

QUEL AVENIR POUR LA CHOUETTE DE TENGMALM *AEGOLIUS FUNEREUS* DANS LE MASSIF DU JURA ?

BILAN DE TRENTE ANNÉES DE SUIVI

PIERRE-ALAIN RAVUSSIN, DANIEL TROLLET, CAROLE DAENZER, LUDOVIC LONGCHAMP, KIM ROMAILLER
& VALENTIN MÉTRAUX



P.-A. Ravussin

Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* femelle « surveillant attentivement » les opérations de contrôle de sa cavité. Sainte-Croix VD, 30 mai 2007.

La Chouette de Tengmalm est étudiée dans les forêts du massif du Jura, au nord du canton de Vaud et dans le département français du Doubs, depuis plus de 30 ans. Chaque année, les nids sont recherchés tant en cavités qu'en nichoirs et ils font l'objet de contrôles détaillés portant sur la ponte et sur la réussite de la nichée, de même que sur la nourriture apportée aux jeunes. Tous les poussins sont bagués, tout comme la plupart des femelles ainsi que quelques mâles. Cet énorme travail bénévole de longue haleine a fourni des données très originales sur la stratégie de reproduction de cette petite espèce forestière et montagnarde. Cependant, à l'heure actuelle, son statut inspire des craintes quant à son avenir dans les forêts du massif du Jura. En effet, si les fluctuations très importantes du nombre de couples nicheurs caractérisent toujours cette espèce, elle a perdu en moyenne plus de la moitié de ses effectifs ces 20 dernières années.

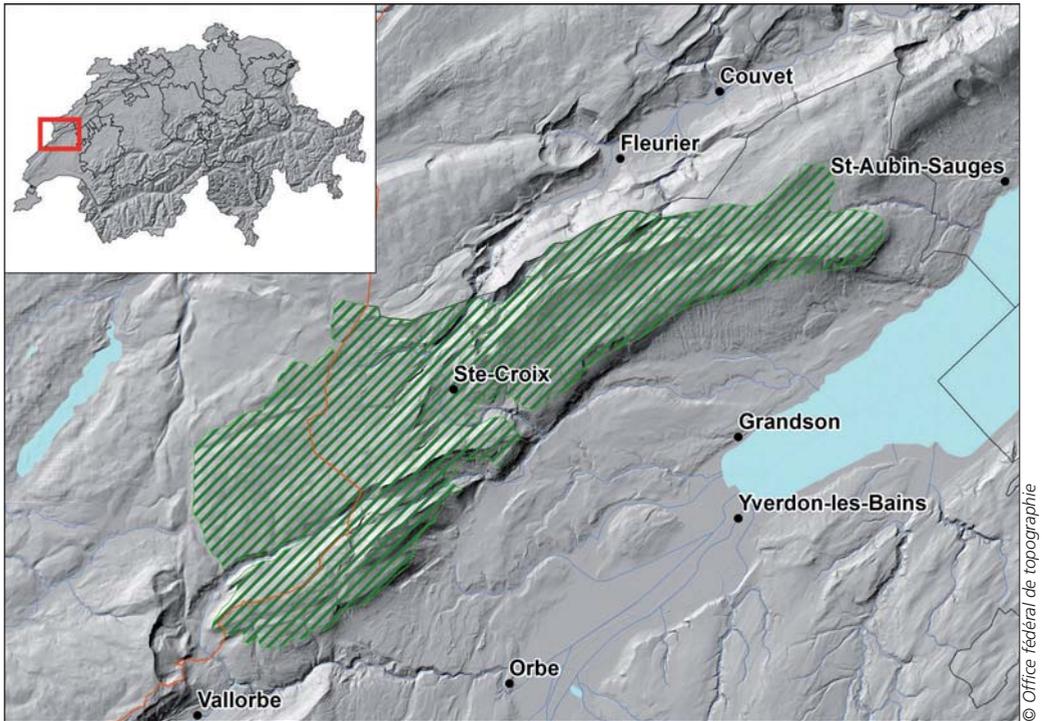


Fig. 1 – Situation de la zone d'étude.

La découverte des premiers nids de Chouette de Tengmalm dans le nord du canton de Vaud remonte aux recherches effectuées dans le cadre du premier Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse (SCHIFFERLI *et al.* 1980), au début des années 1970. Les repérages avaient alors permis de localiser l'espèce près du village de l'Auberson, sur les communes de Baulmes VD et de Sainte-Croix VD, ainsi qu'entre Bullet VD et Mauborget VD. C'est également à cette époque, à proximité de ces sites, que nous avons installé en petits nombres, les premiers nichoirs destinés à cette espèce. Les prospections réalisées à la recherche des chanteurs ont abouti petit à petit à la découverte de nombreux arbres à cavités, qui furent répertoriés et contrôlés ensuite chaque année. Une fois les premiers nichoirs adoptés, nous en avons rapidement installé d'autres, afin d'augmenter l'offre en sites de nidification et de favoriser l'espèce.

L'augmentation du nombre d'arbres à cavités répertoriés dans des habitats favorables, ainsi que celle des nichoirs à contrôler, s'est rapidement heurtée à des problèmes d'organisation et de temps, de sorte que, dès 1988,

nous avons renoncé à explorer d'autres lieux. Nous avons opéré ce choix, afin de mieux cerner les différents paramètres intervenant dans la biologie de l'espèce, mais aussi et surtout afin que nos résultats restent comparables d'une année à l'autre, par le contrôle dans la même région, des mêmes sites avec les mêmes méthodes.

Ce travail synthétise les résultats obtenus depuis 1985 sur la biologie de la Chouette de Tengmalm, en particulier les fluctuations de ses effectifs, les paramètres de sa reproduction, sa nourriture et ses déplacements et les implications de ces découvertes sur la conservation de cette espèce dans nos régions.

