analyse du régime des poussins, la méthode des colliers (Henry, 1982) semble avoir fait ses preuves (Mennechez, 1999). Un collier est placé autour du cou des oisillons de manière à bloquer les proies apportées par les parents. Les aliments peuvent alors être récupérés dans un bon état et facilement identifiés et quantifiés. Cette technique peut être cependant traumatisante pour les oiseaux et perturber la couvée si les répétitions de prélèvements sont trop importantes. Envisagée dans un premier temps, cette méthode n'a pas pu être mise en œuvre pour cette étude, faute de nichées trouvées pour la période de reproduction 1999-2000.

C'est finalement l'analyse de fèces qui a été utilisée au cours de cette étude.



**Figure 2-2-1:** Carte de répartition des sites sur l'île de la Réunion. Les ellipses de couleur orange et violette correspondent aux sites de 50 ha. Tous les sites mentionnés sur la carte, à l'exception des ellipses violettes, ont fait l'objet de captures d'oiseaux et donc de prélèvement de fientes.

### 2.2.1.1. Protocole d'échantillonnage

Dans le cadre de l'étude menée sur le Bulbul orphée, des campagnes de baguage ont été menées depuis 1998 sur différents sites dans l'île (**Figure 2-2-1**):

- en milieu de verger à Saint Benoît (B3), à Saint Joseph (J3) et Saint Louis (L3)
- en milieu de canne à Saint Benoît (B2), Saint Joseph (J2)
- en milieu forestier à Saint Joseph (J41)
- et enfin en milieu urbain à Saint Pierre (P).

Dans le but de connaître également le régime alimentaire des poussins de Bulbul orphée, des recherches de nids ont été effectuées sur ces sites au cours de la période supposée de reproduction (Novembre-Janvier).

Les oiseaux ont été capturés à l'occasion de ces baguages par deux types d'engins : au moyen de cages-pièges, élaborées par la FDGDEC (Fédération Départementale des Groupements de Défense contre les Enemis de Cultures). Ces pièges sont constitués de cages à trappes, dans lesquelles on place un morceau de fruit (banane, goyave...), placées autour d'une cage contenant un oiseau «appelant» avec de l'eau et de la nourriture. Les cages sont laissées plusieurs jours sur sites et relevées régulièrement. Au moyen de filets d'oiseleur (mist-net standards 12 x 4 m, maille de 16 mm) disposés sur les sites en travers des lieux supposés fréquentés par les oiseaux. Les filets sont laissés plusieurs heures par jour et inspectés toutes les 15 minutes et toutes les espèces d'oiseaux capturés ainsi que leur nombre sont notés. Suite à la capture au filet, l'oiseau est transporté dans un sac en tissu jusqu'à la station de baguage. Il est isolé dans un carton pour recueillir les fientes. Celles-ci sont récoltées dans des tubes contenant de l'alcool à 70°, et étiquetés du numéro de la bague de l'oiseau. Ce qui permet un éventuel recoupement des données alimentaires avec les données biométriques. Parallèlement une banque de graines est constituée afin d'identifier les composantes des fientes recueillies.

Quasiment tous les oiseaux capturés et recapturés ont fait l'objet de relevés fécaux.

**Tableau 2-2-I** Nombre de fientes prélevées par période, par milieux et par sites.

		Période de l'année			
Milieu	Sites	octobre à décembre	janvier à mars	avril à juin	Total
Ville	St Pierre		2	4	6
	St Pierre	1	3	10	14
Canne	St Louis	1		19	20
	St Joseph		2	7	9
	St Benoît		1	5	6
Verger	St Louis	9			9
	St Joseph	22		14	36
	St Benoît	37	4	7	48
Forêt	St Joseph		19	18	37
(Nids)	St André	10	3	-	13
<b>Total</b>		80	34	84	198

L'étude du régime alimentaire global porte sur un échantillon de 130 individus capturés entre avril 1998 et avril 2000. Une campagne ultérieure de baguage (de juin à novembre 2000) a permis de compléter les données à des fins de comparaison spatio-temporelle de l'exploitation des ressources par cet oiseau, elle porte à 198 le nombre des individus utilisés dans l'étude de l'exploitation du milieu. Le **tableau 2-2-I** présente les sites et les époques de capture. Pour beaucoup d'analyses le nombre d'individus est restreint au nombre d'adultes (n=185) car les jeunes au nid ne sont présents qu'à une saison bien marquée.

#### 2.2.1.2. *Analyse des fèces*

Les échantillons ont été dilués dans l'alcool à 70% puis observés à la loupe binoculaire. Les différents items alimentaires ont été identifiés par comparaison avec des échantillons de la banque de graines pour les végétaux et au moyen d'une clé d'identification pour les Invertébrés (Delvare *et al.*, 1989). Pour chaque échantillon, le nombre de graines des différents végétaux a été compté et pour les Arthropodes, le nombre de têtes, de pièces buccales, de pattes, d'élytres, d'ailes a été déterminé afin d'évaluer le nombre d'individus ingérés.

#### 2.2.1.3. *Expression des résultats du régime alimentaire*

Un des problèmes dans l'analyse du régime alimentaire par la méthode de l'analyse des fèces est que l'estimation des contributions des différentes catégories alimentaires n'est faite qu'à partir d'une image partielle du véritable régime ((Wallace, 1981) ; (Tatner, 1983)). Pour une estimation plus réaliste, on peut combiner trois types d'analyse :

- la contribution numérique, qui consiste à établir le pourcentage du nombre d'items d'une catégorie alimentaire sur le nombre total d'items récolté. Cette méthode convient bien aux insectivores où on peut quantifier un nombre d'individus ingérés, mais avec les catégories végétales cela devient plus approximatif.
- la contribution volumique, qui correspond au pourcentage représenté par une catégorie alimentaire sur le volume total, introduit un biais en faveur des aliments à faible digestibilité, de plus cette méthode nécessite l'évaluation du volume absorbé et donc de connaître le volume de la proie. Pour les végétaux on peut par exemple déterminer un nombre moyen de graines par unité de volume et ainsi en comptant les graines dans l'échantillon, avoir une idée du volume avalé.
- la fréquence d'occurrence, ou fréquence à laquelle on retrouve une catégorie alimentaire à travers un ensemble d'échantillons, semble être un bon indicateur du régime et reflète bien les choix de l'animal ((Tatner, 1983)).

C'est la fréquence d'occurrence qui a été utilisée ici pour l'ensemble des échantillons.

#### 2.2.2. *Analyse des données*

L'objectif de l'analyse est de mettre en évidence la relation existant entre la présence de certaines espèces, notamment de plantes envahissantes, dans les fientes et l'abondance des oiseaux, dans certaines stations. La totalité du régime alimentaire a été prise en compte incluant ainsi les nourritures animales et les végétaux autres que les plantes envahissantes. Néanmoins, ceux faisant l'objet de fréquences trop faibles ont été regroupés en "autres végétaux". Concernant les données manquantes, nous avons pris la moyenne correspondant aux mois équivalents pour les 2 années précédentes ayant fait l'objet de relevés

Une analyse factorielle discriminante a été faite sur les données du régime alimentaire. Il s'agit ici d'identifier les éléments du régime alimentaire caractérisant le mieux les variations d'abondance d'oiseaux. Afin d'identifier les marqueurs du régime alimentaire permettant de distinguer au mieux les classes d'abondance d'oiseaux, nous avons cherché une combinaison linéaire des variables sélectionnées par analyse discriminante

Une typologie des abondances d'oiseaux a été effectuée dans un premier temps. Les abondances d'oiseaux sur les sites de capture (comprises entre 1 et 37 oiseaux par IPA) ont été catégorisées en 8 classes ( $N=1+3.3 \log 185=8,48$  arrondi à 8, Règle de Sturge), avec pour intervalle de classe 4,63 et dont les effectifs varient de 0 à 56. Seules les données provenant des comptages par IPA sur le site et pendant la période de capture ont été pris en compte.

La capacité des items rencontrés dans le régime alimentaire à discriminer les classes d'abondance d'oiseaux a été testée par ANOVA. Un test de permutation a été effectué pour valider la pertinence de l'analyse discriminante. Toutes les analyses ont été effectuées grâce au logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

## 2.3. Résultats

### 2.3.1. Régime alimentaire à la Réunion

#### 2.3.1.1. Description du régime général

Au total, 130 échantillons ont été analysés, 24 grandes catégories alimentaires ont été définies (**Tableau 2-2-II**).

Les végétaux sont représentés par 11 familles comprenant 13 genres et une catégorie de végétaux divers indéterminés. Les animaux sont représentés par 8 ordres d'invertébrés, dont 6 d'arthropodes et une catégorie d'arthropodes indéterminés.

Les végétaux sont présents dans 128 des 130 échantillons et dominent ainsi le régime du Bulbul orphée. L'espèce retrouvée dans la majorité des échantillons (35,38%) est le Galabert, ou Corbeille d'or (*Lantana camara*). Buisson produisant de nombreuses fleurs colorées et utilisé comme plante d'ornement dans les haies des jardins et également spontané dans les jachères, cette espèce produit des petites baies sombres, semble-t-il toute l'année, et très prisée par les oiseaux. Elle est devenue une plante envahissante de nombreux milieux sur l'île. Peu de trace de fruits, auxquels il est accusé de s'attaquer, ont été retrouvés, probablement car seule la chair de ces fruits est consommée et ne laisse pas de trace après digestion. Il faut cependant noter que le Bulbul semble incapable de s'attaquer directement à certains fruits intacts comme la Mangue ou les Oranges (Carleton *et al.*, 1975), il est donc probable que dans de nombreux cas, il ne fasse que finir le travail d'autres oiseaux tel que le Martin triste (*Acridotheres tristis*) ou le Tisserin gendarme (*Ploceus cucullatus sillonotus*).

La famille des Solanacées est également fortement représentée (33,85%) avec 4 espèces et principalement par la Morelle noire, ou Brède-morel (*Solanum nigrum*), adventice que l'on trouve sur les champs cultivés, notamment les jeunes champs de canne à sucre, produisant des petites baies noires contenant une soixantaine de graines qui sont présentes dans 28,46% des échantillons. Le Bringelier marron (*S. auriculatum*) présent dans 7,69% des échantillons, est également une plante envahissante que l'on retrouve jusqu'en forêt et dont les fruits sont hôtes de la mouche des fruits (*Tephritidae*).

Tableau 2-2-II. Fréquences d'occurrence des différentes catégories alimentaires

Catégories alimentaires	Genres et espèces	Nombre d'échantillons N = 130	Fréquence %
<b>Végétaux</b>		128	98,46%
<b>Mélastomatacées</b>			
	<i>Clidemia hirta</i> (Tabac-boeuf)	38	29,23%
<b>Verbénacées</b>			
	<i>Lantana camara</i> (Galabert)	46	35,38%
<b>Solanacées</b>		44	33,85%
	<i>Solanum nigrum</i> (Morelle)	37	28,46%
	<i>Solanum auriculatum</i> (Bringelier)	10	7,69%
	<i>Nicandra physaloides</i> (Poc-poc fleur bleue)	1	0,77%
	<i>Capsicum frutescens</i> (Piment)	2	1,54%
<b>Rosacées</b>			
	<i>Rubus alceifolius</i> (Vigne marronne)	17	13,08%
<b>Anacardiées</b>			
	<i>Schinus terebenthifolius</i> (Faux poivrier)	25	19,23%
<b>Lauracées</b>			
	<i>Litsea glutinosa</i> (Avocat marron)	13	10,00%
<b>Myrtacées</b>			
	<i>Psidium</i> sp.	17	13,08%
<b>Moracées</b>			
	<i>Morus alba</i> (Mûrier blanc)	6	4,62%
<b>Lobéliacée</b>			
	<i>Laurentia longiflora</i> (Lastron blanc)	9	6,92%
<b>Boraginacées</b>			
	<i>Ehretia petiolaris</i> (Bois malgache)	7	5,38%
<b>Passifloracées</b>			
	<i>Passiflora foetida</i> (Passiflore poc-poc)	2	1,54%
<b>Végétaux divers</b>		25	19,23%
<b>Invertébrés</b>		60	46,15%
<b>Arthropodes</b>		57	43,85%
<b>Coléoptères</b>		36	27,69%
	<i>Cratopus</i> sp.	35	26,92%
	Coleo. divers	1	0,77%
<b>Orthoptères</b>		5	3,85%
<b>Diptères</b>		4	3,08%
<b>Hyménoptères</b>		6	4,62%
<b>Lépidoptères</b>		2	1,54%
<b>Arachnides</b>		1	0,77%
<b>Arthropodes indéterminés</b>		20	15,38%
<b>Autres Invertébrés</b>		20	15,38%
<b>Gastéropodes</b>		6	4,62%
<b>Annélidés</b>		1	0,77%

Dans 29,23% des fèces, on retrouve les graines de Tabac-boeuf (*Clidemia hirta*), considéré comme une peste végétale très envahissante. Cette plante produit des baies grises contenant un nombre impressionnant de graines (300 à 400 environ). Il faut noter que cette plante est en cours de colonisation et que sur nos sites d'étude elle n'est observée qu'à Saint Benoît, son importance sera discutée par la suite.

Parmi les autres végétaux présents dans les fèces, on peut compter en bonne quantité d'autre plantes jugées envahissantes comme la Vigne marronne, *Rubus alceifolius* (13,08%), le Faux poivrier, *Schinus terebenthifolius* (19,23%), l'Avocat marron, *Litsea glutinosa* (10%) et le genre *Psidium* qui comprend la Goyave *P. guajava* et le Goyavier *P. cattleyanum* (13,08%).

Les végétaux indéterminés sont présents dans 19,23% des échantillons et on peut regretter à ce titre l'absence d'un catalogue de référence pour les végétaux, nécessaire dans ce genre d'étude (Butet, 1987), la constitution d'une collection et d'un catalogue de graines et de végétaux a d'ailleurs été entreprise à cette occasion.

Les invertébrés sont présents dans 46,15% des échantillons, avec une majorité d'Arthropodes et quelques Gastéropodes et Annélides.

On retrouve le plus fréquemment des Coléoptères (27,69%) et presque exclusivement le genre *Cratopus* (Coléoptère, Curculionidé). Cet insecte est représenté par 32 espèces à La Réunion dont 16 endémiques. Ils sont particulièrement connus pour les dégâts qu'ils occasionnent sur les feuilles de nombreuses plantes cultivées (Camphriers, *Citrus*, Géraniums, Litchis et espèces fruitières variées) (Quilici *et al.*, 1992)

Pour le reste des Arthropodes, on retrouve en majorité des Orthoptères, des Diptères et des Hyménoptères. Pour ces deux dernières catégories, la petite taille et la faible quantité des individus dans les échantillons laissent supposer que ces proies ne sont pas recherchées mais récoltées en même temps que les fruits consommés. La faible présence relative des insectes, contrairement à ce qui est rapporté en général dans la littérature, correspond peut-être à un biais de l'échantillonnage : soit la capture est effectuée à une période de la journée où les oiseaux ne chassent pas les insectes, soit, pour les cages qui sont laissées plusieurs jours, des oiseaux qui chassent les insectes ne sont pas intéressés par une cage qui contient un morceau de fruit.

Nos résultats confirment le caractère frugivore-insectivore de cette espèce.

### 2.3.1.2. Importance des items alimentaires d'origine animale

Les insectes constituent une part importante du régime alimentaire du Bulbul orphée, même s'ils sont rarement mangés seuls. Dans le contexte environnemental de notre analyse, les oiseaux mangeant des animaux mais pas de plantes se sont révélés extrêmement rares (**Tableau 2-2-III**).

**Tableau 2-2-III** Test de comparaison de comptages d'oiseaux en fonction du régime alimentaire

	Nombre d'oiseaux ayant mangé des végétaux	Nombre d'oiseaux n'ayant pas mangé de végétaux
Nombre d'oiseaux ayant mangé des animaux	97	3
Nombre d'oiseaux n'ayant pas mangé d' animaux	99	0

La probabilité de manger des animaux sans manger de végétaux est très hautement significative (Test du xhi-carré de McNemar's = 88.4804, df = 1, p < 0,0001) . La faible part de cette catégorie dans les échantillons laisse supposer que le comportement de prédation d'insecte est opportuniste, et que les proies ne sont pas recherchées mais récoltées en même temps que les fruits consommés.

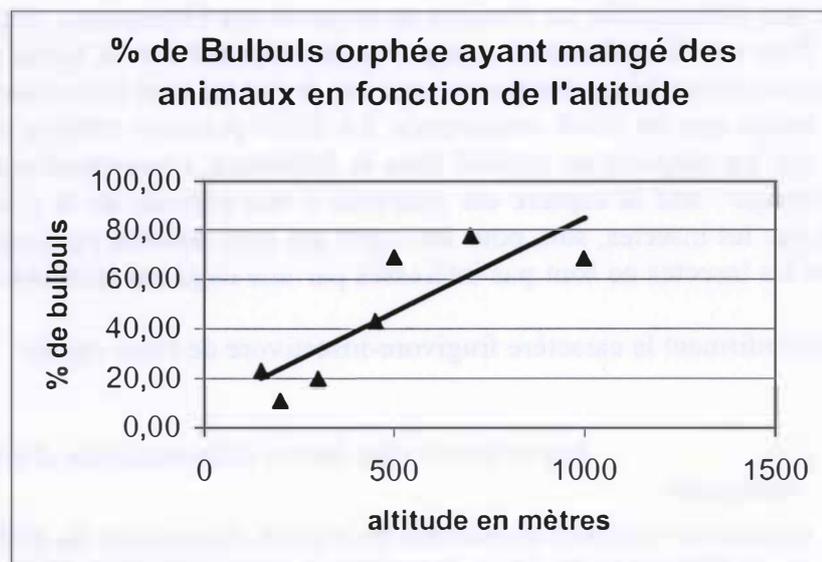
### 2.3.1.3. *Part des items végétaux et animaux*

L'étude met aussi en évidence le caractère quasi-systématique de la consommation de végétaux (fréquence d'occurrence totale 98,5 %; n = 198) (**Tableau 2-2-IV**).

D'une part, la probabilité de ne pas consommer des animaux et des végétaux dans les mêmes proportions selon les saisons est très hautement significative, d'autre part, la proportion d'oiseaux ne mangeant que des végétaux est différente de celle mangeant des animaux et des végétaux. (Pearson's X-square = 30.1944, df = 2, p < 0.001).

### 2.3.1.4. *Influence de l'altitude sur la nature des items consommés*

La consommation d'insectes n'est pas indépendante du lieu. Il y a une forte corrélation entre le pourcentage d'oiseaux ayant mangé des insectes et l'altitude ( $r=0.84$ , p < 0.05) (**Figure 2-2-2**)



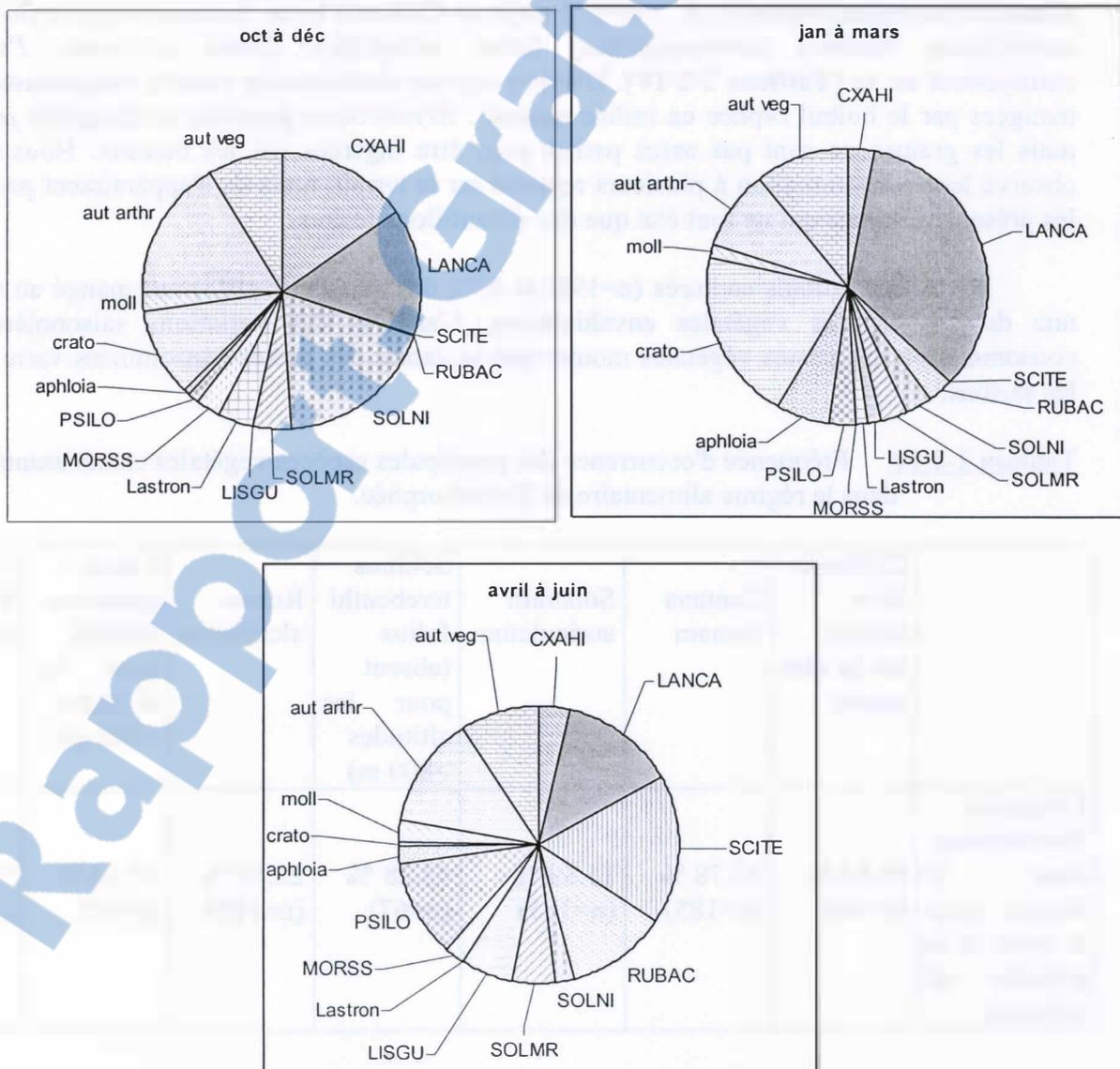
**Figure 2-2-2** Pourcentage d'oiseaux ayant ingéré des animaux (principalement des insectes) en fonction de l'altitude

### 2.3.1.5. *Exploitation des ressources selon la saison*

Les invertébrés, sont très présents dans le régime alimentaire du Bulbul orphée d'octobre à mars. Les Arthropodes en particulier, sont essentiellement représentés par les *Cratopus*, entre janvier et mars (**Figure 2-2-3**). On peut noter que cette observation correspond à une augmentation de leur population constatée dans les cultures à cette époque (Quilici *et al.*, 1992). Une autre catégorie d'item, *Lantana camara* se distingue par sa forte contribution tout au long de l'année.

Figure 2-2-3 : Comparaison des contributions des catégories d'items au régime alimentaire du Bulbul orphée selon les saisons. Les codes mentionnés en majuscule correspondent à la nomenclature internationale: code Bayer WSSA

CXAHI	<i>Clidemia hirta</i> (Melastomataceae)	MORSS	<i>Morus alba</i> (Moraceae)
LANCA	<i>Lantana camara</i> Verbenaceae)	PSILO	<i>Psidium cattleianum</i> (Myrtaceae)
SCITE	<i>Schinus terebenthifolius</i> (Anacardiaceae)	Aphloia	<i>Aphloia theiformis</i> (Flacourtiaceae)
RUBAC	<i>Rubus alceifolius</i> (Rosaceae)	Crato	<i>Cratopus sp.</i> (Coleopterae)
SOLNI	<i>Solanum nigrum</i> (Solanaceae)	Moll	Mollusques divers
SOLMR	<i>Solanum auriculatum</i> (Solanaceae)	Aut. Arthr	Autres arthropodes
LISGU	<i>Litsea glutinosa</i> (Lauraceae)	Aut. vég	Autres végétaux
Lastron	<i>Laurentia longiflora</i> (Lobeliaceae)		



La distribution des items varie de façon significative en fonction des saisons (test de Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ) montrant ainsi que même si le Bulbul orphée semble rechercher la *Lantana Camara* qui fructifie toute l'année, sa consommation de ressources saisonnières est importante.

### 2.3.1.6. Importance de la consommation de pestes végétales

La première analyse a permis de dessiner les premières tendances du régime alimentaire du Bulbul orphée à La Réunion (§1). De l'analyse globale des échantillons de fèces récoltés, il ressort que le Bulbul se nourrit particulièrement de plantes considérées envahissantes comme le *Clidemia hirta*, les Solanacées *S. nigrum* et *S. auriculatum*, le *Lantana camara*, le *Schinus terebenthifolius* et la ronce *Rubus alceifolius*.

Dans une seconde analyse, sur un échantillon plus grand, nous avons pu mettre en évidence la présence de nombreuses espèces végétales introduites et envahissantes dont 7 avaient été mentionnées par MacDonald lors d'une expertise menée dans les forêts réunionnaises (MacDonald *et al.*, 1991). Il s'agit de *Clidemia hirta*, *Lantana camara*, *Solanum auriculatum*, *Schinus terebenthifolius*, *Rubus alceifolius*, *Litsea glutinosa*, *Psidium cattleyanum* ou *sp* (Tableau 2-2-IV). D'autres espèces mentionnées comme dangereuses sont mangées par le bulbul orphée en milieu naturel : *Eryobotrya japonica* et *Syzygium jambos* mais les graines ne sont pas assez petites pour être ingérées par les oiseaux. Nous avons observé leur consommation à plusieurs reprises sur le terrain mais ils n'apparaissent pas dans les présents résultats qui ne font état que des échantillons fécaux.

83 % des Bulbuls capturés ( $n=198$ ) et 87% des adultes ( $n=185$ ) ont mangé au moins une de ces espèces végétales envahissantes. L'analyse des variations saisonnières de consommation des pestes végétales montre que la nature des pestes consommées varie selon les saisons.

Tableau 2-2-IV Fréquence d'occurrence des principales espèces végétales envahissantes dans le régime alimentaire du Bulbul orphée.

	Clidemia hirta (absent sur la côte ouest)	Lantana camara	Solanum auriculatum	Schinus terebenthifolius (absent pour les altitudes >800 m)	Rubus alceifolius	Litsea glutinosa (absent pour les altitudes >800 m)	Psidium sp.
Fréquence d'occurrence dans le régime pour la zone et la période de présence	95.83 % (n=48)	43.78 % (n=185)	11.89 % (n=185)	43.28 % (n=67)	22.58 % (n=115)	16.42 % (n=67)	22.58 % (n=115)

La consommation de pestes, comme celle des autres items subit des variations saisonnières qui confirment que le Bulbul orphée est opportuniste (**Tableau 2-2-V**)

**Tableau 2-2-V** Consommation de pestes végétales par le Bulbul orphée en fonction des périodes de l'année

	Nombre d'oiseaux qui ont consommé l'item	Nombre d'oiseaux capturés d'octobre à décembre (n=72)	Nombre d'oiseaux capturés de janvier à mars (n=29)	Nombre d'oiseaux capturés d'avril à juin (n=84)
Ressources permanentes	<i>Clidemia hirta</i>	38 (n=39)	2 (n=2)	6 (n=7)
	<i>Lantana camara</i>	33	24	22
	<i>Solanum auriculatum</i>	11	2	8
Ressources saisonnières	<i>Schinus terebinthifolius</i>	0	0	29
	<i>Rubus alceifolius</i>	0	2	19
	<i>Litsea glutinosa</i>	0	1	10
	<i>Psidium sp</i>	3	2	19

Il n'y a pas de corrélation de rang entre « avril à juin » et les autres périodes étudiées (Spearman's rank correlation,  $\rho = -0,45$  ; normal-z = -1,143; p-value = 0,253 et  $\rho = -0,26$ ; normal-z = -0,685, p-value = 0,493 ) à part entre « octobre à décembre » et « janvier à mars » où seules des ressources à fructification permanente sont consommées (Spearman's rank correlation,  $\rho = 0,85$  ; normal-z = 2,029, p-value = 0,0425)

On peut donc distinguer 2 groupes de ressources dans les pestes ingérées par le Bulbul orphée, des ressources permanentes à même de fournir des fruits sur toute l'année ou presque, et des ressources saisonnières qui fournissent des apports alimentaires une partie de l'année (**Tableau 2-2-V**). Certaines de ces ressources semblent particulièrement recherchées (**Figure 2-2-4**) et vont à ce titre faire l'objet maintenant d'une étude plus ciblée.

### 2.3.2. Etude de quelques items très consommés

#### 2.3.2.1. Ressources permanentes et exploitation du milieu

*Clidemia hirta* et *Lantana camara* sont considérées comme des pestes végétales dispersées par les oiseaux exotiques frugivores à Hawaii (Smith, 1998) comme dans bien d'autres pays et sont consommés par le Bulbul.

##### 2.3.2.1.1. *Clidemia hirta*

###### 2.3.2.1.1.1. Etude bibliographique

Largement présente en Amérique du Sud, Amérique centrale, et aux Caraïbes *Clidemia hirta* ne constitue cependant pas une plante très commune dans son aire de

répartition naturelle. Par contre, elle est considérée comme une sérieuse plante envahissante sur beaucoup d'îles tropicales océaniques telles que les Fiji, Seychelles (Binggeli, 1997). En outre, les *Mélastomataceae* sont souvent des plantes à oiseaux.

L'introduction de *Clidemia hirta* à la Réunion, date des années 70, c'est à dire qu'elle est quasi-concomitante de celle du Bulbul orphée. L'espèce a ensuite été signalée dans le Sud de l'île en 1991 (MacDonald *et al.*, 1991) et est désormais assez commune dans le Sud et l'Est. A Hawaii, la plante fleurit et fructifie pendant la saison humide, mais cette fructification peut exister tout au long de l'année dans les régions ne présentant pas de saison sèche et dont la pluviométrie dépasse 2500 mm par an. Le cycle de reproduction de cette espèce à Hawaii est décrit comme étant court, les jeunes plants étant en mesure de produire des fruits dès l'âge de 6 à 12 mois. L'espèce est en outre prolifique puisqu'un plant peut produire 500 fruits par an (Tunison, 1991).

#### 2.3.2.1.1.2.

#### Consommation à la Réunion

Dans la zone de présence de *Clidemia*, 95.83% des Bulbuls capturés (n = 48) avaient mangé au moins un fruit de cette plante. La corrélation entre le nombre d'oiseaux capturés et le nombre d'oiseaux ayant mangé des fruits de *Clidemia hirta* dans la zone de présence de cette plante est très hautement significative ( $r=0.998$ ,  $p<0.001$ ) (Figure 2-2-5).

Nos observations montrent qu'un fruit de *clidemia* contient en moyenne 300 graines. Certains échantillons récoltés (fientes) ont montré jusqu'à 2000 graines de cette plante, soulignant que ce fruit fait l'objet d'une prospection méthodique de l'oiseau

#### 2.3.2.1.2.

#### Galabert : *Lantana camara*

##### 2.3.2.1.2.1.

##### Etude bibliographique

A la Réunion, *Lantana camara* est considérée comme une peste végétale de longue date. De même que *Clidemia hirta*, c'est une ressource à même de fournir une nourriture régulière au long des saisons. Elle est citée comme étant son aliment favori dans l'aire d'origine (Ali *et al.*, 1968-74).

##### 2.3.2.1.2.2.

##### Consommation à la Réunion

Le galabert s'avère être aussi ici un aliment très recherché puisque c'est l'item le plus consommé: 43,32% des oiseaux capturés (n=198) avaient mangé les fruits de cette plante. Il y a ici aussi une corrélation hautement significative entre le nombre d'oiseaux capturés et le nombre d'oiseaux ayant mangé du *Lantana camara* ( $r=0.83$ ,  $p<0.01$ ) montrant que cette ressource est consommée tout au long de l'année (Figure 2-2-6).

#### 2.3.2.2.

#### Ressources saisonnières et exploitation du milieu

##### 2.3.2.2.1.

##### Etude bibliographique des conditions bioclimatiques de présence de *Schinus terebenthifolius* et *Rubus alceifolius*

- *Schinus terebenthifolius*

Originaire du Brésil, Paraguay et Nord-Argentine, le Faux poivrier a été introduit et étudié en Floride et à Hawaii.

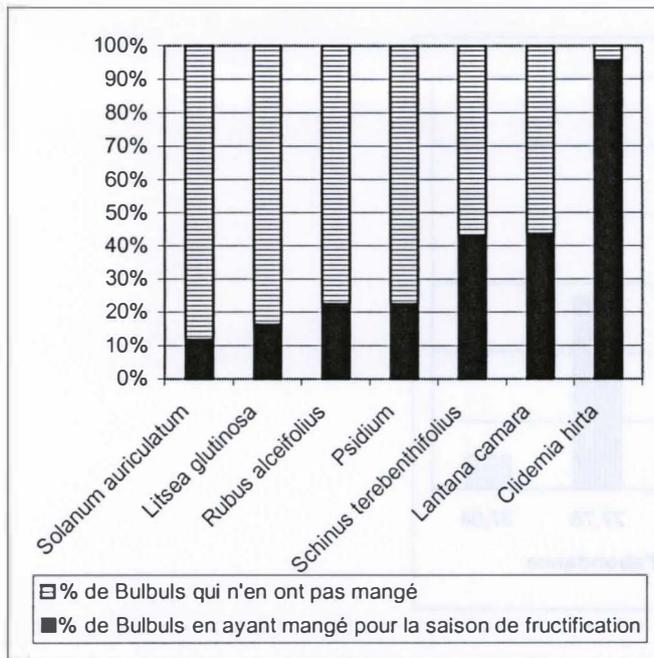


Figure 2-2-4 : Proportions d’oiseaux qui ont mangé des fruits de quelques espèces végétales répertoriées comme des espèces invasives (ces résultats prennent en compte la présence ou l’absence de la ressource considérée mais pas sa disponibilité quantitative)

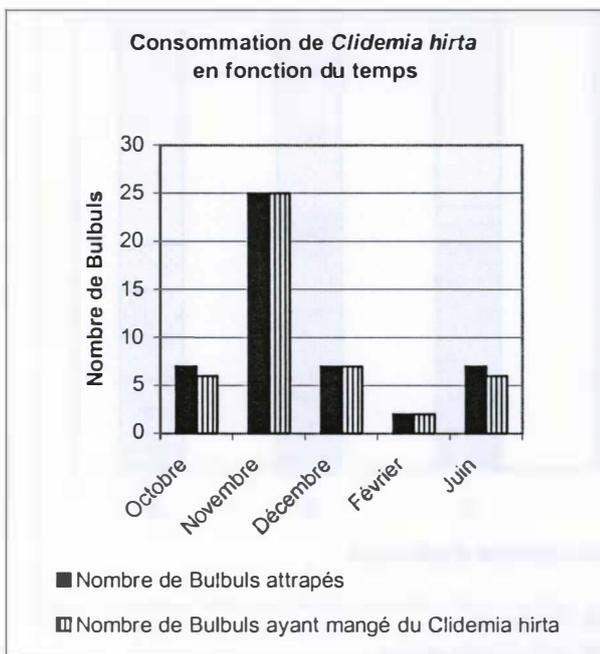


Figure 2-2-5 : Comparaison des fréquences d’occurrence de consommation de fruits de *Clidemia hirta* et du nombre d’oiseaux capturés en fonction des mois de capture

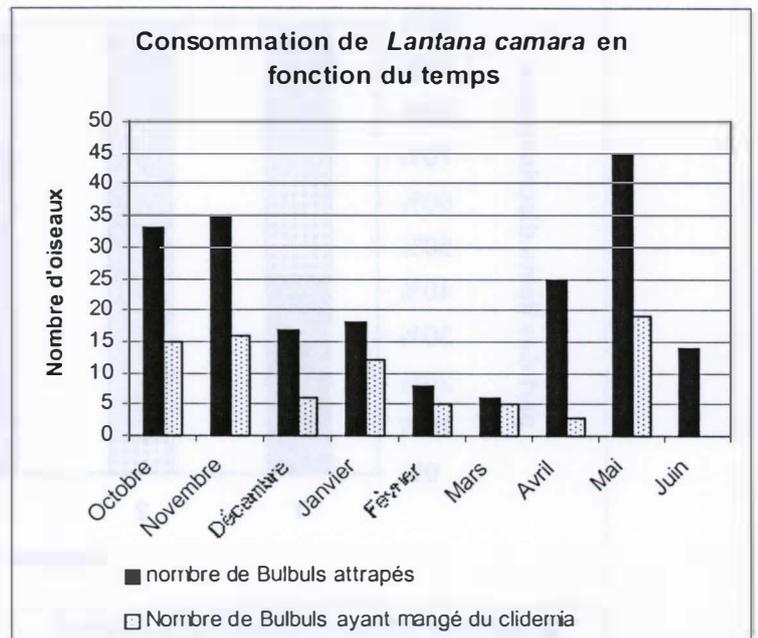


Figure 2-2-6 : Comparaison des fréquences d’occurrence de consommation de fruits de *Lantana camara* et du nombre d’oiseaux capturés en fonction des mois de capture

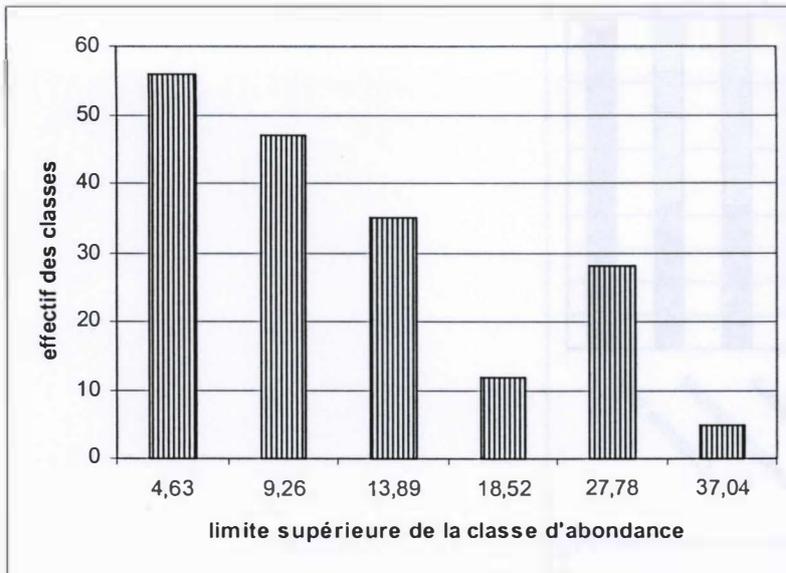


Figure 2-2-7 : Distribution des classes d'abondance de Bulbul orphée (en nombre de Bulbuls décomptés en fonction du nombre de Bulbuls par classe)

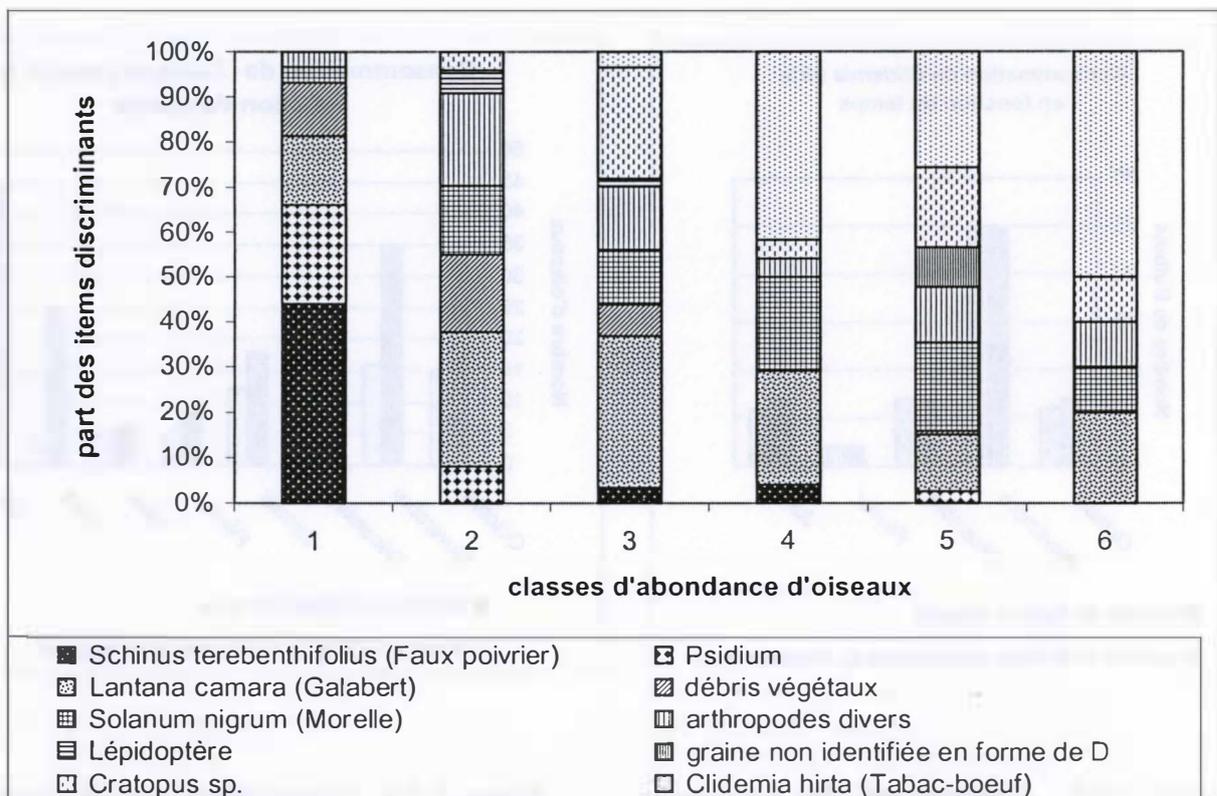


Figure 2-2-8 : Analyse comparative des proportions de 10 items discriminants dans chaque classe d'abondance d'oiseaux.

Dans son aire d'origine, il se développe dans des régions tropicales ou sub-tropicales sèches. Dans son aire d'introduction, il pousse dans nombre d'habitats allant des zones côtières aux altitudes de 700 m. A Hawaii, il a envahi des parties de l'île où la pluviométrie est comprise entre 500 et 1150 mm alors qu'en Floride il se maintient avec des pluviométries de 1600 mm. (Binggeli, 1997).

- *Rubus alceifolius*

*Rubus alceifolius* (Rosaceae) est une ronce originaire du sud-est asiatique (Thaïlande, Vietnam, Laos, Java, Sumatra) qui fut introduite dans les îles de l'Océan Indien (Madagascar, La Réunion, Mayotte, Maurice) et au Queensland (Australie). Elle est devenue une véritable "peste végétale", au point de former des taches monospécifiques qui nuisent aux communautés végétales locales (Amsellem, ).

### 2.3.2.2.2. Consommation de 2 ressources saisonnières synchrones à la Réunion

Schinus et Rubus sont équivalentes du point de vue de la période de fructification à la Réunion, si l'on considère l'ensemble des variations altitudinales possibles. Néanmoins, ces 2 espèces ne nécessitent pas les mêmes conditions écologiques et sont quasiment exclusives l'une de l'autre.

Tableau 2-2-VI Comparaison de comptages d'oiseaux en fonction du régime alimentaire

	Nb d'oiseaux ayant mangé du rubus	Nb d'oiseaux n'ayant pas mangé de rubus
Nb d'oiseaux ayant mangé du schinus	6	23
Nb d'oiseaux n'ayant pas mangé de schinus	16	140

La probabilité de manger du Rubus sans manger de Schinus est égale à la probabilité de manger du Schinus sans manger de Rubus (McNemar's chi-square = 0.9231, df = 1, p-value = 0.3367) (Tableau 2-2-VI). Ce qui peut vouloir dire que l'oiseau n'a pas de préférence entre les 2 plantes ou qu'il prend celle qui est présente sur le site (étayé par le faible nombre d'oiseaux ayant mangé les 2). Ces résultats vont dans le sens d'un opportunisme marqué et bien axé sur les productions fruitières des pestes végétales.

### 2.3.3. Capacité des items à discriminer les classes d'abondance

#### 2.3.3.1. Classes d'abondance d'oiseaux

Les abondances d'oiseau sur les sites de capture vont de 0 à 37 oiseaux par pas de temps de 10 mn. Elles ont été rangées en 8 classes dont 2 vides (voir méthodologie). La distribution de ces classes est présentée dans la Figure 2-2-7.

#### 2.3.3.2. Critères de distinction des classes d'abondances d'oiseaux

La capacité des items rencontrés dans le régime alimentaire à discriminer les classes d'abondance d'oiseaux a été testée par ANOVA. Les principaux résultats sont résumés dans le Tableau 2-2-VII.