Zone d'étude

La région prospectée a déjà fait l'objet de descriptions détaillées (RAVUSSIN 1991; RAVUSSIN *et al.* 1993). La surface est d'environ 150 km², dont un tiers sur territoire français dans le département du Doubs (25), le reste en Suisse, dans le nord du canton de Vaud près de Sainte-Croix (46°49 N/6°28 E). Le nombre





P.-A. Ravussin

Habitat typique de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le Jura : vastes étendues forestières de montagne où coexistent, en strate arborescente, le Hêtre *Fagus sylvatica*, le Sapin blanc *Abies alba* et l'Épicéa *Picea abies*. Vue depuis le sommet du Suchet VD, en direction du nord ouest. 6 novembre 2011.

d'arbres à cavités et de nichoirs contrôlés est plus ou moins stable depuis 1988. Le secteur d'étude est limité à l'ouest par le vallon de la Jougenaz entre le Suchet et le Mont d'Or et par la dépression naturelle de Vallorbe VD à Pontarlier F, au sud par la ligne de niveau 1000 mètres de l'adret jurassien, à l'est et au nord par la frontière des cantons de Vaud et de Neuchâtel, prolongée jusqu'au hameau français de La Gauffre F (fig. 1). Les forêts mixtes, ou à peuplement pur de conifères, ainsi que les prairies permanentes, couvrent l'essentiel de la surface. L'altitude est comprise entre 1000 et 1600 mètres. Près de 150 arbres à cavités et de 70 à 120 nichoirs susceptibles d'accueillir la Chouette de Tengmalm ont été contrôlés annuellement en saison de nidification (détails en tabl. 1).

Méthode de travail

Les repérages de chanteurs sont réalisés à pied ou en raquettes dès le mois de février, voire en janvier déjà lors d'hivers particulièrement doux. Les chanteurs sont dénombrés et

cartographiés le plus précisément possible. On recherche essentiellement le chant en continu et en sourdine du mâle, émis dans le nid ou à proximité immédiate de celui-ci, qui correspond à la phase d'installation du couple. Les arbres pourvus de cavité(s) convenant à la nidification ont été marqués afin, dans la mesure du possible, de les soustraire à l'abattage. Dès le mois de mars, chacun de ces arbres est visité et on en détermine l'occupation en grattant le tronc. La Chouette de Tengmalm au nid répond en principe à cette stimulation en bondissant au trou de vol. A partir de fin avril-début mai, les nichoirs sont contrôlés au moins deux fois dans la saison, afin d'en déterminer le contenu. Le nid est inspecté soit directement, soit au moyen d'une caméra introduite par le trou de vol. Les femelles au nid sont capturées le plus souvent sur leurs jeunes, à l'aide d'une épuisette et marquées ou contrôlées. Au moment du baguage, pour les jeunes comme pour les adultes, diverses mesures biométriques sont prises (longueur de l'aile pliée, de la troisième rémige primaire, du tarse et poids). L'âge des adultes est déterminé d'après le mode de renouvellement des rémiges, qui

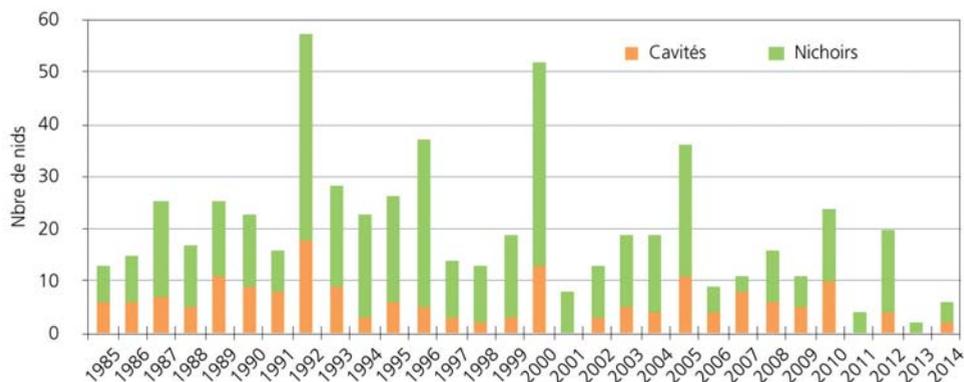


Fig. 2 – Nombre annuel de nids de Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* en cavités et en nichoirs de 1985 à 2014 dans les 150 km² du secteur étudié (N=601 ; cavités : 176, nichoirs : 425).

permet de les séparer en 3 catégories d'âge au moins (1 an, soit dans sa deuxième année civile, 2 a. c. ; 2 ans, soit 3 a. c., 3 ans et plus, soit min. 4 a. c.), selon les critères proposés par HÖRNFELDT *et al.* (1988). Nous notons encore le contenu du nichoir (nombre d'œufs, de jeunes et de proies avec leur détermination). Dès que leur âge le permet, les jeunes sont bagués et, lorsque le temps à disposition l'autorise, nous tentons la capture des mâles en nichoir, en installant un piège ou un haut-filet devant le trou de vol. La date de ponte du premier œuf est calculée à partir de l'âge (en jours) du jeune premier né de la nichée. Cet âge est déterminé à partir de son poids dans les tout premiers jours, puis en utilisant la longueur de l'aile pliée, selon les courbes de croissance données par KORPIMÄKI (1981). Après la nidification, le contenu du nichoir est prélevé, afin d'analyser en détail et d'identifier les restes de proies qui s'y trouvent. Un nid est considéré comme tel dès que la femelle a répondu au « grattage du tronc » pour les cavités et dès qu'il contient au moins un œuf dans les nichoirs.

Résultats

Effectifs nicheurs

Entre 1985 et 2014, 601 nids de Chouette de Tengmalm ont été suivis. Les cavités de Pic noir *Dryocopus martius* en ont abrité 176 et les nichoirs 425. Le nombre annuel de nids a fluctué entre 2 (le minimum en 2013) et 57 (le maximum en 1992) avec une moyenne de

20,0 sur l'ensemble des 30 années de suivi. La figure 2 montre ces variations très importantes du nombre de couples nicheurs et met en évidence quelques années d'invasion à effectifs très élevés qui ressortent nettement de l'ensemble, comme 1992, 1996, 2000, 2005 et 2010. Ce phénomène est largement connu chez cette espèce (SCHWERDTFEGER 1993 ; RAVUSSIN *et al.* 2001b). Ces années à forts effectifs sont généralement suivies « d'années maigres » avec chute brutale du nombre de nids. Malgré ces fluctuations manifestes, la tendance globale est nettement à la baisse, surtout cette dernière décennie. Les pics sont toujours moins marqués et les creux le sont par contre toujours plus. Ainsi, l'effectif annuel moyen était de 19,0 entre 1985 et 1989, de 29,4 entre 1990 et 1994, de 21,8 entre 1995 et 1999, de 22,2 entre 2000 et 2004, de 16,6 entre 2005 et 2009 et de 11,2 entre 2010 et 2014.

Les très importantes fluctuations interannuelles rendent cette évolution rebelle à une régression statistiquement significative, mais la moyenne mobile sur cinq ans montre bien à quel point la situation s'est péjorée au fil des années et ce de manière très claire (fig. 3). Après quelques années où le nombre de nids augmente, conséquence probable d'une meilleure prospection et d'un plus grand nombre de nichoirs, la diminution se manifeste de manière nette depuis le milieu des années 1990. Il y avait en moyenne environ 25 nids dans ces années et il n'en reste plus qu'une dizaine aujourd'hui. Ce constat n'est pas propre à notre région ; il est partagé par d'autres équipes travaillant sur cette espèce dans le massif du



Jura (P. Henrioux, comm. pers.) et ailleurs en Europe centrale, comme par exemple en Bourgogne F (H. Baudvin, comm. pers.), dans le Harz D (O. Schwerdtfeger, comm. pers.), en Forêt Noire D (KÖNIG 2014) ou encore dans la plupart des régions de Finlande (KORPIMÄKI & HAKKARAINEN 2012). Dans d'autres régions, des suivis à long terme ne montrent pas cette diminution. En Vénétie I, aucun changement n'est perceptible entre 1993 et 2014 (Fr. Mezzavilla, comm. pers.; MEZZAVILLA & LOMBARDO 2013) et dans l'est de la Belgique, la population serait même en augmentation temporelle (KORPIMÄKI & HAKKARAINEN 2012). Cependant, les raréfactions dominent largement et, pour la chaîne jurassienne, si une telle évolution se poursuit, la Chouette de Tengmalm pourrait totalement disparaître entre 2025 et 2035.

La diminution est générale, mais elle affecte plus les nids établis en cavités de Pic noir que les nichoirs. En effet, la proportion de cavités occupées diminue de manière significative¹ (les chiffres en exposant renvoient à l'appendice statistique), alors que ça n'est pas le cas de la proportion de nichoirs occupés².

Paramètres de la reproduction

Parallèlement aux importantes fluctuations de l'effectif nicheur, on observe des différences très marquées dans les paramètres annuels de la nidification. Les données complètes sont indiquées dans le tableau 1. Ces variations peuvent être résumées de la manière suivante. Les années à fort effectif nicheur se caractérisent par une date de ponte moyenne plutôt précoce, mais la saison de reproduction s'étale sur une longue durée, avec parfois des jeunes à l'envol d'avril à septembre. De telles années montrent une grandeur de ponte moyenne importante et un succès de la reproduction également important, avec par exemple une moyenne de plus de 5 jeunes par nid réussi en 1996, 2005, 2010 et 2012 et même supérieure à 6,0 en 2000. En 2000, près de 300 jeunes se sont envolés de nos nids et nichoirs. A l'opposé, les mauvaises années sont tardives, avec de petites grandeurs de ponte, un succès mitigé et un nombre de jeunes à l'envol beaucoup plus faible. L'extrême a été atteint en 2013, les deux seuls nids tentés ayant échoué.

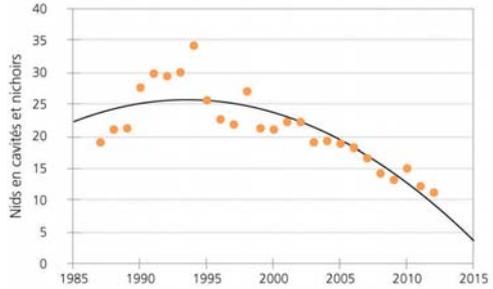


Fig. 3 – Evolution de l'effectif nicheur de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le Jura nord-vaudois et frontalier proche, de 1985 à 2014. Les points représentent la moyenne mobile sur 5 ans de l'effectif total annuel de nids en cavités et en nichoirs (moyenne 1985-1989, puis 1986-1990, ... jusqu'à 2010-2014)³.

Les autres très mauvaises années furent 2001, avec 8 nids tentés dont un seul devait réussir, et 2011, avec 4 nids tentés, dont 3 réussissaient mais chacun avec un seul jeune à l'envol. Là également, une tendance générale se manifeste avec des mauvaises années toujours plus marquées et une production de jeunes en baisse.

On n'observe aucune relation entre le nombre de nids au printemps et la rigueur de l'hiver, que ce soit avec le nombre de jours de gel (où la température minimale est inférieure à 0°C) en hiver⁴ ou avec le nombre de jours où la neige recouvre le sol, toujours en hiver⁵ (données de MétéoSuisse enregistrées à la station de La Chaux-de-Fonds NE, 40 km au nord-est, à la même altitude). Pour sa reproduction, la Chouette de Tengmalm semble parfaitement s'affranchir des rigueurs climatiques de l'hiver.

Date de ponte

La date moyenne de ponte connaît d'importantes variations interannuelles (fig. 4). Elle peut être très hâtive, comme le 18 mars 2000, où, à la précocité des très nombreux nicheurs s'ajoute une absence totale de nichées tardives ou de deuxièmes nichées. Elle peut être également beaucoup plus tardive, comme le 3 mai en 1994. Ces moyennes cachent toutefois de très importantes variations dans le déroule-

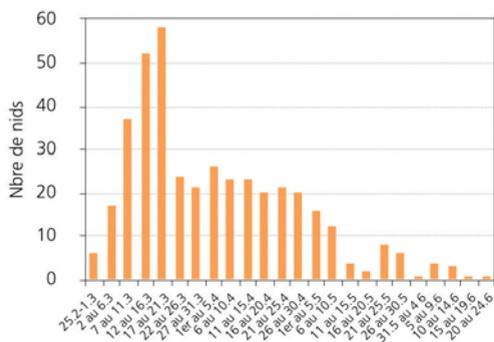


Fig. 4 – Début de la ponte chez la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le Jura nord-vaudois, basé sur la date de ponte du premier œuf de 407 nids entre 1987 et 2014.

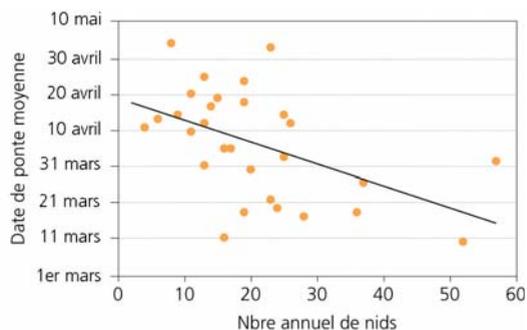


Fig. 5 – Relation entre la date moyenne annuelle de ponte et le nombre de nids⁶.

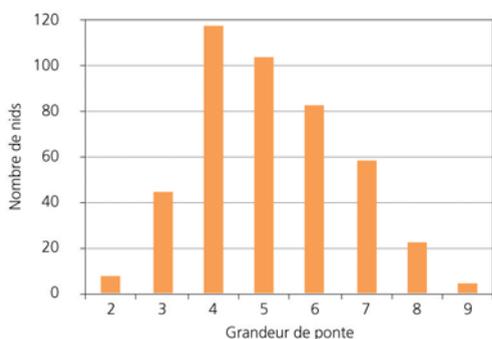


Fig. 6 – Grandeur de pontes complètes, de 1985 à 2014 (N=440).