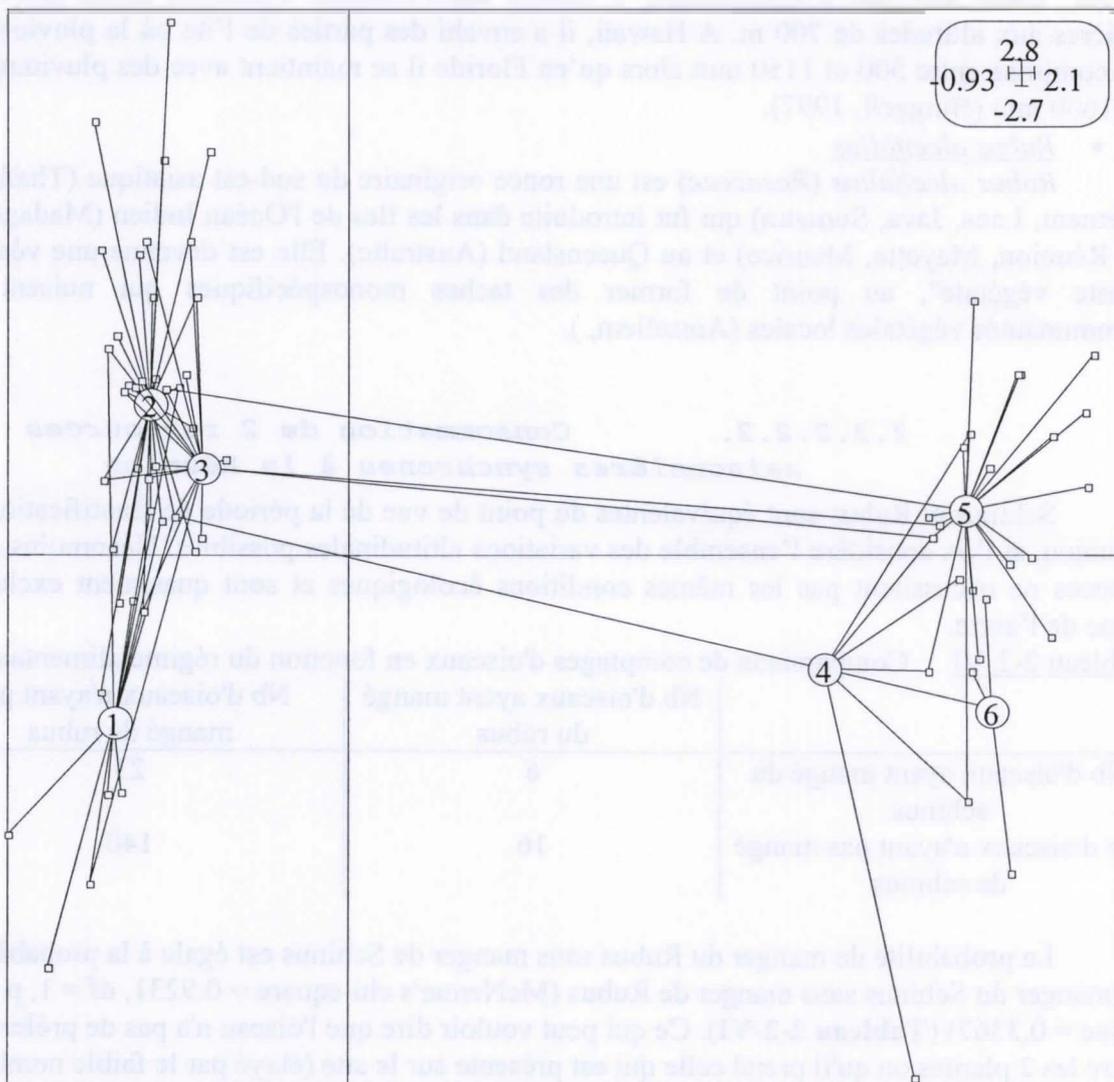


Figure 2-2-9 : plan 1-2 de l'analyse factorielle discriminante

Les chiffres représentent les centres de gravité des classes d'abondance. Ils correspondent à :

1= abondance comprise entre 0 et 4.63

2= abondance comprise entre 4.63 et 9.26

3= abondance comprise entre 9.26 et 13.89

4= abondance comprise entre 13.89 et 18.52

5= abondance comprise entre 23.15 et 27.78

6= abondance comprise entre 32.41 et 37

**Axe 1** = 0.9707 (valeur normalisée de la variable **clidemia**) + 0.040917 (valeur normalisée de la variable **lantana**) - 0.052334 (valeur normalisée de la variable **schinus**) - 0.047837 (valeur normalisée de la variable **S. nigrum**) + 0.029643 (valeur normalisée de la variable **lastron**) + 0.045664 (valeur normalisée de la variable "forme de D") - 0.038361 (valeur normalisée de la variable **Psidium**) + 0.013168 (valeur normalisée de la variable **Cratopus**) - 0.015898 (valeur normalisée de la variable **lépidoptère**) + 0.005653 (valeur normalisée de la variable **arthropodes divers**) + 0.018105 (valeur normalisée de la variable **débris végétaux**).

**Axe 2** = -0.42206 (valeur normalisée de la variable **Clidemia**) + 0.23447 (valeur normalisée de la variable **lantana**) - 0.50916 (valeur normalisée de la variable **Schinus**) + 0.30068 (valeur normalisée de la variable **S. nigrum**) - 0.087349 (valeur normalisée de la variable **lastron**) + 0.022946 (valeur normalisée de la variable "forme de D") - 0.14159 (valeur normalisée de la variable **Psidium**) + 0.30386 (valeur normalisée de la variable **Cratopus**) + 0.1242 (valeur normalisée de la variable **lépidoptère**) + 0.29085 (valeur normalisée de la variable **arthropodes divers**) + 0.1666 (valeur normalisée de la variable **débris végétaux**).

Tableau 2-2-VII Tableau récapitulatif des résultats de l'analyse de variance sur les fréquences d'occurrence des plantes ingérées selon les classes d'abondance de Bulbul orphée

Nature de l'item	p	Nature de l'item	p
CXAH1	***	Aphloia theiformis	NS
LANCA	***	Cratopus	***
SCITE	***	Invertébrés divers	NS
RUBAC	NS	Orthoptères	NS
SOLNI	***	Diptères	NS
SOLMR	NS	Arachnides	NS
LISGU	NS	Hyménoptères	NS
Nicandra physaloïdes	NS	autres coléoptères	NS
Morus alba	NS	Lépidoptères	*
Forme de D	***	Arthropodes divers	***
PSILO	*	Débris végétaux	***
Capsicum annum(Piment)	NS	Graines Non Identifiées	NS

Sur 25 items, 9 discriminent les classes de façon très hautement significative, et 2 de façon significative (Tableau 2-2-VII). Sur ces 11 items, 3 sont d'origine animale (arthropodes), 4 sont des plantes introduites envahissantes jugées dangereuses pour les milieux naturels, 2 sont des mauvaises herbes contribuant activement à l'enherbement des agro-systèmes, et 2 sont d'origine végétale non-identifiée (l'une par absence de tissus caractéristiques, il pourrait s'agir de feuilles ou de fleurs trop digérées pour être identifiés dans le cas des débris végétaux, l'autre par absence de référence dans la banque de graine, qui devrait faire l'objet de recherches plus poussées).

Afin d'identifier les marqueurs du régime alimentaire permettant de distinguer au mieux les classes d'abondance d'oiseaux, nous avons cherché une combinaison linéaire des variables sélectionnées par analyse discriminante. La Figure 2-2-9 donne une représentation optimale de la ségrégation des classes d'abondance d'oiseaux selon les plantes consommées. Les équations des axes synthétiques obtenus sont indiquées dans la légende. Il s'avère que le *Clidemia hirta* est l'élément décisif qui permet de distinguer sur nos données les fortes abondances d'oiseaux des faibles effectifs (axe 1). Les plantes saisonnières et les ressources en insectes viennent ensuite départager les classes (axe 2).

### 2.3.3.3. Proportions des items discriminants dans chaque classe d'abondance

On distingue en définitive 3 catégories d'aliments:

- des items qui sont mangés en toutes circonstances : *Lantana camara*, *Solanum nigrum*, et *arthropodes divers*
- des items qui ne sont mangés que dans les zones où il existe une forte concentration d'oiseaux : *Clidemia hirta*, *Cratopus sp.*, et une graine indéterminée
- des items rencontrés seulement dans les classes de faible abondance d'oiseaux : débris végétaux (fragments de feuilles, tiges ou fleurs), *Schinus terebinthifolius*, *Psidium sp.*, et lépidoptères.

Certains items (tels que *Clidemia hirta* pour les fortes abondances, ou le *Schinus terebinthifolius* pour les faibles abondances) peuvent être considérés comme des marqueurs des classes d'abondance de Bulbul orphée car leur distribution dans le régime alimentaire est significativement différente d'une classe d'abondance (d'oiseau) à l'autre (Figure 2-2-8).

## 2.4. Discussion

### 2.4.1. Stratégies alimentaires

Les travaux précédents sur le Bulbul orphée montrent qu'il mange des insectes et des plantes (Carleton et al., 1975) principalement des fruits, des jeunes pousses, des boutons floraux et même du nectar (Olesen et al., 1998). Nos résultats confirment le caractère frugivore-insectivore de cette espèce.

Carleton et Owre estiment que les plantes exotiques occupent une large part de son régime alimentaire (Carleton et al., 1975). Cette étude permet de confirmer le caractère quasi-systématique de la consommation de plantes exotiques. Elle montre de plus qu'il axe ses choix alimentaires sur des espèces végétales de type pestes qui produisent massivement des fruits. L'étude des variations saisonnières du régime alimentaire permet de préciser le caractère omnivore-opportuniste de l'oiseau, à la Réunion.

Le Bulbul orphée est connu pour causer des dégâts à l'agriculture en s'attaquant à la papaye (*Carica papaya*), la mangue (*Magnifera indica*), l'avocat (*Persea americana*) à Hawaii (Van Riper et al., 1979), ainsi que la nêfle (*Eriobotrya japonica*), les framboises (*Rubus albescens*), et les mûres (*Morus rubra*) en Floride (Carleton et al., 1975). Nos résultats ne font pas apparaître ces fruits du fait de la méthodologie employée. Des observations parallèles (et les plaintes des agriculteurs ...) viennent confirmer cet aspect de ravage des cultures fruitières. Les auteurs s'opposent sur la capacité de cet oiseau à percer la peau des fruits quand elle est épaisse comme chez les agrumes. En captivité, *Pycnonotus jocosus* peut ignorer les fruits intacts à peau épaisse (Carleton et al., 1975), mais il peut aussi les manger en conditions naturelles, probablement quand le fruit devient très mûr (Van Riper et al., 1979). Nous avons observé les deux comportements.

Les aliments carnés (insectes essentiellement) qui, de par leur grande diversité dans les échantillons récoltés, semblent être consommés à l'occasion de recherches de matériel végétal, pourraient cependant constituer un facteur limitant sur l'île de la Réunion à certaines époques, car leur répartition dans le régime alimentaire est fonction de l'altitude et n'est donc pas due au hasard. Leur consommation pourrait, en outre, être conditionnée par le cycle de reproduction. Il serait ainsi nécessaire de mettre en relation la consommation d'insectes avec la disponibilité en insectes, selon les paysages et les périodes de reproduction /non reproduction (plus forte consommation possible d'insectes, et donc de protéines, pendant les périodes de reproduction / mue).

#### 2.4.1.1. *Espèces végétales envahissantes et prévisibilité de la disponibilité des ressources*

Comme cela a été mentionné en Floride et à Hawaii, le Bulbul orphée est friand de fruits d'espèces végétales exotiques telles que *Lantana camara* ou *Schinus terebenthifolius* (Carleton et al., 1975) (Van Riper et al., 1979) ainsi que d'autres espèces ornementales introduites par l'homme (Carleton et al., 1975). Les espèces végétales introduites et envahissantes, en plus de leur capacité à produire des fructifications massives n'ont probablement pas eu le temps de désynchroniser leurs floraisons et fructifications au niveau des individus comme c'est le cas de certaines espèces indigènes. Dans ce domaine, les études de phénologie manquent à la Réunion. De telles études pourraient confirmer ou non l'intérêt des fructifications prévisibles dans les stratégies dynamiques de colonisation des disséminateurs animaux exotiques.

#### 2.4.1.2. Ressources permanentes et facteurs limitants : opportunité de sites réservoirs

Le Bulbul orphée est un oiseau opportuniste qui peut sélectionner les ressources qui lui sont utiles dans un environnement inconnu. Le comportement opportuniste autorise les organismes concernés à exploiter les ressources qui sont les plus rentables chaque mois de l'année (Laiolo *et al.*, 1999). Mais il est prédictible qu'un même site peut rarement fournir des ressources massives tout au long de l'année. Les ressources saisonnières sont souvent dispersées dans l'espace et le temps, ce qui encourage les espèces s'en nourrissant, à se déplacer pour suivre les floraisons et fructifications (Brown *et al.*, 1996). Dans les résultats présentés ici, on peut distinguer des sites susceptibles de fournir des ressources alimentaires toute l'année (tels que ceux renfermant *Clidemia hirta* ou *Lantana camara*), et où le Bulbul orphée est très abondant, de ceux susceptibles de fournir des ressources alimentaires saisonnières mais massives (tels que ceux renfermant *Rubus alceifolius*, *Schinus terebenthifolius* ou *Psidium cattleianum*) où le Bulbul est moins abondant. Le développement des plantes introduites envahissantes telles que *Clidemia hirta* ou *Lantana camara* qui peuvent fournir une masse importante de fruits tout au long de l'année apparaît comme un facteur favorable à l'établissement du Bulbul orphée sur l'île. Les sites concernés joueraient le rôle de compléments aux ressources saisonnières ou aidant à survivre en période de disette. Il serait néanmoins utile de savoir ce qui justifie un éventuel déplacement d'un site à l'autre et donc d'affiner la recherche sur les différences qualitatives et la quantitatives existant entre les ressources identifiées ici.

#### 2.4.2. Stratégie de colonisation et mutualisme chez deux espèces introduites envahissantes

##### 2.4.2.1. Facilitation de *Clidemia hirta* et conditions de colonisation

Les *Pycnonotidae* sont particulièrement efficaces dans leur colonisation lorsqu'il s'agit d'îles tropicales (Watling, 1977; Clergeau *et al.*, 2001). La facilitation de plantes envahissantes pourrait participer à cette efficacité (Meyer, 1999).

Dans le cas de *C. hirta*, le rôle des oiseaux comme agents disperseurs a été sous-estimé. Contrairement à ce que dit Wester (Wester *et al.*, 1977), les graines ingérées par les oiseaux survivent et leur germination en est même accélérée (Mandon-Dalger, Tassin & Clergeau, en prép.). L'habitat potentiel de *Clidemia* est très étendu, à cause de ses vastes tolérances environnementales et de la disponibilité de nombreux vecteurs (Tunison, 1991). A la Réunion, de larges étendues de terres ont été colonisées en l'espace de 10 ans, dans l'Est de l'île (Normand, pers. comm.). Cette explosion soudaine a probablement fait l'objet de 2 étapes. Dans un premier temps, de jeunes plants sont observés à des endroits stratégiques témoignant d'une dispersion par les oiseaux : sous les fils électriques, autour des arbres fruitiers dans les vergers (Normand, pers. comm.), cette étape est encore visible dans la canne à sucre entre St Benoit et Ste Rose. Puis, en l'absence d'un traitement visant à stopper la multiplication (en particulier sur les parcelles en friches), la plante occupe progressivement toute la surface, tendant parfois à constituer des groupements monospécifiques buissonneux qui peuvent menacer la biodiversité des écosystèmes naturels, comme on en signale à Hawaii (Tunison, 1991).

L'aptitude du *C. hirta* à fructifier toute l'année en zone de pluviométrie annuelle supérieure à 2,5m/an (Binggeli, 1997), sera un élément important à prendre en compte dans la

distribution du Bulbul orphée. Elle justifie en effet une accélération de prolifération de l'espèce directement liée à un facteur abiotique mais qui ne serait qu'un effet indirect de l'augmentation de biomasse fruitière disponible

#### 2.4.2.2. *Besoins complémentaires et efficacité de l'association*

Le processus d'invasion dépend de ressources dont la disponibilité peut être intermittente et doit coïncider avec la présence de propagules de l'organisme envahissant (Davis *et al.*, 2000). Le maintien de fortes populations de Bulbuls tout au long de l'année sur des sites comprenant *C. hirta*, renforce la multiplication locale et la dispersion de *C. hirta* ce qui autorise le Bulbul à maintenir aussi ses populations. Ce phénomène, mentionné par Simberloff (Simberloff *et al.*, 1999) et confirmé ici, agit comme une forme de mutualisme par lequel les deux organismes envahissants, l'animal et la plante agissent en synergie pour modifier le biotope à leur avantage.

## 2.5. Récapitulatif

*Une explication possible de l'asymétrie de répartition du Bulbul à la réunion serait la variation de composition du régime alimentaire selon les versants de l'île. L'étude du régime alimentaire montre une forte consommation de pestes végétales, dans lesquelles les espèces végétales invasives à cycle court sont bien représentées et qui pourraient à ce titre favoriser l'installation du bulbul sur les milieux les plus invasibles.*

---

## CONCLUSION DE LA PARTIE II

---

*Nos résultats sont en accord avec les modèles connus de propagation d'espèces invasives pour ce qui est de l'influence de la distance aux points d'introduction sur les abondances de l'espèce. Ils sont en outre concordants avec l'hypothèse de variation des vitesses de propagation en fonction de facteurs abiotiques que nous avons énoncée. La répartition des abondances de Bulbul orphée suit, à la Réunion, une distribution parallèle à l'anisotropie du milieu et est spécialement sensible aux variations de pluviométrie annuelle et à l'altitude. Dans la situation qui nous intéresse, à savoir deux points d'introduction situés dans des régions fortement arrosées, les abondances de Bulbul orphée sont particulièrement élevées pour une pluviométrie de l'ordre de 4 à 6 m d'eau par an et des altitudes de l'ordre de 400 à 600 m. Ces deux facteurs, qui ne sont pas corrélés, pourraient avoir une action conjointe sur la propagation de l'espèce en milieu insulaire tropical.*

*Une explication possible à cette asymétrie de répartition serait la variation de composition du régime alimentaire selon les versants de l'île. L'étude du régime alimentaire montre une forte consommation de pestes végétales, dans lesquelles les espèces végétales invasives à cycle court sont bien représentées et qui pourraient à ce titre favoriser l'installation du bulbul. L'ingestion de ces plantes par l'oiseau pourrait aussi faire partie d'une stratégie alimentaire visant à favoriser l'implantation de ces ressources sur des milieux propices aux deux espèces. Nous proposons l'hypothèse selon laquelle les pluviométries fortes et régulières couplées aux températures tropicales seraient à l'origine d'une plus grande production de biomasse végétale et donc de fruits. Cette augmentation de biomasse est à considérer dans l'espace mais aussi dans le temps. En éliminant le manque d'eau comme facteur limitant de fructification, il y a possibilité de fructifications multiples dans l'année et augmentation de la potentialité de germination pour les graines (Figure 2-3-1). Cette plus grande invasibilité serait double: la plante qui profite de conditions favorables toute l'année et se multiplie plus vite, et l'oiseau qui en disséminant la plante s'assure une multiplication*



*mutualisme évoqué ici pourrait constituer un facteur important dans la réussite d'une invasion au même titre que l'absence de cortège parasitaire des deux organismes connue pour favoriser le caractère invasif des organismes introduits .*

*Les comparaisons d'abondance de Bulbul orphée et de Bulbul de la Réunion dans les zones d'étude donnent des résultats hétérogènes. La dominance du Bulbul orphée n'étant flagrante que sur les stations les plus proches d'un des deux points d'introduction, il pourrait y avoir effet cumulatif des Bulbuls dans les zones les plus anciennement peuplées. Les facteurs biotiques pourraient ainsi jouer un rôle de frein dans la propagation pour les milieux susceptibles d'héberger les deux espèces. Mais cette hypothèse demande à être testée sur un plus large échantillon.*

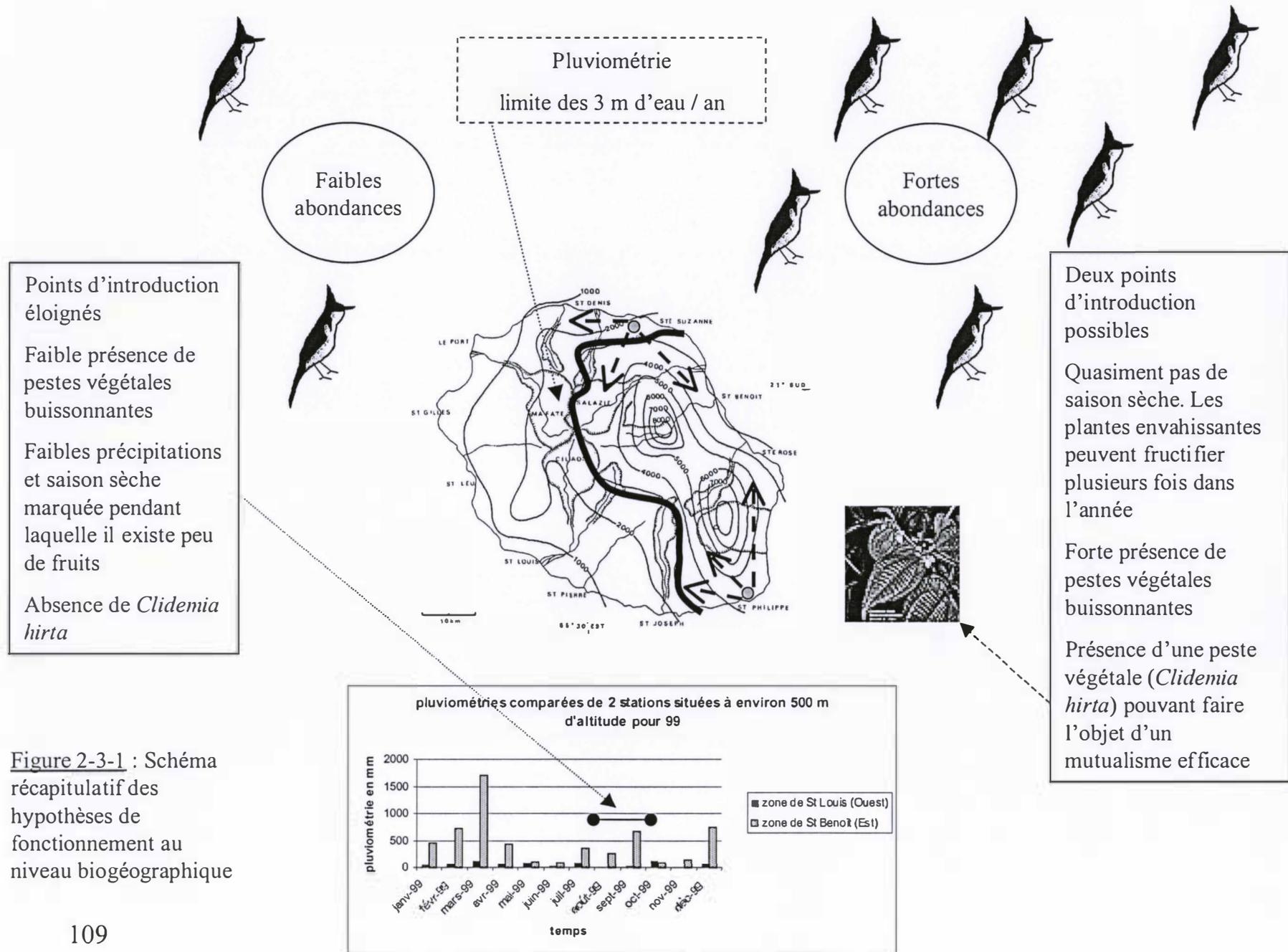
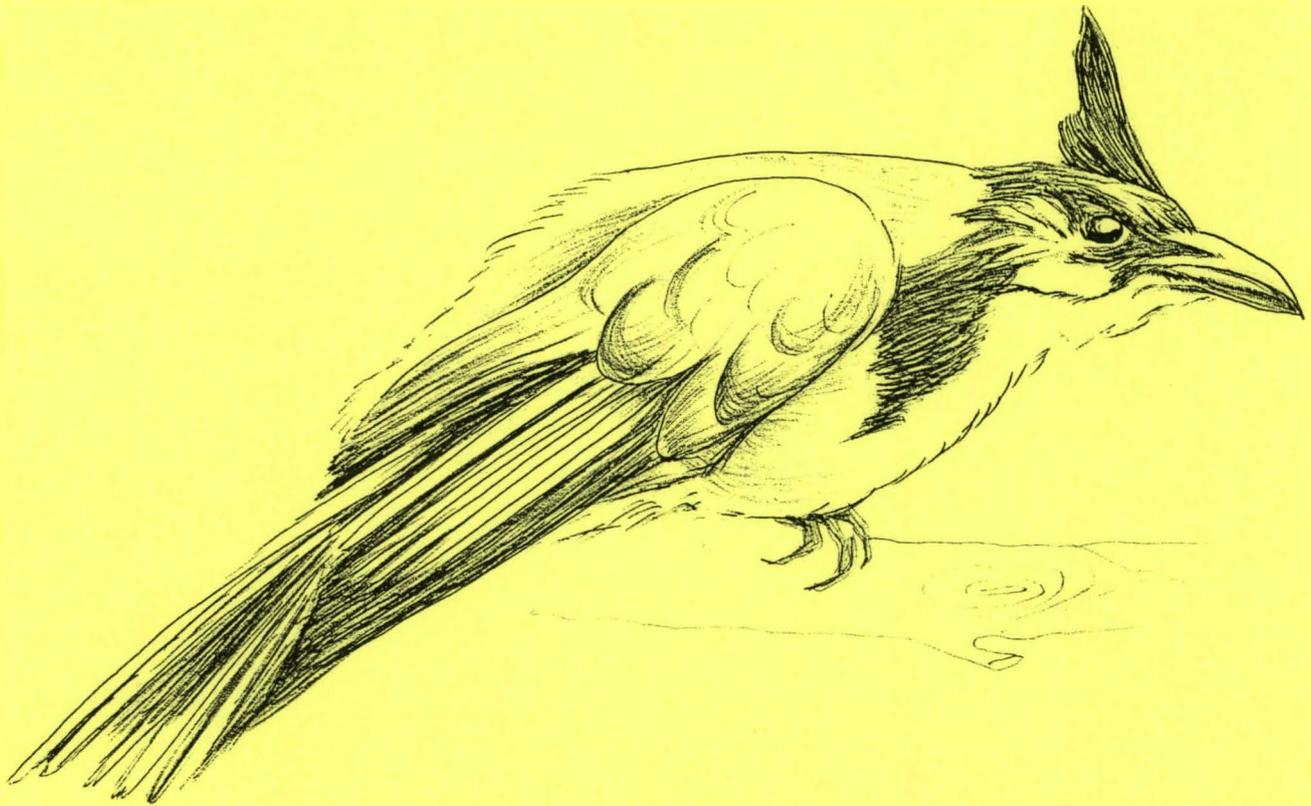


Figure 2-3-1 : Schéma récapitulatif des hypothèses de fonctionnement au niveau biogéographique



**Partie III :SELECTION des HABITATS  
au niveau des PAYSAGES**

---

# INTRODUCTION

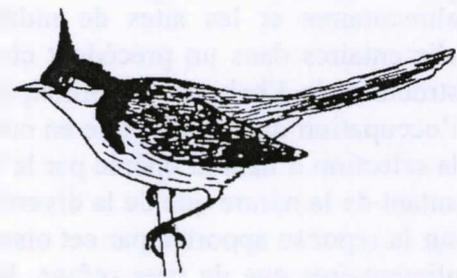
---

La sélection d'habitat s'exprime d'autant mieux que les densités sont plus faibles, les populations n'occupant alors que leur habitat optimal (Wiens, 1986). La caractérisation de l'habitat optimal apparaît donc comme particulièrement pertinente dans le cas d'une espèce en cours de colonisation. Elle l'est d'autant plus quand l'introduction répond à des critères d'isolement total (environnement vierge de toute présence antérieure) et de potentialités bioclimatiques très étendues.

La Réunion réunit un éventail de conditions de milieu différentes tout à fait exceptionnel. C'est ainsi que l'association d'un relief très élevé avec une faible superficie à une latitude de type tropicale autorise non seulement une grande diversité climatique mais aussi la juxtaposition de formations de type biomes sur de très courtes distances. Profitant du fait que l'invasion de l'île de la Réunion par le Bulbul orphée n'a pas encore montré de signe d'essoufflement, en ce sens que les abondances de Bulbul orphée ne cessent de croître, et que la phase d'équilibre n'est donc pas encore atteinte, l'étude de la sélection d'habitat permet de définir ici l'habitat optimal de l'espèce avant que celui-ci ne soit saturé et que cette sélection d'habitat ne devienne moins stricte comme c'est le cas général en milieu insulaire

Au niveau du paysage, l'étude de la dynamique spatiale et temporelle de la colonisation nous a permis de faire émerger le rôle des structures du paysage ainsi que celui de perturbations telles que les rotations de récolte. Nous avons utilisé plusieurs niveaux de fonctionnement différents permettant des comparaisons intra-et inter-paysage, afin d'étudier les phénomènes liés à des groupes d'oiseaux en fonction de différentes composantes d'un même paysage, et ceux liés à l'utilisation de l'espace au niveau individuel permettant de prendre en compte les phénomènes très localisés, ainsi que les rythmes journaliers.

Cette partie est découpée en trois chapitres qui traitent de la dynamique spatiale de l'installation, de la dynamique temporelle de la propagation et de la biométrie de l'espèce à la Réunion.



Chapitre 1:

---

PAYSAGES ET CAPACITE D'INSTALLATION DE L'ESPECE

---

# PAYSAGES ET CAPACITE D'INSTALLATION DE L'ESPECE

## *Quelles associations de ressource choisir pour prospérer ?*

### 1.1. Introduction

En milieu insulaire, les mécanismes de sélection d'habitat sont modifiés (Blondel, 1985). En dehors de la cause classique de compétition interspécifique invoquée pour expliquer la structuration des communautés, des hypothèses alternatives ont été envisagées. L'élargissement des niches écologiques sur les îles peut ainsi être imputé à une distribution des ressources différente de celle existant en milieu continental comme c'est le cas pour les mésanges bleues en Corse (Blondel, 1995).

La sélection d'habitat par les oiseaux peut revêtir de multiples formes. Les ressources prises en compte sont principalement les caractéristiques structurales du paysage, les ressources alimentaires et les sites de nidification (Cody, 1985). Ayant déjà envisagé les ressources alimentaires dans un précédent chapitre, nous avons axé le présent chapitre sur la qualité et la structure de l'habitat. La principale variable envisagée au titre des « ressources » a donc été l'occupation du sol. La prise en compte des contraintes spatiales imposées par les paysages dans la sélection d'habitat opérée par le Bulbul orphée a été notre principal objectif. Nous préoccuperons autant de la nature que de la diversité des ressources recherchées par l'oiseau, notre étude a porté sur la réponse apportée par cet oiseau aux types de paysage, et à la répartition des ressources tant alimentaires que de type refuge. Identifier et caractériser les éléments du paysage favorables à l'établissement de cet oiseau, ainsi que l'incidence de la diversité de ces éléments sur ses abondances en ont été des objectifs majeurs. Le Bulbul orphée étant défini comme une espèce de lisière forestière, s'accommodant bien des activités humaines, l'intégration des lisières forestières (de type interface entre des surfaces boisées et d'autres formes d'occupation du sol) dans la liste des variables susceptibles de fournir des indicateurs de la réussite de l'installation de l'oiseau nous a paru pertinente.

Les études pour décrire les habitats animaux dans le cadre de l'écologie des paysages ont engendré une production conséquente d'indices basés sur le nombre et la proportion des différents éléments du paysage. Ces indices qui visent à décrire l'hétérogénéité des paysages sont dépendants de l'échelle considérée : le nombre, la surface totale et les périmètres des éléments du paysage sont choisis pour comparer les paysages, alors que la complexité structurelle (dimensions fractales des taches par exemple) permet de quantifier la fragmentation dans les comparaisons intra-paysages (Cale *et al.*, 1994). Nous avons utilisé deux indices structuraux pour caractériser les paysages et les domaines vitaux : l'index de diversité de Shannon couramment utilisé pour définir la structure de l'habitat (Luoto *et al.*, 2001), et les Dimensions Fractales. Le radio-tracking nous a fourni un outil de choix pour estimer l'ampleur et la composition des domaines vitaux. Les systèmes d'information géographique, nous ont permis enfin de croiser les deux sortes de données.

Les résultats présentés ici ne se veulent pas explicatifs, ils ont pour ambition une prospection large des variables susceptibles d'intervenir dans la prospérité et la propagation de l'espèce.

## 1.2. Matériel et méthodes

### 1.2.1. Recueil des données d'abondance et de déplacement d'oiseaux

#### 1.2.1.1. *Indices Ponctuels d'Abondance* (voir Partie 2 Chapitre 1)

#### 1.2.1.2. *Sites de 50 hectares*

Une série de 9 sites correspondant à 3 paysages a été échantillonnée avec pour objectif de mettre en relation les abondances de Bulbul orphée avec une étude descriptive des paysages concernés. Les 9 sites d'une superficie moyenne de 50 ha sont situés dans les transects décrits dans les chapitre précédents. Ils font intervenir une échelle de perception intermédiaire entre la station et le transect et prennent en compte des conditions de milieu homogènes à l'échelle du paysage et une superficie suffisamment grande pour être représentative de la perception de l'oiseau. Les ravines étant considérées comme des éléments de paysage, elles ne figurent pas à part entière dans l'étude des sites, par contre elles en sont souvent limitrophes.

La méthode employée relève des plans quadrillés (Bibby *et al.*, 2000). Chaque contact, qu'il soit visuel ou auditif a été pointé sur une carte. Seuls les Bubluls vus ont été pris en compte. Le trajet effectué par l'observateur diffère des indices kilométriques d'abondance en ce sens qu'il est exhaustif du site : il tient compte de la visibilité et quadrille donc la zone. Ces sites ont été parcourus 4 fois en saison chaude et 4 fois en saison sèche afin de ne pas donner de résultats biaisés par des mouvements saisonniers des oiseaux. Les comptages ont été effectués dans les premières heures de la matinée et furent d'une durée de deux heures (environ de 7 heures à 9 heures du matin). Les observations sont reportées sur une carte et les recomptages d'oiseaux sont dans la mesure du possible évités. La zone de St Joseph a été échantillonnée une année supplémentaire afin de valider une éventuelle chronologie dans les variations d'abondance (voir chapitre 2).

#### 1.2.1.3. *Radio-tracking*

Testant l'hypothèse selon laquelle les domaines vitaux sont associés à des lisières de type formation arborée / cultures fruitières, le radio-tracking nous a fourni une méthode efficace pour juger de l'utilisation de ces lisières

Le radio-tracking est une technique performante dans les études de comportement et de démographie (Kenward, 2001). Il est souvent considéré comme un moyen idéal pour tester des hypothèses de relation avec des variables environnementales (Blanc, 1997). Le domaine vital, ou Home Range, est la surface traversée par un individu lors de ses activités normales de recherche de nourriture, de partenaire, de soins aux jeunes (Kenward, 2001.). Le suivi journalier d'individus marqués permet de connaître en premier lieu l'amplitude de leurs déplacements. La méthode des polygones convexes est fiable pour la délimitation du territoire (Shivik *et al.*, 2000).

Les Bubluls ont été capturés à l'aide de filets japonais de 6 à 12m de long comportant 4 poches et des mailles de 16 à 19 mm. Une fois capturés les oiseaux sont équipés d'un émetteur radio (Biotrack). Les relevés sont effectués grâce à une antenne mobile. 9 oiseaux ont été équipés en juin et novembre 2000, 3 dans la région de St Benoît, 2 dans celle de St Joseph, et 4 dans la région de St Louis. Tous les oiseaux équipés ont été capturés et

relâchés en paysage des Hauts. Ils ont tous été suivis pendant 10 demi-journées à raison de 2 relevés par heure sur une durée totale de 5 semaines correspondant à la durée de vie de la pile.

## 1.2.2. Recueil des données spatiales

Les zones, sites et stations ont été cartographiées avec l'aide de © IGN-BD Topo ® (IGN, 1997). Les observations de terrain et les premiers résultats nous ont conduit à prendre en compte, en plus de l'occupation du sol, les lisières du paysage « canne à sucre » ainsi que les limites de « ravine ».

### 1.2.2.1. Occupation du sol et définition des paysages

Les paysages ont été définis comme correspondant à une tranche d'altitude dans laquelle un type d'occupation du sol est dominant (voir choix méthodologiques). Chacune des stations sur lesquelles ont été effectuées les IPA a été cartographiée. Les surfaces des différentes formes d'occupation du sol ont été répertoriées et mesurées par SIG, dans un rayon de 140 mètres autour du point de comptage, correspondant à la visibilité de l'observateur.

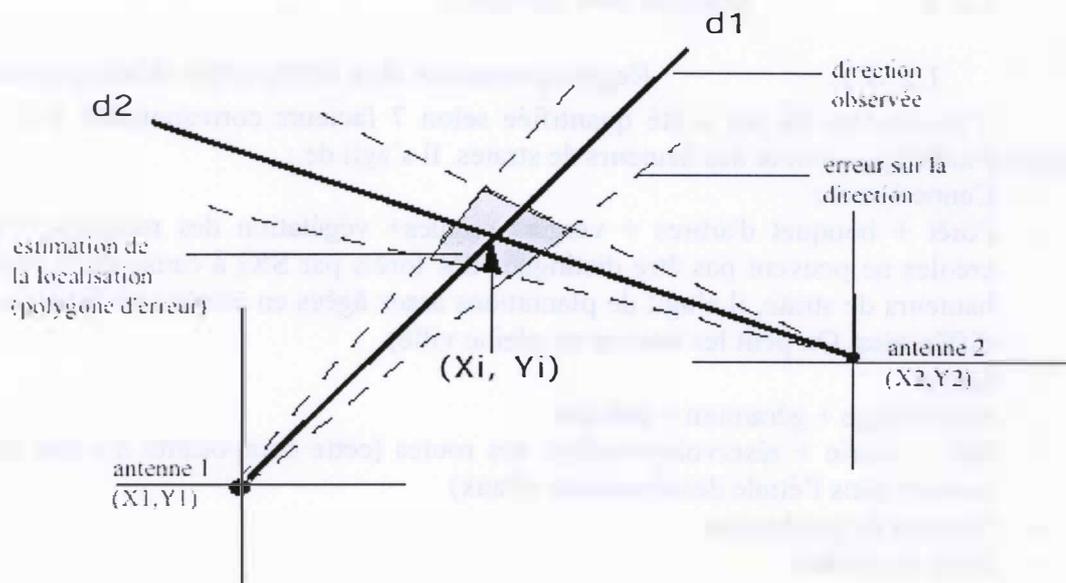
La composition des zones a été évaluée grâce à la BD TOPO. Des surfaces équivalentes délimitées de façon à inclure les stations d'étude de chacune des zones ont été comparées en fonction de l'occupation du sol.

### 1.2.2.2. Estimation des localisations

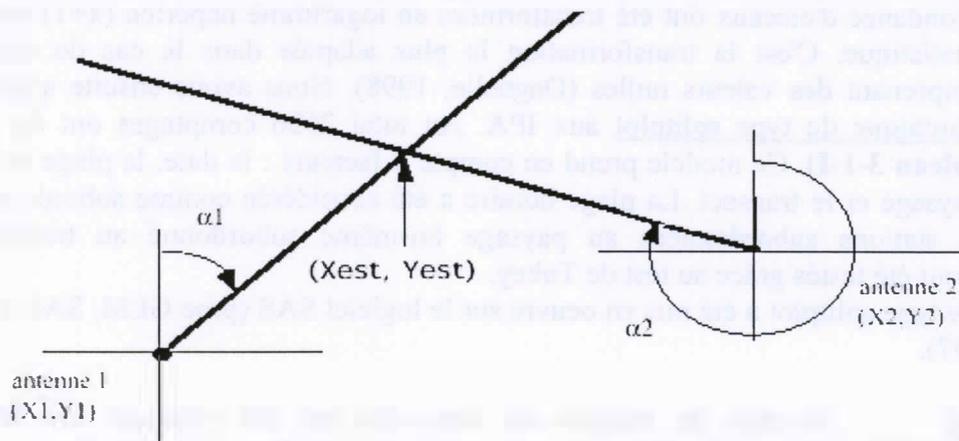
Les méthodes de localisation de la position d'animaux équipés de radio-émetteurs sont l'approche, la triangulation, la localisation aérienne et la localisation par satellite (Kenward, 2001). Nous avons utilisé les deux premières. L'approche nous a permis de répertorier des localisations exactes où l'oiseau a été réellement vu. Pour que ces relevés aient le même poids que les autres, nous leur avons affecté un écart-type de 10m sur les coordonnées x et y correspondant à l'erreur possible de report de la localisation sur la carte. La triangulation permet d'estimer la localisation du point d'où est émis le signal en effectuant deux relevés espacés d'un court laps de temps. En utilisant les deux angles déterminés par une boussole associée au récepteur à l'antenne réceptrice dont la position est connue, on obtient les positions mesurées de l'animal que l'on peut resituer sur la carte.

Les coordonnées du point d'intersection des directions (localisation estimée) sont calculées en fonction des angles donnant les directions, des coordonnées des antennes réceptrices, des distances des antennes au point. Cependant, ces directions ne sont que des estimations auxquelles sont associées des erreurs. Les reliefs étant très marqués à la Réunion, et les conditions de mesure difficiles, nous avons choisi une marge d'erreur fixe de l'ordre de 20 degrés. Cette marge étant très importante, néanmoins elle est très acceptable quand l'oiseau est situé à faible distance de l'observateur. Dans les régions les plus accidentées où les mesures se faisaient sur des stations plus éloignées de l'animal, les points aberrants ont ensuite été éliminés par confrontation avec des cartes de visibilité établies pour chaque station avec l'aide du module 3D analysis d'Arcview. Une aire de confiance pour la localisation de l'animal est décrite par un polygone d'erreur (**Figure 3-1-1**).

Les logiciels utilisés sont Arcview, les modules d'Arcview (spatial analysis, 3D analysis) ainsi que des softwares (Patch Analysis et Animal movement). Les informations spatiales sont issues d'observations de terrain ainsi que de la BD topo Réunion (IGN).



**Figure 3-1-1** Polygone d'erreur associé à la localisation  $(X_i, Y_i)$  déterminé à partir des directions  $d_1$  et  $d_2$  des deux antennes (trait plein). Les lignes en pointillé sont les directions correspondant aux intervalles de confiance de chaque localisation de l'antenne. (Blanc, 1997)



**Figure 3-1-2** Mesure des angles au cours de la biangulation (Blanc, 1997)

Pour le calcul des coordonnées de localisation de l'animal, les azimuts  $\alpha_1$  et  $\alpha_2$  (**Figure 3-1-2**) ont été convertis en angles  $\beta$  (en radians):  $\beta = (90 - \alpha) * (\pi / 180)$ . On peut alors calculer les positions estimées des oiseaux grâce aux formules suivantes [Blanc, 1997 #389:

$$x_{est} = \frac{x_1 \tan \beta_1 - x_2 \tan \beta_2 + y_2 - y_1}{\tan \beta_1 - \tan \beta_2}$$

$$y_{est} = \frac{(x_2 - x_1) \tan \beta_1 \tan \beta_2 - y_2 \tan \beta_1 + y_1 \tan \beta_2}{\tan \beta_1 - \tan \beta_2}$$

### 1.2.3. Analyse des données

#### 1.2.3.1. Regroupements des catégories d'occupation du sol

L'occupation du sol a été quantifiée selon 7 facteurs correspondant à la fois à des degrés d'anthropisation et des hauteurs de strates. Il s'agit de :

- Canne à sucre
- Forêt + bouquet d'arbres + vergers créoles+ végétation des remparts (Les vergers créoles ne peuvent pas être distingués des forêts par SIG à cause de la similarité des hauteurs de strate, il s'agit de plantations assez âgées en général de fruitiers d'espèces différentes. On peut les trouver en pleine ville)
- Jardin
- Maraîchage + géranium + pelouse
- bâti + voirie + réservoirs+surface des routes (cette composante n'a pas été prise en compte dans l'étude des domaines vitaux)
- Vergers de production
- Zone de friches

#### 1.2.3.2. Modélisation des variations d'abondance d'oiseaux en fonction des variations spatio-temporelles

Les variations d'abondance d'oiseaux selon les situations géographiques ont été testées par analyse de variance, et tests de comparaison de moyennes. Ces tests ont été effectués grâce au logiciel S+. Les tableaux d'analyse de variance sont regroupés dans l'**Annexe II**.