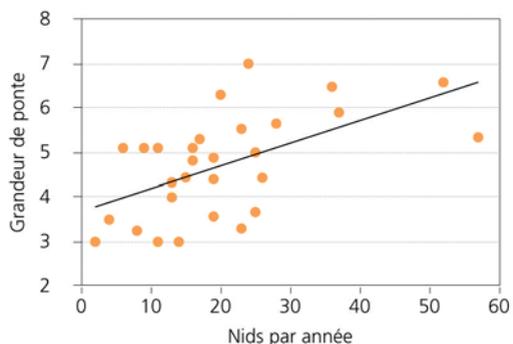


Fig. 7 – Relation entre la grandeur de ponte et le nombre annuel de nids⁸.

ment annuel de ces nichées. Ainsi, s'il existe une corrélation frappante entre le nombre de couples nicheurs et la précocité de la ponte (fig. 5), la durée de la saison de reproduction est très variable. Les mauvaises années ne connaissent que peu de tentatives de nidification dans un tout petit intervalle de temps. Il n'y a, par exemple, que 11 jours entre la date de ponte la plus précoce et la plus tardive en 2003 et 2009. A l'opposé, 100 jours séparent ces deux dates en 1990 et même 111 en 1996. Si l'on tient compte de la durée de ponte, d'incubation et d'élevage des jeunes au nid, la saison 1996 a vu les premiers œufs pondus dans les tout premiers jours de mars et les derniers jeunes ne se sont envolés qu'à la fin du mois d'août. La reproduction la plus précoce a eu lieu en 2000 avec une date de ponte minimale le 27 février. La plus tardive est

survenue en 1996 avec une ponte du premier œuf le 23 juin. Ces différences, qui marquent le déroulement de la saison de reproduction, traduisent les profondes disparités dans l'évolution des populations de proies qui, après avoir atteint leur maximum, peuvent brusquement chuter. Cet effondrement peut se manifester d'une saison à l'autre, comme de 2000 à 2001 ou de 2005 à 2006, mais aussi dans le courant de la saison, comme en 1992 où les nichées précoces connaissent un succès marqué (2,7 jeunes envolés par nid tenté, pour les 34 nids de la première moitié de la saison), alors que les pontes tardives ne produisent qu'un succès mitigé (1,9 jeune envolé par nid tenté pour les 22 nids de la deuxième moitié de la saison). Sur le long terme, entre 1987 et 2014, on ne note aucune tendance significative de changement dans cette date de ponte.

Grandeur de ponte

De 1985 à 2014, 440 pontes complètes ont pu être dénombrées (fig. 6). Nous avons éliminé de cette analyse les pontes pour lesquelles rien ne permettait d'affirmer qu'elles fussent complètes, par exemple les nids où on découvre des œufs abandonnés sans qu'il y ait eu suffisamment de temps d'incubation, ainsi que deux cas sortant de ce schéma, soit 10 œufs trouvés abandonnés le 2 mai 2000 dans un nichoir et même 12 œufs découverts dans un autre nichoir le 29 avril 1992. En l'absence d'analyse d'ADN, il est impossible d'affirmer qu'il s'agissait de pontes d'une seule femelle.

Là encore, les différences d'une année à l'autre frappent par leur amplitude. Les 24 nids de 2010 ont fourni la valeur annuelle moyenne la plus élevée avec une grandeur de ponte de 7,0. La valeur moyenne la plus faible étant obtenue en 1997 avec 3,0.

Aucune tendance de changement ne se dessine sur le long terme⁷. On observe par contre une corrélation positive hautement significative entre le nombre annuel de nids et la grandeur de ponte⁸ (fig. 7).

Succès de la reproduction

Plus encore que la période de reproduction ou la grandeur de ponte, la réussite de la nidification présente des variations considérables d'une saison à l'autre. Il s'agit là d'un élément clé de la biologie de la Chouette de Tengmalm. Plusieurs facteurs interviennent dans ce paramètre. Le ravitaillement de la nichée dépend bien sûr de l'abondance et de la qualité des proies dans les terrains de chasse, mais également des conditions atmosphériques. C'est aussi le taux de prédation exercé sur cette petite chouette qui est déterminant. Globalement, certaines années voient la réussite de plus de 90 % des nids (2000, 2003 ou 2005), alors qu'en d'autres, le pourcentage de réussite est très faible, voire même nul. En termes de jeunes envolés, le contraste est saisissant entre l'année 2000, où 288 jeunes ont été élevés, et 1997 ou 2011, où seuls 3 jeunes le sont, ou encore 2001 avec seulement 2 jeunes. Le pire en la matière a été 2013, où pour la

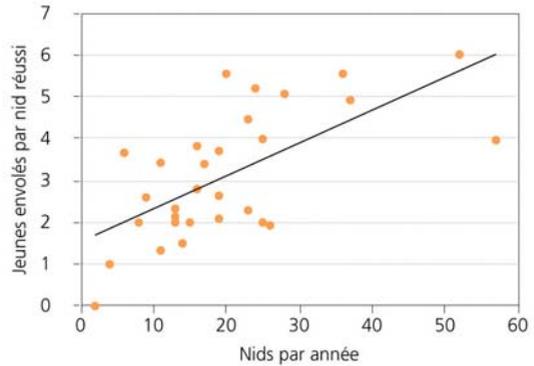


Fig. 8 – Relation entre le succès de reproduction et le nombre annuel de nids⁹.

première fois en 30 années de suivi, aucun nid n'a connu de réussite.

Deux paramètres rendent compte de cette réussite. Il s'agit du nombre de jeunes envolés par nid tenté, qui prend en compte tous les facteurs intervenant dans la saison, et le nombre de juvéniles envolés par nid réussi, qui permet de mieux mettre en évidence l'élevage des jeunes sans tenir compte de l'influence de la prédation et de l'abandon.

Le nombre de jeunes élevés par nid tenté est très faible certaines années. Il n'était que de 0,64 pour les 25 nids suivis en 1989 par exemple. Ce printemps-là, 11 des 25 nids ont subi la prédation, 3 furent abandonnés au stade des œufs et 3 ont échoué sans qu'on parvienne à en déterminer la cause. Les échecs ont affecté plus des deux-tiers des nids (17 sur 25 ; 68 %). En 1994, ce sont même 16 nids sur les 20 tentés (80 %) qui devaient échouer, 8 abandonnés au stade des œufs, 5 ayant subi la prédation et 3 pour une cause indéterminée. Les années ayant connu les pires conditions sont 1997 (2 nids réussis sur 14 tentatives (14,3 %) avec en tout 3 jeunes à l'envol), 2001 (4 pontes abandonnées sur 5 nids tentés et au final 2 jeunes à l'envol) et 2013 (2 pontes abandonnées de 1 et 3 œufs).

A l'inverse, certaines années connaissent des conditions très favorables. On l'a déjà évoqué à propos du nombre de nids tentés, mais la réussite n'est pas toujours au rendez-vous. L'année 2000 n'a connu que 3 échecs sur les 52 nids suivis (5,8 %) : un cas de prédation dû à la Martre des pins *Martes martes*,



B. Renevey

Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dévorant un micromammifère. Individu captif du parc de vision bavarois, Allemagne.

Tabl. 1 – Nombre de cavités et de nichoirs contrôlés entre 1985 et 2014 et principaux paramètres annuels de la nidification.

	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	
Sauf	Cavités	~80	~80	~90	~100	~110	~110	~120	~130	~130	~130	~130	94	85	74	70	109	88	93	104	104	115	119	126	137	137	134	134	120		
	Nichoirs	72	81	81	100	100	110	113	114	114	114	116	111	114	109	94	71	88	69	69	67	65	64	65	67	67	67	68	66	67	67
Nids	Cavités	6	6	7	5	11	9	8	18	9	3	6	5	3	2	3	13	0	3	5	4	11	4	8	6	5	10	0	4	0	2
	Nichoirs	7	9	18	12	14	14	8	39	19	20	20	32	11	11	16	39	8	10	14	15	25	5	3	10	6	14	4	16	2	4
	Total	13	15	25	17	25	23	16	57	28	23	26	37	14	13	19	52	8	13	19	19	36	9	11	16	11	24	4	20	2	6
Paramètres	Nids réussis [%]	53.8	53.3	48	58.8	32	65	75	81.4	89.3	20	57.7	78.4	14.3	69.2	57.9	94	20	56.3	89.5	57.9	92	55.6	63.6	75	27.3	79.1	75	75	0	50
	Date de ponte	5.4	21.4	13.4	9.4	9.4	28.3	19.3	6.4	24.3	3.5	15.4	2.4	19.4	15.4	25.4	18.3	[4.5]	26.4	20.4	25.3	17.4	13.4	9.4	22.4	26.3	14.4	4.4	<20.5	16.4	
	Grandeur de ponte	4.3	4.44	5	5.3	3.67	5.53	4.82	5.34	5.65	3.3	4.43	5.9	3	4	4.88	6.58	3.25	4	4.4	3.57	6.48	5.1	5.1	5.1	3	7	3.5	6.3	[3]	5.1
	Juv/Nid réussi	2.14	2	4	3.4	2	4.47	3.83	3.97	5.08	2.29	1.93	4.93	1.5	2.33	2.64	6.02	[2]	2	3.71	2.09	5.56	2.6	3.43	2.8	1.33	5.21	1	5.56	0	3.67
	Juv/Nid tenté	1.15	1.23	2	2	0.64	2.91	2.88	2.41	4.64	0.7	1.12	3.86	0.21	1.62	1.53	5.53	0.4	1.33	3.32	1.21	5.09	2.1	2.18	2	0.36	4.3	0.75	4.45	0	1.83

une nichée empoisonnée par les rodenticides anticoagulants et une cause indéterminée. De même, en 2005, il n’y a eu que 3 cas de prédation, probablement tous dus à la Martre, sur les 36 nids (92 % de nids réussis).

Si l’on prend en compte l’ensemble des nids tentés durant les 30 années, 201 (33,4 %) ont connu l’échec total. Il est souvent délicat de déterminer la cause exacte de l’échec, mais, incontestablement, la prédation due à la Martre en est la première cause avec au moins

80 cas. Précisons que si les cavités n’ont pas fait l’objet de mesures particulières de protection afin de limiter cette prédation, l’ensemble des nichoirs est muni de dispositifs visant à la restreindre. Divers dispositifs ont été utilisés (cf. RAUVSSIN et al. 2001a) et, actuellement, tous les nichoirs en place sont équipés du système à toit basculant (BEAUD 1995). Sans ces protections, le taux de prédation serait incontestablement encore beaucoup plus élevé.

Le tableau 1 résume les valeurs annuelles de l’ensemble de ces différents paramètres de la reproduction.

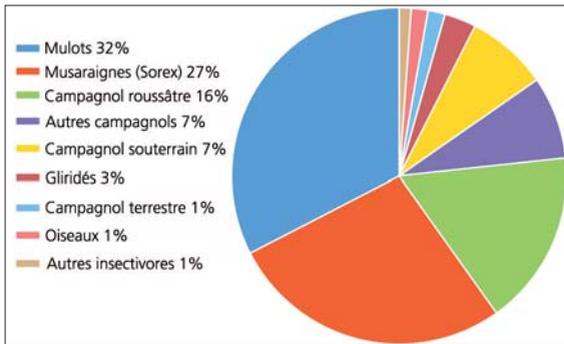


Fig. 9 – Proportions des principaux groupes de proies dans le régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*. Trois groupes dominent. Il s’agit des mulots *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis* et *A. sp* avec 32 %. Ensuite, les Musaraignes, essentiellement représentées par *Sorex araneus* avec 27 %. Enfin, le Campagnol roussâtre *Myodes (Clethrionomys) glareolus* avec 16 %. Les autres groupes sont : Campagnol souterrain *Microtus subterraneus*, les autres campagnols *Microtus arvalis*, *M. agrestis* et *M. sp*, le Campagnol terrestre *Arvicola terrestris*, les Gliridés (représentés par le Muscardin *Muscardinus avellanarius* et le Lérot *Eliomys quercinus*), ainsi que les oiseaux *Aves*. Cette représentation masque de très larges variations annuelles comme on peut le constater à l’analyse de la figure 10.

Régime alimentaire

Le régime alimentaire en période de nidification peut être appréhendé par deux sources de données. Il y a d’une part les surplus de proies trouvés dans les nids lors de leur contrôle et d’autre part, l’analyse des fonds de nichoir réalisée après l’envol de la nichée. Durant toute la durée de la nidification, le nid est maintenu propre par la femelle tant qu’elle y séjourne. C’est le cas jusqu’à ce que le plus petit des juvéniles soit autonome du point de vue thermorégulation. Cette autonomie est acquise vers 12 à 15 jours. Par la suite, la femelle ravitaille le nid ou parfois laisse au mâle le soin de s’occuper de sa nichée et déserte son territoire. Dès le départ de la femelle, les pelotes des jeunes s’accumulent sur le fond du nid. Ces fonds de nids fournissent donc un bon échantillon des proies consommées par les jeunes durant la dernière partie de l’élevage.