Afin d'améliorer la normalité, nous avons opéré des transformations de variables. Les données d'abondance d'oiseaux ont été transformées en logarithme népérien (x+1) avant tout traitement statistique. C'est la transformation la plus adaptée dans le cas de comptages animaux comprenant des valeurs nulles (Dagnelie, 1998). Nous avons ensuite appliqué un modèle hiérarchique de type splitplot aux IPA. Au total 2636 comptages ont été pris en compte (**Tableau 3-1-I**). Ce modèle prend en compte 5 facteurs : la date, la plage horaire, la station, le paysage et le transect. La plage horaire a été considérée comme subordonnée à la date, et les stations subordonnées au paysage lui-même subordonné au transect. Les classements ont été testés grâce au test de Tukey.

Le modèle de type splitplot a été mis en oeuvre sur le logiciel SAS (proc GLM, SAS 8.1, SAS Institute, 1997).

**Tableau 3-1-I** Nombre de stations sur lesquelles ont été effectués des IPA. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre total de relevés en tenant compte des répétitions dans le temps.

	Villes	Cannes	Hauts	Forêts	Ravines	Total par transect
St Benoît	4 (196)	4 (199)	4 (202)	4 (200)	2 (90)	18 (887)
St Joseph	4 (194)	4 (197)	4 (186)	4 (185)	2 (92)	18 (854)
St Louis	4 (199)	4 (202)	4 (196)	4 (202)	2 (96)	18 (895)
Total par paysage	12 (589)	12 (598)	12 (584)	12 (587)	6 (278)	54 (2636)

Des tests non-paramétriques, principalement des tests de khi-deux, ont été effectués sur tous les comptages d'oiseaux ne rentrant pas dans le cadre du splitplot.

### 1.2.3.3. *Typologie des abondances d'oiseaux et discrimination des éléments du paysage*

Pour montrer des variations qualitatives d'abondance, nous avons étudié la répartition des oiseaux sur les stations et comparé ces distributions en fonction de l'occupation du sol, au moyen d'analyses multidimensionnelles de type ACP (Analyse Factorielle des Correspondances). Celles-ci en privilégiant les variations de type quantitatives, nous ont permis d'effectuer une typologie des stations en fonction de leur degré de fréquentation par les oiseaux. Celle-ci a été confirmée par une Classification Hiérarchique ascendante sur critères de Ward qui permet de tenir compte des distances entre relevés et est donc plus fiable que la simple analyse d'un plan factoriel. Les graphiques présentés placent les centres de gravité des groupes ainsi identifiés.

Les croisements de moyennes opérés par l'analyse de type splitplot ont permis de mettre en évidence des interactions entre les variations d'abondances d'oiseaux dans l'espace.

Dans une optique de discrimination des abondances d'oiseaux et d'identification de facteurs pertinents permettant de distinguer ces classes d'abondance, nous avons fait des analyses inter-classes.

### 1.2.3.4. *Calculs des indices de structure*

Nous avons utilisé l'Index de diversité de Shannon qui est à même de fournir une mesure de la variété de l'occupation du sol.

L'index de diversité de Shannon peut être calculé grâce à l'équation suivante:

$$H = -\sum_i p_i \log p_i$$

où  $p_i$  représente la probabilité de rencontrer le type  $i$  d'occupation du sol. Il est égal à 0 quand il n'y a qu'un type représenté. Il augmente avec le nombre de types représentés

Dans le but d'examiner le degré d'uniformité de l'abondance, on peut aussi calculer l'Index de répartition de Shannon qui mesure l'équitabilité de distribution des surfaces.

$$E = \frac{H}{\log S}$$

où  $S$  est le nombre d'éléments pris en compte. Il est égal à 0 quand les surfaces des différents types diffèrent beaucoup les unes des autres. Il est proche de 1 quand elles sont équivalentes.

Les Dimensions Fractales ont été utilisées dans le but de mesurer la complexité des formes des différents éléments du paysage. Considérées sous forme de moyenne par tache, elles permettent de différencier les formes aux périmètres simples (valeurs approchant 1) des formes aux frontières plus complexes (valeurs approchant 2).

Les calculs ont été réalisés grâce au module Patch analysis pour Arcview (Elkie *et al.*, 1999)

### 1.2.3.5. *Modélisation des domaines vitaux*

Nous avons dans un premier temps évalué la surface du domaine vital de chacun des oiseaux équipés, en utilisant la méthode des polygones convexes, MCP ci après. C'est la méthode la plus ancienne, la plus simple et la plus fréquemment utilisée pour délimiter le domaine vital. Elle consiste à relier les localisations les plus externes de manière à construire le plus petit polygone convexe englobant toutes les autres localisations. Les calculs se limitent à un calcul d'aire. Nous l'avons utilisée surtout dans le but de définir les ressources disponibles dans le milieu.

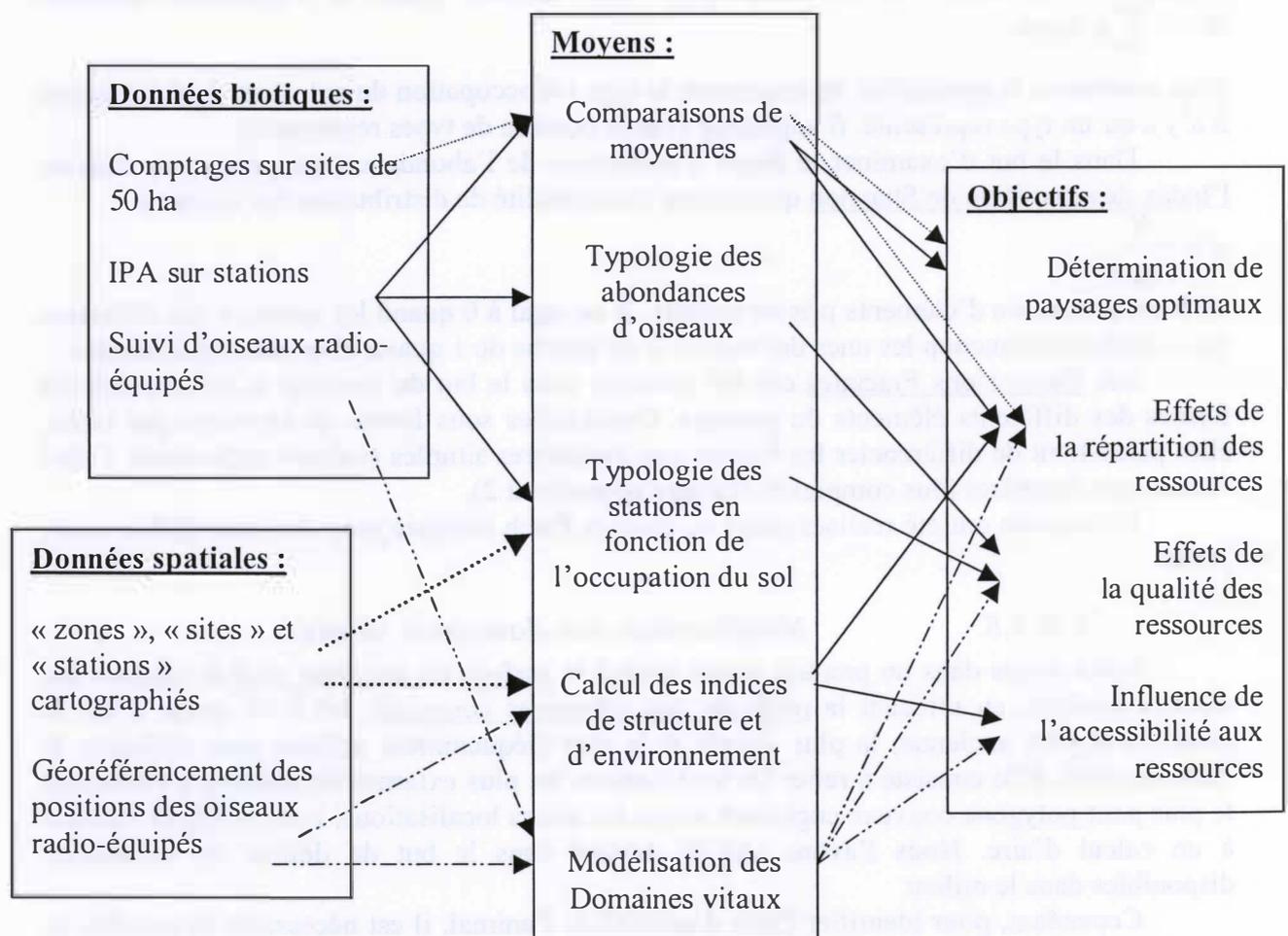
Cependant, pour identifier l'aire d'activité de l'animal, il est nécessaire de prendre en compte les différents types de mouvements sans forcément les connaître, c'est pourquoi le concept de domaine vital a été formalisé selon un modèle probabiliste qui suppose qu'un individu utilise un domaine pendant une période donnée. Dans les méthodes paramétriques

communément utilisées pour décrire le domaine vital, cette utilisation de l'espace est décrite par une fonction de densité de probabilité bivariée  $f(x,y)$  appelée distribution d'utilisation qui donne la probabilité de trouver un animal en une localisation particulière sur un plan.

La méthode de l'ellipse de Jennrich-Turner, JT 90% ci après, (modélisation du domaine vital sous forme d'ellipse) suppose que la fonction  $f$  de distribution d'utilisation est une distribution paramétrique bivariée, normale elliptique. Le domaine vital est modélisé sous forme d'une ellipse dont les axes ont une longueur proportionnelle à un pourcentage de la variance de la distribution des coordonnées  $x$  et  $y$  de l'ensemble des localisations  $Z_1, Z_2, \dots, Z_n$ . Les moyennes des distributions des coordonnées  $x$  et  $y$  constituent le centre de l'ellipse (Blanc, 1997).

#### 1.2.4. Résumé des méthodes employées et des objectifs fixés

Les liens entre objectifs et moyens sont résumés dans la **Figure 3-1-3**. Concernant les échelles d'étude, nous reprenons dans ce chapitre des comparaisons inter-paysages (normalement du domaine de l'échelle régionale) en plus des comparaisons intra-paysages classiques à l'échelle des paysages, compte tenu du très fort contraste entre les versants de l'île, constaté dans la partie précédente, et qui pourrait entraîner des variances intra-classes supérieures aux variances inter-classes.



**Figure 3-1-3** Liens entre les moyens utilisés pour caractériser les habitats et la quantification de la réponse donnée par les oiseaux.

## 1.3. Résultats

### 1.3.1. Choix du paysage

#### 1.3.1.1. Abondance d'oiseaux & différenciation des paysages : analyse intra-zones, inter-paysages

On observe des différences marquées dans la fréquentation des paysages. Les trois zones considérées présentent un effet milieu très hautement significatif ( $p < 0.0001$ ) (**Tableaux en Annexe II**) c'est à dire que les abondances de Bulbul orphée obtenues par IPA y sont différentes selon les paysages.

Le classement des paysages au sein de chaque zone peut néanmoins montrer quelques variations. La zone de St Benoît est caractérisée par une forte fréquentation du paysage cannes à sucre et des milieux très individualisés les uns par rapport aux autres (**Tableau 3-1-II**). La zone de St Joseph est caractérisée par une forte fréquentation des ravines alors que le paysage cannes à sucre n'est pas individualisé des Hauts (**Tableau 3-1-III**). La zone de St Louis est caractérisée par une forte fréquentation des ravines alors que le paysage cannes à sucre n'est pas distingué des Hauts ni de la ville (**Tableau 3-1-IV**).

**Tableau 3-1-II** Test de comparaison des moyennes d'abondance d'oiseaux pour les paysages de la zone de St Benoît (test de Tukey au seuil de 5%)

paysages	Mean (SE)	N	Tukey Grouping
canne	2.339 (0.034)	199	A
ravines	1.849 (0.064)	90	B
ville	1.663 (0.043)	196	C
hauts	1.660 (0.076)	202	C
forêt	0.439 (0.043)	200	D

**Tableau 3-1-III** Test de comparaison des moyennes d'abondance d'oiseaux pour les paysages de la zone de St Joseph (test de Tukey au seuil de 5%)

paysages	Mean (SE)	N	Tukey Grouping
ravines	2.254 (0.059)	92	A
hauts	1.637 (0.043)	186	B
canne	1.588 (0.051)	197	B
ville	1.419 (0.044)	194	C
forêt	0.903 (0.050)	185	D

**Tableau 3-1-IV** Test de comparaison des moyennes d'abondance d'oiseaux pour les paysages de la zone de St Louis (test de Tukey au seuil de 5%)

paysages	Mean (SE)	N	Tukey Grouping
ravines	1.228 (0.063)	96	A
hauts	0.969 (0.048)	196	B
ville	0.936 (0.043)	199	B
canne	0.898 (0.045)	202	B
forêt	0.268 (0.032)	202	C

Récapitulatif :

**Tableau 3-1-V** Comparaison des moyennes d'abondance d'oiseaux sur les stations en fonction de la zone et du paysage (test de Tukey au seuil de 5%)

paysages	Tukey Grouping Global	Tukey Grouping St Benoit	Tukey Grouping St Joseph	Tukey Grouping St Louis
ravines	A	B	A	A
canne	B	A	B	B
ville	C	C	C	B
hauts	C	C	B	B
forêt	D	D	D	C

La zone la plus colonisée (St Benoît) se distingue des autres par les abondances d'oiseaux enregistrées. C'est la seule zone pour laquelle les ravines ne sont pas plus peuplées que la canne à sucre. La zone de St Joseph est remarquable pour l'abondance élevée d'oiseau enregistrée dans les Hauts. La principale caractéristique de St Louis est l'absence de différenciation des paysages (à l'exception de la forêt) (**Tableau 3-1-V**).

Il existe un effet paysage et le classement de ces paysages en fonction des abondances d'oiseaux varie d'une zone à l'autre, mais de façon assez minime si l'on considère que les ravines sont des éléments des paysages. Le paysage canne à sucre ainsi que les ravines apparaissent comme des éléments clé de la distribution de l'oiseau. L'individualisation des milieux en terme de fréquentation par les oiseaux est plus marquée pour les deux zones fortement colonisées.

**1.3.1.2. Abondance d'oiseaux & effet paysage pour toute l'île : analyse inter-zones et inter-paysages**

**1.3.1.2.1. Echantillonnage par sites**

Les comptages d'oiseaux sur les sites de 50 ha ont donné des résultats différents de ceux obtenus par la méthode des Indices ponctuels d'Abondance. On y retrouve en effet l'effet versant, mais il n'y a pas d'effet paysage marqué commun aux trois zones (**Tableau 3-1-VI**). Les moyennes d'abondance d'oiseaux varient très significativement d'une zone à l'autre ( $p < 0,01$ ) mais pas d'un paysage à l'autre ( $p > 0,05$ ) (**Tableaux en Annexe II**). L'effet paysage n'est pas perceptible à l'échelle du site pour la totalité de l'île.

**Tableau 3-1-VI** Moyennes d'abondances d'oiseaux sur les sites en fonction de la zone et du paysage

	St Louis (SE)	St Joseph (SE)	St Benoît (SE)	Moyenne par paysage
ville	20,88 (2,60)	30,78 (3,31)	51,88 (4,32)	34,51 (7,46)
cannes	10,78 (1,28)	29,00 (3,71)	71,00 (7,22)	36,93 (14,56)
hauts	10,56 (1,73)	46,75 (4,05)	69,88 (9,54)	42,39 (14,09)
Moyenne par zone	14,07 (2,78)	35,51 (4,61)	64,25 (5,06)	

Par contre, au sein de 2 des 3 zones, on observe une nette démarcation d'un paysage par rapport aux deux autres mais...ce n'est pas le même. Pour St Louis, la ville, qui est le paysage le plus fréquenté, s'individualise par rapport au bloc canne-hauts ( $p < 0,01$ ). A St Joseph, c'est le paysage des Hauts qui s'oppose au bloc cannes-ville ( $p < 0,001$ ). Pour St Benoît, il n'y pas d'effet paysage ( $p = 0,17$ ) (**Tableaux en Annexe II**).

1.3.1.2.2. *Echantillonnage par stations :  
analyse inter-paysages*

Si l'on considère l'ensemble de l'île et que l'on prend en compte l'ensemble des stations par paysages indépendamment des zones, il existe une différence très hautement significative entre les moyennes d'abondance d'oiseaux observées globalement dans les paysages étudiés ( $p < 0,0001$ ) (**Tableau en Annexe II**), néanmoins deux paysages ne sont pas individualisés l'un de l'autre, ce sont la ville et les Hauts (**Tableau 3-1-VII**).

Si l'on hiérarchise les milieux fréquentés, la canne à sucre et les ravines qui la traversent constituent le paysage le plus colonisé. Les forêts, par contre, sont les moins touchées, tout du moins celles échantillonnées qui sont toujours à plus de 800 mètres d'altitude. La ville et les Hauts ne peuvent être distingués l'un de l'autre du point de vue de la fréquentation qui est intermédiaire entre les 2 précédentes.

**Tableau 3-1-VII** Test de comparaison des moyennes d'abondance d'oiseaux sur stations en fonction des paysages de l'île (test de Tukey au seuil de 5%)

paysages	Moyennes (SE)	N	Tukey Grouping
ravines	1.768 (0.044 )	278	A
canne	1.605 (0.035)	598	B
hauts	1.421 (0.036)	584	C
ville	1.337 (0.028)	589	C
forêt	0.526 (0.027 )	587	D

1.3.1.3. *Hypothèses complémentaires*

A l'échelle du site, l'agencement des oiseaux au sein des compartiments que sont ces paysages change d'une zone d'étude à l'autre, rendant impossible le classement des paysages à l'échelle de l'île. A l'échelle des stations, ce classement est possible mais rien ne prouve que l'effet zone n' « écrase » pas les variations d'abondance dans les zones faiblement colonisées. Nous avons émis l'hypothèse selon laquelle la diversité et la nature des ressources potentielles influent sur les abondances d'oiseaux au sein des paysages. Ces variables pourraient fournir des indicateurs plus fins que la nature du paysage.

### 1.3.2. Multiplicité et homogénéité de répartition des ressources

#### 1.3.2.1. Abondance d'oiseaux & diversité de l'occupation du sol: analyse inter-zones et inter-paysages

##### 1.3.2.1.1. Echantillonnage par stations : comparaison des paysages d'une même zone

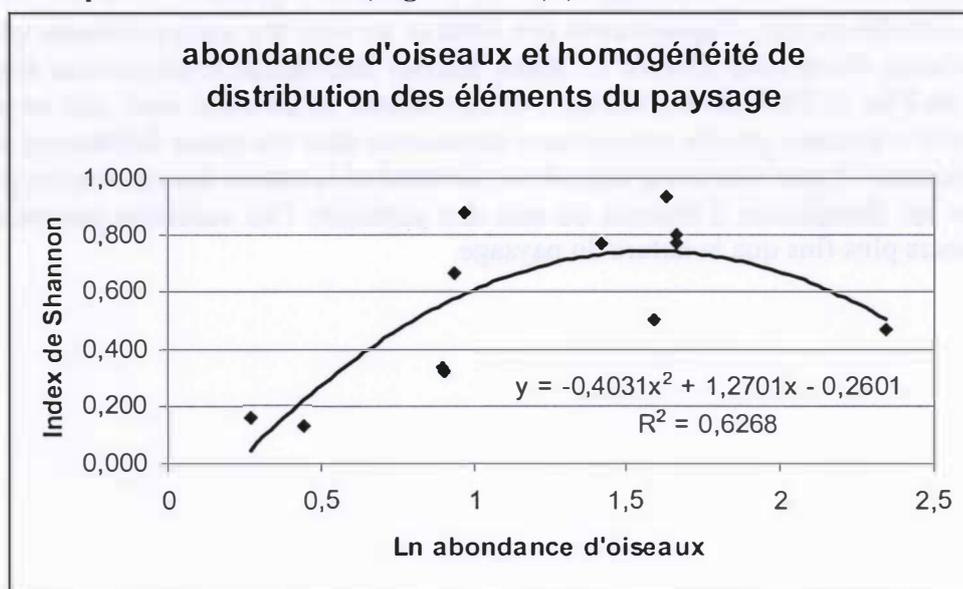
La mesure de la diversité des éléments dans chaque paysage a permis de mettre en évidence des variations dans la diversité des ressources potentiellement disponibles.

**Tableau 3-1-VIII** Indices de diversité de Shannon (H) évalués pour chaque paysage (4 stations) dans chaque zone

Index de diversité de Shannon	St Louis	St Joseph	St Benoît
ville	1,335	1,785	1,589
canne	0,672	1,002	1,085
haut	2,484	2,625	2,150
forêt	0,329	0,515	0,268

Les paysages des Hauts et de la Ville sont plus riches en composantes différentes que les deux autres qui sont assez homogènes (**Tableau 3-1-VIII**).

Il existe une relation de type polynomiale entre les abondances d'oiseaux et la valeur de l'index de répartition de Shannon (**Figure 3-1-4**) (**Tableau des valeurs en Annexe II**).



**Figure 3-1-4** Variations des abondances d'oiseau sur les stations en fonction de l'indice de répartition de Shannon appliqué aux éléments du paysages présents sur la station

La relation entre les différences d'homogénéité de répartition des éléments du paysage et les abondances d'oiseaux montre qu'il existe plusieurs réponses de l'oiseau dans la sélection d'habitat: les stations ne comportant qu'une ressource majoritaire attirent peu ou beaucoup d'oiseaux selon probablement la nature des ressources présentes. Les stations proposant des ressources réparties de façon homogène sont plus sujettes à des fréquentations moyennes.

Les oiseaux semblent apporter deux types de réponse à la diversité des éléments du paysage. Une grande diversité de formes d'occupation du sol réparties de façon homogène est synonyme d'abondance moyenne de bulbuls orphée. Par contre, une faible diversité conjuguée avec une répartition hétérogène des types de ressource se traduit soit par de faibles abondances (en l'absence de source alimentaire intéressante) soit par de très fortes abondances (en présence de source alimentaire massive probablement). Les paysages sont susceptibles d'apporter des ressources différentes selon les zones considérées et la qualité des ressources est donc un élément important dans la sélection d'habitat chez le Bulbul orphée.

#### 1.3.2.1.2. *Echantillonnage par sites : comparaison de paysages similaires dans 2 zones*

Les premières mesures de diversité des ressources potentielles sur des sites de 50 ha suggèrent qu'il existe une différence de disponibilité en ressources entre St Louis et St Benoît pour le paysage des Hauts (**Tableau 3-1-IX**). La répartition de ces ressources est équivalente sur ces deux sites et n'interviendrait donc pas dans la différence d'abondance observée.

**Tableau 3-1-IX** Indices de Shannon évalués pour deux sites similaires situés dans des zones différentes

	St Louis	St Benoît
Surface totale	49,3	49,8
Index de diversité de Shannon	1,774	1,523
Index de répartition de Shannon	0,853	0,850
moyenne abondance d'oiseaux	10,56 (1,73)	69,87 (9,54)

Cette diversité des éléments du paysage pourrait occuper une place importante dans la sélection d'habitat car les moyennes d'abondance d'oiseaux sont très différentes. Un même indice de diversité ne signifiant pas que l'on ait les mêmes espèces végétales à disposition, nous avons posé l'hypothèse selon laquelle la composition du paysage influait sur les abondances d'oiseaux.

#### 1.3.2.2. *Domaines vitaux & diversité des ressources sélectionnées*

Pour savoir si la diversité des ressources est un élément important dans la sélection d'habitat chez le Bulbul orphée nous avons comparé les domaines vitaux de Bulbuls capturés dans deux zones extrêmes du point de vue intensité de fréquentation par l'espèce. Les domaines vitaux des oiseaux équipés dans les zones de St Benoît et St Louis ne montrent pas de différences flagrantes de diversité ou de qualité de répartition des ressources alors que la différence de fréquentation de ces sites est colossale (**Tableau 3-1-X**).

**Tableau 3-1-X** Indices de Shannon pour les domaines vitaux (évalués selon les méthodes du polygone convexe mcp, et de l'ellipse de Jennrich-Turner JT) de deux zones différentes

	St Benoît mcp (n=3)	St Benoît JT (n=3)	St Louis mcp (n=4)	St Louis JT (n=4)
Index de diversité de Shannon	1,71	1,52	1,63	1,63
Index de répartition de Shannon	0,88	0,83	0,78	0,80

### 1.3.3. Qualité des ressources

#### 1.3.3.1. Disponibilité des ressources : analyse inter-zones

S'agissant de la disponibilité des ressources potentielles, nous avons examiné la composition des 3 zones sur des surfaces équivalentes incluant les transects. Les zones sont homogènes entre elles et donc comparables du point de vue de l'accès global aux ressources (Tableau 3-1-XI).

**Tableau 3-1-XI** Pourcentage des types de végétation par zone  
% des types de végétation par zone

Type	St Benoît	St Joseph	St Louis
Bouquet d'arbres	0,26	1,53	0,34
Canne à sucre	21,03	27,82	24,57
Forêt	33,94	40,31	35,02
géranium	0,00	0,86	0,00
Jardin	18,84	13,49	18,91
Maraîchage	0,00	3,96	10,16
pelouse	4,52	0,57	2,99
réservoir	0,00	0,22	0,76
Verger	7,61	5,93	3,06
Végétation des remparts	0,39	0,00	0,00
Zone de friches	12,36	5,32	4,10

Il n'y a pas de différence significative entre les zones de St Benoît et de St Joseph (khi-deux = 88, df = 80, p-value = 0.2531), entre St Joseph et St Louis (khi-deux = 99, df = 90, p-value = 0.2423), ni entre St Benoît et St Louis (khi-deux = 80.6667, df = 72, p-value = 0.2266) pour ce qui est de la composition globale. Certaines variables apparaissent comme faiblement représentées et ne feront pas l'objet d'investigations, ce sont le géranium, les réservoirs, et la végétation des remparts.

#### 1.3.3.2. Abondance d'oiseaux & nature des éléments du paysage

##### 1.3.3.2.1. Echantillonnage par sites : comparaison de paysages similaires dans 2 zones

Il n'y a pas de différence significative de composition entre les paysages des « Hauts » des deux zones considérées. La qualité des ressources n'est donc pas responsable des différences d'abondance observées à cette échelle (Pearson's chi-square test X-square = 20, df = 16, p-value = 0.2202) (Tableau 3-1-XII).

**Tableau 3-1-XII** Composition de 2 sites des Hauts en % (pour les besoins de l'analyse certaines classes ont été regroupées, fréquences attendues supérieures à 5%)

	St Louis	St Benoît
Canne à sucre	0.16	0.22
Jardins + vergers	0.17	0.14
Zone de friches	0.13	0.45
Forêt + bouquet d'arbres	0.25	0.10
Maraîchage + pâturage + ananas	0.29	0.10

### 1.3.3.2.2. *Echantillonnage par stations : analyse inter-stations*

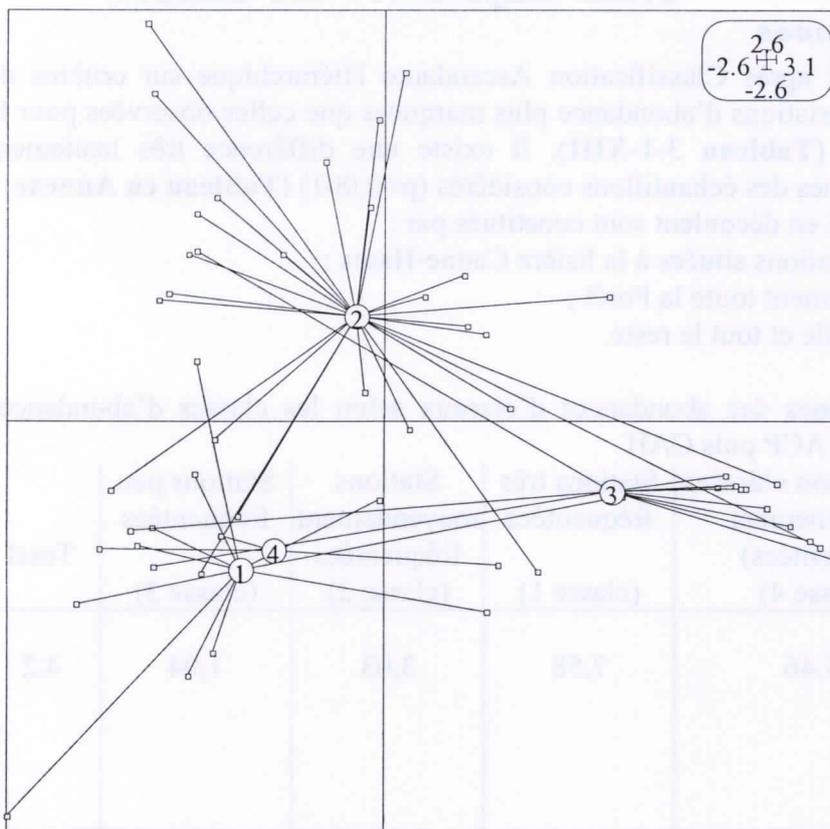
#### 1.3.3.2.2.1. *Typologie des abondances d'oiseaux*

Une typologie de la fréquentation des stations a été effectuée sur des relevés réalisés dans les 3 zones de l'île. Elle prend en compte les abondances d'oiseaux comme critère de classification des stations d'étude. Les variables sont les moyennes mensuelles des relevés effectués pendant la période d'expérimentation.

L'analyse en composantes principales met en évidence un 1<sup>er</sup> axe qui totalise 60% de l'inertie, les 17 variables (mois de l'année) sont fortement et positivement corrélées au 1<sup>er</sup> facteur (axe des x). Cet "effet taille" permet d'affirmer que certaines stations ont de grandes valeurs pour l'ensemble des variables et d'autres de petites valeurs pour l'ensemble des variables, ce qui revient à dire que certains sites présentent de grandes abondances d'oiseaux et d'autres sont faiblement ou irrégulièrement fréquentés. Après classification hiérarchique ascendante (critères de Ward), on obtient les distinctions suivantes (**Figure 3-1-5**):

- d'une part, la zone de St Louis (stations dont le code commence par un L) est notablement moins fréquentée que les 2 autres (zones de St Joseph et St Benoît).
- d'autre part, dans ces dernières, les paysages de canne à sucre (stations dont le code comprend un 2 comme premier chiffre) ainsi que les zones de vergers juste au dessus (stations dont le premier chiffre commence par un 3) sont beaucoup plus fréquentées que les stations de forêt (stations dont le premier chiffre commence par un 4)





a

Les chiffres 1, 2, 3, 4 signalent les centres de gravité des différentes classes de fréquentation par le Bulbul orphée

classe 1 : Stations très fréquentées

classe 2 : Stations moyennement fréquentées

classe 3 : Stations peu fréquentées

classe 4 : Stations extrêmement fréquentées

b

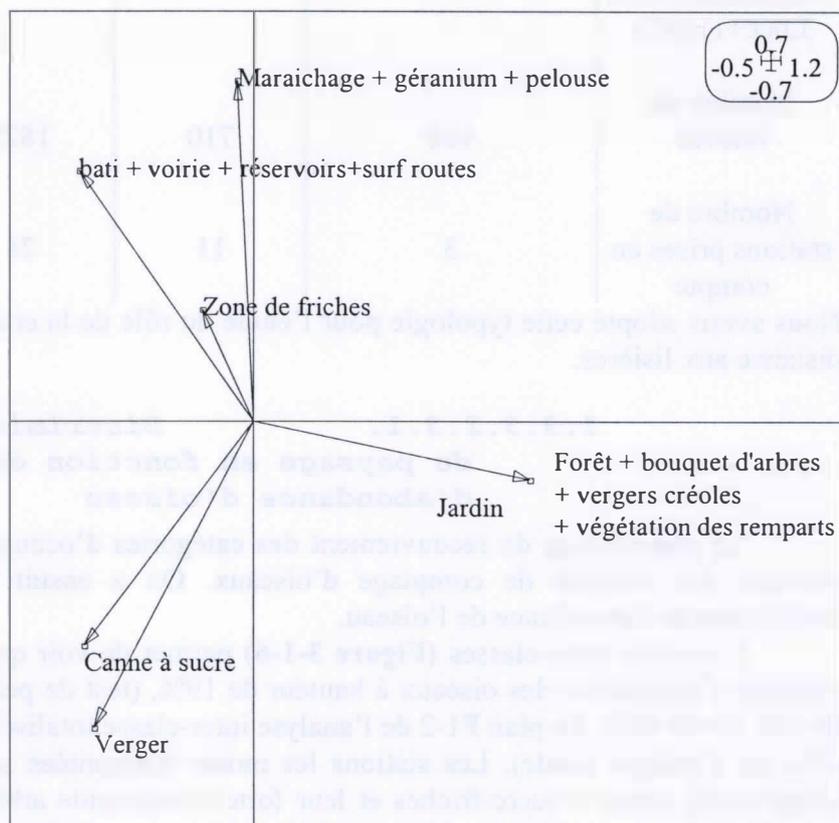


Figure 3-1-6 :

(a) Plan F1-2 des relevés de l'analyse inter-classes des composantes du paysage en fonction des classes d'abondance d'oiseaux .

(b) Plan F1-2 des facteurs de l'analyse inter-classes des composantes du paysage en fonction des classes d'abondance d'oiseaux .

### 1.3.3.2.3. Etude comparative des classes obtenues

La typologie obtenue après Classification Ascendante Hiérarchique sur critères de Ward laisse apparaître des variations d'abondance plus marquées que celles observées pour la fréquentation des paysages (Tableau 3-1-XIII). Il existe une différence très hautement significative entre les moyennes des échantillons considérés ( $p < 0,001$ ) (Tableau en Annexe).

Les ensembles de stations qui en découlent sont constitués par :

- un bloc comprenant les stations situées à la lisière Canne-Hauts ;
- un bloc comprenant quasiment toute la Forêt ;
- un bloc comprenant la Ville et tout le reste.

Tableau 3-1-XIII Moyennes des abondances d'oiseaux selon les classes d'abondances identifiées par ACP puis CAH

	Stations non classées (extrêmement fréquentées) (classe 4)	Stations très fréquentées (classe 1)	Stations moyennement fréquentées (classe 2)	Stations peu fréquentées (classe 3)	Total
Moyenne des abondances d'oiseaux	15,46	7,58	3,03	1,04	4.2
Moyenne des abondances d'oiseaux après transformation en Ln(x+1) (SE)	2,64 (0,04)	2,01 (0,01)	1,17 (0,02)	0,49 (0,02)	1,27 (0,01)
Nombre de relevés	198	710	1827	780	3515
Nombre de stations prises en compte	3	11	28	12	54

Nous avons adopté cette typologie pour l'étude du rôle de la composition du paysage et de la distance aux lisières.

#### 1.3.3.2.3.1. Discrimination des éléments du paysage en fonction des classes d'abondance d'oiseau

Le pourcentage de recouvrement des catégories d'occupation du sol a été évalué sur chacune des stations de comptage d'oiseaux. On a ensuite cherché à discriminer des indicateurs de l'abondance de l'oiseau.

L'analyse inter-classes (Figure 3-1-6) permet de voir que la composition du paysage explique l'abondance des oiseaux à hauteur de 19%, (test de permutation significatif au seuil de 5%,  $N=10\ 000$ ). Le plan F1-2 de l'analyse inter-classe totalise 98% de l'inertie (sur les 18% de l'analyse totale). Les stations les moins fréquentées se démarquent par leur faible composante canne à sucre-friches et leur forte composante arborée. Les autres stations sont partagées entre un groupe où l'association friches-maraîchage-bati est marquée et où les

fréquentations sont moyennes et un groupe où les vergers sont associés à la canne et où les abondances sont élevées ou très élevées.

### 1.3.3.3. Domaines vitaux et qualité des ressources sélectionnées

Pour savoir si les composantes canne à sucre et verger sont des éléments importants quantitativement et définissent les aires d'activité des oiseaux, nous avons comparé les domaines vitaux de Bulbuls capturés dans deux zones extrêmes du point de vue intensité de fréquentation par l'espèce. Dans un cas comme dans l'autre, la canne est présente mais occupe une part restreinte de la surface totale (Tableau 3-1-XIV). D'autre part, il n'existe pas de différence significative de composition des domaines vitaux pour les zones de St Benoît et St Louis (Pearson's chi-square test, Khi-deux = 12, df = 9, p-value = 0.2133) (Tableau 3-1-XV).

Tableau 3-1-XIV Composition des domaines vitaux en types d'occupation du sol selon la zone d'étude pour deux paysages des Hauts (calcul par mcp)

Type d'occupation du sol	% moyen par domaine vital calcul par mcp-	
	Zone de St Benoît	Zone de St Louis
Forêt + Bouquet d'arbres	20.65	64.73
Canne à sucre	20.43	9.86
Vergers + jardins + Zone de friches	50.78	18.14
Maraîchage + pâturage + Ananas	8.14	7.32

Tableau 3-1-XV Composition des domaines vitaux en types d'occupation du sol selon la zone d'étude pour deux paysages des Hauts (calcul par JT 90%)

Type d'occupation du sol	% moyen par domaine vital calcul par JT90%-	
	Zone de St Benoît	Zone de St Louis
Forêt + Bouquet d'arbres	11.81	61.47
Canne à sucre	3.07	8.74
Vergers + jardins + Zone de friches	72.62	21.62
Maraîchage + pâturage + Ananas	12.5	8.16

### 1.3.4. Accessibilité aux ressources & connectivité

Les résultats des paragraphes précédents ne montrent pas de différence flagrante dans la répartition ou la qualité des ressources selon les zones. Nous avons supposé ici que pour des ressources alimentaires équivalentes, la disposition de ces ressources pouvait constituer une contrainte pour l'oiseau .

#### 1.3.4.1. *Abondance d'oiseaux & distances aux lisières*

En considérant que la strate arborée, qu'elle soit sous la forme de forêt ou de ravine, pouvait constituer un élément important de la sélection d'habitat du Bulbul orphée, et que l'éloignement à la canne à sucre, qui semble une ressource importante, pourrait conditionner les variations d'abondance d'oiseau, nous avons examiné l'effet de ces variables sur la ségrégation des classes d'abondance d'oiseaux. L'analyse inter-classes de l'influence des facteurs de type «distances aux lisières» sur les classes d'abondance d'oiseaux précédemment définies, montre que les distances aux lisières expliquent pour 14 % la répartition des classes d'abondance d'oiseaux (test permutation significatif au seuil de 5%, N=10 000) (**Figure 3-1-7**). Cette analyse qui ne prend en compte que l'effet des facteurs agissant sur la ségrégation des classes, met en évidence l'importance du facteur distance à la ravine dans la ségrégation des stations très fréquentées. Elle confirme aussi que les stations peu fréquentées sont éloignées du paysage canne à sucre.

L'étude analytique confirme uniquement l'importance de la distance à la canne à sucre. Il existe une corrélation négative entre l'abondance de Bulbul orphée et la distance au paysage canne à sucre ( $r = 0.59$ ,  $p < 0.001$ ). Il n'existe par contre aucune corrélation entre l'abondance de Bulbul orphée et la distance au paysage Forêt ou à la distance à la ravine la plus proche ( $r=0,27$ ;  $r=-0,10$ )

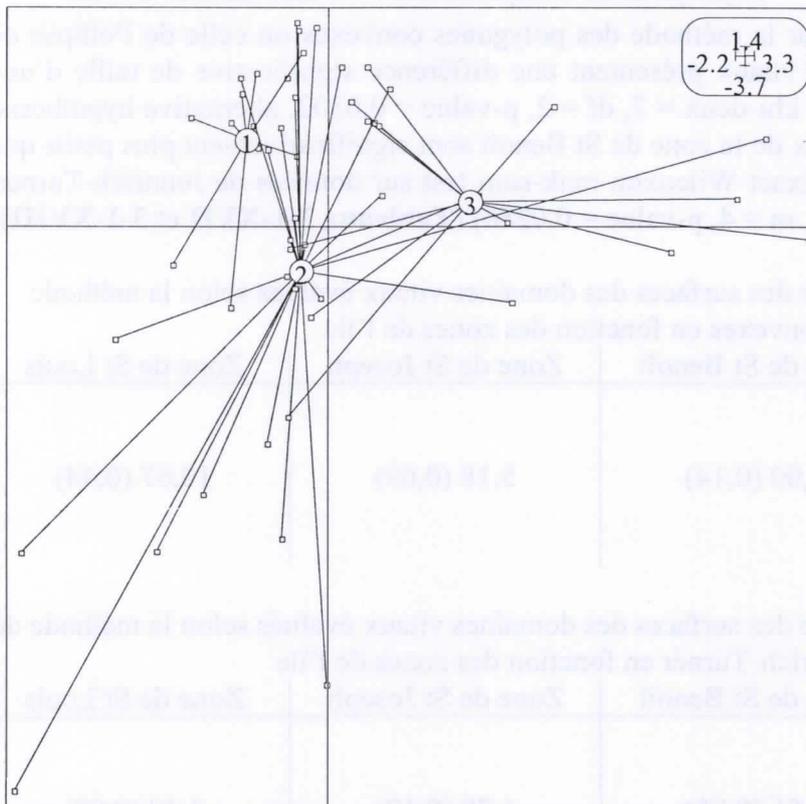
#### 1.3.4.2. *Abondances d'oiseaux et complexité des formes des éléments du paysage*

Dans le but de mesurer la complexité des formes des différents éléments du paysage, et de différencier les périmètres simples (« pauvres » en lisières) des formes aux frontières plus complexes (« riches » en lisières), nous avons examiné les Dimensions Fractales des taches pour chacun des éléments du paysage échantillonné.

Il existe une variation de Dimension Fractale des taches sur les sites entre la zone de St Louis et la zone de St Benoît. Elle est parallèle à une variation significative des abondances d'oiseaux (**Tableau 3-1-XVI**). L'oiseau pourrait donc être sensible aux longueurs de lisière.

**Tableau 3-1-XVI** Dimensions fractales moyennes par élément de paysage, pour deux sites des Hauts dans deux zones différentes

	St Louis	St Benoit
Surface totale	49,3	49,8
Dimension fractale moyenne par élément de paysage	1,37	1,59
abondance moyenne d'oiseaux (SE)	10,56 (1,73)	69,87 (9,54)



a

Les chiffres 1, 2, 3 signalent les centres de gravité des différentes classes de fréquentation des stations par le Bulbul orphée

classe 1 : Stations très fréquentées

classe 2 : Stations moyennement fréquentées

classe 3 : Stations peu fréquentées

( la classe 4 n'a pas été prise en compte)

b

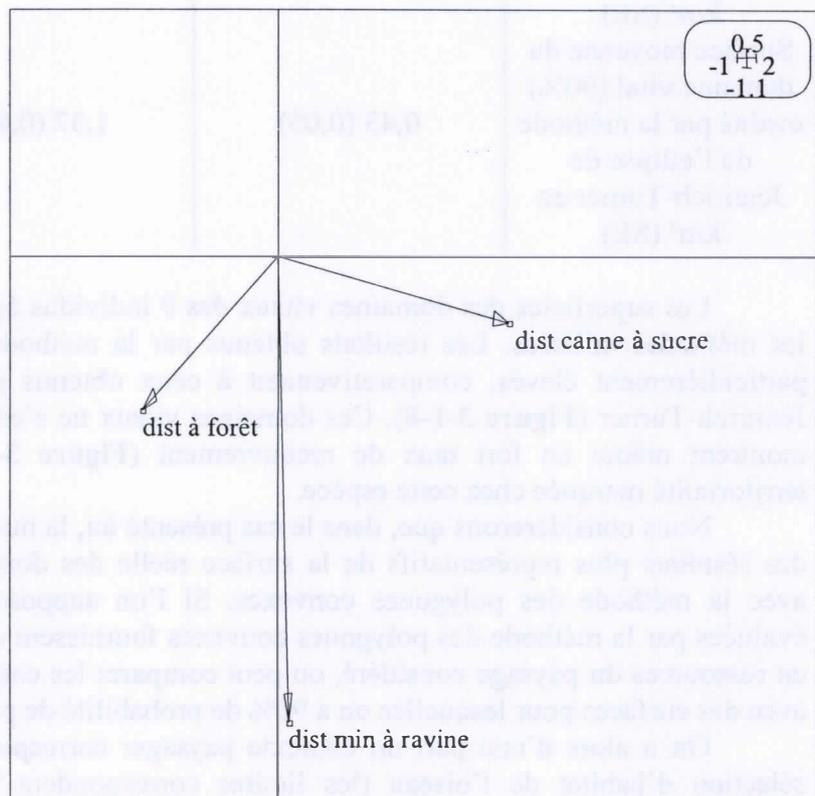


Figure 3-1-7 :

(a) Plan F1-2 des relevés de l'analyse inter-classes des distances aux lisières en fonction des classes d'abondance d'oiseaux .

(b) Plan F1-2 des facteurs de l'analyse inter-classes des distances aux lisières en fonction des classes d'abondance d'oiseaux

### 1.3.4.3. Superficie et composition des domaines vitaux

Qu'ils soient estimés par la méthode des polygones convexes ou celle de l'ellipse de Jennrich-Turner, les domaines vitaux présentent une différence significative de taille d'une zone à l'autre (Kruskal-Wallis khi-deux = 7, df = 2, p-value = 0.0302, alternative hypothesis: two.sided). Les domaines vitaux de la zone de St Benoît sont significativement plus petits que ceux de la zone de St Louis (Exact Wilcoxon rank-sum test sur données de Jennrich-Turner, rank-sum statistic  $W = 6$ ,  $n = 3$ ,  $m = 4$ , p-value = 0.0286) (**Tableaux 3-1-XVII et 3-1-XVIII**).