De 1982 à 2012, 216 fonds de nichoirs ont été analysés. Au total, 15443 proies ont pu être déterminées. Dix-sept espèces de mammifères et au moins 18 d’oiseaux ont pu être identifiées. Avec 98,3 % des proies, les



P.-A. Ravussin

Nichée de 7 jeunes Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* âgés de 2 à 12 jours, avec, dans les surplus de proies : 3 Campagnols roussâtres *Myodes glareolus*, 2 Campagnols agrestes *Microtus agrestis*, 1 Campagnol des champs *M. arvalis*, 1 Campagnol souterrain *M. subterraneus*, 1 Mulot à collier *Apodemus flavicollis*, 1 Mulot sylvestre *A. sylvaticus* et 1 Muscardin *Muscardinus avellanarius*. Jougue F25, 30 avril 2005.

mammifères dominant largement (Ravussin & Henrioux, *in prep.*). Certaines espèces sont très rares et n'apparaissent qu'exceptionnellement dans le régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm (Taupe d'Europe *Talpa europaea* :

1, Musaraigne bicolore *Crocidura leucodon* : 2, Musaraigne musette *Crocidura russula* : 6, Musaraigne aquatique *Neomys fodiens* : 5, Souris domestique *Mus domesticus* : 1, Léroty *Eliomys quercinus* : 4). D'autres sont beaucoup

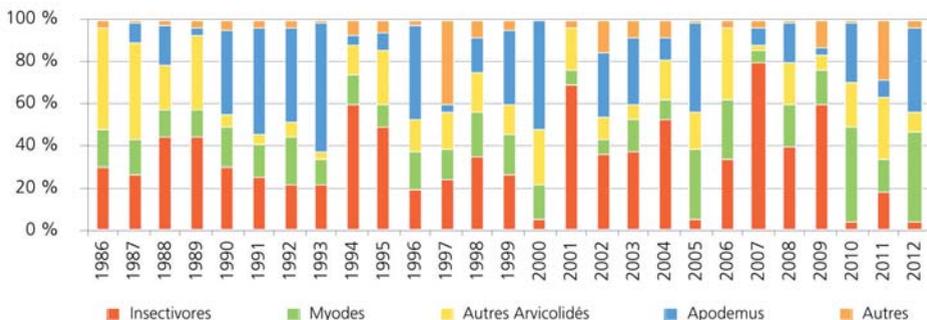


Fig. 10 – Variations annuelles des principaux groupes de proies identifiées dans les fonds de nichoirs entre 1986 et 2012. Entre 1986 et 1989, les variations sont faibles et ce sont les campagnols des genres *Microtus* (Autres Arvicolidés) qui dominent. De 1990 à 1993, les variations annuelles restent faibles, mais ce sont alors les mulots *Apodemus* qui sont prépondérants. Depuis 1993, les mulots fluctuent de manière plutôt cyclique, avec des pics tous les 3 à 5 ans. Les Insectivores (essentiellement *Sorex araneus*) sont des proies de remplacement. Elles sont abondantes dans les fonds de nichoirs lors des « mauvaises années », en particulier entre 2001 et 2004, et surtout en 2007 et 2009.

plus abondantes (Musaraigne carrelet *Sorex araneus*: 3418, Campagnol roussâtre *Myodes (=Clethrionomys) glareolus*: 2859, Mulots *Apodemus* sp., *A. sylvaticus* et *A. flavicollis*: 4939). La figure 9 montre les proportions des divers groupes de proies dans ce régime alimentaire et la figure 10 présente leurs variations annuelles entre 1986 et 2012.

Les années favorables se caractérisent par une faible diversité de proies et une abondance de proies profitables du point de vue calorique (Mulots *Apodemus*, Campagnols *Microtus* et parfois *Myodes*), alors que les défavorables montrent généralement une grande diversité avec une abondance de proies moins profitables comme les musaraignes du genre *Sorex*. Les oiseaux ne sont présents en nombre que les mauvaises années.

A la lecture de ces éléments, on remarque une nouvelle fois la très grande variabilité existant dans ces assortiments de proies d'une année à l'autre. La relation entre l'abondance de certaines espèces ou de certains groupes d'espèces avec la réussite de la nidification est très nette. Ainsi, les proies de loin les plus profitables sont les deux espèces de Mulots (*Apodemus sylvaticus* et *A. flavicollis*; fig. 11). A l'opposé, les musaraignes, essentiellement représentées par la Musaraigne carrelet *Sorex araneus*, sont abondantes les mauvaises années et pratiquement absentes lors des années se caractérisant par une belle réussite (fig. 12). Le Campagnol roussâtre *Myodes glareolus* ne montre que peu de fluctuations et est toujours présent en abondance moyenne, à l'exception notable des années 2010 et 2012 où il constitue respectivement plus de 44 % et plus de 42 % des proies (fig. 13). Enfin, les autres Arvicolidés, correspondant essentiellement aux espèces *Microtus subterraneus*, *M. arvalis* et *M. agrestis* ne traduisent pas ce succès de reproduction ($p=0,257$)¹⁰, alors qu'en Finlande, ce sont eux qui expliquent le mieux la réussite de la reproduction (KORPIMÄKI & HAKKARAINEN 2012).

Si les Musaraignes montrent de larges variations d'abondance, elles sont toutefois présentes chaque année. Tout comme le Campagnol roussâtre et, mais dans une moindre mesure, les campagnols du genre *Microtus* (Campagnol agreste *M. agrestis*, C. des champs *M. arvalis* et C. souterrain

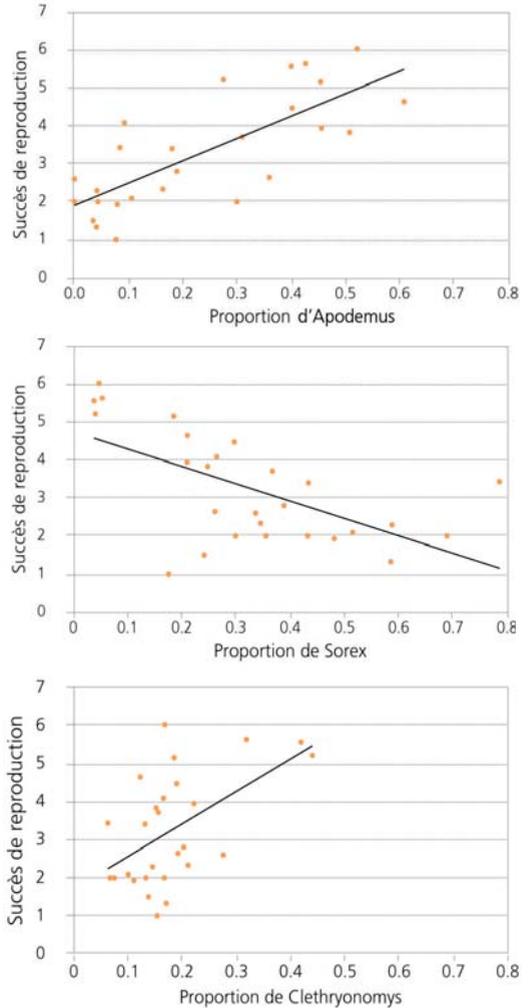


Fig. 11, 12 et 13 – Relation entre la proportion de certaines proies trouvées dans les fonds de niochirs et la réussite de la nidification entre 1986 et 2012, exprimée en nombre moyen de jeunes à l'envol par nichée réussie. Fig. 11 (haut) – Mulots (*Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus* et *A. sp*)¹¹; $p < 0,001$; fig. 12 (milieu) – Musaraignes (*Sorex araneus*, *S. sp.*, *S. minutus* et *S. alpinus*)¹²; $p < 0,001$; fig. 13 (bas) – Campagnol roussâtre (*Clethrionomys (Myodes) glareolus*)¹³; $p < 0,02$.

M. subterraneus). Le facteur clé de la reproduction de la Chouette de Tengmalm dans les montagnes du Jura, qui explique au mieux le nombre de couples, leur densité et leur réussite, est bien l'abondance des mulots (fig. 14)

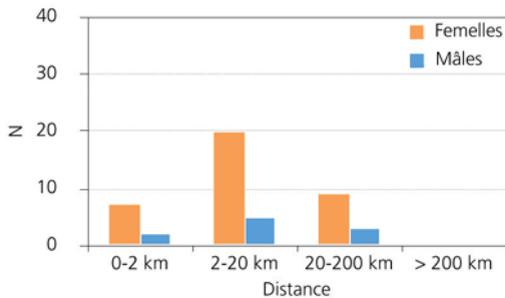


Fig. 14 – Dispersion juvénile, c'est-à-dire reprises ou contrôles de Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* baguées au nid dans notre zone d'étude. Pour leur « première nidification » (en fait, il s'agit du premier contrôle, qui peut survenir plusieurs années plus tard), la plupart (74 %) s'installent à moins de 20 km de leur lieu de naissance, mais plus d'un quart sont contrôlées entre 20 et 200 km (N=46; 36 femelles et 10 mâles).

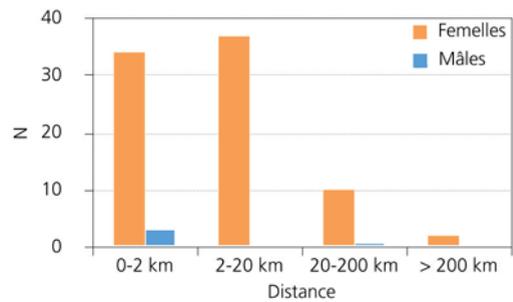


Fig. 15 – Déplacements des adultes (N=87; 83 femelles et 4 mâles): sédentarité importante (85 % se déplacent à moins de 20 km), mais... déplacements marqués pour 15 %, parfois à très longues distances, jusqu'à près de 800 km. Cette représentation est biaisée, car la probabilité de contrôle à courte distance est plus élevée, vu le nombre d'équipes travaillant sur cette espèce dans le massif du Jura. Les oiseaux quittant ce massif ont une très faible probabilité d'être contrôlés ou repris.

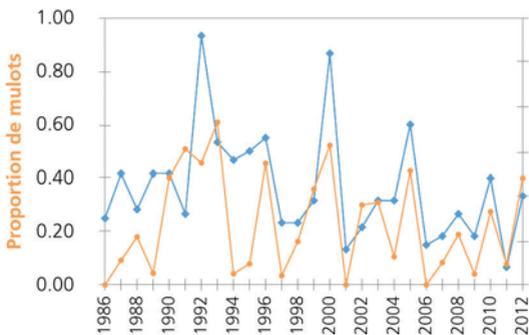


Fig. 16 – Relation entre la proportion de mulots (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis* et *A. sp.*) dans les fonds de nichoirs et le nombre annuel de nids de Chouette de Tengmalm. La corrélation est peu évidente dans les années quatre-vingts, mais beaucoup plus marquée par la suite. Les mulots sont des proies très profitables. Leurs fluctuations expliquent en grande partie celles des Chouettes de Tengmalm dans notre secteur d'étude.

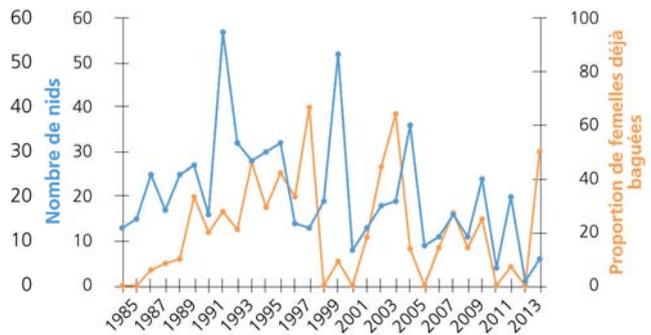


Fig. 17 – Should I stay or should I go? Le dilemme de la Chouette de Tengmalm femelle qui vient de nicher. Le graphique montre l'évolution du nombre annuel de nids et le pourcentage de femelles déjà baguées. Données basées sur la capture de 399 femelles capturées.

Analyse des reprises de bagues

De 1985 à 2014, 1634 jeunes, 397 femelles et 26 mâles ont été capturés et bagués au nid. De ces jeunes, seuls 46 (2,8%) ont été contrôlés (c'est-à-dire capturés vivants et relâchés) ou repris (c'est-à-dire retrouvés morts) par la suite. Ce très faible taux de reprise pose de gros problèmes d'interprétation et laisse des quantités d'hypothèses ouvertes. Où vont et que deviennent les 97,2 % de poussins dont on n'a pas de nouvelles? On peut noter que notre

secteur d'étude est en limite de la région de Franche-Comté, qui abrite la plus grande partie de la population française, mais où aucun travail de contrôle de nichoirs et de captures d'oiseaux n'est entrepris (COLLECTIF 2013).