**Tableau 3-1-XVII** Moyenne des surfaces des domaines vitaux évalués selon la méthode des polygones convexes en fonction des zones de l'île

Site	Zone de St Benoît	Zone de St Joseph	Zone de St Louis
Surface moyenne du domaine vital évalué par la méthode des polygones convexes, en km <sup>2</sup> (SE)	2,00 (0,14)	5,18 (0,69)	10,67 (0,44)

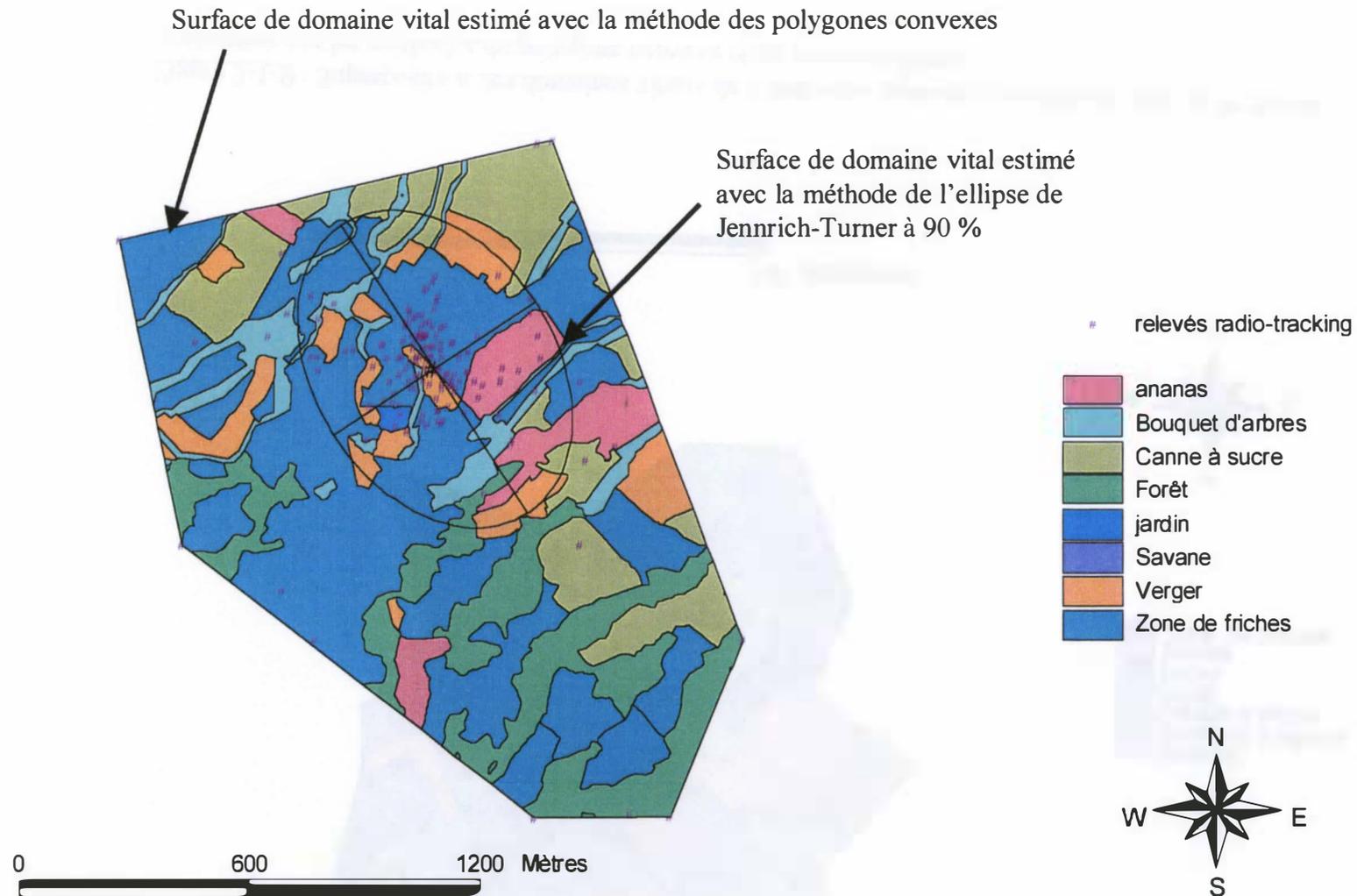
**Tableau 3-1-XVIII** Moyenne des surfaces des domaines vitaux évalués selon la méthode de l'ellipse de Jennrich-Turner en fonction des zones de l'île

Site	Zone de St Benoît	Zone de St Joseph	Zone de St Louis
Surface moyenne du domaine vital (95%) évalué par la méthode de l'ellipse de Jennrich-Turner en km <sup>2</sup> (SE)	0,56 (0,05)	1,78 (0,12)	3,49 (0,27)
Surface moyenne du domaine vital (90%) évalué par la méthode de l'ellipse de Jennrich-Turner en km <sup>2</sup> (SE)	0,43 (0,05)	1,37 (0,09)	2,68 (0,21)

Les superficies des domaines vitaux des 9 individus équipés, diffèrent beaucoup selon les méthodes utilisées. Les résultats obtenus par la méthode des polygones convexes sont particulièrement élevés, comparativement à ceux obtenus par la méthode de l'ellipse de Jennrich-Turner (**Figure 3-1-8**). Ces domaines vitaux ne s'excluent pas les uns des autres et montrent même un fort taux de recouvrement (**Figure 3-1-9**), confirmant l'absence de territorialité marquée chez cette espèce.

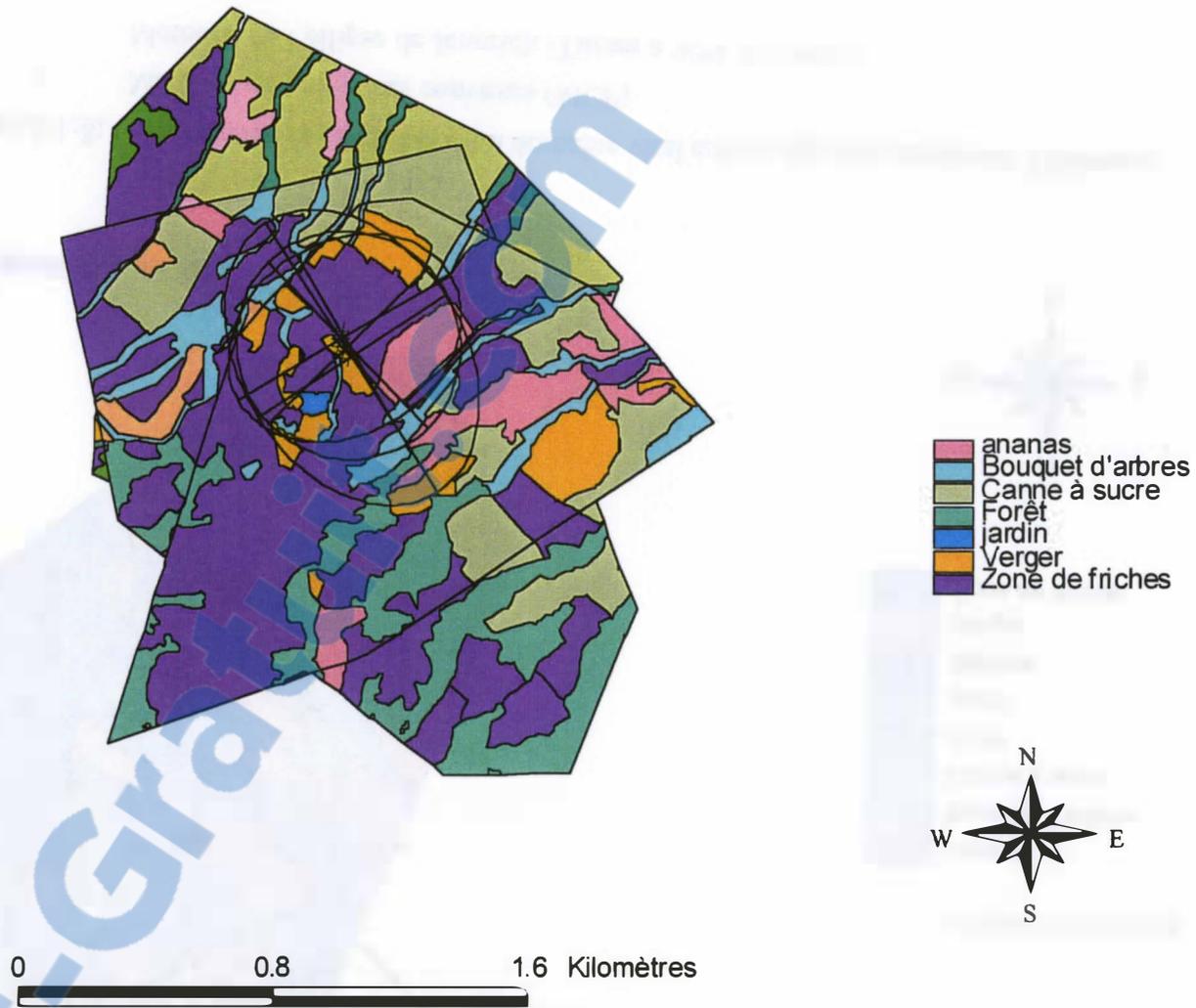
Nous considérerons que, dans le cas présenté ici, la méthode de Jennrich-Turner donne des résultats plus représentatifs de la surface réelle des domaines vitaux que ceux obtenus avec la méthode des polygones convexes. Si l'on suppose d'autre part que les surfaces évaluées par la méthode des polygones convexes fournissent un échantillon des disponibilités en ressources du paysage considéré, on peut comparer les caractéristiques de ces échantillons avec des surfaces pour lesquelles on a 90% de probabilité de présence de l'oiseau.

On a alors d'une part un contexte paysager correspondant à une aire potentielle de sélection d'habitat de l'oiseau (les limites correspondent aux incursions maximales), et d'autre part des surfaces plus réduites et plus représentatives de la sélection d'habitat opérée.



**Figure 3-1-8:** Comparaison des surfaces d'un domaine vital estimé par deux méthodes différentes:

- Méthode de polygones convexes (MCP)
- Méthode de l'ellipse de Jennrich -Turner à 90% (JT 90%)



**Figure 3-1-9** : Superposition des domaines vitaux de 3 individus radio-équipés dans la zone de St Benoît  
 (estimation par les méthodes du polygone convexe et de Jennrich-Turner)

#### 1.3.4.4. Fragmentation & domaines vitaux

Dans le but de savoir si la présence de l'oiseau est liée à la fragmentation du paysage nous avons comparé les densités de lisières selon les surfaces fréquentées en partant du principe que la méthode JT 90% était plus représentative de la présence de l'oiseau que la méthode mcp qui tient compte de tous les points répertoriés. Nous avons comparé les deux méthodes d'une part, et les deux zones d'autre part, en utilisant deux variables représentatives de la fragmentation : la densité de lisières et la dimension fractale.

La densité de lisières dans les domaines estimés par la méthode de Jenrich-Turner (JT) est significativement plus grande pour la zone de St Benoît que pour la zone de St Louis (Exact Wilcoxon rank-sum test, rank-sum statistic  $W = 18$ ,  $n = 3$ ,  $m = 4$ ,  $p$ -value = 0.0286). Dans le cas de la zone de St Louis, la densité de lisières est significativement supérieure dans les domaines estimés par JT que dans l'environnement représenté par les domaines estimés par MCP (Exact Wilcoxon rank-sum test, rank-sum statistic  $W = 26$ ,  $n = 4$ ,  $m = 4$ ,  $p$ -value = 0.0143) (Tableaux 3-1-XIX et 3-1-XX). En outre, la densité de lisières et la dimension fractale moyenne des taches sont significativement plus élevées dans les domaines vitaux évalués par la méthode JT90% (Jenrich-Turner à 90% de probabilité de présence) que dans les évaluations par la méthode du polygone convexe (Exact Wilcoxon rank-sum test, rank-sum statistic  $W = 15$ ,  $n = 3$ ,  $m = 3$ ,  $p$ -value = 0.05)

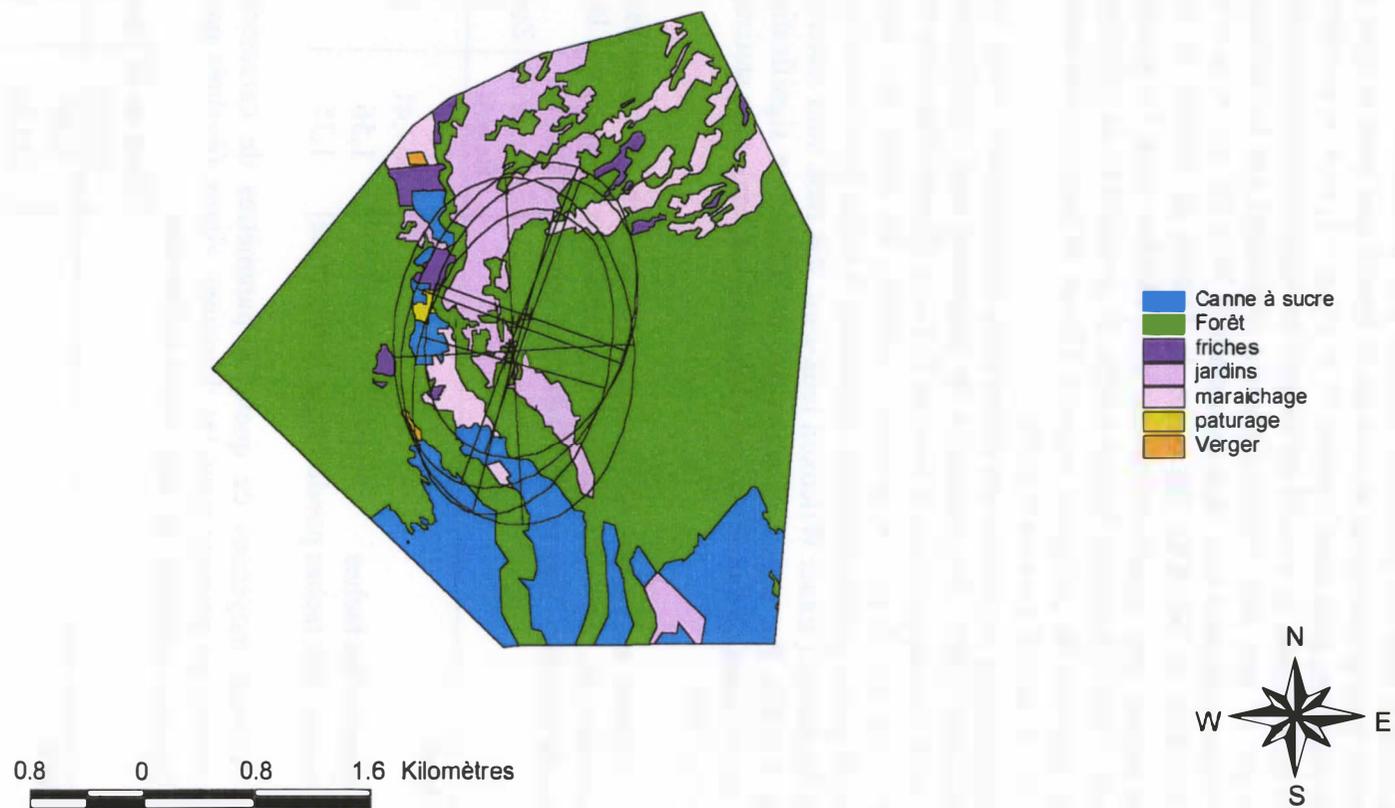
Les dimensions fractales moyennes des taches dans les domaines vitaux évalués par la méthode de Jenrich-Turner (90% de probabilité de présence) sont significativement plus élevées dans la zone de St Benoît que dans la zone de St Louis (Exact Wilcoxon rank-sum test rank-sum statistic  $W = 18$ ,  $n = 3$ ,  $m = 4$ ,  $p$ -value = 0.0286). En outre, les valeurs pour les domaines évalués par JT sont significativement supérieures à celles des domaines évalués par MCP dans la zone de St Benoît ( Exact Wilcoxon rank-sum, test rank-sum statistic  $W = 15$ ,  $n = 3$ ,  $m = 3$ ,  $p$ -value = 0.05). Par contre, il n'y a pas de différence significative entre ces valeurs pour la zone de St Louis (Exact Wilcoxon rank-sum test, rank-sum statistic  $W = 14$ ,  $n = 4$ ,  $m = 4$ ,  $p$ -value = 0.1714).

**Tableau 3-1-XIX** Valeurs moyennes de quelques paramètres de caractérisation de la fragmentation du paysage pour les domaines vitaux (évalués par la méthode de l'ellipse de Jenrich-Turner à 90%) de deux zones différentes

	Zone de St Benoît	Zone de St Louis
JT 90%		
Surface moyenne en km <sup>2</sup>	0,43	2,68
Densité de lisières	407,41	170,22
Dimension fractale moyenne des taches	1,56	1,35
Dimension fractale moyenne des taches pondérée par leur surface	1,35	1,34

**Tableau 3-1-XX** Valeurs moyennes de quelques paramètres de caractérisation de la fragmentation du paysage pour les domaines vitaux (évalués par la méthode des polygones convexes) de deux zones différentes

	Zone de St Benoît	Zone de St Louis
mcp		
Surface moyenne en km <sup>2</sup>	2,00	10,67
Densité de lisières	231,05	141,78
Dimension fractale moyenne des taches	1,36	1,44
Dimension fractale moyenne des taches pondérée par leur surface	1,33	1,42



**Figure 3-1-10 :** Superposition des domaines vitaux (estimation par la méthode de Jennrich-Turner à 90%) de 4 individus radio-équipés dans la zone de St Louis

Ces résultats vont dans le sens d'une sélection d'habitat chez ces oiseaux qui privilégierait les taches très découpées et fragmentées et donc les lisières.

Il n'existe pas de différence significative de forme des domaines vitaux entre les trois zones d'étude (Kruskal-Wallis chi-square = 5.3778, df = 2, p-value = 0.068, alternative hypothesis: two.sided) mais la longueur du premier axe de l'ellipse des domaines vitaux de St Louis est significativement plus grande que celle des domaines vitaux de St Benoît (rank-sum statistic  $W = 6$ ,  $n = 3$ ,  $m = 4$ , p-value = 0.0286, alternative hypothesis: true mu is less than 0) (**Tableau 3-1-XXI**). Ces ellipses, comme on le voit sur la **Figure 3-1-10** se superposent et s'alignent selon un axe commun qui longe la ravine pour relier les jardins (zone d'alimentation) à la canne à sucre (dortoir).

**Tableau 3-1-XXI** Valeurs moyennes de 2 paramètres de caractérisation des domaines vitaux évalués par la méthode de l'ellipse de Jennrich-Turner à 90%

JT 90%	Zone de St Benoît	Zone de St Joseph	Zone de St Louis
Longueur de l'axe majeur (en m)	968	1928	2496
Rapport entre longueur de l'axe mineur et longueur de l'axe majeur	1,10	1,28	1,21

## 1.4. Discussion

### 1.4.1. Choix du paysage

#### 1.4.1.1. *Fréquentation des paysages et conditions spatio-temporelles de l'étude*

Des variations d'abondance entre paysages existent au niveau de la zone mais ne sont pas cohérentes d'une zone à l'autre. Le classement différent des paysages en fonction des abondances d'oiseaux, ainsi que la nette différenciation des paysages par les oiseaux dans les zones fortement colonisées permettent de proposer les hypothèses suivantes :

- (1) les paysages n'ont aucune influence sur les abondances de Bulbul orphée à la Réunion et les différences sont dues au hasard (les résultats de point d'écoute seraient « écrasés » par les très fortes abondances enregistrées sur les stations de la zone de St Benoît)
- (2) il existe une réelle différence dans les contextes de colonisation (notamment climatiques) qui rend impossible toute comparaison, on est en présence de formes bioclimatiques différentes de paysages transformés par l'homme et chaque zone présente des réponses particulières de la part des oiseaux à des caractéristiques différentes
- (3) les 3 zones étudiées correspondent à 3 étapes dans le processus de colonisation de l'île et les taux de fréquentation des paysages dans les trois zones correspondent à des niveaux de saturation différents. Une fois les habitats optimaux saturés, d'autres habitats pourraient être sélectionnés et faire montre de taux de saturation plus élevés, déplaçant ainsi les maxima de fréquentation.

Nos résultats sont cohérents avec l'hypothèse énoncée au chapitre 1 de la partie II : « les comportements d'occupation de l'espace pourraient être différents entre la population fondatrice installée depuis 30 ans, et des oiseaux s'étant installés plus récemment ». Même si l'effet des variables biogéographiques semble fort, comme nous l'avons vu dans la partie II, la différenciation des paysages par les oiseaux des zones fortement colonisées (méthode de comptage par point d'écoute) permet d'envisager la troisième hypothèse.

#### 1.4.1.2. *Importance du paysage Canne à sucre*

Nos résultats permettent d'identifier un paysage-clé dans les zones les plus peuplées: celui de la canne à sucre. Le paysage canne à sucre ainsi que les ravines apparaissent comme des éléments clé de la distribution de l'oiseau. Ces fortes abondances de Bulbul dans la canne étaient inattendues. Que ce soit dans l'aire naturelle ou dans l'aire d'introduction, aucun auteur n'a mentionné de forte fréquentation d'un tel milieu, qui *a priori* peut paraître stérile.

Le paysage des « Hauts » que nous avons défini comme étant un 2<sup>e</sup> paysage agricole ne contenant pas de canne à sucre mais du maraîchage et des vergers n'apparaît pas clairement dans la typologie des abondances d'oiseaux. Par contre la lisière qu'il forme avec le paysage « Canne à sucre » se démarque fortement dans le sud et l'est de l'île. Cet interface canne/hauts est marqué par des variations saisonnières importantes que nous allons approfondir dans le prochain chapitre.

## 1.4.2. Qualité des ressources

### 1.4.2.1. *Fréquentation des ravines*

Les ravines, échantillonnées essentiellement en milieu agricole, sont des éléments forts du paysage Canne à sucre. Elles sont très fréquentées et constituent un milieu favorable à cet oiseau, déjà signalé comme un habitant des lisières forestières (Ganesh *et al.*, 1999). Elles ont, de plus, la particularité de constituer des structures transversales aux principaux paysages.

### 1.4.2.2. *Importance des lisières dans la sélection d'habitat par cette espèce*

L'influence conjointe de la présence de canne à sucre et de cultures fruitières sur les abondances d'oiseaux ainsi que les variations de structure du paysage parallèles aux variations d'abondance d'oiseaux suggèrent l'utilisation conjointe de deux types de ressources par le Bulbul orphée.

Les résultats obtenus sur les ravines sont en contradiction avec la faible propension des bulbuls à fréquenter les formations arborées. Au contraire, les stations à composantes agricoles sont très fréquentées. Nous formulons donc l'hypothèse selon laquelle ce sont les interfaces strate haute (forêt mais aussi canne à sucre) / zone d'intérêt alimentaire qui motivent la sélection d'habitat. Nos résultats sur l'importance des lisières vergers/canne à sucre mais aussi vergers /ravines sont en adéquation avec cette hypothèse. Elle explique aussi les variations globales d'abondances dans les paysages selon les zones. La zone de St Louis étant particulièrement pauvre en vergers, la forte fréquentation des villes serait expliquée par la présence de nombreux arbres fruitiers dans les jardins. Les lisières jardins/ ravines seraient des palliatifs à l'absence de lisières vergers / cannes ou vergers/ ravine ce qui est confirmé par la localisation des domaines vitaux.

L'importance du facteur distance à la ravine dans la ségrégation des classes d'abondance correspondant à des fortes fréquentations montre qu'il s'agit d'un critère important dans le regroupement des individus mais sa portée est limitée. La modélisation de ce phénomène est sûrement beaucoup plus complexe car faisant intervenir une partie seulement de la population et sujette aux variations saisonnières (voir chapitre 2, Partie III).

Les bordures de ravine en plus de fournir des lisières constituent souvent de véritables écotones particulièrement propices au développement des pestes végétales buissonnantes : une insolation plus importante qu'en milieu forestier favorise la germination d'espèces pionnières (Mc Collin, 1998).

## 1.4.3. Accessibilité aux ressources

### 1.4.3.1. *Importance des lisières dans les patrons de colonisation*

L'importance du facteur distance à la ravine dans la ségrégation des classes d'abondance correspondant à des fortes fréquentations montre qu'il s'agit d'un critère important. Les regroupements d'oiseau se font donc à proximité des ravines. Ces résultats couplés aux résultats de radio-tracking qui positionnent les domaines vitaux de la zone ouest en bordure de ravine nous permettent de formuler l'hypothèse selon laquelle les lisières de ravine seraient employées comme corridors de propagation pour les mouvements tant journaliers que saisonniers

#### 1.4.3.2. Composition des domaines vitaux et superficie

Nos résultats montrent que lorsque les éléments du paysage ont des formes complexes, les paysages en question accueillent beaucoup d'oiseaux. De plus, la différence d'allongement du grand axe des domaines vitaux modélisés sous forme d'ellipse d'une zone à l'autre, pourrait traduire la nécessité d'une longueur minimale de lisière. Au vu des résultats, on peut supposer que le Bulbul orphée est favorisé par la fragmentation. Dans sa stratégie de sélection d'habitat, il rechercherait des sites très hétérogènes. La qualité de l'hétérogénéité justifierait alors la superficie du domaine vital. Un milieu très hétérogène permettrait l'occupation de petits territoires ciblés alors qu'un milieu moins hétérogène nécessiterait une plus grande superficie afin de fournir à la fois les ressources nécessaires, et la longueur minimale de lisière, pour l'établissement de l'oiseau.

La structure sociale et la notion de syndrome d'insularité pourraient expliquer ces variations de taille de territoire. Chez les oiseaux insulaires territoriaux, on observe une diminution de la taille du territoire, une augmentation du chevauchement des territoires, la tolérance d'individus subordonnés, une diminution de l'agressivité intraspécifique, l'abandon de la défense territoriale (Blondel, 1995). Ces changements seraient motivés par l'abondance et la prévisibilité supérieures des ressources en milieu insulaire ainsi que par le coût de défense du territoire qui serait remplacé par la production de jeunes plus compétitifs.

Les domaines vitaux estimés avec la méthode de Jennrich-Turner contiennent proportionnellement plus de ressources alimentaires (vergers, jardins et zones de friche) que ceux estimés par la méthode des polygones convexes qui pourraient refléter le contexte dans lequel les oiseaux évoluent. Néanmoins, si les pourcentages de ressources alimentaires varient d'une zone à l'autre, les surfaces réelles sont néanmoins équivalentes, ce qui pourrait signifier que la surface des ressources alimentaires soient un facteur limitant dans la diminution du domaine vital. Néanmoins cette hypothèse ne tient pas compte de la superposition des domaines vitaux des individus qui a pourtant été observée dans les trois zones échantillonnées.

#### 1.4.4. Espèces habitat-généralistes et phases de colonisation

L'augmentation de l'hétérogénéité des paysages n'est pas forcément synonyme de déclin des populations. Les effectifs de certaines espèces augmentent en effet avec la fragmentation des habitats au sein des paysages, c'est à dire avec l'accroissement des lisières (Berg, 1997). Ces espèces, qualifiées de tolérantes à la fragmentation sont capables de coloniser de nouveaux habitats plus vite que les espèces intolérantes à la fragmentation (Villard *et al.*, 1994). Les deux sont néanmoins désignées comme «habitats-spécialistes» à la différence des espèces dites «habitat-généralistes», qui utilisent plusieurs types de milieux et sont capables d'exploiter de nouvelles ressources.

Les espèces «habitat-généralistes», comme c'est le cas du Bulbul, sont particulièrement efficaces en matière d'invasions biologiques, mais se trouvent confrontées à un large éventail d'habitats potentiels lors de leur arrivée. La sélection de ces habitats pourrait être influencée, à l'échelle du paysage, par l'hétérogénéité de la mosaïque.

#### 1.4.5. Limites de la méthode et perspectives

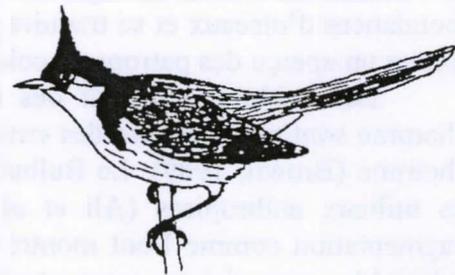
La typologie des stations en fonction des abondances d'oiseaux a permis de mettre en évidence l'existence de facteurs de type structure du paysage ou distance à des éléments de paysage qui pourraient influencer sur les abondances d'oiseaux. L'influence de ces facteurs demande à être confrontée à celle des facteurs de la partie II. Ce travail sera fait dans une 4<sup>e</sup> et dernière partie. L'étude des sites de 50 ha a permis de caractériser la structure des paysages dans un cadre plus fin que celui des stations, et d'envisager l'effet de la fragmentation sur les abondances d'oiseaux. L'étude des domaines vitaux a permis de confirmer ces tendances et de présenter le résultat de la sélection d'habitat de cet oiseau dans des environnements divers. Il existe néanmoins des limites à cette étude.

L'étude des stations et des sites donne des résultats concordants pour ce qui est de l'effet zone mais pas pour l'effet paysage sur la totalité de l'île. Le résultat obtenu pour les sites de la zone de St Benoît (contradictoire avec l'étude des variations sur les stations) pourrait montrer l'intérêt d'une étude étalée sur plusieurs plages horaires, spécialement dans le cas des espèces grégaires. Il pourrait aussi montrer les limites du comptage d'oiseaux : quand les quantités sont trop importantes, la mesure n'est plus fiable. Il sera important de développer l'étude en multipliant les stations dans l'espace et en affinant le traitement des sites grâce à une analyse spatiale plus poussée. L'étude des domaines vitaux par radio-tracking demande aussi à être confirmée avec le suivi d'un plus grand nombre d'oiseaux (si possible dans des lieux plus faciles d'accès ! ) et en multipliant les comparaisons de paysages.

Il s'agit d'une première approche qui visait à cerner les grandes lignes de la sélection d'habitat par le Bulbul orphée. Les méthodes employées ont permis de dégager des tendances qu'il serait utile de confirmer d'une part et d'affiner d'autre part. Bien des questions restent en suspens telles que le devenir des dortoirs quand la canne est coupée (voir chapitre suivant) ou l'utilisation des ravines comme corridors de dispersion...

## 1.5. Récapitulatif

*S'il existe une hiérarchie de fréquentation des paysages par le Bulbul orphée, celle-ci diffère d'une zone à l'autre de l'île. Les éléments du paysage apparaissent alors comme des indicateurs plus fins de la répartition de l'oiseau. Nos résultats mettent en évidence l'influence conjointe de la présence de canne à sucre et de cultures fruitières sur les abondances d'oiseaux, tout comme l'importance des distances aux ravines dans la discrimination des classes de fortes abondances par rapport aux autres classes. Une approche plus quantitative de l'importance des lisières révèle un rôle important de ces ravines en tant qu'interface entre zone d'alimentation (plutôt agricole) et zone refuge (plutôt arborée) mais aussi une variation significative d'abondance de cet oiseau en fonction de la complexité des formes des éléments de la mosaïque qui en fait une espèce non seulement tolérante mais aussi favorisée par la fragmentation. Les différences observées de taille de domaines vitaux pourraient en outre refléter une distribution différente des ressources (ou associations de ressources comme les lisières) selon les sites étudiés.*



## Chapitre 2 :

---

# PAYSAGES ET DYNAMIQUE TEMPORELLE DE PROPAGATION

---

# PAYSAGES ET DYNAMIQUE TEMPORELLE DE PROPAGATION

## *Que faire quand les ressources sont insuffisantes ?*

Rapport-gratuit.com   
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MEMOIRE

### 2.1. Introduction

Les systèmes écologiques sont dynamiques. L'étude de cette dynamique peut se situer à plusieurs échelles tout comme pour les phénomènes spatiaux. On peut ainsi distinguer, suite à une perturbation, des successions végétales tendant à recoloniser le milieu, mais aussi à une échelle moindre les variations de phénologie en fonction des saisons. D'autres causes que les perturbations telles que des variations saisonnières de disponibilité en ressources alimentaires ou l'alternance saison de reproduction / saison de non-reproduction peuvent influencer sur les abondances d'oiseaux et se traduire par des transhumances. Ces mouvements sont à même de donner un aperçu des patrons de colonisation employés par l'espèce.

Les espèces occupant des milieux perturbés et celles vivant en association avec l'homme sont réputées être des envahisseurs biologiques potentiels des milieux modifiés par l'homme (Brown, 1989). Le Bulbul orphée correspond à ce profil. Connu pour affectionner les milieux anthropisés (Ali *et al.*, 1968-74), il est aussi généraliste et favorisé par la fragmentation comme l'ont montré nos précédents résultats, ce qui lui confère des qualités indéniables pour résister aux perturbations. Les études portant sur les relations perturbations / espèces envahissantes traitent généralement des effets de la variation d'un facteur limitant sur la capacité d'installation des espèces envahissantes (Hobbs, 1989) ou du bouleversement des successions par les espèces invasives (Mack *et al.*, 1998). On assimile ainsi espèces envahissantes et espèces pionnières. Certains arbres tels que le Tilleul *Tilia Cordata*, sont adaptés aux perturbations sans être pour autant des espèces pionnières ni même des espèces envahissantes (Bond, 2000). Peu d'études considèrent la résistance des espèces envahissantes aux perturbations, et envisagent que ces espèces puissent être favorisées autrement que par la priorité à l'installation qui leur est conférée par la perturbation. Fahring a développé un modèle de type simulation dont le but est de définir quelles catégories d'espèces (décrites par leurs traits d'histoire de vie et leurs caractéristiques de dispersion) existent selon les différents régimes de perturbations (Fahring, 1991) Nous avons considéré que les perturbations pouvaient être intégrées dans le mode de dispersion de certaines espèces et que ce caractère pouvait être particulièrement développé chez les espèces envahissantes mobiles telles que les oiseaux. La coupe de la canne à sucre à la Réunion peut être envisagée comme répondant à la définition d'une perturbation d'origine anthropique en ce sens qu'elle change de façon incontestable la disponibilité du substrat (notamment pour la nidification) et de l'environnement physique. Cette récolte provoque l'invasion possible par des espèces herbacées et est imprévisible du point de vue de la parcelle car échelonnée dans le temps sur 5 mois. Nous avons alors cherché à savoir quelle était l'incidence, sur les abondances de Bulbul orphée, de cette perturbation qui bouleverse le paysage qu'il fréquente le plus. Afin d'étudier la dispersion des individus dans l'espace (dispersion au sens mathématique du terme), en fonction du temps, et la mettre éventuellement en relation avec la saison de reproduction.

L'existence de mouvements peut être mise en évidence chez les animaux par l'analyse des variations d'abondance en fonction du temps. Une étude plus fine des mouvements quotidiens et saisonniers nécessite le suivi d'individus marqués. Ce suivi peut être continu (radio-tracking) ou discontinu (capture-recapture d'oiseaux bagués). Nous avons mis en œuvre ces deux méthodes dans le but d'identifier des variations d'abondances de Bulbul orphée au sein d'un paysage fortement perturbé (la canne à sucre), au sein des différents paysages de l'île notamment ceux qui ne sont pas anthropisés tels que la forêt, et enfin lors du passage d'une phase à l'autre du cycle biologique (alternance des saisons reproduction / non-reproduction).

## 2.2. Matériel et méthodes

### 2.2.1. Radio-tracking (voir chapitre III)

Le suivi journalier d'individus marqués permet de connaître en premier lieu l'amplitude de leurs déplacements. Le domaine vital, ou Home Range est défini aussi par Benhamou comme une portion de l'espace où un animal exprime ses activités habituelles durant un certain temps (Benhamou, 1998). C'est donc un concept éco-éthologique qui en plus de mesurer une surface évaluée le temps passé dans les différents habitats et permet de définir des indicateurs de préférence d'habitat (Saunders *et al.*, 1997).

La méthodologie employée a été décrite dans le chapitre précédent.

### 2.2.2. IPA (voir chapitre II)

### 2.2.3. Sites (voir chapitre III)

#### 2.2.3.1. *Recueil des données temporelles*

Le plan d'échantillonnage dans le temps a été établi à l'image de celui dans l'espace, c'est à dire selon des échelles emboîtées. Les relevés ont été faits de façon mensuelle et journalière à raison de trois relevés par mois effectués le même jour selon des plages horaires différentes (début de matinée : 6h-10h selon saison, milieu de journée 10-15h, fin de journée 15-19h).

#### 2.2.3.2. *Analyse des données*

Pour montrer des variations saisonnières d'abondance, nous avons étudié la répartition des oiseaux sur les stations et comparé ces distributions mois par mois, au moyen d'analyses multidimensionnelles de type AFC (Analyse Factorielle des Correspondances). Celles-ci en privilégiant les comparaisons de profils, c'est à dire des variations de type qualitatif au détriment de tendances quantitatives, nous ont permis d'effectuer une typologie des stations en fonction de leur profil saisonnier de fréquentation.

Les croisements de moyennes opérés par l'analyse de type splitplot ont permis de mettre en évidence des interactions entre les variations d'abondances d'oiseaux dans le temps et dans les paysages de l'île. Les détails des analyses ont été groupés en Annexe III

Les variations de fréquentation des stations ont été explorées selon les mois de l'année par l'intermédiaire d'une AFC dans un premier temps. Elles ont été confirmées par l'analyse de la distribution des fréquences des relevés nuls en fonction du cycle de reproduction (période de reproduction considérée comme allant de septembre à janvier).

## 2.3. Résultats

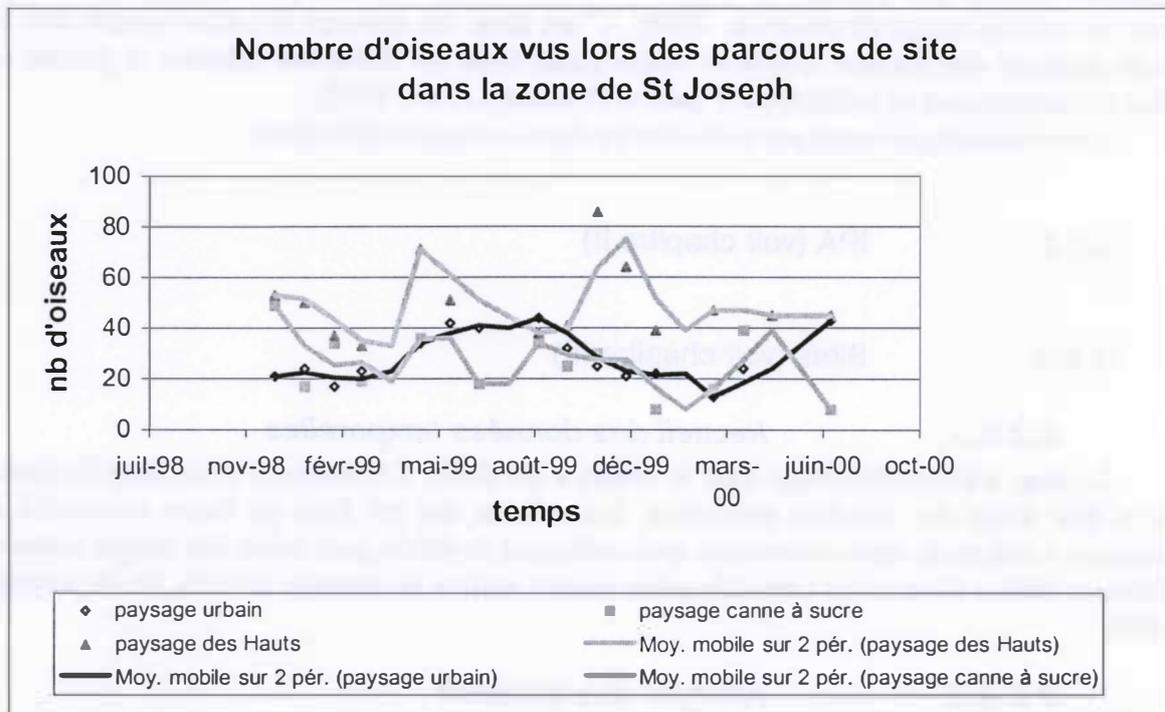
### 2.3.1. Variations saisonnières d'abondance

#### 2.3.1.1. Variations inter-paysages

Dans les trois transects étudiés, il existe une interaction hautement significative des facteurs milieu et date (Tableaux 3-2-II, 3-2-III & 3-2-IV), ce qui laisse supposer l'existence possible de mouvements d'un paysage à l'autre à certaines saisons.

Les variations d'abondance observées sur les sites de la zone de St Joseph sont présentées dans la Figure 3-2-1. Les milieux offrant des ressources saisonnières telles que les pestes végétales dans la canne et les fruits dans les vergers et les jardins urbains présentent des pics d'abondance d'oiseaux complémentaires, suggérant qu'il existe des mouvements d'oiseaux de l'un à l'autre. Ces variations ne sont cependant pas assez marquées pour pouvoir être modélisées.

Figure 3-2-1 Fluctuations des abondances d'oiseaux en fonction du temps sur les sites échantillonnés dans trois paysages de la zone de St Joseph.

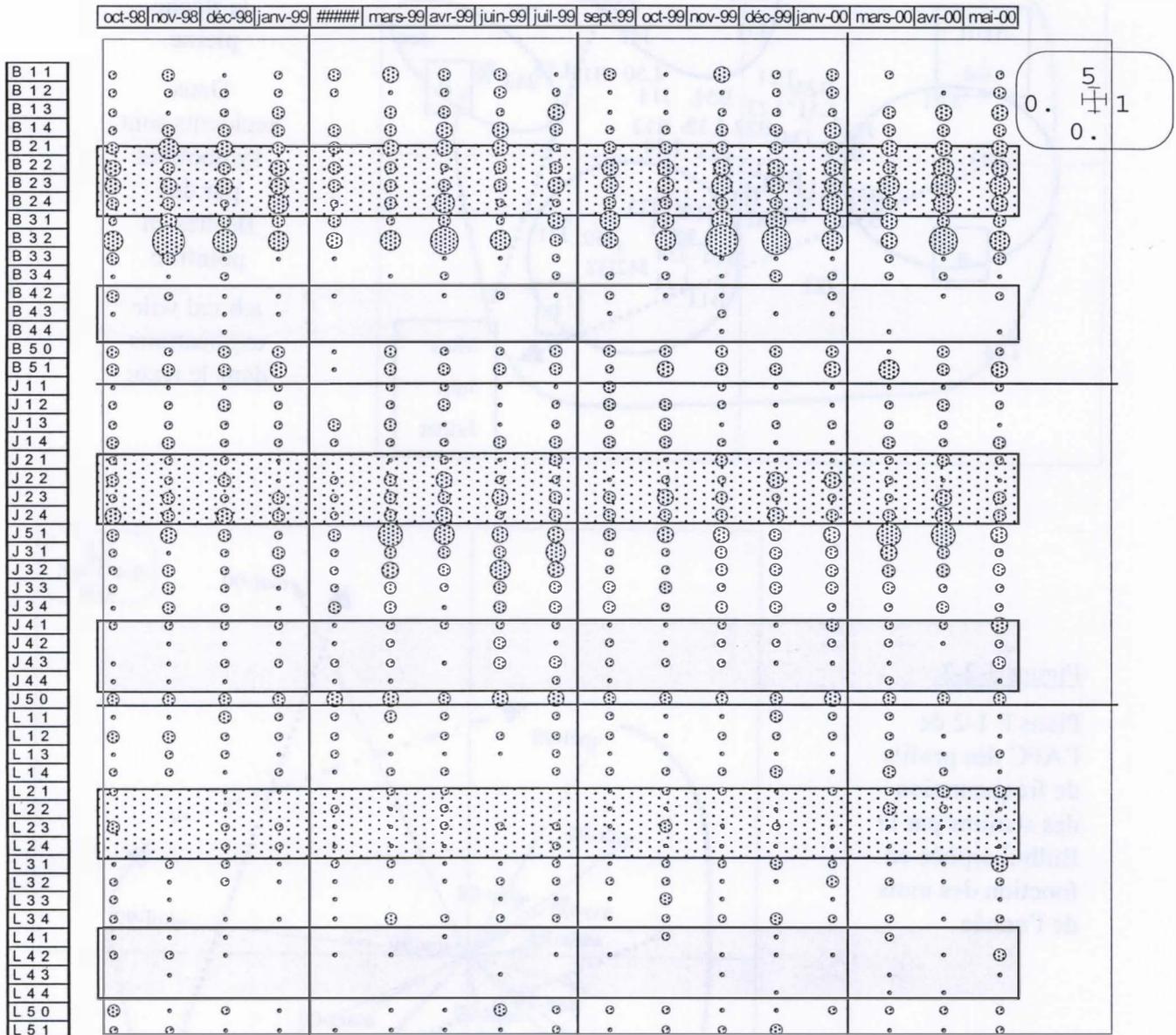


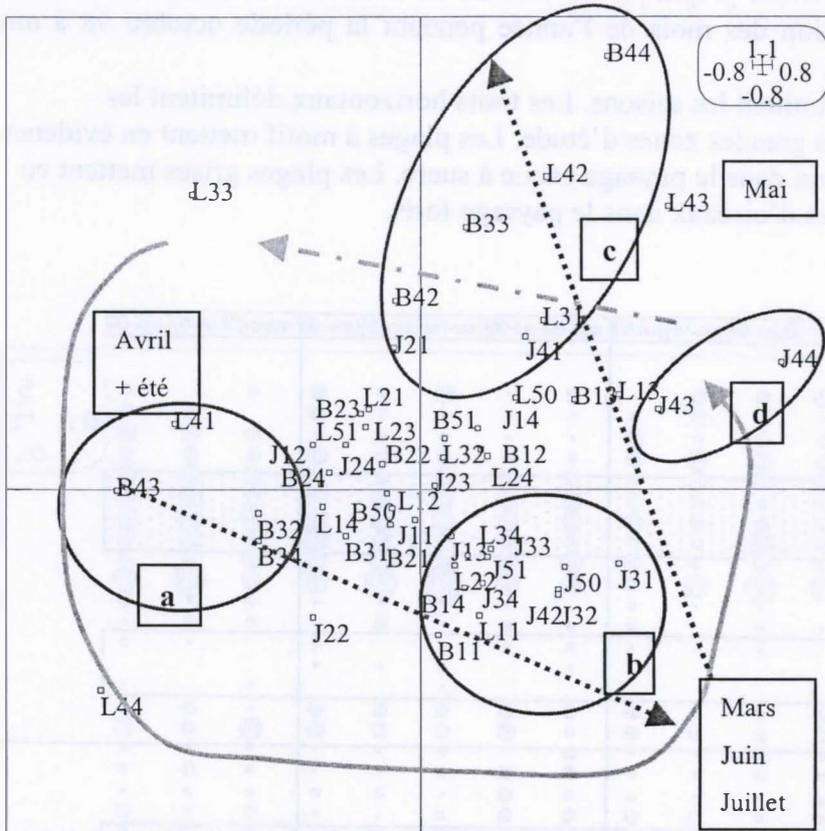
#### 2.3.1.2. Etude des profils saisonniers de fréquentation

La Figure 3-2-2 donne une représentation graphique des fluctuations d'abondance du Bulbul orphée au cours du temps. Comme pour les figures précédentes, les stations sont identifiées par une lettre qui symbolise la zone de l'île (B pour St Benoît, L pour St Louis, J pour St Joseph, un premier chiffre qui identifie le paysage au sein du transect : 1 pour ville, 2 pour canne, 3 pour hauts, 4 pour forêt et 5 pour ravine, le dernier chiffre est fonction de l'ordre de la station sur le transect et donc de l'altitude). On voit clairement que certaines stations font l'objet d'une fréquentation ponctuelle (stations forestières), que d'autres sont fréquentées avec une certaine régularité, et enfin que d'autres encore semblent faire l'objet de regroupements saisonniers (J51, B32 p.ex.).

Figure 3-2-2 représentation graphique du tableau de données : abondance d'oiseaux en fonction des mois de l'année pendant la période octobre 98 à mai 2000.

Les traits verticaux délimitent les saisons. Les traits horizontaux délimitent les transects c'est à dire les grandes zones d'étude. Les plages à motif mettent en évidence les abondances d'oiseaux dans le paysage canne à sucre. Les plages grises mettent en évidence les abondances d'oiseaux dans le paysage forêt.





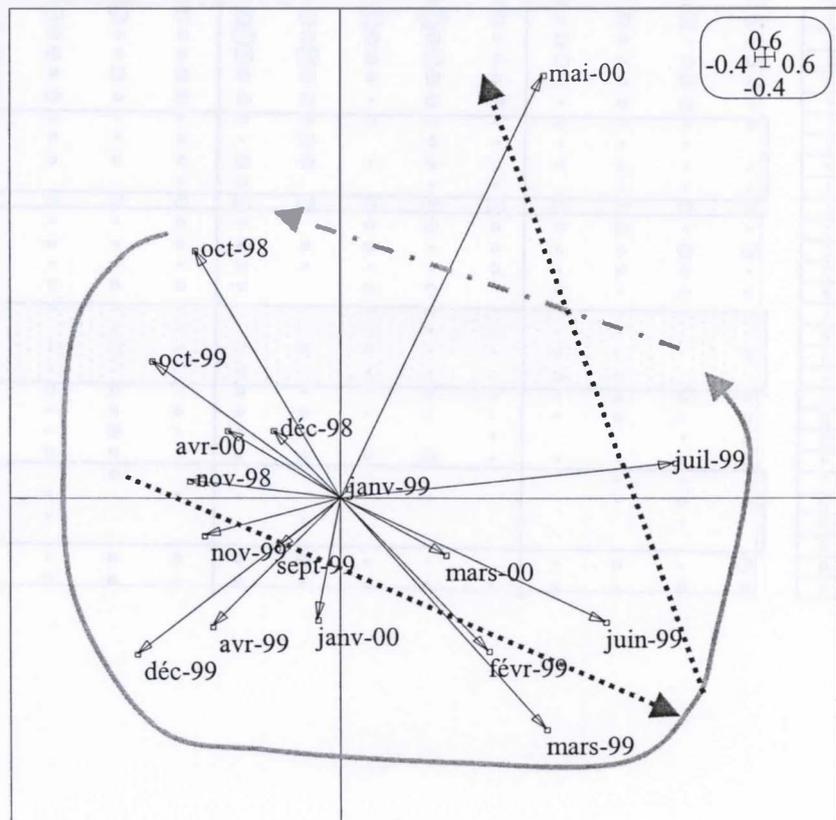
La succession temporelle des mois de l'année est indiquée par la flèche pleine.

Deux accidents sont symbolisés par des flèches en pointillé

a,b;c;d voir explications dans le texte

Figure 3-2-3:

Plans F 1-2 de l'AFC des profils de fréquentation des stations par le Bulbul orphée en fonction des mois de l'année



Afin de faciliter la lecture et de formaliser la typologie des fréquentations saisonnières, nous avons fait une AFC sur ces données. Le plan F1-2 de l'analyse factorielle des correspondances fournit des indications même s'il ne totalise que 27% de l'inertie (**Figure 3-2-3**). Les stations de canne à sucre sont mal représentées sur ce graphique, elles feront l'objet d'une autre AFC (**Figure 3-2-5**).

L'axe 1 sépare grossièrement les périodes de septembre à janvier (correspondant à la période majeure de reproduction) et celle de février à juillet (correspondant à la saison sèche et aussi à une période de mue puis de non-reproduction) exception faite du mois d'avril. L'interprétation de ce graphique et de celui présentant les effectifs des stations par mois permet de suggérer que l'axe 1 (défini surtout par B32 et J31 dont les contributions absolues sont importantes) sépare des stations à fréquentation estivale, de stations dont la fréquentation est plutôt hivernale. Celles-ci sont elles-mêmes partagées en deux groupes, l'un comprenant des stations forestières, l'autre n'en comprenant pas. L'axe deux (défini surtout par B33 et L42 dont les contributions absolues sont importantes) sépare, à deux exceptions près, les stations forestières des stations en environnement anthropisé. Les « accidents » symbolisés par les flèches en pointillé montrent des fréquentations ponctuelles (avril ou mai) de paysages

En conclusion, on a donc quatre groupes correspondant à :

- a: des stations forestières fréquentées uniquement l'été
- b: des stations urbaines ou dans les Hauts fréquentées en fin d'été et en hiver mais pas en début d'été
- c et d : des stations forestières fréquentées de façon ponctuelle en hiver (mois de mai et juillet) mais pas pendant l'hiver 99

La succession des mois de l'année symbolisée par la flèche pleine montre donc une différence de fréquentation des paysages selon les mois de l'année qui confirme qu'il existe des mouvements d'oiseaux à certaines saisons. Des groupes d'oiseaux sont en forêt l'été et pas dans les zones anthropisées. De même, des groupes d'oiseaux, sans qu'on puisse savoir s'il s'agit des mêmes, sont dans les zones anthropisées de type ville et Hauts en mars juin et juillet, et pas en forêt ni dans la canne. On remarque, à ce propos, que les flèches d'octobre et mars sont opposées et qu'elles pourraient correspondre au début et à la fin de mouvements vers le paysage forestier à partir d'autres paysages (des observations qui vont dans ce sens ont été faites parallèlement).

### 2.3.1.3. Saison de reproduction et distribution de l'espèce

Le plan F1-2 de l'analyse factorielle des correspondances, qui totalise 35% de l'inertie, montre là encore un fort contraste dans la fréquentation des stations d'une année à l'autre (Figure 3-2-4). Les axes sont définis par des stations principalement forestières (L44, B44, et L43). L'axe 1 n'est défini que par 3 stations d'une seule zone (L44, L33 et L22 ont des contributions absolues importantes). Cette zone, la zone L, est la moins colonisée et ses forêts sont encadrées par de forts reliefs, rendant quasi impossible son accès autrement que par l'entrée du cirque, on peut supposer qu'elle constitue donc un modèle intéressant car non soumis à plusieurs groupes d'oiseaux d'origines différentes.

Il y a plusieurs cassures dans la fréquentation des stations en 2000 de mars à mai, alors qu'en 1999, les mois de janvier à avril sont groupés mais nettement séparés du mois de juin. Il est intéressant de voir qu'une station de forêt d'altitude est associée à une station de canne à sucre. Le graphique de représentation des données suggère d'autre part une fréquentation plus large du nombre de stations forestières l'été.

La moyenne des relevés nuls par milieu donne des indications plus précises (Tableau 3-2-V). Elle est très significativement différente d'une saison à l'autre (Test T,  $t = -7.3874$ ,  $df = 4$ ,  $p\text{-value} = 0.0018$ ).

**Tableau 3-2-I** Comparaison des moyennes de relevés nuls selon les paysages et la saison (reproduction/ non-reproduction)

	moyenne de relevés nuls en saison de reproduction (SE)	moyenne de relevés nuls en saison de non reproduction (SE)
cannes	0,081 (0,29)	0,132 (0,35)
ravines	0,030 (0,31)	0,054 (0,58)
forêts	0,493 (0,10)	0,553 (0,11)
hauts	0,099 (0,47)	0,152 (0,36)
villes	0,082 (0,14)	0,124 (0,21)

Il y a bien une répartition plus large des individus en saison de reproduction.

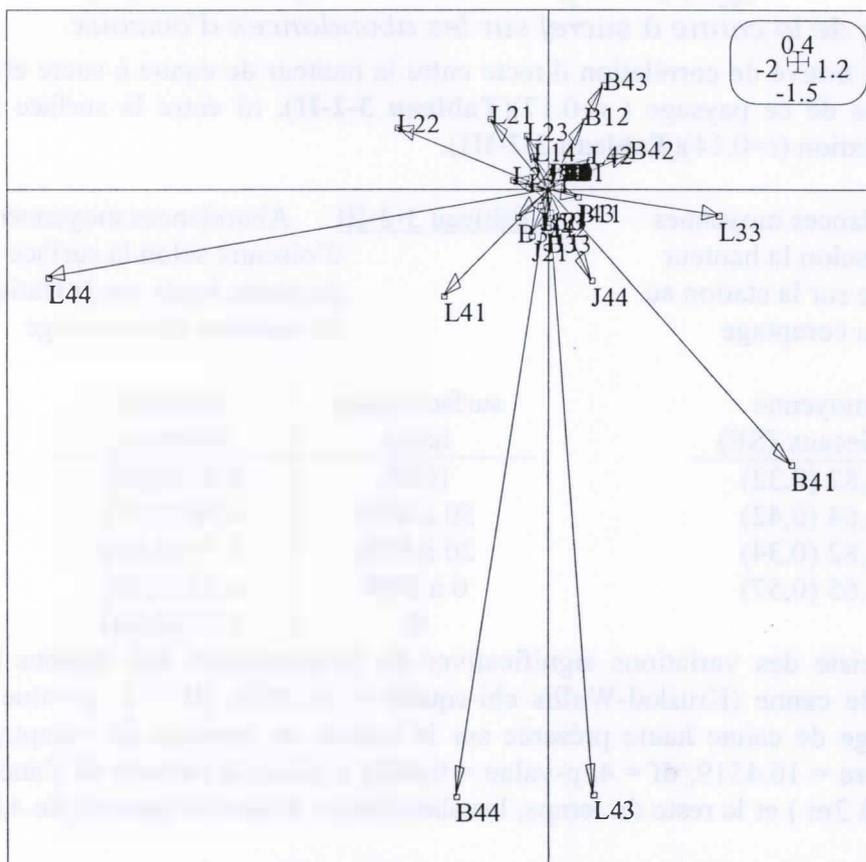
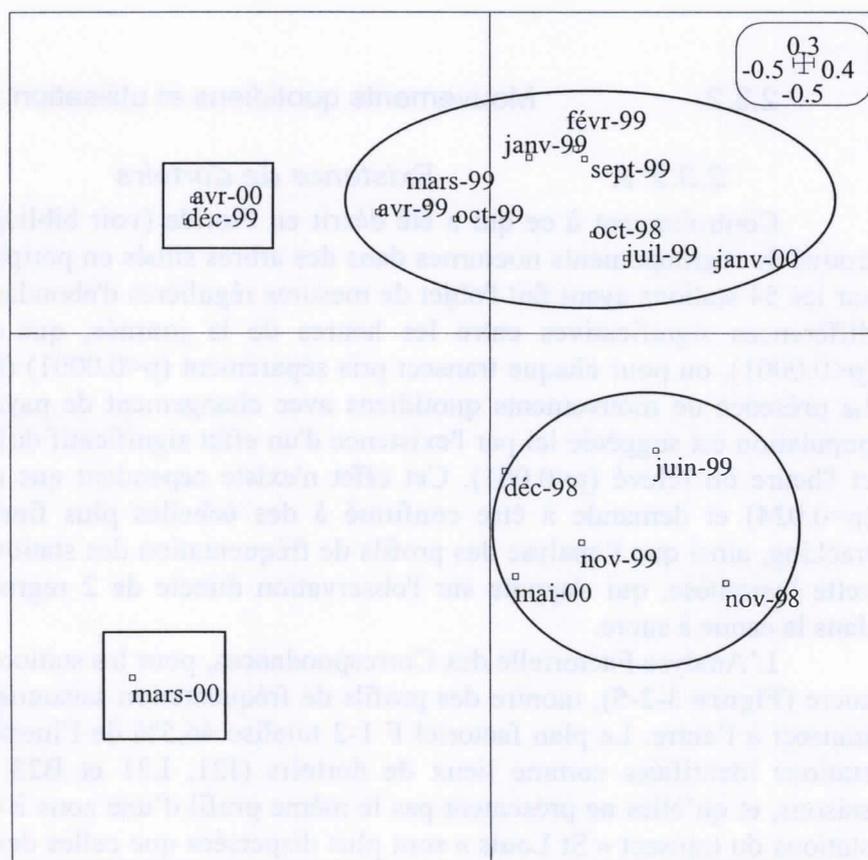


Figure 3-2-4:  
 plan F1-2 de  
 l'AFC de la  
 présence-absence  
 du bulbul orphée  
 mois par mois en  
 fonction des  
 stations d'étude



2.3.1.4. *Effet d'une perturbation d'origine anthropique (coupe de la canne à sucre) sur les abondances d'oiseaux*

Nous n'avons pas trouvé de corrélation directe entre la hauteur de canne à sucre et la fréquentation des stations de ce paysage ( $r=0.17$ )(Tableau 3-2-II), ni entre la surface de canne haute et la fréquentation ( $r=0.14$ )(Tableau 3-2-III).

Tableau 3-2-II Abondances moyennes d'oiseaux selon la hauteur de la canne sur la station au moment du comptage

hauteur de canne	moyenne d'oiseaux (SE)
haute	6,82 (0,32)
2 à 3 m	5,64 (0,42)
1 à 2 m	4,82 (0,34)
0	5,65 (0,57)

Tableau 3-2-III Abondances moyennes d'oiseaux selon la surface de canne haute sur la station au moment du comptage

surface canne haute	moyenne d'oiseaux
100%	6,97 (0,49)
50 à 80%	6,96 (0,97)
20 à 50%	5,72 (0,63)
0 à 20%	6,93 (0,59)
0	5,19 (0,24)

Néanmoins, il existe des variations significatives de fréquentation des stations en fonction de la hauteur de canne (Kruskal-Wallis chi-square = 21.9124, df = 3, p-value = 0.0001) et du pourcentage de canne haute présente sur la station au moment du comptage (Kruskal-Wallis chi-square = 16.4519, df = 4, p-value = 0.0025 ). Entre la période de l'année où la canne est basse (1 à 2m ) et le reste du temps, les abondances d'oiseaux passent de 4,82 +/- 0,34 à 6,82 +/- 0,32.

2.3.2. Mouvements quotidiens et utilisation de l'espace

2.3.2.1. *Existence de dortoirs*

Contrairement à ce qui a été décrit en Floride (voir bibliographie), nous n'avons pas trouvé de regroupements nocturnes dans des arbres situés en périphérie des villes. Par contre, sur les 54 stations ayant fait l'objet de mesures régulières d'abondance, nous avons trouvé des différences significatives entre les heures de la journée, que ce soit au niveau global ( $p<0.0001$ ), ou pour chaque transect pris séparément ( $p<0.0001$ ) (Tableaux en Annexe III). La présence de mouvements quotidiens avec changement de paysage pour une partie de la population est suggérée ici par l'existence d'un effet significatif de l'interaction entre le milieu et l'heure du relevé ( $p<0.001$ ). Cet effet n'existe cependant que pour le transect St Joseph ( $p=0.024$ ) et demande à être confirmé à des échelles plus fines. Les résultats de radio-tracking, ainsi que l'analyse des profils de fréquentation des stations ont permis de confirmer cette hypothèse, qui s'appuie sur l'observation directe de 2 regroupements nocturnes situés dans la canne à sucre.

L'Analyse Factorielle des Correspondances, pour les stations comportant de la canne à sucre (Figure 3-2-5), montre des profils de fréquentation saisonnière, le soir, différents d'un transect à l'autre. Le plan factoriel F 1-2 totalise 46.5% de l'inertie totale. Il montre que les stations identifiées comme lieux de dortoirs (J21, L31 et B23) sont fortement liées aux saisons, et qu'elles ne présentent pas le même profil d'une zone à l'autre. Les projections des stations du transect « St Louis » sont plus dispersées que celles des autres transects, montrant un fort contraste spatio-temporel dans la fréquentation de cette zone.

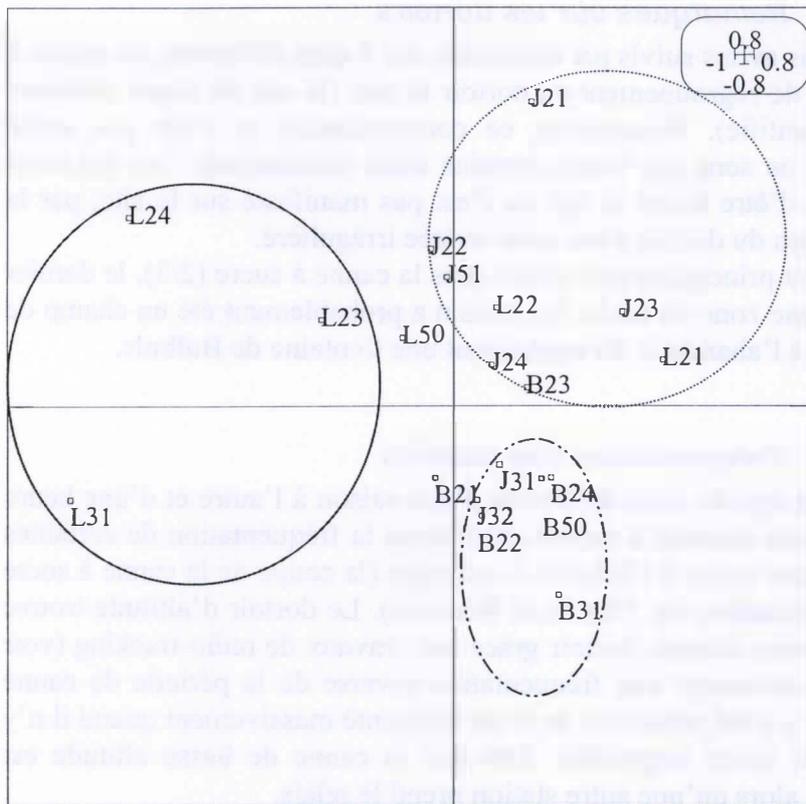
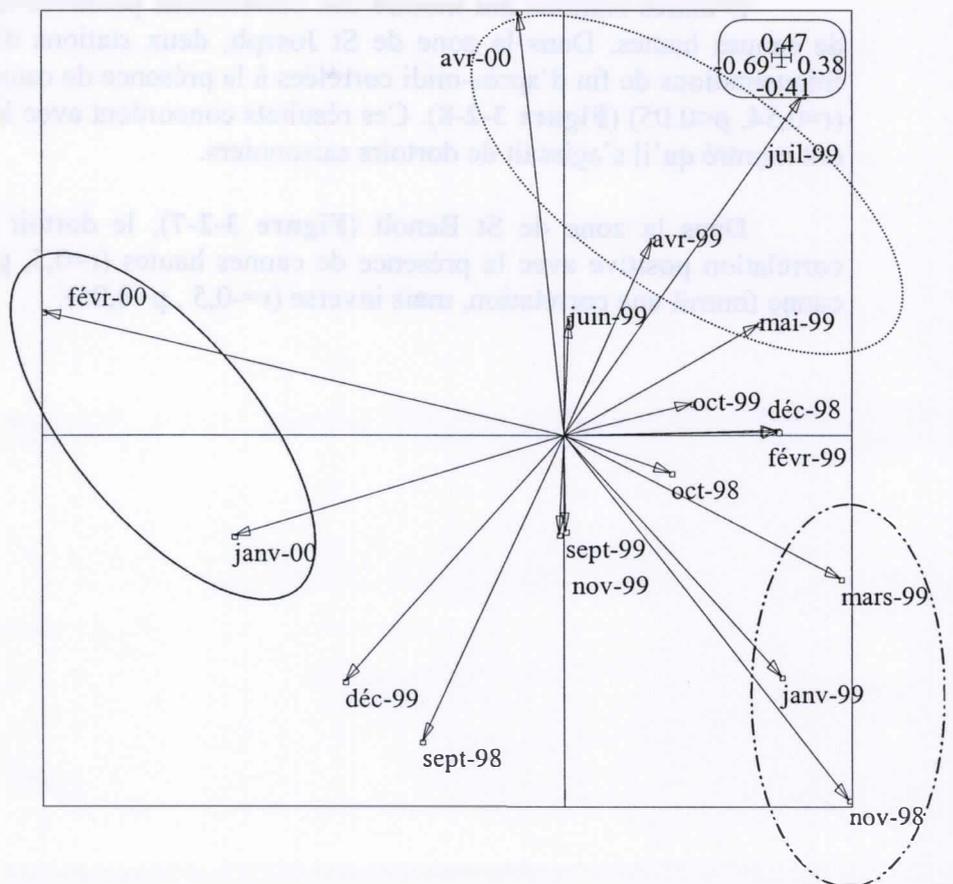


Figure 3-2-5:  
 plan F1-2 de  
 l'AFC des  
 stations du  
 paysage canne à  
 sucre pendant la  
 plage horaire  
 16h-19h en  
 fonction du mois  
 du relevé



### 2.3.2.2. *Remarques sur les dortoirs*

Sur les 9 oiseaux que nous avons suivis par télémétrie sur 3 sites différents, au moins 8 ont manifesté un comportement de regroupement en dortoir le soir (le site de repos nocturne du dernier n'ayant pas été identifié). Néanmoins, ce comportement ne s'est pas avéré systématique, plusieurs oiseaux ne sont pas venus certains soirs (notamment l'un qui avait pondu un œuf juste au moment d'être libéré et qui ne s'est pas manifesté sur le site, par la suite). Par ailleurs, la fréquentation du dortoir s'est aussi avérée irrégulière.

Les dortoirs identifiés sont principalement situés dans la canne à sucre (2/3), le dernier étant dans un roncier au sein d'une zone de friche (ce terrain a probablement été un champ de canne à sucre avant d'être laissé à l'abandon). Ils regroupent une trentaine de Bulbuls.

### 2.3.2.3. *Fréquentation des dortoirs*

La distribution du Bulbul orphée étant différente d'une saison à l'autre et d'une heure de la journée à l'autre, nous avons cherché à mettre en relation la fréquentation de certaines stations et la disponibilité en canne haute à l'échelle du paysage (la coupe de la canne à sucre est échelonnée entre juillet et décembre sur l'île de la Réunion). Le dortoir d'altitude trouvé dans la zone de St Louis et reconnu comme dortoir grâce aux travaux de radio-tracking (voir paragraphes suivants), montre clairement une fréquentation inverse de la période de canne haute (**Figures 3-2-6**). La canne y a été préservée, et il est fréquenté massivement quand il n'y a plus d'autre surface de canne haute disponible. Dès que la canne de basse altitude est disponible, ses effectifs baissent alors qu'une autre station prend le relais.

D'autres stations ont montré des corrélations positives ou négatives avec la présence de cannes hautes. Dans la zone de St Joseph, deux stations d'altitudes différentes ont des fréquentations de fin d'après-midi corrélées à la présence de cannes hautes ( $r=0.53$ ,  $p<0,05$ ) et ( $r=0,54$ ,  $p<0.05$ ) (**Figure 3-2-8**). Ces résultats concordent avec les observations de terrain qui ont montré qu'il s'agissait de dortoirs saisonniers.

Dans la zone de St Benoît (**Figure 3-2-7**), le dortoir identifié présente aussi une corrélation positive avec la présence de cannes hautes ( $r=0,5$ ,  $p<0,05$ ). Une autre station en canne fournit une corrélation, mais inverse ( $r=-0,5$ ,  $p<0,05$ ).

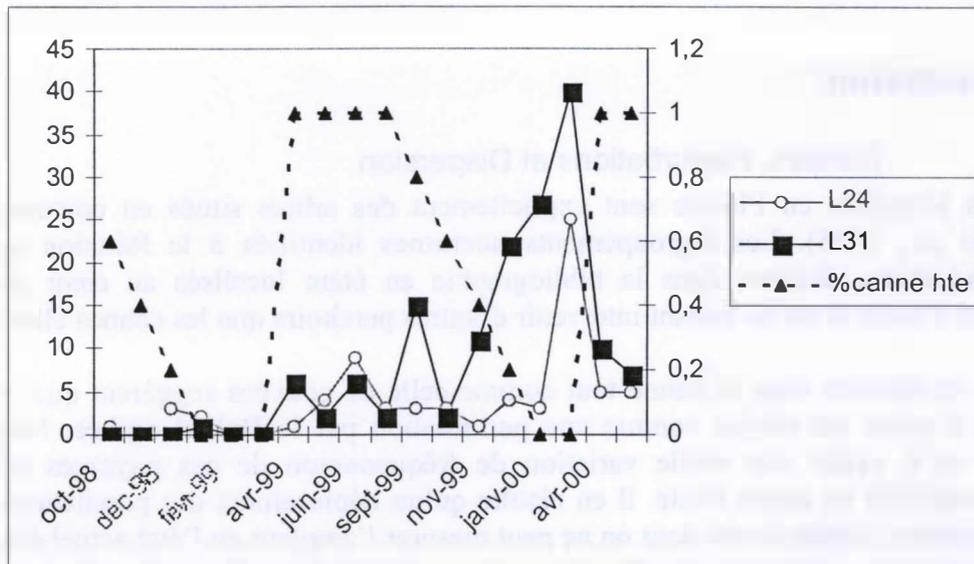


Figure 3-2-6 :

exemple de fréquentation de 3 stations d'altitudes (zone St Louis, paysage Canne à sucre) pendant la plage horaire 16h-19h en fonction de la disponibilité en canne haute

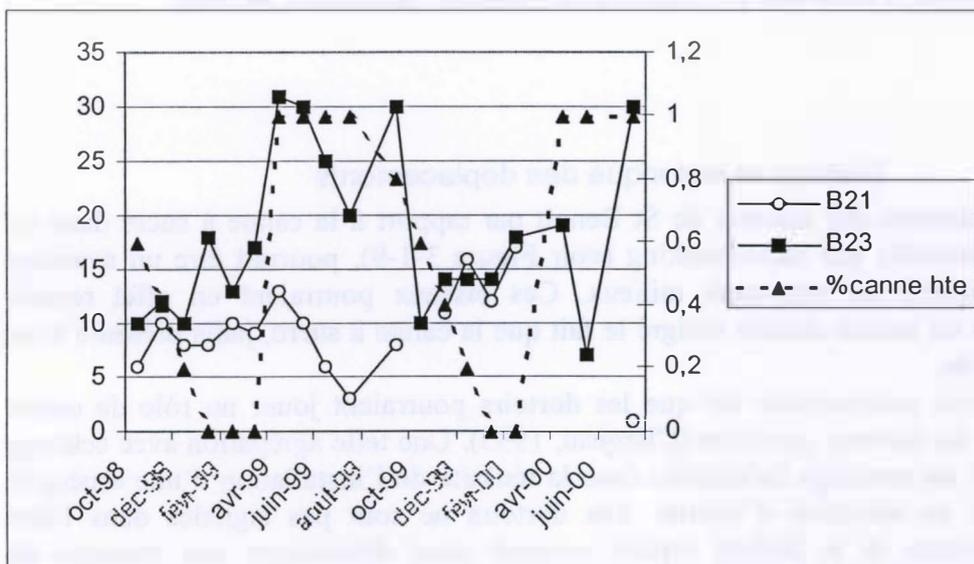


Figure 3-2-7 :

fréquentation de 2 stations d'altitudes différentes (zone St Benoît, paysage Canne à sucre) pendant la plage horaire 16h-19h en fonction de la disponibilité en canne haute.

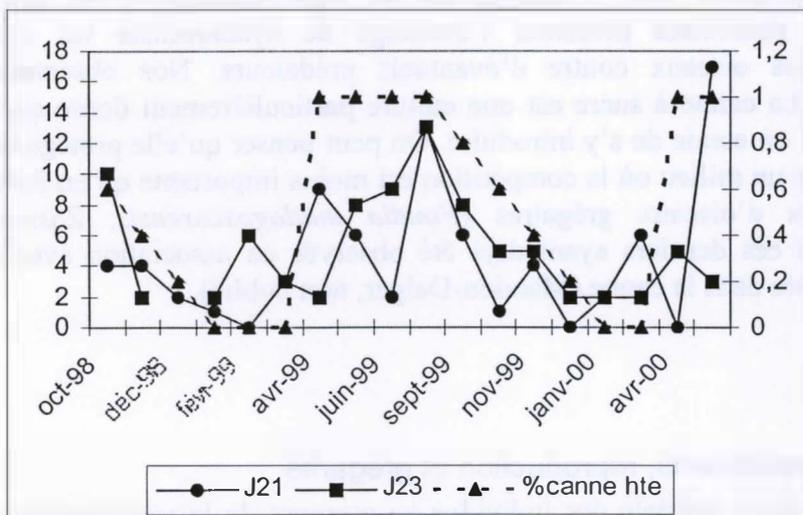


Figure 3-2-8 :

fréquentation de 2 stations d'altitudes différentes (zone St Joseph, paysage Canne à sucre) pendant la plage horaire 16h-19h en fonction de la disponibilité en canne haute.

## 2.4. Discussion

### 2.4.1. Dortoirs, Perturbations et Dispersion

Les dortoirs identifiés en Floride sont explicitement des arbres situés en contexte urbain (Carleton *et al.*, 1975). Les regroupements nocturnes identifiés à la Réunion se singularisent des situations décrites dans la bibliographie en étant localisés au cœur de plantations de canne à sucre et en ne faisant intervenir d'autres perchoirs que les cannes elles-mêmes.

L'existence de dortoirs dans la canne tout comme celle de couvées suggèrent que la coupe de la canne à sucre est perçue comme une perturbation par le Bulbul orphée. Nos résultats montrent qu'il existe une réelle variation de fréquentation de ces paysages en fonction de la disponibilité en canne haute. Il en résulte qu'un déplacement des populations concernées est obligatoire, déplacement dont on ne peut mesurer l'ampleur en l'état actuel des recherches. Les perturbations d'origine anthropique sont considérées ici comme pouvant favoriser une dispersion et donc une propagation de l'espèce *Pycnonotus jocosus*.

### 2.4.2. Dortoirs et historique des déplacements

L'affranchissement des oiseaux de St Benoît par rapport à la canne à sucre dans les domaines vitaux identifiés par radio-tracking (voir Figure 3-1-9), pourrait être un avantage permettant de conquérir de nouveaux milieux. Ces oiseaux pourraient en effet revenir systématiquement à un ancien dortoir malgré le fait que la canne à sucre, jadis présente à cet endroit, ait été coupée.

Une hypothèse controversée est que les dortoirs pourraient jouer un rôle de centre d'information pour les oiseaux grégaires (Clergeau, 1993). Une telle agrégation avec échange d'information serait un avantage indéniable dans la réussite de l'installation d'une espèce et dans l'efficacité de sa sélection d'habitat. Les dortoirs ne sont pas signalés dans l'aire d'origine de cet oiseau et le Bulbul orphée pourrait ainsi développer une stratégie de colonisation incluant l'échange d'information lors de regroupements nocturnes (Carleton *et al.*, 1975). Carleton précise qu'en plus d'information de type localisation de sources alimentaires ces structures pourraient présenter l'avantage de synchroniser les cycles reproducteurs et protéger les oiseaux contre d'éventuels prédateurs. Nos observations confirment cette hypothèse. La canne à sucre est une culture particulièrement dense qui est extrêmement bruyante quand on essaie de s'y introduire. On peut penser qu'elle protège ainsi des prédateurs. C'est en outre un milieu où la compétition est moins importante qu'en forêt et qui abrite d'autres espèces d'oiseaux grégaires (*Foudia madagascarensis*, *Zosterops borbonicus*, *Estrilda astrild*) ces derniers ayant déjà été observés en association avec des regroupement de Bulbul orphée dans la canne (Mandon-Dalger, non publié).

### 2.4.3. Mouvements, reproduction et grégarité

Il existe une redistribution spatiale des individus au moment de la reproduction qui s'oppose à la période de non-reproduction où l'oiseau manifeste un comportement plus grégaire déjà signalé dans d'autres sites d'introduction (Michel, 1986). Certaines stations pour

lesquelles une fréquentation similaire a été observée en novembre et avril, pourraient correspondre à des lieux de passage, ce que nous avons d'ailleurs contrôlé directement (aller en forêt en novembre et retour en mars-avril sur B32 et B34). Nous avons également observé que certaines stations ne montrent qu'un seul des deux trajets, le retour (L51, L31), ce qui pourrait signifier que le retour se fait après rassemblement, ce qui n'est pas forcément le cas de l'aller qui se fait en pleine période de reproduction.

Durant la période de reproduction, les motivations des oiseaux pourraient être différentes, ils ne sont plus aussi grégaires et pourraient privilégier le nourrissage des petits sur des zones connues, par rapport à la recherche d'informations concernant de nouvelles ressources.

#### 2.4.4. Mouvements et recherche de nourriture

Nos résultats identifient des variations temporelles d'abondance qui pourraient correspondre à des transhumances saisonnières d'une partie seulement de la population. Ces mouvements existent chez des espèces proches, occupant des milieux montagnards : le Bulbul de Madagascar (*Hypsipetes madagascariensis*) est présent en Birmanie à des altitudes moyennes d'où il descend en hiver (Smythies, 1970), le Merle de Bourbon (*Hypsipetes borbonicus*) est signalé par la population locale comme ayant effectué ce genre de transhumances il y a quelques décennies, lorsque ses effectifs étaient plus importants.

Deux arguments vont dans le sens d'une motivation d'ordre alimentaire pour les déplacements d'oiseaux que l'on qualifiera « d'instables ». Les résultats de fréquentation des stations forestières suggèrent une forte attirance de ces individus pour les fructifications de goyaviers. Les insectes dont les populations sont fortement liées aux précipitations (Boissot *et al.*, 1998) pourraient provoquer des transhumances motivées par la recherche de sources alimentaires énergétiques en altitude (cf partie III, chapitre 3).

Notre hypothèse de départ : « Le bulbul s'est adapté à l'île en intégrant un erratisme altitudinal parallèle aux disponibilités alimentaires » n'est donc pas infirmée. Elle demande encore à être confirmée avec cependant des restrictions qui pourraient porter sur le statut des individus effectuant des transhumances. Pour ça, il sera nécessaire de développer un programme de baguage permettant de caractériser la mobilité en fonction des individus, de la zone, de la saison...etc. Cette approche a été envisagée pour cette étude mais n'a pas donné de résultats concluants du fait du nombre trop restreint de recaptures (voir Annexe V). L'usage des bagues colorées ne paraît pas être la bonne solution, cette pratique beaucoup utilisée, est confrontée ici à la permanence des feuilles sur les arbres ainsi qu'au caractère assez vif de l'oiseau qui, s'il est bruyant et familier en ville, ne se laisse pas approcher facilement dans les autres milieux.

Nos résultats de mouvements journaliers identifient des mouvements entre les dortoirs et des zones alimentaires riches en écotones. Une analyse plus fine des domaines vitaux permettra d'apporter des précisions sur leur utilisation et notamment de tester l'hypothèse d'un constant va-et-vient entre des zones d'alimentation et des zones refuges, déjà décrit pour certains *Paridae* (Walther *et al.*, 2001). Une prise en compte du statut des individus suivis (reproducteur, inemployé fixe ou inemployé mobile comme c'est le cas chez des espèces proches telles que *Pycnonotus barbatus*) et une comparaison avec le comportement de cet oiseau dans son aire d'origine, pourrait alors permettre de préciser les mécanismes de propagation du Bulbul orphée à la Réunion.

## 2.5. Récapitulatif

*La canne à sucre apparaît comme une ressource importante en ce sens qu'elle constitue une zone refuge de qualité qui donne lieu non seulement à des sites de reproduction (voir Annexe V) mais aussi à des regroupements nocturnes. Ces dortoirs se singularisent des situations décrites ailleurs dans le monde, en étant localisés au cœur de plantations de canne à sucre et en ne faisant pas intervenir d'autres perchoirs que les cannes elles-mêmes. Les variations mensuelles d'abondance du Bulbul orphée montrent plus la « conquête » saisonnière de sites peu fréquentés qu'un peuplement régulier des paysages. Les déplacements suggèrent néanmoins qu'une partie de la population pourrait être plutôt instable et effectuer des mouvements à des fins de recherche de ressources alimentaires saisonnières.*



Chapitre 3 :

---

BIOMETRIE DU BULBUL ORPHEE A LA REUNION  
ET SELECTION D'HABITAT

---

# BIOMETRIE DU BULBUL ORPHEE A LA REUNION ET SELECTION D'HABITAT

## *Que faire quand les ressources alimentaires ne sont pas suffisantes ?*

### 3.1. Introduction

Le concept de stratégies démographiques, plus connu sous le nom de « stratégies r et k » était novateur, lors de son énoncé dans les années 50, en ce sens qu'il intégrait des contextes écologiques et génétiques de l'histoire des populations et des espèces. Il a d'ailleurs donné lieu à de nombreux travaux. Mais ces stratégies restent stéréotypées car ne s'appliquant qu'à des milieux contraignants, éphémères ou au contraire saturés et supposant un habitat stable ). Les théories d'histoire de vie, qui sont axées sur le niveau des groupes d'individus, prennent en compte les caractères démographiques, morphologiques, physiologiques et éthologiques qui permettent à des groupes d'individus de résoudre leurs problèmes de survie en répondant aux contraintes spatiales et temporelles du milieu (Blondel, 1995). Elles insistent sur deux séries de contraintes, les contraintes phylogénétiques sur la taille et le développement, et les contraintes de l'environnement intégrant une dimension dynamique (Blondel, 1995). Les premières peuvent influencer la réponse des organismes à la structure du milieu et conduisent à mettre en relation la morphologie avec la structure de la végétation par exemple ; la taille du corps notamment, est fortement associée à la sélection d'habitat chez les oiseaux (Winkler, 1985). Les secondes peuvent influencer la réponse des organismes aux modifications des paysages (Burel *et al.*, 1999) et peuvent conduire à mettre en rapport la disponibilité des ressources alimentaires avec les caractéristiques des cycles biologiques des espèces. Nous nous sommes efforcés d'identifier les réponses du Bulbul orphée à ces deux types de contraintes.

Pour cela, nous avons effectué les premières mesures de biométrie du Bulbul orphée à la Réunion avec pour objectifs de déterminer le type de milieu optimal pour le Bulbul en fonction de critères morphologiques d'une part, et de mettre en évidence des structures de population différentes selon les milieux rencontrés et qui pourraient témoigner en faveur de déplacements des oiseaux d'autre part. Des données de morphométrie chez les *Pycnonotidae* existent, principalement dans leur aire d'origine (Louette *et al.*, 1985) (Ali *et al.*, 1968-74). La structure des populations de cette famille a néanmoins été très peu étudiée. Nous avons cherché à donner des indications générales sur les populations. Nous avons aussi recherché les variations de poids, et d'adiposité sur les groupes d'individus capturés dans des sites différents et à des époques différentes. L'adiposité est un critère d'état corporel employé dans l'étude des stratégies migratoires : les oiseaux sont gras au départ en migration et souvent maigres à l'arrivée. Mais elle dépend aussi de la disponibilité en ressources, de la saison (oiseaux gras en hiver, maigres pendant la reproduction) et de l'âge (juvéniles presque toujours maigres), ce qui peut en faire un bon indicateur pour juger des potentialités d'un milieu en matière de capacité trophique.

Nous présentons donc ici, des premiers éléments sur la biométrie du Bulbul orphée en dehors de son aire naturelle, les réponses attendues en matière de sélection d'habitat sur l'île de la Réunion, et les conséquences que cela peut avoir sur le type d'exploitation du milieu adopté par cet oiseau.

## 3.2. Matériel et méthodes

### 3.2.1. Biométrie

#### 3.2.1.1. *Choix de la méthode utilisée*

Pour étudier la structure des populations, nous avons dans un premier temps cherché à appliquer les critères de reconnaissance des sexes décrits dans la bibliographie.

Les variables prises en compte répondaient à des critères classiques pour distinguer les mâles des femelles. Il s'agit :

- de la longueur de l'aile pliée
- du poids

Nous y avons ajouté des variables qui nous paraissaient propres à l'espèce et susceptibles de distinguer les jeunes des adultes :

- longueur de la huppe
- longueur de la tache blanche sur la rectrice externe

Et enfin, dans un but de comparaison de milieux et de saisons, nous avons aussi mesuré l'adiposité.

#### 3.2.1.2. *Protocole d'échantillonnage*

Les relevés de biométrie ont été effectués en parallèle avec le marquage d'oiseaux et le prélèvement de fientes. Le protocole a déjà été décrit au § 2. Au cours de cette même période et sur les 5 sites, des mesures de biométrie générale ont donc été effectuées sur 137 individus.

Entre octobre 1999 et novembre 2000, nous avons aussi évalué le taux d'adiposité sur 111 oiseaux répartis en 10 localisations réparties sur les sites agricoles définis dans le protocole général à part pour les prélèvements effectués en ville. Ces localisations sont différenciées à la fois par le type de paysage dans lequel elles s'insèrent et par l'altitude.

### 3.3. Résultats

#### 3.3.1. Biométrie et conditions insulaires : Morphologie et paysages

##### 3.3.1.1. Structure des populations

###### 3.3.1.1.1. Mesures générales

Les mesures moyennes sont présentées dans le **Tableau 3-3-I**.

**Tableau 3-3-I** Valeurs moyennes des mesures de biométrie pour l'échantillon considéré (n=200)

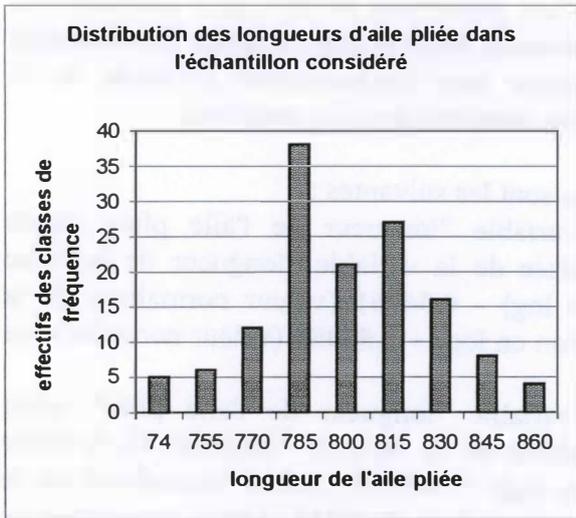
	Longueur d'aile pliée	Poids	Longueur de la huppe	Longueur de la tache blanche sur la rectrice externe
Valeur moyenne en mm ou en grammes (SE)	81,00 +/- 0,23	26,76 +/- 0,18	22,80 +/- 0,19	12,78 +/- 0,20

On remarque que la variable longueur de l'aile pliée présente une courbe bimodale qui suggère qu'elle est apte à discriminer le sexe (**Figure 3-3-1A**). La présence de longueurs d'aile pliée inférieures à 78 mm confirme que nous avons bien capturé des juvéniles (ce que nous avons observé sur le terrain) dont la morphométrie ne rentre pas dans les limites décrites par Ali qui concernent les adultes (Ali and Ripley, 1968-74). Les trois autres mesures ne marquent pas de distinctions qui pourraient évoquer une ségrégation de sexe (**Figure 3-3-1B, C & D**). La mesure de la tache blanche sur la rectrice montre de grosses différences entre les individus sans qu'il y ait passage progressif d'une classe à l'autre (**Figure 3-3-1D**), ce qui pourrait confirmer l'hypothèse d'un changement brutal lors d'une mue.

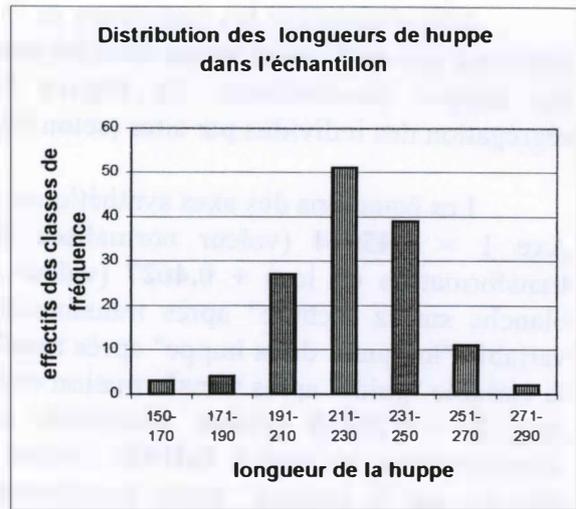
###### 3.3.1.1.2. Discrimination par rapport au site de capture

Nous avons cherché des critères morphométriques de distinction des individus capturés, en fonction des paysages dans lesquels ils avaient été capturés.

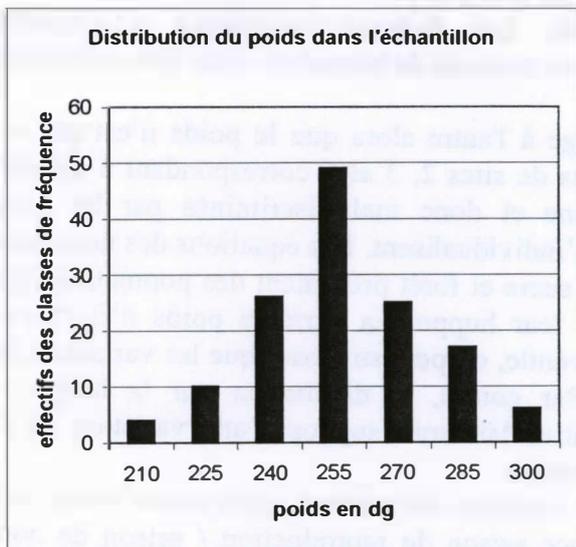
Les analyses de variance montrent que les variations entre les sites, de poids et de longueur de la tache blanche sur la rectrice externe, sont très hautement significatives ( $p < 0.001$ ). Il y a aussi un effet hautement significatif de la longueur de l'aile pliée ainsi que de la longueur de la huppe ( $p < 0.01$ ). Toutes les variables mesurées discriminent donc les sites de captures (**Tableaux en Annexe IV**).



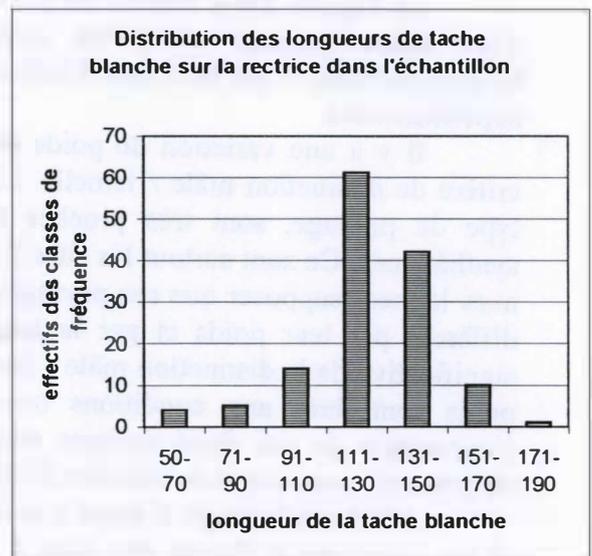
A



B



C



D

**Figure 3-3-1** : Distribution de fréquence de 4 mesures de biométrie dans l'échantillon de population considéré  
 A : aile  
 B : huppe  
 C : poids  
 D : longueur de tache blanche sur rectrice

Afin d'identifier les marqueurs de morphologie permettant de distinguer au mieux les individus par sites, nous avons cherché une combinaison linéaire des variables sélectionnées par analyse discriminante. La **Figure 3-3-2** donne une représentation optimale de la ségrégation des individus par sites (selon les mesures morphométriques utilisées).

Les équations des axes synthétiques obtenus sont les suivantes :

Axe 1 = 0.45014 (valeur normalisée de la variable "longueur de l'aile pliée" après transformation en log) + 0.4627 (valeur normalisée de la variable "longueur de la tache blanche sur la rectrice" après transformation en log) - 0.34761 (valeur normalisée de la variable "longueur de la huppe" après transformation en log) + 0.53455 (valeur normalisée de la variable "poids" après transformation en log)

Axe 2 = 0.25228 (valeur normalisée de la variable "longueur de l'aile pliée" après transformation en log) + 0.41429 (valeur normalisée de la variable "longueur de la tache blanche sur la rectrice" après transformation en log) + 0.5919 (valeur normalisée de la variable "longueur de la huppe" après transformation en log) - 0.58441 (valeur normalisée de la variable "poids" après transformation en log)

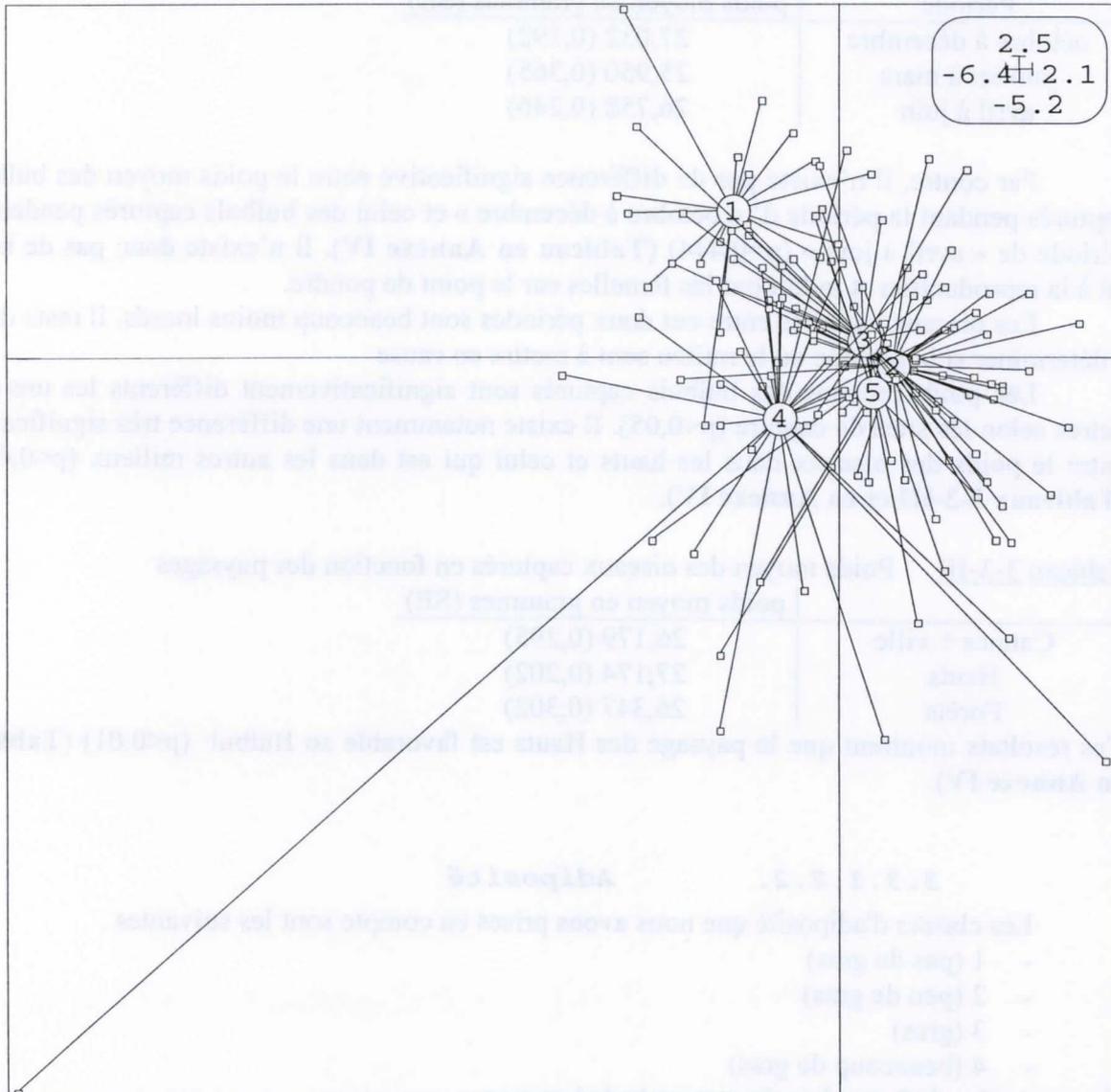
La **Figure 3-3-2** montre en premier lieu qu'il n'y a pas de différence entre les sites d'un même paysage selon les zones d'étude. Les facteurs intervenant à l'échelle biogéographique n'ont donc pas d'influence sur ces mesures de biométrie dans nos conditions expérimentales.

Il y a une variation de poids d'un paysage à l'autre alors que le poids n'est pas un critère de distinction mâle / femelle. Les groupes de sites 2, 3 et 5 correspondant à un seul type de paysage, sont très proches de l'origine et donc mal discriminés par les axes synthétiques. Ce sont surtout les sites 1 et 4 qui s'individualisent. Les équations des nouveaux axes laissent supposer que ces paysages canne à sucre et forêt présentent des populations qui diffèrent par leur poids et par la longueur de leur huppe. La variable poids n'étant pas significative de la distinction mâle / femelle / juvénile, on peut supposer que les variations de poids sont dues aux conditions trophiques. Par contre, la distinction par la huppe et l'opposition de ces deux groupes aux trois autres laisserait supposer une variation de la structure de population au sein des différents paysages.

L'échantillonnage n'ayant pas été fait en fonction des saisons, nous avons voulu voir si les variations n'étaient pas dues à l'alternance saison de reproduction / saison de non-reproduction.

Figure 3-3-2 Plan de l'analyse discriminante des variables morphométriques en fonction des sites de capture

- 1 = milieu canne à sucre + ville, toutes zones confondues ( 0 à 300m)
- 2 = Hauts St Benoit (500 m)
- 3 = Hauts St Joseph (450 m)
- 4 = forêt St Joseph (1000 m)
- 5 = Hauts St Louis (700 m)



### 3.3.1.2. Variations spatio-temporelles de la morphométrie

#### 3.3.1.2.1. Poids

Il existe une différence significative entre les poids moyens des bulbul capturé selon les saisons (Anova,  $p < 0,05$ ) (Tableaux 3-3-II et Annexe IV).

Tableau 3-3-II Poids moyen des oiseaux capturés en fonction des périodes de l'année

Période	poids moyen en grammes (SE)
octobre à décembre	27,032 (0,192)
janvier à mars	25,950 (0,365)
avril à juin	26,758 (0,246)

Par contre, il n'existe pas de différence significative entre le poids moyen des bulbul capturé pendant la période d' « octobre à décembre » et celui des bulbul capturé pendant la période de « avril à juin » ( $p = 0,444$ ) (Tableau en Annexe IV). Il n'existe donc pas de biais dû à la reproduction et induit par les femelles sur le point de pondre.

Les oiseaux capturés entre ces deux périodes sont beaucoup moins lourds. Il reste donc à déterminer si la période ou le milieu sont à mettre en cause

Les poids moyens des bulbul capturé sont significativement différents les uns des autres selon les sites de capture ( $p < 0,05$ ). Il existe notamment une différence très significative entre le poids des oiseaux dans les hauts et celui qui est dans les autres milieux ( $p < 0,005$ ) (Tableaux 3-3-III et en Annexe IV).

Tableau 3-3-III Poids moyen des oiseaux capturés en fonction des paysages

	poids moyen en grammes (SE)
Cannes + ville	26,179 (0,295)
Hauts	27,174 (0,202)
Forêts	26,347 (0,302)

Ces résultats montrent que le paysage des Hauts est favorable au Bulbul ( $p < 0,01$ ) (Tableau en Annexe IV).

#### 3.3.1.2.2. Adiposité

Les classes d'adiposité que nous avons prises en compte sont les suivantes :

- 1 (pas de gras)
- 2 (peu de gras)
- 3 (gras)
- 4 (beaucoup de gras)

Ce sont celles définies dans les manuels de baguage.

Ces classes ont des distributions significativement différentes selon les sites de capture. Il existe notamment une variation significative du nombre d'individus d'adiposité 1 entre le milieu Hauts et les autres ( $khi\text{-deux} = 14,2929$ ,  $df = 1$ ,  $p\text{-value} = 0,0002$ ). Pour les besoins de l'analyse (effectifs attendus supérieurs à 5) nous avons dû grouper les classes 2,3 et 4 ainsi que les milieux forêt, cannes à sucre et ville (Figure 3-3-3).

La classe 4 n'est représentée que dans un milieu, la forêt, qui n'est d'ailleurs pas associé à une forte moyenne pondérale. Elle n'existe que pendant l'été. Pour les besoins de l'analyse (règle d'application de la méthode exacte de Fisher), nous avons là aussi regroupé les classes 2, 3 et 4. Il existe une différence très hautement significative de l'adiposité observée sur un même site en fonction de la saison ( $p = 0$ ) (Figure 3-3-4).

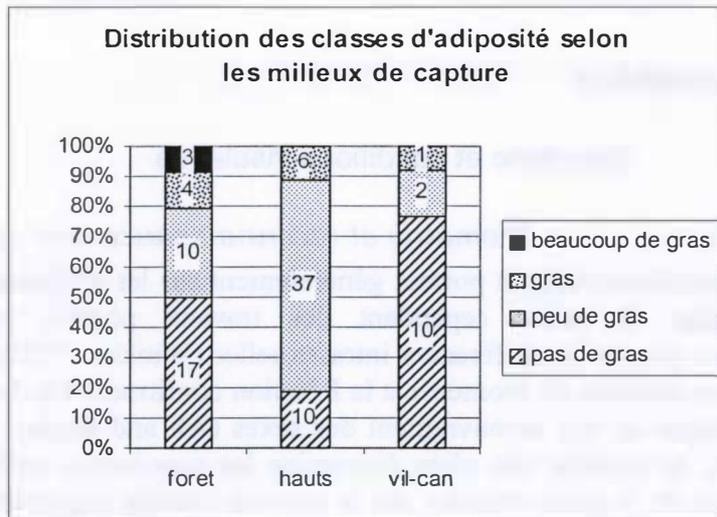


Figure 3-3-3 : Distribution des classes d'adiposité selon les paysages de capture

[Rapport-gratuit.com](http://Rapport-gratuit.com)  
 LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

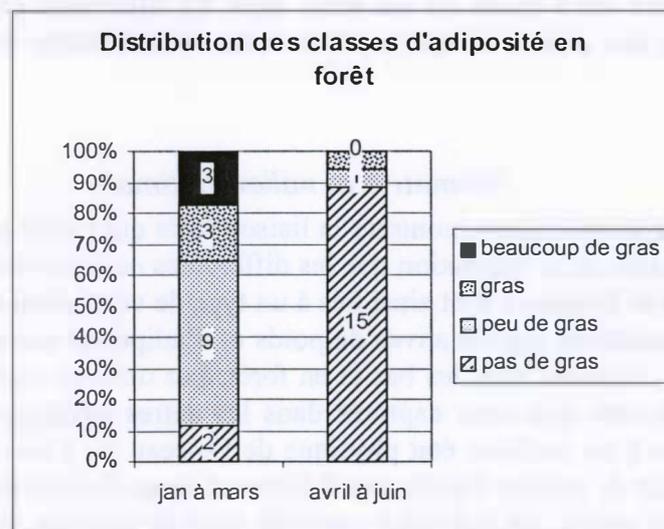


Figure 3-3-4 : Distribution des classes d'adiposité en Forêt en fonction de la période de l'année

### 3.4. Discussion

#### 3.4.1. Biométrie et conditions insulaires

##### 3.4.1.1. *Biométrie et reconnaissance des sexes*

Les études morphométriques portent généralement sur les différences interspécifiques entre taxons voisins. Il existe cependant des travaux portant sur les différences intraspécifiques ainsi que sur les différences intrasexuelles (Winkler, 1985)).

Les premières données de biométrie à la Réunion confirment les données existant dans l'aire d'origine. Malgré un fort recouvrement des sexes (Ali and Ripley, 1968-74) classique chez les passereaux, la variable aile pliée discrimine les populations mâles et femelles. Les résultats de longueur de la tache blanche sur la rectrice externe suggèrent que celle-ci varie d'importance à l'occasion des premières mues, ce qui en ferait un critère de distinction de l'âge à confirmer.

Du point de vue de l'échantillonnage, on peut déplorer la faible fiabilité des critères de reconnaissance des sexes et notamment des mâles, les femelles en reproduction étant assez bien identifiées. De ce fait, les données de biométrie présentées ici n'ont pas pu faire l'objet d'une étude statistique appropriée. Les problèmes d'échantillonnage ne se limitent pas là et la probable mobilité de certains oiseaux peut être incriminée. Une fois cette mobilité identifiée, une étude plus soutenue de la biométrie, facile à mettre en œuvre du fait de la méthode de lutte adoptée par le groupe de travail et faisant intervenir des critères plus fiables comme l'identification des gonades par dissection, aurait donc pour avantage certain de permettre une discrimination plus fine du sexe et de l'âge. Cette caractérisation de la structure des populations débouchera sur l'étude du sex-ratio dans les différents paysages ainsi que sur celle de la dispersion des jeunes. L'analyse factorielle discriminante fournira alors un outil prédictif intéressant.

##### 3.4.1.2. *Biométrie et milieu optimal*

Les études morphométriques montrent la liaison forte qui existe entre la taille du corps des oiseaux et la structure de la végétation que les différentes espèces choisissent pour habitat. Les oiseaux insectivores forestiers sont ainsi liés à un type de végétation précis (Cody, 1985).

Il existe des variations significatives de poids et d'adiposité entre les oiseaux capturés dans les hauts et ceux capturés dans les bas et en forêt. Les oiseaux capturés dans le paysage des Hauts sont plus lourds que ceux capturés dans les autres paysages. Cette différence de poids, qu'elle soit due à un meilleur état physique de l'oiseau ou à une plus forte proportion de femelles sur le point de pondre traduit une différence de qualité du milieu. De plus, même s'ils ne sont pas « très gras », les individus capturés dans ce paysage sont rarement maigres. Que ce soit le poids ou l'adiposité, ces deux variables indiquent un meilleur état corporel dans le paysage des Hauts que sur les autres sites. Ces différences de type morphométrique suggèrent que certains paysages tels que ceux des Hauts soient plus avantageux que d'autres d'un point de vue trophique. Il n'est cependant pas exclu que les paysages les plus efficaces le soient tout au long de l'année. Il faudra néanmoins, dans les recherches à venir, s'affranchir de la forte variabilité du paramètre poids en fonction de l'âge, de l'heure de la journée, de la saison et du sexe en renouvelant l'expérience avec un échantillon plus élevé. La multiplication des variables prises en compte (bec, tarse, envergure, queue ...) permettrait en outre d'identifier des relations plus fines entre biométrie et habitat et de mettre en évidence l'influence de la pression de sélection sur la morphologie de l'oiseau.

Il est difficile de distinguer les populations d'une région à l'autre, néanmoins des rassemblements de jeunes se font en forêt à la fin de l'été, de même que beaucoup d'oiseaux en mue sont observés à cette époque dans ce milieu. D'autre part, des individus adultes, à l'évidence plus "minces" que la normale sont visibles dans la canne 3 mois plus tard. Il n'est pas possible de dire si les individus attrapés par cage-piège sont plus minces que les autres car le milieu canne à sucre impose ou accueille plutôt des individus de petite taille (femelle ou jeunes). Une hypothèse intéressante serait celle selon laquelle le milieu forestier est plus avantageux que le milieu canne à sucre ou le milieu urbain pour le Bulbul orphée. Néanmoins, dans un cas comme dans l'autre, il n'a pas été possible de capturer des oiseaux dans ces milieux toute l'année. Tout porte donc à croire que ces milieux propices ne le sont qu'une partie de l'année.

#### 3.4.1.3. Biométrie et évolution de l'espèce

La Réunion, de par sa variété bioclimatique importante a déjà suscité chez une espèce d'oiseau, *Zosterops borbonica*, la mise en place d'un gradient intraspécifique de coloration et de taille (Gill, 1971). A Madagascar et aux Comores, le genre *Hypsipetes* (*Pycnonotidae*) pourrait présenter ce genre d'évolution comme le suggère Louette. Sur deux de ces îles, il existe en effet deux phénotypes, l'un gris *Hypsipetes madagascariensis*, de petite taille et l'autre vert *Hypsipetes parvirostris* plus grand, occupant un habitat forestier plus dense, vivant à des altitudes plus élevées et dont l'invasion est plus ancienne (Louette and Herremans, 1985). L'auteur propose deux hypothèses pour expliquer le mécanisme de spéciation. L'une de ces hypothèses stipule que l'état actuel proviendrait d'une colonisation par vagues successives à partir du même genre *Hypsipetes madagascariensis*, la forme verte résulterait alors du syndrome d'insularité alors que la forme initiale serait réapparue lors d'une deuxième colonisation, sans reconnaître la nouvelle espèce et se serait cantonnée dans des habitats côtiers modifiés par l'homme (Louette, 1988).

L'apparition de gradients intraspécifiques sur de si petites surfaces est rare, mais la conjonction des facteurs présents est rare aussi et mériterait des études plus poussées sur les îles de ce type comme Hawaï par exemple (Gill, 1971)

Nos données ne peuvent être interprétées comme un début de spéciation mais il est à noter que l'espèce présente des caractéristiques écologiques communes avec *Zosterops borbonica* et qu'il existe un cas de *Pycnonotidae* présentant un syndrome d'insularité.

#### 3.4.2. Milieu forestier et mue

D'autres *Pycnonotidae* comme *Andropadus latirostris* sont reconnus comme des espèces généralistes à niche large, aux populations abondantes dont une partie est errante (Brosset, 1981).

Le milieu forestier apparaît à la lumière de nos résultats, comme un site propice sur le plan trophique (adiposité élevée, forte consommation d'insectes) qui semble particulièrement avantageux au moment de la mue au moins pour les individus mobiles et grégaires.

Les fruits étant riches en glucides et lipides nécessaires au vol, et les insectes étant riches en protéines plus utiles pour le développement, la présence de fortes concentrations d'insectes dans les forêts (non soumises aux pesticides) à cette période, justifierait la présence de ces catégories d'oiseaux, alors que la concentration en fruits pourrait leur permettre de faire des réserves pour redescendre plus tard vers leur paysage d'origine.

Le régime alimentaire du Bulbul orphée comprend une forte proportion de pestes végétales qui sont réparties en deux catégories : des plantes pouvant fournir des fruits en permanence, et des plantes à fructification massive mais saisonnière, ne pouvant donc pas faire l'objet de consommation toute l'année.

Plusieurs hypothèses méritent d'être avancées concernant la structuration des populations. Celle de migrations en mars d'une partie de la population (juvéniles essentiellement) depuis les forêts, où s'opère la mue, jusque dans les bas, est corroborée par des observations de plusieurs nature

- observation de fortes abondances d'oiseaux en mouvement dans les ravines à cette époque
- ressources fortement consommées mais ne coexistant pas (insectes en forêt en été, et nombreuses pestes en fruits -telles que *litsea* leur permettrait de continuer à s'alimenter en groupes- dans la canne en avril)
- les taux d'adiposité (forts avant une migration et faibles après)

### 3.5. Récapitulatif

*Dans un environnement nouveau, le Bulbul orphée présente des comportements alimentaire et reproducteur qui selon les premières observations semblent similaires à ceux observés dans son aire d'origine. Nos résultats confirment et précisent les données bibliographiques existant sur cette espèce. Les variations d'adiposité selon le lieu et la saison ainsi que la nature des items consommés sont un premier résultat important dans l'étude des traits d'histoire de vie du Bulbul orphée à la Réunion. Ils apportent des éléments de réflexion sur l'utilisation des ressources alimentaires par l'oiseau ainsi que sur l'aptitude des paysages à fournir des ressources alimentaires aptes à satisfaire les besoins de l'oiseau. Ajoutés à la dépendance de la consommation d'insectes vis à vis de l'altitude, ces résultats conduisent à formuler l'hypothèse selon laquelle les forêts seraient des zones refuges, notamment pendant la période de mue où les besoins en protéines sont accrus. Ces régions seraient en outre susceptibles de fournir aussi des ressources alimentaires riches en lipides ( fruits ) aisément convertibles en réserves adipeuses. Les pestes végétales pourraient alors faire partie d'une stratégie alimentaire visant à fournir à des groupes migrants (de type juvéniles par ex). des ressources massives.*

---

## CONCLUSION DE LA PARTIE III

---

*Il existe un effet paysage et le classement de ces paysages en fonction des abondances d'oiseaux varie d'une zone à l'autre. Le paysage canne à sucre qui est assez homogène quant à la nature et la répartition de ses ressources, apparaît comme un point clé de la distribution de l'oiseau. Les oiseaux y sont nombreux, ils s'y regroupent en dortoirs nocturnes, mais les individus capturés ne présentent pas de signes (adiposité et poids) montrant un quelconque avantage à sélectionner cet habitat. Le paysage des Hauts, dont les ressources sont plus diversifiées, héberge beaucoup d'individus en bon état physique quelle que soit la zone.*

*La limite entre paysage des Hauts et paysage de canne constitue une bande dont l'altitude se situe entre 400 et 600 m (avec quelques variations selon les régions de l'île (Figure 3-4-1). Elle pourrait constituer un large écotone particulièrement propice à l'établissement des « colonies » de Bulbul orphée dans la mesure où elle offre à la fois la proximité de la zone refuge que constitue la canne et la concentration de ressources de type vergers, plus marquée dans le paysage des Hauts. Le paysage urbain pourrait se substituer à celui des Hauts dans les zones où celui-ci n'est pas assez riche en fruits. Le paysage forestier pourrait, en outre, fournir des ressources saisonnières.*

*L'étude de la dynamique spatiale et temporelle au niveau du paysage, fournit des arguments en faveur d'un deuxième type de propagation, qualifié de micropropagation, le long d'habitats linéaires de type interface : zone refuge / zone d'alimentation. Les premières études de biométrie viennent corroborer ces affirmations. Les paysages les plus fragmentés accueillent des individus de bon état général alors que les individus qui évoluent dans des milieux moins fragmentés ou moins riches en lisières favorables (qu'on pourrait donc qualifier de suboptimaux) sont probablement contraints à plus de mobilité.*

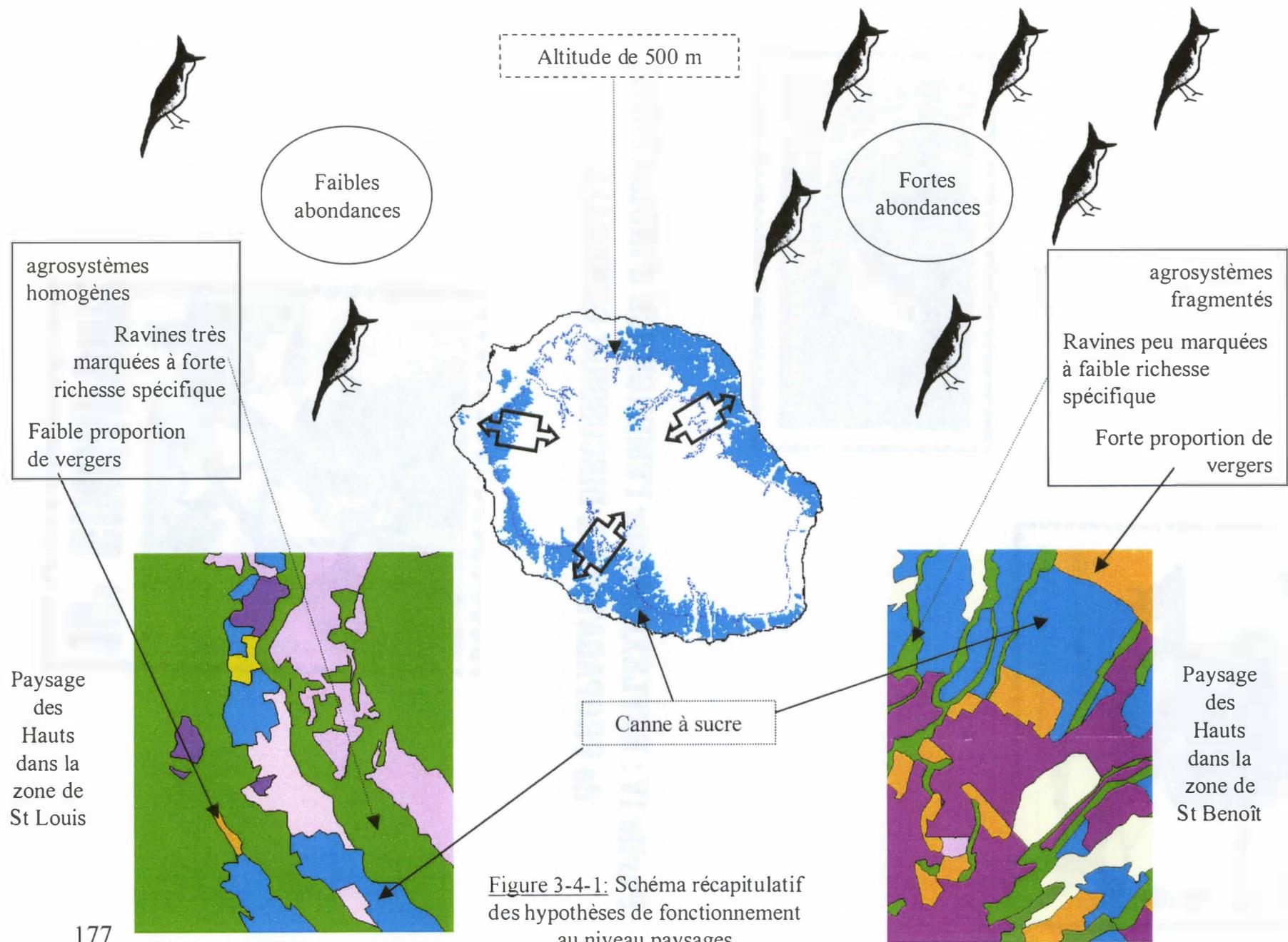
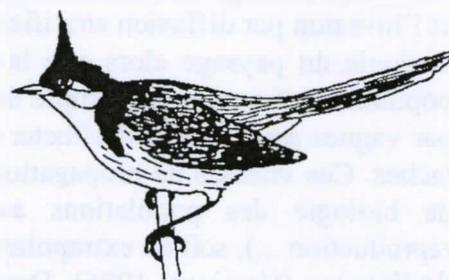


Figure 3-4-1: Schéma récapitulatif des hypothèses de fonctionnement au niveau paysages



**Partie IV : REFLEXIONS sur l'EMERGENCE d'INDICATEURS  
de PROPAGATION & DISCUSSION GENERALE**





---

## ELEMENTS DE MODELISATION SPATIALE DE LA PROPAGATION

---

# ELEMENTS DE MODELISATION DE LA PROPAGATION

## *Peut-on prédire la distribution du bulbul orphée à la Réunion?*

### 1.1. Introduction

Les modèles de diffusion proposent différentes hypothèses pour rendre compte et prédire la propagation des organismes invasifs. Le plus simple et le plus ancien (Modèle de Fisher-Skellam) suppose un taux d'accroissement constant de la population et peut être comparé à un phénomène de type vagues concentriques à la surface d'un lac pour reprendre l'expression de Williamson (Williamson, 1996). Des améliorations ont été apportées à ce modèle en y incluant des paramètres de survie et de fécondité. Sauf exception, les vitesses de propagation sont alors constantes quand les organismes bougent au hasard (Hastings, 1996). En plus d'une diffusion en milieu homogène, qui apparaît comme bien théorique, Shigesada et Kawasaki distinguent l'invasion par vagues se propageant dans un environnement hétérogène, et l'invasion par diffusion stratifiée (Shigesada *et al.*, 1997). La première privilégie l'approche écologie du paysage alors que la seconde utilise des outils empruntés à la dynamique des populations. La prise en compte de l'hétérogénéité de la mosaïque dans le modèle d'invasion par vagues sous entend d'affecter des vitesses de propagation différentes selon la nature des taches. Ces vitesses de propagation peuvent être prédites, soit en déterminant des paramètres de biologie des populations au sein des populations existantes (dispersion, âge de reproduction ...), soit en extrapolant à partir des données connues sur la vitesse de propagation de l'espèce (Hastings, 1996). Dans le cas de dispersion « mixte » comprenant des distances longues et courtes, c'est la longue distance, même si elle est occasionnelle, qui gouverne la dispersion et donc la vitesse d'invasion (Neubert *et al.*, 2000). Le coefficient de diffusion est, selon Williamson (1996), la variable la plus délicate à mesurer.

Les chapitres précédents ont mis en évidence l'intervention de nombreux facteurs dans la répartition du Bulbul orphée. Certaines hypothèses formulées concernant la hiérarchisation des critères intervenant dans la répartition du Bulbul peuvent être testées.

### 1.2. Matériel et Méthode

#### 1.2.1. Données biologiques

Les données prises en compte dans cette partie sont les moyennes annuelles d'abondance d'oiseaux relevés par Indice ponctuels d'abondance pour l'année 1999, sur l'ensembles de l'île.

#### 1.2.2. Facteurs abiotiques (voir chapitre II)

A ces moyennes annuelles d'abondances ont été associées des variables annualisées comme dans le chapitre 1 (partie II).

### 1.2.3. Analyse des données

Les analyses effectuées sont d'une part une régression linéaire multiple, d'autre part une analyse de variance pas à pas. L'analyse à l'échelle des paysages est effectuée sur les résidus de l'analyse précédente. Les données étant exprimées en pourcentage d'occupation du sol, elles ont été transformées en arcsinus (Walsh *et al.*, 1996). Elles ont été effectuées sur le logiciel S+.

## 1.3. Résultats

Ces analyses montrent l'influence conjointe des facteurs de type paysage et des facteurs régionaux.

### 1.3.1. Biogéographie & invasibilité : priorité et action conjointe des facteurs abiotiques

Nous avons émis l'hypothèse selon laquelle l'abondance de bulbul orphée serait une combinaison linéaire des facteurs intervenant dans l'historique de l'introduction de l'espèce sur l'île et que indépendamment de ces facteurs historiques, les facteurs abiotiques auraient une influence conjointe sur les abondances d'oiseaux.

Tous les facteurs ont un effet significatif. La régression montre que les variables ont toutes une part dans l'explication des abondances de Bulbul. La réponse de l'oiseau à cette échelle peut donc être considérée comme largement influencée par l'historique de l'introduction et par les contraintes physiques de l'île

Tableau I. : Résultats de la régression multiple linéaire sur le logarithme népérien des moyennes d'abondance d'oiseaux en 1999 sur 54 stations en fonction de variables biogéographiques (test de Tukey au seuil de 5%)

	Df	Sum of Sq	Mean Sq	F Value	Pr(F)	
Distance à i1	1	2.928270	2.928270	24.67262	0.00000940	***
Distance à i2	1	1.271385	1.271385	10.71226	0.00199973	**
Présence de relief entre points d'introduction et station	1	4.020768	4.020768	33.87764	0.00000050	***
altitude.au.carré	1	8.753704	8.753704	73.75577	0.00000000	***
Distance au paysage canne à sucre	1	1.009540	1.009540	8.50604	0.00541123	**
moyenne. annuelle.pluviométrie 99	1	0.814617	0.814617	6.86369	0.01180777	*
Résidus	47	5.578195	0.118685			

### 1.3.2. Paysages & capacité d'installation: les lisières influent sur la distribution de l'oiseau, quelque soit la zone

Nous avons émis l'hypothèse selon laquelle l'abondance de bulbul orphée à l'échelle des paysages serait une combinaison linéaire des facteurs intervenant dans la structure des paysages indépendamment de l'effet existant au niveau biogéographique.

Les facteurs sélectionnés dans la partie III ont un effet significatif malgré le fait qu'on se soit affranchi de l'effet des facteurs intervenant à l'échelle biogéographique. Les résultats de l'analyse de variance montrent que les lisières de type formation arborée / zone d'alimentation ou zone refuge ont une part dans l'explication des abondances de Bulbul.

L'analyse se situe orthogonalement aux effets dus aux facteurs de l'échelle biogéographique. La réponse de l'oiseau à l'échelle des paysage peut donc être considérée comme largement influencée par la présence de lisière indépendamment des facteurs abiotiques. La présence de lisières de forêt est donc un élément important dans la sélection d'habitat chez le Bulbul orphée

**Tableau II.** Résultats de l'analyse de variance pas à pas sur les logarithmes népérien des moyennes d'abondance d'oiseaux en 1999 sur 54 stations en fonction de variables du paysage (test de Fisher au seuil de 5%) Le terme Forêt recouvre une notion de strate haute générale comprenant la Forêt et tout ce qui peut y ressembler dans les milieux anthropisés ou en montagne (bouquets d'arbre, vergers créoles, végétation des remparts).

Source	DF	Sum of Sq	Mean Square	F Value	Pr(F)	
Canne à sucre	1	28.6368	28.63683	6.47976	0.0145786	*
Forêt	1	6.1362	6.13620	1.38846	0.2451450	NS
Bati	1	4.8753	4.87526	1.10314	0.2994444	NS
Verger	1	94.7949	94.79495	21.44961	0.0000335	***
Zone de friches	1	5.1355	5.13551	1.16203	0.2870551	NS
Canne à sucre / Forêt	1	48.5492	48.54919	10.98541	0.0018708	**
Bati / Canne à sucre	1	3.1904	3.19044	0.72191	0.4002234	NS
Verger / Canne à sucre	1	73.2740	73.27403	16.57999	0.0001964	***
Verger / Forêt	1	33.8485	33.84846	7.65902	0.0082977	**
Zone de friche / Forêt	1	6.6820	6.68198	1.51196	0.2255265	NS
Résidus	43	190.0353	4.41943			

### 1.3.3. Confrontation des échelles

Plusieurs facteurs intervenant à l'échelle de l'île sont corrélés. L'étude à l'échelle du paysage permet de souligner l'importance de la canne à sucre dans la distribution des abondances d'oiseaux ce qui, corroboré aux données biologiques de dortoirs, justifie la pertinence de la variable distance au paysage canne à sucre. L'importance de la présence de lisières dans la répartition du Bulbul orphée permet de départager les variables corrélées mentionnées au chapitre 1 de la partie II et d'écartier l'altitude au carré et la présence de relief pour ce qui est de nos conditions d'expérience (pas de forêt de basse altitude notamment).

## 1.4. Discussion

### 1.4.1. Propagation par diffusion et propagation par sauts

De nombreux réunionnais ont coutume de capturer des oiseaux en milieu naturel et de les garder ou de les vendre mais toujours à des fins de conservation en cage quand l'oiseau est rare, ou de consommation alimentaire pour certaines espèces (Mandon-Dalger, non publié). Ces captures, qui sont probablement perpétrées depuis le début de l'installation du Bulbul sur l'île, pourraient avoir un rôle dans la propagation de l'espèce dans la mesure où de nombreux individus s'échappent des cages ou volières à la faveur des cyclones ou simplement de la lassitude des propriétaires. Les témoignages rapportant que la volière a été ouverte car les oiseaux s'étaient multipliés (souvent à l'incitation des mêmes propriétaires) et devenaient encombrants, sont fréquents en effet. Le fait que les abondances de Bulbul orphée soient influencées par la distance aux sources justifie la modélisation par diffusion de type Fisher-Skellam. S'il y a propagation à partir de lâchers individuels, celle-ci n'est pas aussi importante que la diffusion naturelle de l'espèce.

### 1.4.2. La propagation : une notion un peu floue ?

Il est important de noter que le terme de propagation ne définit pas nettement le statut des individus constituant le front de colonisation. S'agit-il des premiers contacts qui dans le cas d'une espèce comme le Bulbul orphée peuvent correspondre à des incursions ponctuelles dans un habitat qui ne sera pas forcément sélectionné, avec retour ensuite au dortoir ? ou de véritable établissement sur un nouveau territoire ? Il serait intéressant de considérer, à ce propos, l'existence d'une phase de latence comme ceci a été défini pour l'installation (Sakai *et al.*, 2001).

Enfin, la prolifération qu'on pourrait définir comme multiplication d'individus à un endroit nouvellement conquis, et les facteurs qui la favorisent, mériteraient d'être séparés de l'installation qui concerne seulement la réussite de l'invasion biologique.

### 1.4.3. Des phases de propagation ?

La propagation d'une espèce envahissante est un phénomène complexe qui mériterait d'être étudié plus en détail. Les modèles proposés ne prennent pas en compte les différentes échelles et se réfèrent uniquement à des distances de dispersion avec peu de références sur les variations de dispersion dans les milieux. Dans le cas du Bulbul orphée, nous montrons clairement qu'il existe une macropropagation assujettie aux facteurs abiotiques et facteurs historiques, et une micropropagation qui est liée à la connectivité de l'espèce et probablement à des facteurs biotiques de type compétition alimentaire ou qualité des zones refuges. Dans le cas de l'île de la Réunion, il est possible que ces deux phénomènes soient orthogonaux avec une forte vitesse dans les milieux favorables et des vitesses faibles de pénétration des milieux adjacents qui seraient colonisés de façon temporaire (échelle de la saison) avec retour au dortoir tous les soirs.

Les modèles supposent que la propagation est homogène pour un lieu donné, et que la distribution des individus est de type gaussienne avec beaucoup d'individus au niveau du point d'introduction et de moins en moins à mesure que l'on se rapproche du front de colonisation. Néanmoins, les variations géographiques du taux d'accroissement ne sont pas modélisées et il est encore peu admis que la propagation puisse être influencée par les conditions écologiques et notamment la compétition avec une espèce endémique proche comme c'est le cas en Grande Bretagne pour les écureuils roux et gris *Sciurus vulgaris* et *Sciurus carolinensis* (Williamson, 1996).

#### 1.4.4. Coefficient de diffusion et propagation en milieu hétérogène

Les données empiriques de variation spatiale de propagation sont rares et les modèles d'invasion ont besoin d'une modélisation de epsilon (taux intrinsèque d'accroissement) et D (coefficient de diffusion) en fonction de l'espace (Williamson, 1996). Nous proposons d'utiliser nos résultats de dépendance de la densité d'oiseaux vis à vis des facteurs abiotiques et des facteurs de connexité, pour discuter des termes du modèle de propagation communément admis.

L'équation connue de Fisher-Skellam s'écrit de la façon suivante pour D constant (Shigesada *et al.*, 1997):

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \left( \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + (\epsilon - \mu n)n$$

où

- n est le nombre d'oiseaux,
- t est le temps
- (x,y) les coordonnées spatiales du point considéré
- D le coefficient de diffusion
- ε est le taux de croissance de la population
- μ représente la compétition intraspécifique

La solution de cette équation peut s'exprimer sous la forme :

$$n(z,t) = (n_0 / (4\pi Dt)) \cdot \exp(rt - z^2 / (4Dt))$$

où z est la distance radiale (*i.e.*  $z^2 = x^2 + y^2$ ).

Dans le cas, qui nous intéresse ici, où D n'est manifestement pas constant, l'équation devient :

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D(x,y) \left( \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + (\epsilon - \mu n)n$$

où D est fonction de x et y qui sont les coordonnées spatiales du point considéré (Shigesada *et al.*, 1997).

Nos résultats montrent qu'il existe un effet direct des facteurs abiotiques sur les abondances d'oiseaux mais que les facteurs intervenant à l'échelle du paysage ont des effets moins prioritaires. Cette relation pourrait se traduire par l'équation suivante où l'on sépare les effets éventuels aux deux échelles, et où l'on se place à  $t_1 = 30$  ans:

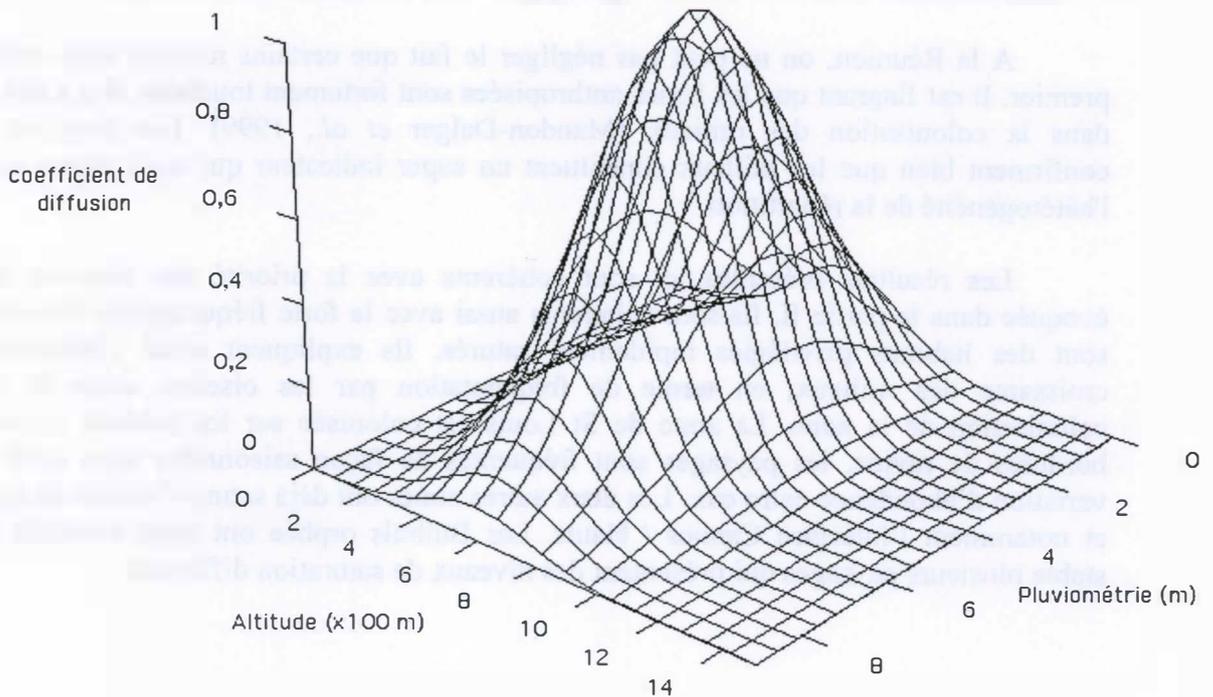
$\ln(\text{abondance de Bulbuls sur la station} + 1) = a(\text{distance au point d'introduction}) + b(\text{pluviométrie annuelle}) + c(\text{distance à la canne à sucre}) + e$   
 Ce qui revient à, si l'on considère que le terme +1 est négligeable :

Abondance de Bulbuls = exp. [a (distance au point d'introduction) + b (pluviométrie annuelle) + c (distance à la canne à sucre) + e]

Une première hypothèse consiste à dire que le coefficient de diffusion au temps  $t_1$  est fonction de x et y eux mêmes fonction de la pluviométrie et de l'altitude, et donc qu'il peut s'exprimer comme une exponentielle des variables dont nous avons mis l'effet en évidence, ce qui pourrait donner pour une altitude optimale de 600 m et une pluviométrie annuelle optimale de 4 m la relation suivante pour D :

$$D = \exp(-0,1 \cdot (\text{pluviométrie} - 4)^2 - 0,15 \cdot (\text{altitude} - 6)^2)$$

Cette relation ne tient pas compte de la distance au point d'introduction qui est déjà présente dans la formule de Fisher-Skellam. Elle est concordante avec nos données et propose un coefficient de diffusion adapté aux variations des facteurs abiotiques (nous avons pris l'altitude dans un souci de simplification). D suit la distribution suivante quand on fait varier l'altitude et la pluviométrie (**Figure 4-1-1**):



**Figure 4-1-1** Exemple de variation du coefficient de diffusion en fonction de la pluviométrie et de l'altitude avec des valeurs de pluviométrie et d'altitude optimales fixées *a priori* à 4 m eau /an et 600 m altitude.

Une autre hypothèse serait que le coefficient de diffusion pourrait être constitué, dans le cas qui nous concerne, de deux composantes qui s'excluent dans le temps : une composante intervenant à l'échelle régionale et qui orienterait la propagation selon les facteurs abiotiques et une composante intervenant à l'échelle du paysage qui orienterait la propagation selon des critères de richesse en lisières, elle fonctionnerait par « saturation » des milieux en allant du milieu optimal aux milieux les moins favorables.

#### 1.4.5. Propagation et saturation des habitats

Les données sur l'habitat du Bulbul orphée dans son aire de répartition naturelle sont de 2 ordres:

- Il est décrit, dans le Sud-Est asiatique, comme un habitant des zones cultivées, villages, milieux secondaires et lisières de forêts (King *et al.*, 1975). A ces données largement reprises par plusieurs auteurs, Ali & Ripley (1974) ajoutent pour l'Inde, une limitation de répartition altitudinale en précisant qu'on le trouve surtout entre 750 et 1000 m d'altitude.
- Par contre plusieurs auteurs, en plus de la fréquentation des milieux anthropisés, mentionnent un habitat forestier (Long, 1981), qui serait d'ailleurs plutôt situé en limite nord de son aire de répartition. Ainsi, il est observé sur les flancs de l'Himalaya dans des forêts tropicales humides entre 0 et 700 m (Thiollay, 1980) et même décrit comme abondant dans les forêts du Kwangtung (province de Canton) (Etchécopar *et al.*, 1983).

A la Réunion, on ne peut pas négliger le fait que certains milieux sont colonisés en premier. Il est flagrant que les zones anthropisées sont fortement touchées. Il y a des priorités dans la colonisation des milieux (Mandon-Dalger *et al.*, 1999). Les données récentes confirment bien que les milieux constituent un super indicateur qui rend mieux compte de l'hétérogénéité de la répartition

Les résultats présentés ici sont cohérents avec la priorité des facteurs régionaux évoquée dans la partie II. Ils sont cohérents aussi avec la forte fréquentation des ravines qui sont des habitats privilégiés rapidement saturés. Ils expliquent aussi l'individualisation croissante des milieux, en terme de fréquentation par les oiseaux selon le degré de colonisation de la zone. La zone de St Louis est colonisée sur les habitats optimaux, les bordures de ravine, les paysages sont fréquentés de façon saisonnière sans qu'il y ait de variation d'abondance entre eux. Les deux autres zones ont déjà saturé l'habitat de type lisière et notamment l'interface Cannes / Hauts. Les Bulbuls orphée ont donc colonisé de façon stable plusieurs paysages qui présentent des niveaux de saturation différents.

#### 1.4.6. Scénario possible de propagation de l'espèce à la Réunion

Nous suggérons que la propagation du Bulbul orphée sur l'île de la Réunion se fasse selon deux processus disjoints dans le temps, qui pourraient être simultanés dans d'autres conditions expérimentales :

- Un processus de macropropagation gouverné par une diffusion radiale à une altitude quasi-fixe (parallèle à la mer et correspondant à la limite Cannes / Hauts) motivé par la recherche de zones produisant de fortes biomasses fruitières. Cette macropropagation est très influencée par la pluviométrie qui pourrait agir sur la quantité de fruits disponibles mais aussi sur le cycle de production (disponibilité permanente ou pas). Il est logique que les zones sélectionnées à l'issue de cette première phase correspondent à un habitat optimal. L'habitat optimal du Bulbul orphée se matérialise par les lisières forestières connues pour accueillir une grande diversité de ressources. Cependant les résultats de compétition avec le Bulbul de la Réunion montrent que la domination de l'espèce envahissante sur l'espèce endémique n'est pas observée dans les premiers symptômes d'installation de l'espèce dans une zone de l'île. L'altitude moyenne à laquelle les plus fortes concentrations sont observées serait celle du dortoir. Les dortoirs seraient ainsi situés à « mi-hauteur » de façon à profiter de l'étalement altitudinal des fructifications tout en évitant au maximum la compétition.
- Lors d'un deuxième processus (entamé dans l'Est et le Sud mais pas dans l'Ouest), on pourrait assister à une micropropagation de direction orthogonale à la précédente. Cette micropropagation serait le résultat de la compétition intraspécifique qui deviendrait plus forte que la compétition interspécifique, phénomène classique en milieu insulaire. Elle serait facilitée par les habitats linéaires de type bordure de ravine et donc par les réseaux d'éléments de paysage . Ce phénomène concordant avec l'augmentation d'amplitude d'habitat en milieu insulaire et la théorie source-puits, déboucherait sur la colonisation (dans l'espace et le temps) de parties de l'île sur lesquelles les ressources nécessaires à l'oiseau ne sont pas forcément distribuées de façon optimale et pourrait engendrer des variations dans la biométrie des individus reflétant les fortes dépenses énergétiques nécessaires au ralliement de ressources éloignées les unes aux autres.

Ce scénario implique la prise en compte de plusieurs paysages pour le maintien de propagules nouvellement installés et ne peut pas plus se satisfaire de coefficients de diffusion fixes que de coefficients affectés à des milieux homogènes.

## 1.5. Récapitulatif

### Principe de la modélisation

- Typologie d'abondances d'oiseaux pour discriminer les facteurs pertinents 
  - ACP puis CAH ou typologie simple
  - puis analyse discriminante ou analyse interclasse
  
- Confirmation de l'effet de ces facteurs en se plaçant orthogonalement aux facteurs historiques 
  - 1ère régression linéaire
  - 2e régression linéaire sur résidus de la précédente

### Résultats

Il existe une influence conjointe des facteurs identifiés comme pertinents aux deux échelles d'étude (parties II et III) : l'effet des catégories d'occupation du sol canne à sucre et vergers ainsi que divers écotones est toujours significatif, même après s'être affranchi des contraintes de distance aux points d'introduction, distance au paysage canne à sucre et pluviométrie annuelle.

### Hypothèse de scénario d'invasion proposée

Nous suggérons que la propagation du Bulbul orphée sur l'île de la Réunion se fasse selon deux processus :

- l'un de macropropagation à une altitude quasi-fixe correspondant à la limite Cannes – Hauts et motivé par la recherche de zones produisant de fortes biomasses fruitières,
- l'autre de micropropagation, orthogonal au précédent, motivé par la compétition intraspécifique et parallèle aux habitats linéaires de type bordure de ravine.

# Discussion générale et perspectives

La Réunion, de par son éventail très étendu de conditions bioclimatiques, constitue un lieu de choix pour l'étude des invasions biologiques. La juxtaposition de paysages allant des savanes aux forêts tropicales humides couplée à l'isolement insulaire procurent une mosaïque quasi-expérimentale pour le suivi de la propagation d'une espèce invasive. L'étude précoce de l'invasion du Bulbul orphée a permis d'apporter des éléments de compréhension des mécanismes de propagation dans l'espace et le temps.

## A Une stratégie de colonisation ?

### 1. Le recours à des zones refuges : un évitement des contraintes biotiques

Le recours à des zones refuges se fait apparemment aux deux échelles étudiées :

- les lisières sélectionnées dans les domaines vitaux font apparaître les zones arborées comme étant des replis, à l'échelle du paysage, après une incursion en zone anthropisée à la recherche de fruits cultivés. Ce comportement a déjà été observé (Walther *et al.*, 2001).
- les regroupements nocturnes, sur des lieux de dortoir situés dans un élément de paysage très peu utilisé au cours des activités diurnes de l'oiseau, suggèrent là aussi un repli nocturne, à l'échelle biogéographique cette fois, dans un paysage soumis à des pressions biotiques moindres.

Ce comportement d'évitement permettrait, en effet, de s'éloigner la nuit de l'espèce avec laquelle le Bulbul orphée est en compétition (dortoir dans la canne à sucre loin du Bulbul de la Réunion) tout en se protégeant des attaques d'éventuels prédateurs par le bruit que font les cannes dès qu'on se déplace dedans. Il permettrait, en outre, de fuir les zones cultivées tout en exploitant les ressources (compétition avec l'homme ?).

Nos résultats sont concordants avec ceux de Moulton concernant la compétition. Les espèces installées en premier sur l'île pourraient exercer de fortes pressions de compétition sur les espèces arrivant après elles (Moulton *et al.*, 1996). La force du Bulbul orphée serait alors de savoir éviter les relations de compétition en changeant de paysage de façon temporaire. Rosenzweig considère que les oiseaux généralistes sont des espèces dont les individus sont capables d'utiliser tous les habitats de façon équivalente (Rosenzweig, 1985). Le fait de pouvoir en changer quand les pressions biotiques ou abiotiques sont trop fortes constitue donc un avantage pour les espèces concernées. Dans un contexte d'invasion biologique, ce sont la survie de l'espèce et sa propagation qui sont ainsi favorisés. Ces zones refuges pourraient constituer un atout de marque pour les espèces invasives et, à ce titre, intervenir dans l'invasibilité des milieux.

La Théorie des refuges existe à l'échelle de la Biogéographie historique. Elle suggère l'existence de refuges forestiers ayant fonctionné comme matrices de différenciation à certaines époques du passé. Des perturbations climatiques auraient agi sur l'expansion et la régression des forêts, provoquant une fragmentation des milieux boisés et l'apparition de refuges sous forme de lambeaux forestiers qui permirent la survie des espèces ainsi que leur spéciation (Blondel, 1995). A une toute autre échelle, la présence de paysages exempts de pressions biotiques de type compétition alimentaire ou prédation (refuges), à proximité de zones riches en ressources pourrait constituer aussi un milieu à la survie des espèces invasives. L'invasibilité d'une île pourrait ainsi être marquée par la proximité des points

d'introduction avec les zones refuges potentielles qui permettraient à l'espèce de se soustraire à la pression de compétition. Cette hypothèse est en accord avec la première observation de Bulbul orphée à la Réunion : elle date de 1972 et il s'agissait de petits groupes localisés, observés dans des champs de canne à sucre (Anonyme, 1972)

## 2. Conquête et modelage de l'environnement

### *Préférence pour des milieux très productifs*

Selon Blackburn, les exemples de succès d'invasions aviaires ne sont pas compatibles avec l'hypothèse de résistance biotique. Au contraire, les introductions réussies sont conditionnées par l'adéquation de l'environnement abiotique du site d'introduction (Blackburn *et al.*, 2001). Nos résultats sont concordants avec cette hypothèse. Si l'on considère les modalités de colonisation de l'île de la Réunion par le Bulbul orphée, rien ne prouve que cette invasion aurait réussi si le point d'introduction principal n'avait pas été dans une zone de l'île bénéficiant de fortes pluviométries.

Ils permettent, en outre, de fournir des indicateurs pour l'estimation du coefficient de diffusion. Ce terme de l'équation de Fisher-Skellam, souvent considéré comme constant en zone continentale, est régi à la Réunion par la pluviométrie et l'altitude, dont l'action conjuguée engendre une grande disponibilité en fruits. La distance à la canne à sucre constitue un indice d'environnement intéressant en tant que distance à la zone refuge et pourrait être un indicateur plus fiable que l'altitude.

### *Items consommés et successions végétales : s'assurer d'un milieu favorable pour l'avenir ?*

L'étude du régime alimentaire montre une forte consommation de pestes végétales, dans lesquelles les espèces végétales invasives à cycle court sont bien représentées. Celles-ci pourraient favoriser l'installation du bulbul sur les milieux les plus invasibles. On peut supposer que pendant la première étape du processus d'invasion tel qu'il est défini par Williamson (Williamson, 1996), ou juste au commencement de la phase de propagation, les oiseaux sont très mobiles et grégaires afin d'utiliser au mieux les ressources du milieu et se défendre des prédateurs. Utilisant ensuite les mêmes trajectoires années après années pour relier un site favorable (contenant des ressources saisonnières) à un autre, les oiseaux pourraient ainsi disperser les graines les plus abondantes de leur régime alimentaire. En conditions favorables de germination, ces graines pourraient germer en constituant un véritable corridor reliant les deux sites favorables pour n'en former plus qu'un, dont ils n'auraient plus besoin de bouger. Cette stratégie est d'autant plus rentable qu'une partie des plantes semées fructifie toute l'année, obligeant les oiseaux à visiter le site régulièrement. Il serait alors intéressant de savoir si les populations de Bulbul orphée se stabilisent, ce qui serait en accord avec le comportement « largement sédentaire » décrit dans leur aire naturelle de distribution (Ali *et al.*, 1968-74). D'un autre côté, de bonnes conditions pourraient seulement autoriser l'élargissement du groupe de migrants qui continuerait à se déplacer pour obtenir des ressources saisonnières qui ne se multiplient pas après ingestion, tels que les insectes. Les ressources permanentes pourraient alors permettre la stabilisation d'une partie de la population mais avant tout, supprimer les périodes de disette qui constituent des facteurs restrictifs importants dans le maintien des populations d'oiseaux.

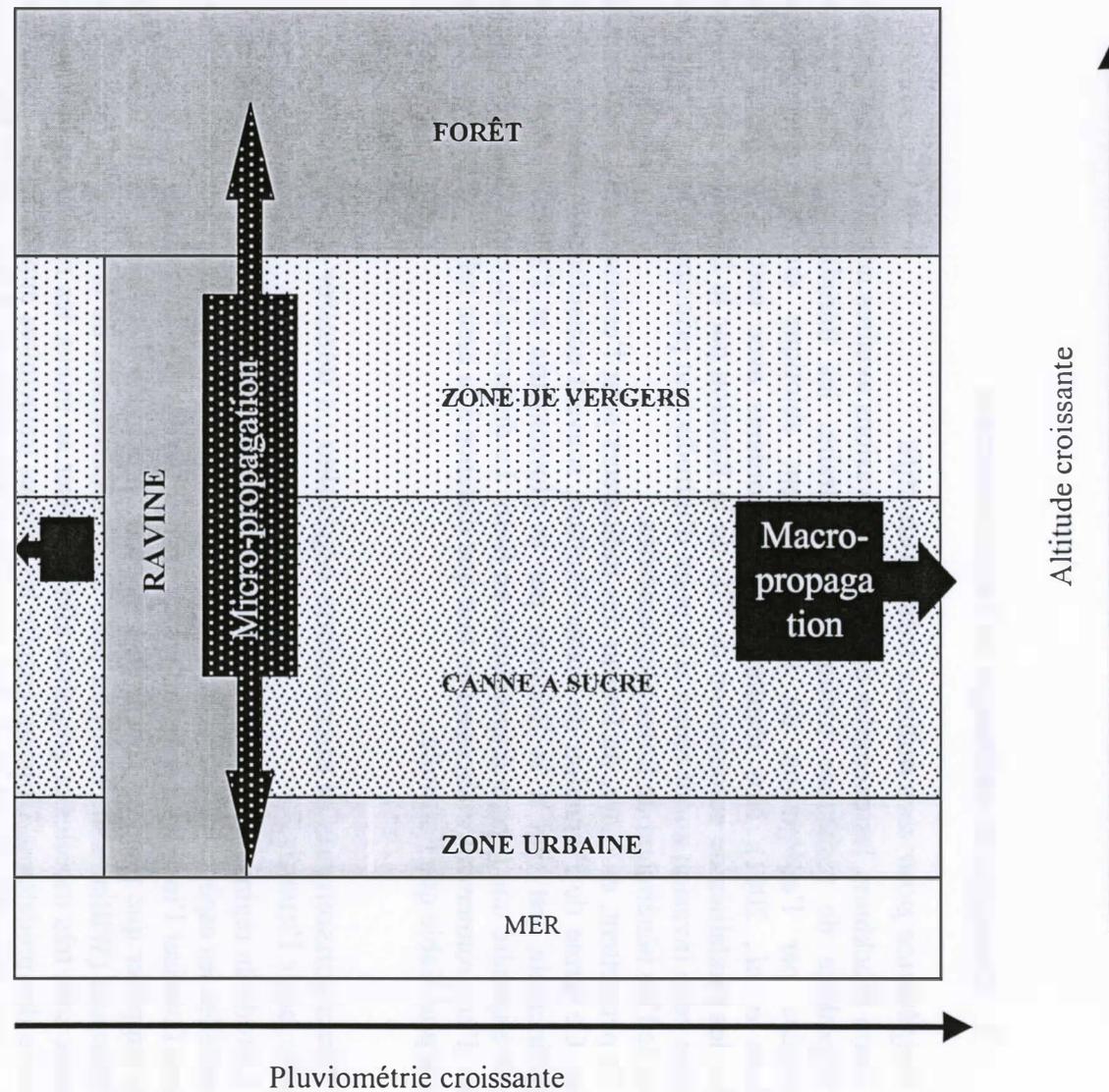


Figure 4-2-1 : schéma des principaux déplacements du Bulbul au sein des paysages : le rôle joué par les ravines semble prépondérant dans la micropropagation. la limite supérieure de la canne déterminerait l'altitude optimale de macropropagation

### *Les ravines corridors de propagation ?*

Les ravines, très marquées dans la zone Ouest de l'île, constituent des habitats linéaires très utilisés par le Bulbul orphée (fortes abondances, éléments importants des domaines vitaux et implication dans les regroupements). Elles ont, de plus, le grand avantage d'être situées perpendiculairement aux paysages de l'île. En ce sens elles apparaissent comme des éléments importants de passage d'un paysage à l'autre et peuvent être qualifiées de corridors ou supports de micropropagation (**Figure 4-2-1**). Ces ravines pourraient constituer à la fois des couloirs de dispersion et de propagation de l'espèce et des corridors de dissémination des ressources nécessaires à sa survie. En effet, l'effet de lisière se manifeste comme une différence de microclimat, de composition et de structure de la végétation existant entre les marges forestières et l'intérieur même de la forêt (Young, 1994). Ces conditions peuvent inhiber la germination de certaines espèces tout comme favoriser celle d'autres espèces (Young, 1994). Les pestes végétales ont souvent des cycles courts et l'insolation plus importante favorise la germination d'espèces pionnières (McCollin, 1998). Des telles espèces pourraient germer au niveau de l'écotone que forme le bord de la ravine et le rendre de plus en plus favorable au Bulbul orphée.

### 3. Grégarité et efficacité de la colonisation

#### *Grégarité et propagation*

Les montagnes tropicales se caractérisent par des reliefs accidentés aux altitudes élevées et aux pentes particulièrement abruptes. De ce fait, l'étagement de la végétation fait se juxtaposer sur de courtes distances, des paysages fortement contrastés (Elhaï, 1968). A la Réunion les conditions climatiques et le relief modèlent un assemblage où les distances entre « biomes » sont minimales. Chez les espèces de stratégie "r", il existe un potentiel de croissance permettant de constituer des réserves de population. Chez les vertébrés, ce potentiel de croissance est subordonné à l'existence d'au moins une tâche favorable (Blondel, 1995). Les espèces envahissantes animales peuvent donc trouver refuge facilement dans des milieux favorables sans avoir à parcourir des distances élevées.

Les dortoirs n'ont jamais été étudiés sur des espèces en cours de colonisation. Il est important d'intégrer la grégarité dans la modélisation des phénomènes d'invasion. La propagation inclut alors 3 notions.

- Des phénomènes de reconnaissance à partir du dortoir, non orientés dans l'espace, où les individus peuvent prospecter de façon aléatoire et nomade sans qu'il y ait de véritable établissement sur le site qui peut n'être visité que de façon saisonnière, sont possibles. Ils ont été mis en évidence pour ce qui est de la fréquentation hivernale des forêts par le Bulbul.
- Le réel déplacement du front de colonisation nous apparaît être l'établissement d'un nouveau dortoir dans une zone et la fixation d'individus aux alentours de ce dortoir. Ce processus correspondrait à la macropropagation évoquée précédemment.
- La micropropagation pourrait se définir par le scindement d'un dortoir, dans un paysage favorable, en petits dortoirs répartis dans l'espace le long d'un axe perpendiculaire au premier dans le cas de la Réunion et qui serait favorisé par les perturbations et gouverné par la dispersion post-juvénile.

### *Grégarité et stratégie alimentaire*

La grégarité est une composante importante dans l'établissement d'un vertébré invasif (Ehrlich, 1989), et cet attribut ainsi que d'autres variations des traits comportementaux peuvent influencer sur le taux de propagation (Holway *et al.*, 1999). Le Bulbul orphée est un oiseau grégaire (Michel, 1986). Il est connu pour se regrouper en bandes lâches d'oiseaux prospectant en quête de nourriture (Ali *et al.*, 1968-74). Nos résultats confirment que sa distribution varie selon les saisons. Une moins bonne disponibilité en ressources alimentaires pourrait être à l'origine de ces regroupements que nous avons observés aussi. Ils permettraient d'optimiser la recherche de nourriture. La grégarité est, en effet, un avantage car elle permet de mieux se défendre et d'optimiser la recherche alimentaire (Schoener, 1971). Un autre intérêt du regroupement pourrait être l'efficacité de l'invasion. Comme il est profitable pour les oiseaux de se rassembler pour défendre un territoire contre des individus ou des espèces qui voudraient l'envahir (Morse, 1985), il pourrait aussi être avantageux pour les espèces invasives d'accéder en groupe à des ressources situées sur les territoires d'espèces compétitives.

Rechercher de façon orientée des ressources massives, rester groupés pour prospecter des territoires inconnus et échanger des informations d'ordre alimentaire au sein des dortoirs devient alors une stratégie de survie de l'espèce envahissante.

## **B Invasion et adaptation à l'insularité**

La colonisation des écosystèmes insulaires soulève un important paradoxe, signalé dès 1967 par McArthur et Wilson et repris par Blondel, qui est celui de la stratégie. Les espèces colonisatrices sont plutôt des espèces généralistes de type stratégie « r ». Néanmoins, la vie sur les îles tend à favoriser le développement des espèces de type stratégie « k » (Blondel, 1995). Le glissement d'une stratégie à l'autre est alors nécessaire. On observe des modifications

- d'ordre morphologique
- d'ordre écologique
- d'ordre éthologique
- et d'ordre génétique

des populations vivant en situation d'isolement géographique.

Plusieurs espèces insulaires de la zone Océan Indien manifestent des symptômes du syndrome d'insularité et les conditions bioclimatiques de la Réunion ont déjà été invoquées pour expliquer l'apparition de gradients intraspécifiques (Gill, 1971). La Réunion réunit, en effet, un éventail de conditions de milieu différentes tout à fait exceptionnelles. C'est ainsi que l'association d'un relief très élevé avec une faible superficie à une latitude de type tropicale autorise non seulement une grande diversité climatique mais aussi la juxtaposition de formations de type biomes sur de très courtes distances. Les oiseaux pourvus de caractéristiques biologiques de généraliste telles que des habitudes sociales et sédentaires, une prédilection pour les habitats de lisière et les milieux perturbés, et une flexibilité adaptative exacerbée par l'absence de prédateurs sont alors placés dans des conditions qui peuvent entraîner l'apparition de gradients intraspécifiques de couleur et de taille comme c'est le cas chez *Zoosterops borbonica* (Gill, 1971). Les *Pycnonotidae* pourraient présenter ce genre

d'évolution comme c'est déjà le cas pour le genre *Hypsipetes* à Madagascar et aux Comores., la forme verte résulterait alors du syndrome d'insularité alors que la forme initiale serait réapparue lors d'une deuxième colonisation, sans reconnaître la nouvelle espèce (Louette, 1988). Les deux espèces cohabitent désormais mais dans des habitats disjoints.

Le Bulbul orphée qui est une espèce généraliste aura à répondre à ces pressions comme les autres. Les hypothèses de micropropagation que nous avons émises et qui concerneraient une deuxième phase de colonisation déjà enclenchée dans les zones Sud et Est, sont concordantes avec la Théorie du cycle des taxons formulée par Wilson (Wilson, 1961). Celle-ci donne un scénario possible sur le très long terme, au moins pour une partie de la population qui, poussée par la compétition intraspécifique régnant sur les milieux côtiers, choisirait de s'établir en forêt. Elle prévoit une spécialisation de plus en plus grande de certains individus pour un habitat donné et la fragmentation des populations ainsi que la vulnérabilité qui va avec (Loope *et al.*, 1989). Les introductions de Bulbul orphée dans le monde sont beaucoup trop récentes pour que l'on puisse savoir quelle stratégie sera celle du Bulbul orphée. Néanmoins, la stratégie d'évitement des contraintes biotiques pourrait n'être qu'une étape de la colonisation et les mécanismes mis en œuvre pourraient disparaître sous l'effet des contraintes insulaires. Sur le plan écologique, les conséquences d'une introduction en milieu insulaire se manifestent pour l'espèce introduite par des densités élevées, une accentuation de la compétition intraspécifique, un élargissement des niches, et une stabilité dans l'espace par sédentarité et/ou perte des structures de dispersion (Blondel, 1995). Les changements observés sur les oiseaux insulaires territoriaux (diminution de la taille du territoire, augmentation du chevauchement des territoires, tolérance d'individus subordonnés...) seraient motivés par l'abondance et la prévisibilité supérieures des ressources en milieu insulaire ainsi que par le coût de défense du territoire qui serait remplacé par la production de jeunes plus compétitifs (Blondel, 1995). Ces changements chez le Bulbul orphée, couplés au relatif manque d'agressivité et de ténacité des espèces endémiques insulaires face aux espèces invasives (Loope *et al.*, 1989), ne peuvent que nuire à l'espèce locale de *Pycnonotidae* : *Hypsipetes borbonicus*.

## C Perspectives

### 1. Prédiction de l'invasion

La modélisation de la propagation de cette espèce est une première étape dans la prédiction du déroulement de l'invasion dans d'autres écosystèmes et notamment les écosystèmes insulaires qui semblent lui réussir et dont le nombre est important dans la région « Océan Indien ».

Nos objectifs étaient d'identifier, à différentes échelles, les facteurs pouvant favoriser la propagation de l'espèce dans l'espace et dans le temps. Nos résultats vont dans le sens d'une forte influence des facteurs abiotiques sur les mécanismes de propagation de cette espèce qui est généraliste. Cette influence est à mettre en parallèle avec les variations spatiales et temporelles de disponibilité des ressources alimentaires.

Nos résultats vont aussi dans le sens d'une dynamique temporelle de la population se manifestant par des mouvements d'oiseaux d'un paysage à l'autre que l'on pourrait rapprocher de comportements d'évitement. L'hypothèse de la qualité des zones refuges en phase de colonisation précoce sur le déterminisme de cette colonisation mériterait d'être testée sur d'autres îles. Un axe de recherche important pour l'avenir sera d'approfondir l'analyse spatiale des déplacements et l'étude de la sélection d'habitat. Une des perspectives de ce travail consistera alors en l'étude approfondie des dortoirs tant à la Réunion que sur d'autres îles comme Maurice ou Hawaï. Il se pose également la question du suivi d'oiseaux marqués une fois que la canne a été coupée : y-a-t-il déplacement du dortoir, ou éparpillement jusqu'à la prochaine saison ? De même, que se passe-t-il quand la canne est éloignée et que le paysage est uniquement forestier quelle que soit l'altitude : y-a-t-il aussi des variations d'abondance ? Des études de perméabilité de la matrice permettraient aussi de mieux cerner les mouvements possibles entre les dortoirs et les zones d'alimentation.

Au vu des premières mesures de biométrie, le statut des individus et la structure des populations pourraient être facilement modélisés et prédits, à partir d'un échantillon plus large d'oiseaux capturés et disséqués. Ces travaux, complémentaires de la modélisation spatiale présentée ici, et dont le déterminisme serait la modélisation de l'invasion, seraient accompagnés d'études de la démographie nécessaires pour tester les modèles classiques de prolifération.

Enfin, la nécessaire prévention de la colonisation de pays ou régions non encore touchées doit passer par la mise à disposition d'informations sur les espèces potentiellement dangereuses (critères d'identification, dynamique des populations) ainsi que la construction d'outils de diagnostic des invasions biologiques s'appuyant sur des marqueurs climatiques, structuraux, floristiques ou sociologiques permettant l'établissement de cartes à risques.

### 2. Amélioration des stratégies de lutte

L'application d'une méthodologie multi-échelle incluant un échantillonnage de plusieurs paysages et de plusieurs périodes a permis d'évaluer l'étendue des habitats occupés par cette espèce généraliste. La mise en évidence du rôle important d'un compartiment (paysage canne à sucre) que l'on aurait pu juger comme neutre soulève le problème des stratégies de lutte à envisager et fournit des pistes pour la mise en place d'une lutte raisonnée faisant intervenir des milieux qui ne sont pas touchés par les dégâts. Les méthodes de lutte actuelles ne sont pas optimales. Cette première étude permettra sans doute de les améliorer.

Une limitation des dégâts par choix agronomique pourrait ainsi compléter la stratégie existante, principalement basée sur la limitation des effectifs par piégeage. La cage-piège, outil officiel de défense des cultures, est efficace surtout dans la canne à sucre, mais son efficacité baisse à mesure que l'on monte en altitude. L'identification de dortoirs dans la canne constitue un atout majeur pour la mise en place d'une lutte raisonnée, dans la mesure où elle permet d'envisager un moyen de lutte ciblé d'une part sur des zones restreintes (limite supérieure de la canne), et d'autre part sur des oiseaux ayant des activités diurnes dispersées dans l'espace.

En ce qui concerne la spatialisation du risque, les premières données de fidélité au site, demandent à être confirmés. En ce sens, la sélection d'habitat par cette espèce peut encore apporter des renseignements précieux quant à la définition de stratégies de lutte. Plusieurs variables testées dans la partie III de ce travail peuvent néanmoins servir dès maintenant de marqueurs pour le choix des parcelles à utiliser dans la culture des fruits. Le premier est sans conteste la faible distance à une lisière boisée qui est à éviter au maximum (ce qui n'est pas facile car les ravines sont fréquentes à la Réunion). La fragmentation du paysage et notamment la multiplication des haies et des bosquets de pestes végétales sont aussi des éléments qui pourraient influencer sur le volume des dégâts occasionnés par le bulbul Orphée.

Une étude plus fine du déterminisme des déplacements d'une partie de la population (qui restent à quantifier) permettra de caler les interventions dans le temps.

### 3. Amélioration des moyens de lutte

Des moyens de lutte complémentaires de la cage-piège doivent être mis en œuvre afin d'optimiser la lutte. Celles-ci donnent en effet d'assez bons résultats, mais ils sont soumis à une forte variabilité en fonction des paysages, des saisons, et des appelants eux-mêmes, alors que les filets de capture sont efficaces mais ne sauraient constituer un moyen de lutte. Des études biométriques et éthologiques, et de façon plus générale, un approfondissement des connaissances de la biologie de l'oiseau ainsi que de ses traits d'histoire de vie sont nécessaires notamment pour optimiser l'utilisation des appelants dans les cage-pièges.

### 4. Nécessité de poursuivre cette thématique

Il est d'une part nécessaire d'envisager la sensibilisation de la population réunionnaise aux risques encourus par l'agriculture mais aussi par les milieux naturels (biodiversité classée dans les 25 les plus riches au niveau mondial) face à des introductions incontrôlées tant animales que végétales.

Il est d'autre part, important de réaliser que le cadre naturel de l'île de la Réunion représente un véritable laboratoire d'expérimentation pour la modélisation des invasions biologiques. Ces invasions se multiplient avec les moyens de transport modernes, elles sont reconnues comme l'une des deux principales causes de la baisse mondiale de la biodiversité, mais elles ne sont que très peu étudiées. Pas un seul laboratoire de recherche présent à la Réunion ne travaille sur les l'écologie des vertébrés terrestres alors que ces derniers sont les principaux disséminateurs des végétaux produisant des « grosses » graines et que les introductions végétales se comptent par centaines. Alors, à quand un groupe de recherche vertébrés à la Réunion ?

Rapport-Gratuit.com

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alert, U. S. D. A. P. 1988. Bulbuls are serious agricultural pests on Oahu. Oahu, Hawaiï, Plaqueette éditée par l'U.S. Dept. Of Agriculture, Animal damage control,
- Ali, S. and S.-D. Ripley. 1968-74. *Handbook of the birds of India and Pakistan*,. Bombay, Oxford Univ. Press
- Amsellem, L. 2000. Comparaison entre aires d'origine et d'introduction de la diversité génétique, biologie de la reproduction, et quelques autres traits biologiques de *Rubus alceifolius* (Poiret) (*Rosaceae*, sous-genre *Malachobatus*, Focke), plante envahissante dans l'Ile de la Réunion
- Andrewartha, H. G. and L. C. Birch. 1954. *The distribution and abundance of animals*. Chicago, University of Chicago Press
- Anonyme 1972. Le condé: danger public à la Réunion. *Journal de l'île de la Réunion*
- Atkinson, I. A. E. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. *ICPB Technical publication*. 3:pp. 35-81.
- Auger, P., J.-C. Poggiale and S. Charles. 2000. Emergence of individual behavior at the population level. Effects of density-dependent migration on the population dynamics. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie*. 323: pp. 119-127.
- Barré, N. 1983. Distribution et abondance des oiseaux terrestres de l'Ile de la Réunion (Océan Indien). *la Revue Ecologique (Terre et Vie)*, 37:pp. 37-83.
- Barré, N. 1988. Une avifaune menacée: les oiseaux de la Réunion. *Livre rouge des oiseaux menacés des régions françaises d'outre-mer*. J. C. T. I. G. Réd. St Cloud, Conseil International pour la Protection des Oiseaux: pp. 167-196.
- Barré, N., A. Barau and C. Jouanin. 1996. *Oiseaux de la Réunion*. Paris, Les éd. du Pacifique. 196 p.
- Barré, S. 1997. Connaissances actuelles sur la Biologie du Bulbul orphée, *Pycnonotus jocosus*, dans le monde. Saint Denis de la Réunion, Museum d'Histoire Naturelle de St Denis:pp. 6 p.
- Bedu, L., C. Martin, M. Knepler, M. Tallec and A. Urbino. 1987. *Appui pédagogique à l'analyse du milieu rural dans une perspective de développement*, Département Systèmes agraires du CIRAD. 191 p.(E.-D. CNEARC-Montpellier)
- Benhamou, S. 1998. Le domaine vital des mammifères terrestres. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*. 53,:pp. 309-335.
- Berg, A. 1997. Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study*. 44: 355-366.
- Bergin, T. M. 1992. Habitat selection by the western kingbird in western Nebraska: a hierarchical analysis. *The Condor*. 94: 903-911.
- Berne, P. 1992. La faune endémique terrestre de la Réunion, un patrimoine à protéger. Vents & Marées
- Besnard, N., M. Le Corre and S. Barré 1996. Le Bulbul orphée à la Réunion: répartition, habitats et abondance en juillet et août 1996. St Denis de la Réunion, Museum d'Histoire Naturelle de St Denis
- Bibby, C., N. D. Burgess, D. A. Hill and S. H. Mustoe. 2000. *Bird census techniques*. London, Academic Press
- Binggeli, P. 1997. <http://www.bangor.ac.uk/~afs101/iwpt/webspindnew.html>, University of Wales, Bangor
- Blackburn, T. M. and R. P. Duncan. 2001. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature*. 414:pp. 195-197.
- Blanc, L. 1997. Analyse des données de radio-pistage. *Fiches thématiques ADE-4*. U. L. 1, CNRS, Ministère de l'Environnement. 7: pp. 1-84.

- Blandin, P. and M. Lamotte. 1985. Ecologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Paris: pp. 139-162.
- Blanfort, V. 1996. Agro-écologie des pâturages d'altitude à l'île de la Réunion- Pratiques d'éleveurs et durabilité des ressources herbagères dans un milieu à fortes contraintes. Orsay, Université de Paris-sud. 298 p.
- Blondel, J. 1985. Habitat selection in Island versus Mainland birds. *Habitat selection in birds*. M. L. Cody. Los Angeles, Academic press, inc.: pp. 477-516.
- Blondel, J. 1995. *Biogéographie - Approche écologique et évolutive*. Paris, Masson. 297 p.
- Blondel, J. and D. Chessel. 1988. Bird species impoverishment, niche expansion, and density inflation in mediterranean island habitats. *Ecology*. 69, 6:pp.1899-1917.
- Blondel, J., C. Ferry and B. Frochot. 1970. La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par "stations d'écoute". *Alauda*. 38, 1:pp. 55-71.
- Boissot, N., B. Reynaud and P. Letourmy. 1998. Temporal analysis of Western Flower Thrips (*Thysanoptera: Thripidae*) Population Dynamics on Reunion Island. *Environmental entomology*. 27, 6:pp.1437-1443.
- Bond, W. J. 2000. Le feu, les tempêtes, les chèvres et l'homme. *La Recherche*, 333:pp. 58-61.
- Brosset, A. 1981. Occupation du milieu et structure d'une population du Bulbul forestier *Andropadus latirostris* (Pycnonotidae). *L'Oiseau et R.F.O.* 51, 2:pp.115-126.
- Brown, E. D. and M. J. G. Hopkins. 1996. How New Guinea rainforest flower resources vary in time and space: Implications for nectarivorous birds. *Australian Journal of Ecology*. 21:pp.363-378.
- Brown, J. H. 1989. Patterns, modes and extents of invasions by vertebrates. *Biological Invasions: a global perspective*. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri et al. New York, John Wiley & sons Ltd pp.85-109.
- Burel, F. and J. Baudry. 1999. *Ecologie du paysage - Concepts, méthodes et applications*. Paris. 359 p.
- Butet, A. 1987. L'analyse microscopique des fèces: une technique non perturbante d'étude des régimes alimentaires des mammifères phytophages. *Arvicola*. 4, 1:pp. 33-38.
- Cadet, T. 1977. La végétation de l'île de la Réunion. Etude phytoécologique et phytosociologique. Saint Denis de la Réunion., Université Aix-Marseille III
- Cale, P. G. and J. Hobbs. 1994. Landscape heterogeneity indices: problems of scale and applicability, with particular reference to animal habitat description. *Pacific conservation biology*. 1:pp.183-193.
- Carleton, A. R. and O. T. Owre. 1975. The Red-whiskered Bulbul in Florida : 1960-1971. *The Auk*. 92:pp.40-57.
- Carrié, P. 1910. Note sur l'acclimatation du Bulbul (*Otocomposia jocosa* L.) à l'île Maurice. *Bulletin de la société nationale d'acclimatation*. 57:pp.462-463.
- Carrié, P. 1916. L'acclimatation à l'île Maurice. *Bulletin de la société nationale d'acclimatation*. 63, pp.10-18,37-46,72-79,107-110,152-159,191-198,245-250,355-363,401-404.
- Casley, D. J. and K. Kumar. 1987. *Suivi et évaluation des projets agricoles*, Banque mondiale. 166 p.
- Chauvet, P. 1992. Traitement des données à support spatial: la géostatistique et ses usages. Fontainebleau, Ecole Nationale des Mines de Paris - Centre de Géostatistique:pp. 43 p.
- Cheke, A. S. 1987. Part I: the native avifauna of the Mascarene Islands. 1: An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. *Studies of Mascarene Islands birds*. D. A.W. Cambridge, Cambridge University Press, pp.5-89.



- Cheke, A. S. 1987. Part III: The surviving native birds of Reunion and Rodrigues. 6: The ecology of the surviving native land-birds of Reunion. *Studies of Mascarene Islands birds*. A. W. Diamond. Cambridge, Cambridge University Press, pp.301-358.
- Cherel, J. F. 1989. Bulbul orphée - *Pycnonotus jocosus*. *Info-Nature, Ile de la Réunion*. 23:11-14.
- Clergeau, P. 1993. Fonctions des dortoirs d'oiseaux: hypothèses historiques et apport du modèle étourneau. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie*. 63, 2: 1-19.
- Clergeau, P. 1995. Importance of multiple scale analysis for understanding distribution and for management of an agricultural bird pest. *Landscape and Urban Planning*, 31:281-289.
- Clergeau, P. 1997. Evolution numérique et comportementale des étourneaux; problèmes agricoles. *Oiseaux à risques en ville et en campagne*, INRA, pp. 27-42.
- Clergeau, P. and I. Mandon-Dalger. 2001. Fast colonization of an introduced bird: the case of *Pycnonotus jocosus* on the Mascarene Islands. *Biotropica*, 33:542-546.
- Clergeau, P., I. Mandon-Dalger and S. Georger. 2002. Mise en place d'une gestion intégrée d'un oiseau ravageur des cultures à la Réunion. *Ingénieries*, 30:71-80.
- Cody, M. L., Ed. 1985. *Habitat selection in birds*. San diego, Academic press, inc.558 p. (Physiological ecology)
- Cody, M. L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. *Habitat selection in birds*. M. L. Cody, Academic press, inc. pp. 4-56.
- Crawley, M. J. 1989. Chance and timing in biological invasions. *Biological Invasions: a global perspective*. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri *et al.* New York, John wiley & sons Ltd. pp.407-423.
- CNH, Ed. 1992. *Histoire de l'agriculture à la Réunion - Des origines à 1914* -.27 p. (Les Cahiers de Notre Histoire)
- Dagnelie, P. 1998. *Inférence statistique à une et à deux dimensions*. Paris, Bruxelles, De Boeck - Université.659 p.
- Davis, J. H., R. W. Howe and G. J. Davis. 2000. A multi-scale spatial analysis method for point data. *Landscape Ecology*. 15: 99 -114.
- Davis, M. A., J. P. Grime and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88:528-534.
- Davis, M. A. and K. Thompson. 2000. Eight ways to be an invader : a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*. 81, 3: 226-229.
- de la Roque de Severac, S. 1997. Identification des facteurs discriminants majeurs de la présence des glossines dans une zone agro-pastorale du Burkina Faso. Intérêt pour la prévision du risque trypanosomien. Montpellier, Université Montpellier II 212 p.
- Delacour, N. ; and Rutgers;. 1966. *Encyclopédie de l'amateur d'oiseaux*
- Delvare, G. and H.-P. Aberlenc. 1989. *Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale - Clés pour la reconnaissance des familles*. Montpellier
- Diamond, J. 1989. Overview of recent extinctions. *Conservation for the twenty-first century*. W. D. P. M.C. Oxford, Oxford Univ. Press, pp. 37-41.
- Duvigneaud, P., Ed. 1980. *La synthèse écologique*. Paris, Doin.
- Ehrlich, P. R. 1989. Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates. *Biological Invasions: a global perspective*. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri *et al.* New York, John wiley & sons Ltd pp. 315-328.
- Elhaï, H. 1968. *Biogéographie*. Paris, Armand Colin.404 p.
- Elkie, P., R. Rempel and A. Carr 1999. Patch Analyst User's Manual. A Tool for Quantifying Landscape Structure. Northwest Sci. & Technol. Thunder Bay, Ont., Ont. Min.Natur. Resour. 16 p + Append.

- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. London, Methuen
- Escofier, B. and J. Pagès. 1998. *Analyses factorielles simples et multiples - Objectifs, méthodes et interprétation*. Paris, Dunod.284 p. (e. c. E. d'ingénieurs)
- Etchécopar, R. D. and F. Hüe. 1983. *Les oiseaux de Chine, de Mongolie et de Corée*. Paris
- Fahring, L. 1991. Simulation methods for general hypotheses. *Quantitative methods in landscape ecology - The analysis and interpretation of Landscape Heterogeneity*. M. G. Turner and R. H. Gardner. New York, Springer. pp.417-442.
- Flegg, J. J. M. 1979. Biological factors affecting control strategy. Bird problems in Agriculture, Royal Holloway College, University of London, BCPC Publications.
- Forman, R. T. T. and M. Godron. 1986. *Landscape ecology*. New York, John Wiley & sons. 619 p.
- Ganesh, T. and P. Davidar. 1999. Fruit biomass and relative abundance of frugivores in a rain forest of southern Western Ghats, India. *Journal of Tropical Ecology*. 15, 4:399-413.
- Gargominy, O., Bouchet Ph., Pascal M., Jaffré T. and Tourneur J.C. 1996. Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*. 51:375-402.
- Gavett, A. P. and J. S. Wakeley. 1986. Diets of House Sparrows in urban and rural habitats. *Wilson Bulletin*. 98, 1: 137-144.
- Gill, F. B. 1971. Ecology and evolution of the sympatric mascarene white-eyes, *Zosterops borbonica* and *Zosterops olivacea*. *The Auk*. 88:35-60.
- Grassé, P. P. 1950. *Traité de Zoologie - Anatomie, systématique, biologie*. Paris, Grassé, P.P.;.1164 p.
- Hardy, J. W. 1973. Feral exotic birds in southern california. *Wilson Bulletin*. 85, 4:510.
- Hastings. 1996. Models of spatial spread: is the theory complete ? *Ecology*. 77, 6:1675-1679.
- Henry, C. 1982. Etude du régime alimentaire des passereaux par la méthode des colliers. *Alauda*. 50, 2:92-107.
- Heywood, V. H. 1989. Patterns, modes and extents of invasions by terrestrial plants. *Biological Invasions: a global perspective*. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri *et al*. New York, John Wiley & Sons Ltd pp. 31-60.
- Hobbs, R. J. 1989. The nature and effects of disturbance relative to invasions. *Biological Invasions: a global perspective*. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri *et al*. New York, John wiley & sons Ltd pp.389-405.
- Holway, D. A. and A. V. Suarez. 1999. Animal behavior : an essential component of invasion biology. *Tree*. 14, 8:328-330.
- Hsu, M. J. and Y. Lin. 1997. Breeding ecology of Styan's Bulbul *Pycnonotus taivanus* in Taiwan. *Ibis*. 139:518-522.
- IGN 1997. © IGN-BD Topo ® - Ile de la Réunion, réalisé avec le concours de l'Etat, de la Région et du Département
- Jayet, H. 1993. *Analyse spatiale quantitative. Une introduction*. Paris. 202 p.(B. d. S. Régionale)
- Jokimäki, J. and E. Huhta. 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland : a multi-scale approach. *Ornis fennica*. 73:97-113.
- Jouve, P. and Y. Clouet. 1984. La fonction diagnostic appliquée à l'étude des systèmes agraires. *Les cahiers de la Recherche- Développement*, 3-4:5-9.
- Kaluzny, S. P., S. C. Vega, T. P. Cardoso and A. A. Shelly. 1998. *S+SpatialStats - User's Manual for Windows and Unix*. New York, Springer.327 p.
- Kenward, R. E. 2001. *A manual for wildlife radio tagging*. London, Academic Press.311 p.
- King, B. F., E. C. Dickinson and M. W. Woodcock. 1975. *Birds of south-east Asia*. London.(C. f. guide)

- Kwok, H. K. and R. T. Corlett. 1999. Seasonality of a forest bird community in Hong Kong, South China. *Ibis*. 141:70-79.
- Laiolo, P. and A. Rolando. 1999. The diet of the Chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) and the Alpine chough (*Pyrrhocorax graculus*) in the Alps: seasonality, resource partitioning and population density. *la Revue Ecologique (Terre et Vie)*. 54
- Lavergne, C., J. C. Rameau and J. Figier. 1999. The invasive woody weed *Ligustrum robustum* subsp. *walkeri* threatens native forests on La Reunion. *Biological invasions*. 1:377-392.
- Le Lay, G., P. Clergeau and L. Hubert-Moy. 2001. Computerised map of risk to manage wildlife species in urban areas. *Environmental management*, 27:451-461.
- Lebreton, J. D. 1973. Etude des déplacements saisonniers des sarcelles d'hiver *Anas C crecca* L. hivernant en camargue a l'aide de l'analyse factorielle de correspondances. *Compte-rendu hebdomadaire des seances de l'academie des sciences*. III, 277:2417-2420.
- Lévêque, C. 2000. Symptômes de la mondialisation. *La Recherche*, 333:63-67.
- Lever, C. 1987. Red-whiskered Bulbul (*Pycnonotus jocosus*). *Naturalized birds of the world* pp.310-314.
- Lloyd, P. and A. R. Palmer. 1998. Abiotic factors as predictors of distribution in southern african bulbuls. *The Auk*. 115, 2:404-411.
- Long, J. L. 1981. *Introduced birds of the world*. Sydney., A.H. & A.W. Reed
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*. 80, 5:1522-1536.
- Loope, L. L. and D. Mueller-Dombois. 1989. Characteristics of invaded islands, with special reference to Hawaii. *Biological Invasions: a global perspective*. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri *et al.* New York, John Wiley & Sons Ltd pp.257-280.
- Louette, M. 1988. Les oiseaux des Comores. Sciences Zoologiques. Tervuren, Belgique, Musée Royal de l'Afrique Centrale. Annales Séries n°8. pp. 133-136.
- Louette, M. and M. Herremans 1985. Taxonomy and evolution in the Bulbuls (*Hypsipetes*) on the Comoro Islands. International symposium on African Vertebrates systematics, phylogeny and evolutionary ecology, Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut und Mueum Alexander Koenig.
- Luoto, M., M. Kuusaari, H. Rita, J. Salminen and T. von Bonsdorff. 2001. Determinants of distribution and abundance in the clouded apollo butterfly: a landscape ecological approach. *Ecography*. 24:601-617.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Oxford, Princeton University Press.203 p.
- MacDonald, I. A. W., C. Thébaud, W. A. Strahm and D. Strasberg. 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Reunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation*. 18:51-61.
- Mack, M. C. and C. M. D'Antonio. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Tree*. 13, 5:195-198.
- Mandon-Dalger, I., M. Le Corre, P. Clergeau, J. M. Probst and N. Besnard. 1999. Modalités de la colonisation de l'île de la Réunion par le Bulbul Orphée (*Pycnonotus jocosus*). *Rev. Ecologie (Terre Vie)*. 54:283-295.
- Maure, B. A. and M.-A. Villard. 1994. Population density. *National Geographic Research and Exploration*. 10, 3:306-317.
- McNeely, J. A., Ed. 2001. *The great reshuffling - Human Dimensions of invasive alien species*. Gland, Switzerland and Cambridge, UK, IUCN.242 p.
- Mennechez, G. 1999. Urbanisation et espèces généralistes : Biologie comparée de l'Etourneau *Sturnus vulgaris* lors de la période de reproduction sur un gradient rural-urbain. Rennes, Universté de Rennes I, 242 p.

- Meyer, J. Y. 1999. Des Bulbuls et des Hommes: le phénomène de facilitation. *Te Manu*, 29:6.
- Michel, C. 1986. *Birds of Mauritius*. Stanley, Mauritius
- Milne, B. T. 1991. Lessons from applying fractal models to landscape patterns. *Quantitative methods in landscape ecology - The analysis and interpretation of Landscape Heterogeneity*. M. G. Turner and R. H. Gardner. New York, Springer, pp.199-235.
- Morse, D. H. 1985. Habitat selection in north American parulid Warblers. *Habitat selection in birds*. M. L. Cody. San Diego, Academic press, inc. pp.131-157.
- Moulton, M. P., J. G. Sanderson and D. Simberloff. 1996. Passeriform introductions to the Mascarenes (Indian ocean) : an assessment of the role of competition. *Ecologie*. 27, 3:143-152.
- Moutou, F. 1983. Introductions dans les îles : l'exemple de l'île de la Réunion. *C. R Soc. Biogéogr.* 59, 2:201-211.
- Myers, N. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853-858.
- Naeem, S., J. M. H. Knops, D. Tilman, K. M. Howe, T. Kennedy and S. Gale. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos*. 91:97-108.
- Neubert, M. G. and H. Caswell. 2000. Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*. 81, 6:1613-1628.
- Ohashi and Ueoka. 1977. Nests of the red-whiskered Bulbul on Oahu. *Elepaio*, 38:1.
- Olesen, J. M., N. Ronstend, U. Tolderlund, J. Madsen, C. G. Jones and C. E. Olsen. 1998. Mauritian red nectar remains a mystery. *Nature*. 393:529.
- Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. Williamson, B. Von Holle, J. E. Byers and L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological invasions*, 1:3-19.
- Pascal, M., P. Clergeau and O. Lorvelec. 2000. Invasions biologiques et biologie de la conservation. *Courrier de l'environnement de l'INRA*, 40:23-32.
- Paton, J. B. 1985. The Red-whiskered Bulbul in south Australia. *South Australian Ornithologist*. 29:189-190.
- Piron, M. 1993. Changer d'échelle: une méthode pour l'analyse des systèmes d'échelles. *L'espace géographique*, 2:147-165.
- Poulin, B., G. Lefebvre and R. McNeil. 1993. Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. *Ibis*. 135:432-441.
- Pratt, H. D. 1994. Avifaunal change the Hawaiian islands, 1893-1993. *Studies in avian biology*. 15:103-118.
- Probst, J.-M. 1990. Quelques fruits consommés par le Bulbul orphée *Pycnonotus jocosus* à l'île aux Aigrettes et note sur la dissémination d'une espèce végétale indigène (île Maurice, Océan Indien). Saint-Denis de la Réunion, Muséum d'Histoire Naturelle de Saint-Denis de la Réunion 7p.
- Probst, J. M. 1991. Sur la colonisation du Bulbul orphée *Pycnonotus jocosus emeria* à l'île de la Réunion et carte actuelle de répartition de l'espèce. St Denis de la Réunion, Museum d'Histoire Naturelle de St Denis, 8 p.
- Prodon, R. and J. D. Lebreton. 1994. Analyses multivariées des relations espèces-milieu : structure et interprétation écologique. *Vie Milieu*. 44, 1:69-91.
- Prys-Jones, R. P., L. Schifferli and D. W. MacDonald. 1974. The use of an emetic in obtaining food samples from passerines. *Ibis*. 116:90-94.
- Quilici, S. 1996. Résumé de quelques données de la littérature sur le Bulbul orphée, *Pycnonotus jocosus* (Baker) (*Pycnonotidae*). St Pierre de la Réunion 6 p.
- Quilici, S. and A. Langlois. 1992. Bioecological survey of weevils damaging fruit crops in Reunion island. *Proc. Int. Soc. Citriculture*. 3:1229-1232.

- Rejmànek, M. and D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive ? *Ecology*. 77, 6:1655-1661.
- Robert, R. 1996. *Les paysages naturels de la Réunion*, CREGUR. 128 p. (U. d. l. Réunion)
- Rosenzweig, M. L. 1985. Some theoretical aspects of habitat selection. *Habitat selection in birds*. M. L. Cody, Academic press, inc. pp. 517-540.
- Safford, R. J. 1996. Notes on the biology of the mauritius Black Bulbul *Hypsipetes olivaceus*. *Ostrich*. 67:151-154.
- Safford, R. J. 1997. Distribution studies on the forest-living native passerines of Mauritius. *Biological Conservation*. 80:189-198.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, B. S.; R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson and S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32:305-332.
- Saunders, White and S. Harris. 1997. Habitat utilisation by urban foxes (*vulpes vulpes*) and the implications for rabies control. *Mammalia*. 61, 4: 497-510.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Systematics*. 2:369-404.
- Senft, R. L., M. B. Coughenour, D. W. Bailey, L. R. Rittenhouse, O. E. Sala and D. W. Swift . 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Biosciences*, 37:789-799.
- Shigesada, N. and K. Kawasaki. 1997. *Biological invasions : Theory and Practice*, Oxford university press. 205 p.
- Shigesada, N. and K. Kawasaki. 1997. Travelling waves in heterogeneous environments. *Biological invasions : Theory and Practice*, Oxford university press: pp. 61-78.
- Shivik, J. A. and E. M. Gese. 2000. Territorial significance of home range estimators for coyotes. *Wildlife Society Bulletin*. 28, 4:940-946.
- Simberloff, D. 1995. Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas ? *Pacific Science*, 18:130-137.
- Simberloff, D. 1992. Extinction, survival, and effects of birds introduced to the Mascarenes. *Acta Oecologica*. 13, 6:663-678.
- Simberloff, D. and B. Von Holle. 1999. Positive interactions of nonindigenous species : invasional meltdown ? *Biological invasions*. 1:21-32.
- Slater, P., P. Slater and R. Slater. 1986. *The Slater Field Guide to Australian Birds*. The Rocks, NSW Australia, Lansdowne Publishing Pty Ltd. 343 p.
- Smith, C. W. 1998. Pest Plants of Hawaiian Native Ecosystems, University of Hawaii - Botany Department
- Smythies, B. E. 1970. Famille des Pycnonotidés. *Le monde animal en 13 volumes, Encyclopédie de la vie des bêtes*. G. B. zurich, éditions stauffacher s. a. IX pp. 181-183.
- Sol, D. 2000. Are islands more susceptible to be invaded than continents ? Birds say no. *Ecography*. 23:687-692.
- Strasberg, D. 1995. Processus d'invasion par les plantes introduites à la Réunion et dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques. *Ecologie*. 26, 3:169-180.
- Tassin, J. 2002. Dynamique et conséquences de l'invasion des paysages agricoles des Hauts de La Réunion par *Acacia mearnsii* De Wild. Toulouse, Université Paul Sabatier. 208 p.
- Tatner, P. 1983. The diet of urban Magpies *Pica pica*. *Ibis*. 125:90-107.
- Thailand, B. C. S. o. 1999. Red-whiskered Bulbul a threatened species in Thailand?, Bird Conservation Society of Thailand. 69/12 Ramindra, 24 Jarakheebua, Pardprao, Bangkok 10230
- Thiollay, J. M. 1980. L'évolution des peuplements d'oiseaux le long d'un gradient altitudinal dans l'Himalaya central. *la Revue Ecologique (Terre et Vie)*. 34:199-269.

- Thioulouse, J., D. Chessel, S. Dolédec and J. M. Olivier. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and computing*. 7, 1:pp. 75-83.
- Tunison, T. 1991. Element stewardship abstract for *Clidemia hirta*, Koster's Curse. Arlington, Virginia, The Nature conservancy 8 p.
- Turner, M. G. and R. H. Gardner. 1991. Quantitative methods in landscape ecology: an introduction. *Quantitative methods in landscape ecology - The analysis and interpretation of Landscape Heterogeneity*. M. G. Turner and R. H. Gardner. New York, Springer, pp.3-14.
- Van Riper, C., S. G. Van Riper and A. J. Berger. 1979. The Red-whiskered Bulbul in Hawaiï. *Wilson Bulletin*. 91:323-328.
- Vijayan, V. S. (1975). The ecological isolation of Bulbuls (Pycnonotidae) with special reference to *Pycnonotus cafer benghalensis* and *P. luteolous* at Point Calimere, Tamil Nadu. Bombay, India, Univ. Bombay
- Vijayan, V. S. 1980. Breeding biology of Bulbuls, *Pycnonotus cafer* and *P. luteolus* (Aves: Pycnonotidae) with special reference to their ecological isolation. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 75:1090-1117.
- Villard, M.-A. and P. D. Taylor. 1994. Tolerance to habitat fragmentation influences the colonization of new habitat by forest birds. *Oecologia*. 98:393-401.
- Virkkala, R. 1991. Spatial and temporal variation in bird communities and populations in north-boreal coniferous forests: a multiscale approach. *Oikos*. 62, 1:59-66.
- Wallace, R. K., Jr. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society*. 110:72-76.
- Walsh, A. L. and S. Harris. 1996. Factors determining the abundance of vespertilionid bats in Britain: geographical, land class and local habitat relationships. *Journal of Applied Ecology*. 33:519-529.
- Walther, B. A. and A. G. Gosler. 2001. The effects of food availability and distance to protective cover on the winter foraging behaviour of tits (Aves: *Parus*). *Oecologia*. 129, 2:312-320.
- Watling, D. 1977. The ecology of red-vented bulbul in Fiji, University of Cambridge, 270 p.
- Watling, D. 1983. The breeding biology of the red-vented bulbul *Pycnonotus cafer* in Fiji. *The Emu*. 83, 3:173-180.
- Wester, L. L. and H. B. Wood. 1977. Koster's Curse (*Clidemia hirta*), a weed pest in Hawaiian forests. *Environmental Conservation*. 4, 1:35-41.
- White, P. S. and S. T. A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. S.T.A. Pickett and H.A. White editors. Orlando, Florida, Academic press, pp.3-13.
- Wiens, J. A. 1985. Habitat selection in variable environments: shrub-steppe birds. *Habitat selection in birds*. M. L. Cody. San Diego, Academic press, inc. pp. 227-251.
- Wiens, J. A. 1986. Spatial scale and temporal variation in studies of shrub steppe birds. *Community ecology*. J. M. D. e. T. J. Case. New York, Harper and Row, pp. 154-172.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional ecology*. 3:385-397.
- Williams, R. N. and L. V. Giddings. 1984. Differential range expansion and population growth of bulbuls in Hawaii. *Wilson Bulletin*. 96, 4:647-655.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*, Chapman & Hall. 244 p.
- Wilson, E. O. 1961. The nature of the taxon cycle in the melanesian ant fauna. *Amer. Nat.*, 95:169-193.
- Winkler, H. 1985. Morphological aspects of habitat selection in birds. *Habitat selection in birds*. M. L. Cody. San Diego, Academic press, inc. pp.415-434.
- Young, A. and N. Mitchell. 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biol. Conservation*. 67:63-72.

## ANNEXES

<u>Annexe I</u> : Matrice de corrélation de l'ACP des facteurs abiotiques au niveau biogéographique(chapitre 1, partie 2)	p.A-1
<u>Annexe II</u> : Tableaux des analyses ANOVA du chapitre 1, partie 3	p.A-2
<u>Annexe III</u> : Tableaux des analyses ANOVA du chapitre 2, partie 3	p.A-4
<u>Annexe IV</u> : Tableaux des analyses ANOVA du chapitre 2, partie 3	p.A-6
<u>Annexe V</u> : Publications réalisées par Isabelle MANDON-DALGER dans le cadre de sa thèse	p.A-8

Annexe I :

Matrice de corrélation de l'ACP des facteurs abiotiques au niveau biogéographique

	moyenne annuelle de Bulbul orphée pour l'année 1999	altitude au carré	pluviométrie moyenne sur l'année 1999	distance de la station de comptage au point d'introduction i1	distance de la station de comptage au point d'introduction i2	présence de relief intermédiaire
moyenne annuelle de Bulbul orphée pour l'année 1999	1000					
altitude au carré	-677	1000				
pluviométrie moyenne sur l'année 1999	337	217	1000			
distance de la station de comptage au point d'introduction i1	-347	123	-237	1000		
distance de la station de comptage au point d'introduction i2	4	-256	-621	-558	1000	
présence de relief intermédiaire	-334	432	300	45	-274	1000

## Annexe II :

### Tableaux des analyses ANOVA du chapitre 1, partie 3.

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages pour la zone de St Benoît (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
landscape	4	376.4149626	94.1037407	354.34	<.0001 ***

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages pour la zone de St Joseph (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
landscape	4	117.9317261	29.4829315	116.22	<.0001 ***

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages pour la zone de St Louis (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
paysage	4	83.69691847	20.92422962	71.57	<.0001 ***

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux sur sites en fonction des zones de l'île (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	SS	Mean Square	F Value	Pr > F
zones	2	3803.784	1901.892	23.24325	0.00149 **
Résidus	6	490.953	81.826		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux sur sites en fonction des paysages pour toute l'île (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	SS	Mean Square	F Value	Pr > F
paysages	2	97.896	48.9482	0.06997863	0.9331634 NS
Résidus	6	4196.841	699.4735		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux sur sites en fonction des paysages pour la zone de St Louis (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Paysages	2	577.3857	288.6928	8.211108	0.00203633 **
Résidus	23	808.6528	35.1588		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux sur sites en fonction des paysages pour la zone de St Joseph (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Paysages	2	5049.982	2524.991	16.53899	5.827339e-006 ***
Résidus	40	6106.762	152.669		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux sur sites en fonction des paysages pour la zone de St Benoît (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Paysages	2	1795.207	897.6033	1.875918	0.1791959 NS
Résidus	20	9569.750	478.4875		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux sur stations en fonction des paysages de l'île (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
paysage	4	2500	14.18	<.0001

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux sur stations en fonction des classes d'abondances (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Classes d'abondance	3	1253.045	417.6818	1011.163	0
Résidus	3511	1450.291	0.4131		

Indices de répartition de Shannon (E) évalués pour chaque paysage (4 stations) dans chaque zone

Index de répartition de Shannon	St Louis	St Joseph	St Benoît
Villes	0,667	0,769	0,795
Cannes	0,336	0,501	0,467
Hauts	0,884	0,935	0,766
Forêts	0,164	0,325	0,134

### Annexe III :

#### Tableaux des analyses ANOVA du chapitre 2, partie 3.

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages et des dates pour la zone de St Benoît (test de Fisher au seuil de 5%)

St Benoît	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Interaction milieu-date	64	26.4724323	0.4136318	1.56	0.0049 **

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages et des dates pour la zone de St Joseph (test de Fisher au seuil de 5%)

St Joseph	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Interaction milieu-date	62	43.3383531	0.6990057	2.76	<.0001 ***

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages et des dates pour la zone de St Louis (test de Fisher au seuil de 5%)

St Louis	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Interaction milieu-date	64	30.02228337	0.46909818	1.60	0.0029 **

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages et de l'heure pour l'ensemble de l'île (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Heure (subordonné à la date)	34	47.162021	1.3871183	5.12	< 0.0001 ***
Interaction milieu-heure (subordonné à interaction date-transect)	466	157.17861	0.3372931	1.25	0.0011 *

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages et de l'heure pour la zone de St Benoît (test de Fisher au seuil de 5%)

St Benoît	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Heure (subordonné à la date)	34	22.5886553	0.6643722	2.50	< 0.0001 ***
Interaction milieu-heure (subordonné à date)	134	41.4658288	0.3094465	1.17	0.1187

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages et de l'heure pour la zone de St Joseph (test de Fisher au seuil de 5%)

St Joseph	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Heure (subordonné à la date)	34	23.9573702	0.7046285	2.78	< 0.0001 ***
Interaction milieu-heure (subordonné à date)	128	42.1614502	0.3293863	1.30	0.0240 *

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes d'abondance d'oiseaux en fonction des paysages et de l'heure pour la zone de St Louis (test de Fisher au seuil de 5%)

Source	DF	Type III SS	Mean Square	F Value	Pr > F
Heure (subordonné à la date)	34	22.80336165	0.67068711	2.29	< 0.0001 ***
Interaction milieu-heure (subordonné à date)	136	49.01806200	0.36042693	1.23	0.0518

## Annexe IV :

### Tableaux des analyses ANOVA du chapitre 2, partie 3.

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes de la variable « longueur de l'aile pliée » (n = 200) selon les sites de capture (n = 10) (test de Fisher au seuil de 5 %)

Source	SS	DF	Mean Square	F Value	Pr > F
Sites de capture	1.245E+04	4	3113	4.499	0.002059 **
Résidus	9.132E+04	132	691.9		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes de la variable « longueur de la tache blanche sur la rectrice externe » selon les sites de capture (test de Fisher au seuil de 5 %)

Source	SS	DF	Mean Square	F Value	Pr > F
Sites de capture	1.164E+04	4	2909	5.827	0.0002808 ***
Résidus	6.59E+04	132	499.3		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes de la variable « longueur de la huppe » selon les sites de capture (test de Fisher au seuil de 5 %)

Source	SS	DF	Mean Square	F Value	Pr > F
Sites de capture	6975	4	1744	3.965	0.004661 **
Résidus	5.805E+04	132	439.8		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes de la variable « Poids » selon les sites de capture (test de Fisher au seuil de 5 %)

Source	SS	DF	Mean Square	F Value	Pr > F
Sites de capture	1.046E+04	4	2614	6.861	6.234E-05 ***
Résidus	5.03E+04	132	381		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes de la variable « Poids » selon la période de l'année (test de Fisher au seuil de 5 %)

Source	DF	SS	Mean Square	F Value	Pr.(F)
Période	2	2612.63	1306.317	3.199634	0.04290509
Residuals	197	80429.37	408.271		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes de la variable « Poids », comparaison entre les périodes « octobre à décembre » et « avril à juin » (test de Fisher au seuil de 5 %)

Source	DF	SS	Mean Square	F Value	Pr.(F)
Période	1	239.46	239.4582	0.588041	0.4442539
Residuals	168	68411.87	407.2135		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes de la variable « Poids » selon les paysages (test de Fisher au seuil de 5 %)

Source	DF	Sum of Sq	Mean Square	F Value	Pr.(F)
Milieu (3 paysages)	2	3640.6	1820.301	4.516283	0.01208481
Residuals	197	79401.4	403.053		

Résultats de l'analyse de variance sur les moyennes de la variable « Poids » selon les paysages ; comparaison entre le paysage « Hauts » et les autres (test de Fisher au seuil de 5 %)

Source	DF	Sum of Sq	Mean Square	F Value	Pr.(F)
Milieu (2 paysages)	1	3573.95	3573.949	8.904734	0.003202386
Residuals	198	79468.05	401.354		

## Annexe V :

### Publications réalisées par Isabelle MANDON-DALGER dans le cadre de sa thèse

#### Publications à comité de lecture :

BARRE S., MANDON-DALGER I. & CLERGEAU P. (1998). Premières données sur la reproduction du Bulbul orphée *Pycnonotus jocosus* sur l'île de la Réunion. Alauda, 66: 258-260.

MANDON-DALGER I., LE CORRE M., CLERGEAU P., PROBST JM. & BESNARD N. (1999). Modalités de la colonisation de l'île de la Réunion par le Bulbul Orphée *Pycnonotus jocosus*. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), 54: 283-295.

CLERGEAU P. & MANDON-DALGER I. (2001). Fast colonization of introduced bird: the case of *Pycnonotus jocosus* on Mascarene Islands. Biotropica, 33: 542-546.

CLERGEAU P., MANDON-DALGER I. & GEORGER S. (2002). Mise en place d'une gestion intégrée d'un oiseau ravageur des cultures à la Réunion. Ingénieries, 30 : 37-48.

MANDON-DALGER I., CLERGEAU P. (soumis) "Relationship between alien plants and alien birds." Biological conservation,

#### Publications sans comité de lecture :

MANDON I. & CLERGEAU P. (1999). Etat d'avancement des travaux sur le Bulbul Orphée. CIRAD Réunion Magazine, 16, p11.

#### Rapports

MANDON-DALGER I. & CLERGEAU P. (2002). Recherches sur le Bulbul orphée à la Réunion. Compte-rendu d'activités 1998-2001, Rapport final, Conseil régional de La Réunion, 63 p.

#### Communication

MANDON-DALGER I (2002) Le Bulbul orphée, un passereau qui a envahi tous les écosystèmes terrestres à la Réunion, Les espèces envahissantes, Montpellier. Les journées scientifiques du CIRAD, 20 p.

## TABLE DES MATIERES

## INTRODUCTION GENERALE

A. L'ARRIVEE D'UN OISEAU RAVAGEUR DES CULTURES : UN PROBLEME PREOCCUPANT A LA REUNION .....	12
B. COMPRENDRE POUR LUTTER EFFICACEMENT.....	13
C. LES INVASIONS BIOLOGIQUES, UN PHENOMENE QUI S'AMPLIFIE MAIS DONT L'ETUDE EST RECENTE .....	14
<i>Traits distinctifs des espèces envahissantes</i> .....	15
<i>Invasibilité des milieux</i> .....	16
D. L'ISOLEMENT INSULAIRE, UN MOTEUR POUR LA SPECIATION ET UNE CHANCE POUR L'OBSERVATEUR ? .....	16
E. BIOGEOGRAPHIE ET PROPAGATION D'UNE ESPECE ENVAHISSANTE : LA NECESSITE DE DETERMINER LA PART DES DIFFERENTS FACTEURS .....	17
F. RECAPITULATIF DE LA PROBLEMATIQUE .....	19

Rapport-gratuit.com   
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MEMOIRE

---

## PARTIE I :PRESENTATION DE L'ETUDE 21

---

### **CHAPITRE 1 : PRESENTATION DU BULBUL ORPHEE: *PYCNONOTUS JOCOSUS***

A. NOMS COMMUNS .....	24
B. BIOMETRIE ET SYSTEMATIQUE.....	24
C. REGIME ALIMENTAIRE .....	25
<i>Cas des Pycnonotidae</i> .....	25
<i>Généralités sur l'alimentation de Pycnonotus jocosus</i> .....	25
<i>Dommages aux cultures</i> .....	25
<i>Dégradation des milieux naturels</i> .....	25
D. DISTRIBUTION ET HABITAT .....	27
<i>Cas des Pycnonotidae</i> .....	27
<i>Aire naturelle de Pycnonotus jocosus</i> .....	27
<i>Aire d'introduction de Pycnonotus jocosus</i> .....	27
E. DORTOIRS ET REGROUPEMENTS NOCTURNES .....	28
F. REPRODUCTION.....	28
<i>Cas des Pycnonotidae</i> .....	28
<i>Pycnonotus jocosus</i> .....	29

### **CHAPITRE 2 : DES PAYSAGES INSULAIRES TROPICAUX MODELES PAR DE FORTS GRADIENTS .....**

A. UNE GRANDE DIVERSITE DE CLIMATS .....	32
B. UNE GRANDE DIVERSITE DE PAYSAGES .....	35
<i>Paysages urbains</i> .....	35
<i>Paysages agricoles</i> .....	35
La canne à sucre .....	35

Les cultures vivrières .....	35
<i>Paysages forestiers</i> 35	
Végétation indigène .....	35
Plantations d'espèces ligneuses .....	37
<i>Importance des ravines</i> .....	39
C. HISTOIRE DE L'AVIFAUNE .....	39
D. HISTOIRE D'UN PEUPEMENT HUMAIN .....	39
<i>Historique des successions</i> .....	39
<i>Situation actuelle</i> .....	40
<b>CHAPITRE 3 : BASES THEORIQUES ET CHOIX METHODOLOGIQUES .....</b>	<b>41</b>
A. PAYSAGES ET ECOSYSTEMES.....	42
1. <i>Ecosystèmes, écocomplexes et paysages</i> .....	42
2. <i>Ecologie du Paysage</i> .....	42
L'écologie du paysage, en identifiant un niveau d'étude intermédiaire entre l'écosystème et la biosphère permet d'étudier les flux d'individus en environnement hétérogène .....	42
B. INTERETS DE L'INTEGRATION DE NOUVELLES VARIABLES SPATIALES ET TEMPORELLES DANS L'ETUDE DES INVASIONS BIOLOGIQUES.....	43
1. <i>Les variables envisagées dans les modèles de diffusion d'espèces invasives</i> .....	43
2. <i>Les variables spatiales proposées par l'écologie du paysage</i> .....	43
Notions d'éléments de paysage.....	43
Relations paysages-espèces animales .....	44
Définition de nouvelles variables à l'échelle du paysage: Hétérogénéité, fragmentation et connectivité .....	44
Diffusion physique et dispersion biologique .....	44
Prise en compte de l'hétérogénéité spatiale dans cette étude.....	45
3. <i>Prise en compte de l'hétérogénéité temporelle</i> .....	45
Les variables envisagées dans l'étude des invasions biologiques et de la dispersion. 45	
Prise en compte de l'hétérogénéité temporelle dans cette étude.....	45
C. APPORTS DE LA THEORIE DE LA HIERARCHIE A L'ETUDE DES INVASIONS BIOLOGIQUES. 46	
1. <i>Hierarchisation des niveaux d'étude</i> .....	46
2. <i>Complexité des systèmes et méthodes d'analyse</i> .....	48
3. <i>Choix des niveaux d'intégration et des échelles pour cette étude</i> .....	48
Choix des échelles.....	48
Variables choisies et protocoles mis en place.....	49
Terminologie spatiale adoptée .....	51
D. BIOGEOGRAPHIE ET INVASION D'UNE ILE PAR UN PASSEREAU.....	52
1. <i>Construction d'outils de diagnostic</i> .....	52
2. <i>Des outils d'analyse de données adaptés</i> .....	52
Pertinence des analyses multidimensionnelles dans la sélection de variables.....	52
Régressions multiples, hiérarchie et globalité.....	53
Statistiques spatiales .....	53
Choix des outils d'analyse .....	53
3. <i>Démarche statistique adoptée</i> .....	54
E. RECAPITULATIF DES NIVEAUX D'INTEGRATION ADOPTES ET DES OUTILS UTILISES.....	55

PARTIE III : SELECTION DES HABITATS AU NIVEAU DES PAYSAGES.....	111
-----------------------------------------------------------------	-----

<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>113</b>
--------------------------	------------

<b>CHAPITRE. 1 : PAYSAGES ET CAPACITE D'INSTALLATION DE L'ESPECE</b> .....	<b>115</b>
-------------------------------------------------------------------------------	------------

1.1. INTRODUCTION.....	116
1.2. MATERIEL ET METHODES .....	117
1.2.1. <i>Recueil des données d'abondance et de déplacement d'oiseaux</i> .....	117
1.2.1.1. Indices Ponctuels d'Abondance .....	117
1.2.1.2. Sites de 50 hectares .....	117
1.2.1.3. Radio-tracking.....	117
1.2.2. <i>Recueil des données spatiales</i> .....	118
1.2.2.1. Occupation du sol et définition des paysages .....	118
1.2.2.2. Estimation des localisations .....	118
1.2.3. <i>Analyse des données</i> .....	120
1.2.3.1. Regroupements des catégories d'occupation du sol .....	120
1.2.3.2. Modélisation des variations d'abondance d'oiseaux en fonction des variations spatio-temporelles .....	120
1.2.3.3. Typologie des abondances d'oiseaux et discrimination des éléments du paysage .....	121
1.2.3.4. Calculs des indices de structure .....	121
1.2.3.5. Modélisation des domaines vitaux.....	121
1.3. RESULTATS .....	123
1.3.1. <i>Choix du paysage</i> .....	123
1.3.1.1. Abondance d'oiseaux & différenciation des paysages : analyse intra- zones, inter-paysages .....	123
1.3.1.2. Abondance d'oiseaux & effet paysage pour toute l'île : analyse inter- zones et inter-paysages.....	124
1.3.1.2.1. Echantillonnage par sites .....	124
1.3.1.2.2. Echantillonnage par stations : analyse inter-paysages .....	125
1.3.1.3. Hypothèses complémentaires.....	125
1.3.2. <i>Multiplicité et homogénéité de répartition des ressources</i> .....	126
1.3.2.1. Abondance d'oiseaux & diversité de l'occupation du sol: analyse inter- zones et inter-paysages.....	126
1.3.2.1.1. Echantillonnage par stations : comparaison des paysages d'une même zone .....	126
1.3.2.1.2. Echantillonnage par sites : comparaison de paysages similaires dans 2 zones .....	127
1.3.2.2. Domaines vitaux & diversité des ressources sélectionnées .....	127
1.3.3. <i>Qualité des ressources</i> .....	128
1.3.3.1. Disponibilité des ressources : analyse inter-zones .....	128
1.3.3.2. Abondance d'oiseaux & nature des éléments du paysage .....	128
1.3.3.2.1. Echantillonnage par sites : comparaison de paysages similaires dans 2 zones .....	128

PARTIE IV : REFLEXIONS SUR L'EMERGENCE D'INDICATEURS DE PROPAGATION & DISCUSSION GENERALE.....	179
---------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

**ELEMENTS DE MODELISATION SPATIALE DE LA PROPAGATION .....181**

1.1. INTRODUCTION .....	182
1.2. MATERIEL ET METHODE.....	182
1.2.1. <i>Données biologiques</i> .....	182
1.2.2. <i>Facteurs abiotiques (voir chapitre II)</i> .....	182
1.2.3. <i>Analyse des données</i> .....	183
1.3. RESULTATS.....	183
1.3.1. <i>Biogéographie &amp; invasibilité : priorité et action conjointe des facteurs abiotiques</i> .....	183
1.3.2. <i>Paysages &amp; capacité d'installation: les lisières influent sur la distribution de l'oiseau, quel que soit la zone</i> .....	183
1.3.3. <i>Confrontation des échelles</i> .....	184
1.4. DISCUSSION.....	185
1.4.1. <i>Propagation par diffusion et propagation par sauts</i> .....	185
1.4.2. <i>La propagation : une notion un peu floue ?</i> .....	185
1.4.3. <i>Des phases de propagation ?</i> .....	185
1.4.4. <i>Coefficient de diffusion et propagation en milieu hétérogène</i> .....	186
1.4.5. <i>Propagation et saturation des habitats</i> .....	188
1.4.6. <i>Scénario possible de propagation de l'espèce à la Réunion</i> .....	189

**DISCUSSION GENERALE & PERSPECTIVES.....191**

A UNE STRATEGIE DE COLONISATION ? .....	192
1. <i>Le recours à des zones refuges : un évitement des contraintes biotiques</i> .....	192
2. <i>Conquête et modelage de l'environnement</i> .....	193
Préférence pour des milieux très productifs .....	193
Items consommés et successions végétales : s'assurer d'un milieu favorable pour l'avenir ?.....	193
Les ravines corridors de propagation ? .....	195
3. <i>Grégarité et efficacité de la colonisation</i> .....	195
Grégarité et propagation.....	195
Grégarité et stratégie alimentaire .....	196
B INVASION ET ADAPTATION A L'INSULARITE .....	196
C PERSPECTIVES.....	198
1. <i>Prédiction de l'invasion</i> .....	198
2. <i>Amélioration des stratégies de lutte</i> .....	198
3. <i>Amélioration des moyens de lutte</i> .....	199
4. <i>Nécessité de poursuivre cette thématique</i> .....	199

1.3.3.2.2.	Echantillonnage par stations : analyse inter-stations .....	129
1.3.3.2.2.1.	Typologie des abondances d'oiseaux .....	129
1.3.3.2.2.2.	Etude comparative des classes obtenues.....	132
1.3.3.2.2.3.	Discrimination des éléments du paysage en fonction des classes d'abondance d'oiseau.....	132
1.3.3.3.	Domaines vitaux et qualité des ressources sélectionnées .....	133
1.3.4.	<i>Accessibilité aux ressources &amp; connectivité</i> .....	133
1.3.4.1.	Abondance d'oiseaux & distances aux lisières.....	134
1.3.4.2.	Abondances d'oiseaux et complexité des formes des éléments du paysage .....	134
1.3.4.3.	Superficie et composition des domaines vitaux.....	136
1.3.4.4.	Fragmentation & domaines vitaux.....	139
1.4.	DISCUSSION .....	142
1.4.1.	<i>Choix du paysage</i> .....	142
1.4.1.1.	Fréquentation des paysages et conditions spatio-temporelles de l'étude.....	142
1.4.1.2.	Importance du paysage Canne à sucre .....	142
1.4.2.	<i>Qualité des ressources</i> .....	143
1.4.2.1.	Fréquentation des ravines .....	143
1.4.2.2.	Importance des lisières dans la sélection d'habitat par cette espèce.....	143
1.4.3.	<i>Accessibilité aux ressources</i> .....	143
1.4.3.1.	Importance des lisières dans les patrons de colonisation.....	143
1.4.3.2.	Composition des domaines vitaux et superficie.....	144
1.4.4.	<i>Espèces habitat-généralistes et phases de colonisation</i> .....	144
1.5.	RECAPITULATIF.....	145

## **CHAPITRE 2 : PAYSAGES ET DYNAMIQUE TEMPORELLE DE PROPAGATION**

.....		147
2.1.	INTRODUCTION .....	148
2.2.	MATERIEL ET METHODES .....	149
2.2.1.	<i>Radio-tracking (voir chapitre III)</i> .....	149
2.2.2.	<i>IPA (voir chapitre II)</i> .....	149
2.2.3.	<i>Sites (voir chapitre III)</i> .....	149
2.2.3.1.	Recueil des données temporelles .....	149
2.2.3.2.	Analyse des données .....	149
2.3.	RESULTATS .....	150
2.3.1.	<i>Variations saisonnières d'abondance</i> .....	150
2.3.1.1.	Variations inter-paysages.....	150
2.3.1.2.	Etude des profils saisonniers de fréquentation.....	150
2.3.1.3.	Saison de reproduction et distribution de l'espèce.....	154
2.3.1.4.	Effet d'une perturbation d'origine anthropique (coupe de la canne à sucre) sur les abondances d'oiseaux .....	156
2.3.2.	<i>Mouvements quotidiens et utilisation de l'espace</i> .....	156
2.3.2.1.	Existence de dortoirs.....	156
2.3.2.2.	Remarques sur les dortoirs.....	158
2.3.2.3.	Fréquentation des dortoirs.....	158
2.4.	DISCUSSION .....	160
2.4.1.	<i>Dortoirs, Perturbations et Dispersion</i> .....	160
2.4.2.	<i>Dortoirs et historique des déplacements</i> .....	160
2.4.3.	<i>Mouvements, reproduction et grégarité</i> .....	160
2.4.4.	<i>Mouvements et recherche de nourriture</i> .....	161
2.5.	RECAPITULATIF.....	162

<b>CHAPITRE 3 : BIOMETRIE DU BULBUL ORPHEE A LA REUNION ET SELECTION D'HABITAT.....</b>	<b>163</b>
3.1. INTRODUCTION .....	164
3.2. MATERIEL ET METHODES .....	165
3.2.1. <i>Biométrie</i> .....	165
3.2.1.1. Choix de la méthode utilisée.....	165
3.2.1.2. Protocole d'échantillonnage.....	165
3.3. RESULTATS .....	166
3.3.1. <i>Biométrie et conditions insulaires : Morphologie et paysages</i> .....	166
3.3.1.1. Structure des populations .....	166
3.3.1.1.1. Mesures générales .....	166
3.3.1.1.2. Discrimination par rapport au site de capture .....	166
3.3.1.2. Variations spatio-temporelles de la morphométrie .....	170
3.3.1.2.1. Poids.....	170
3.3.1.2.2. Adiposité .....	170
3.4. DISCUSSION .....	172
3.4.1. <i>Biométrie et conditions insulaires</i> .....	172
3.4.1.1. Biométrie et reconnaissance des sexes .....	172
3.4.1.2. Biométrie et milieu optimal .....	172
3.4.1.3. Biométrie et évolution de l'espèce.....	173
3.4.2. <i>Milieu forestier et mue</i> .....	173
3.5. RECAPITULATIF.....	175
<b>CONCLUSION.....</b>	<b>177</b>