Les Chouettes de Tengmalm ne sortent pratiquement jamais des étendues de forêts de montagne, où la probabilité de reprise est très faible. Il y a bien sûr une mortalité très élevée. Une espèce capable d'élever jusqu'à 9 jeunes en

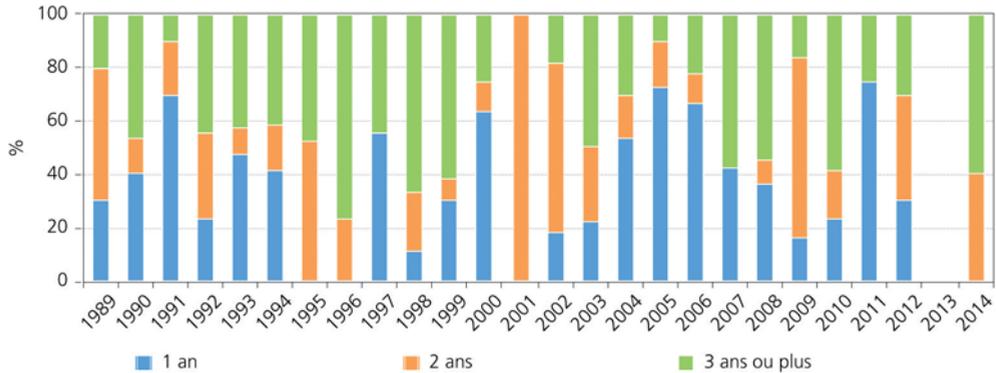


Fig. 18 – Classes d'âge des femelles nicheuses déterminé d'après le mode de renouvellement des rémiges (1 an = 2 a. c., 2 ans = 3 a. c., 3 ans ou plus = 4 a. c. ou plus).

une nidification est forcément sujette à un taux de mortalité important. Toutefois, l'absence de reprises ne nous permet pas de savoir où et quand cette mortalité intervient. Les données de reprises montrent aussi que les déplacements peuvent se réaliser sur des distances importantes (fig. 14), mais on n'a pas obtenu de reprises ou de contrôles de « nos » jeunes à plus de 200 km de leur lieu de naissance, alors qu'on sait que le phénomène existe, par le contrôle dans le massif du Jura de jeunes bagués ailleurs. Ainsi, lors du printemps 2000, 4 oiseaux nés en Allemagne en 1999, ont été contrôlés à des distances de 362 à 787 km de leur lieu de naissance (GERBER & BASSIN 2001).

Le taux de contrôle des oiseaux bagués adultes est nettement supérieur. Sur les 423 adultes capturés, il y a eu 89 contrôles (21 % ; fig. 15). La plupart de ces oiseaux n'ont été contrôlés qu'une seule fois, mais 19 l'ont été deux fois, 3 contrôlés trois fois et un seul oiseau l'a été à quatre reprises. Malgré cela, la caractéristique la plus marquante résultant de la capture généralisée des adultes est la proportion très importante d'oiseaux non bagués présents chaque année. Alors que la capture des femelles est réalisée systématiquement depuis 30 ans, près de 80 % d'entre elles ne sont pas baguées. A l'évidence, cela traduit une absence de fidélité au site de nid et un nomadisme très marqué. D'une année à l'autre, la proportion de femelles déjà baguées fluctue de manière très importante (fig. 17). Lors des invasions de 2000 et de 2005, il y a très peu de femelles nicheuses marquées, car la plupart sont des jeunes provenant d'autres

populations. Juste après (2001, 2006 et 2011), il n'y en a même plus du tout, ce qui montre leur désertion totale après une année d'abondance. Entre les pics, il y a augmentation des contrôles de bagues, traduisant probablement une plus forte tendance à la sédentarité.

Ce nomadisme est confirmé par les classes d'âge des femelles nicheuses. La proportion d'oiseaux âgés d'un an (2 a. c.) est par exemple très élevée en 1991, 2000 et 2005, alors que les années précédentes connaissent un succès très mitigé. De même, les années qui suivent celles à forte production de jeunes, ne montrent généralement pas de proportion élevée de jeunes oiseaux (fig. 18).

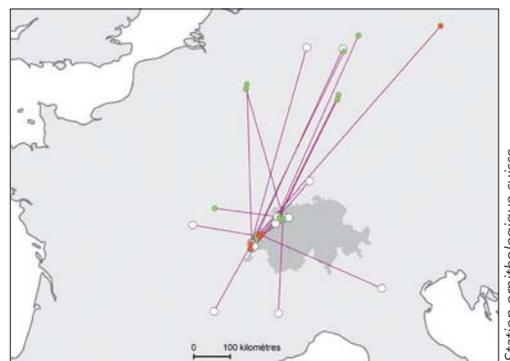


Fig. 19 – Reprises de Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* à plus de 100 km de leur lieu de baguage, depuis le 1.1.1970 (données de la Station ornithologique suisse de Sempach). En couleur, le lieu de baguage : vert pour des oiseaux bagués comme poussins, rouge pour des oiseaux bagués adultes ; o : lieu de reprise.

Station ornithologique suisse

La longévité maximale est d'au moins 8 ans. Il s'agit d'un oiseau bagué femelle adulte le 9 mai 1987 dans le nichoir TB37 (Les Fourgs, Doubs, France) à quelques mètres de la frontière suisse. A cette époque, on ne distinguait pas les classes d'âge des adultes. Il est donc impossible de savoir s'il était âgé d'un an ou plus. Cette femelle a ensuite été contrôlée en 1990, à 3300 mètres de là, dans le nichoir TB18 (Baulmes VD), puis deux ans plus tard au TB05, 800 mètres plus loin et enfin en 1994, au TM48 à Bullet VD à 7 km de son site précédent. Ces petits déplacements illustrent la sédentarité d'une partie des individus de l'espèce, mais l'absence de contrôles en 1988, 1989, 1991 et 1993 nous interpelle. Cette femelle était-elle présente dans notre secteur d'étude? A-t-elle niché dans des nids qu'on n'a pas découverts ou au contraire s'est-elle abstenue de nicher? Ou encore, était-elle ailleurs durant ces années d'absence? Ces questions résument bien les nombreuses inconnues qui subsistent dans la connaissance des phénomènes de sédentarité ou de nomadisme de l'espèce.

Ces observations, qui ont nécessité un nombre très élevé de sorties, de déploiements

d'échelle, de kilomètres de voitures, travail entièrement bénévole assuré depuis près de 30 années par des passionnés, montrent clairement les limites d'une telle pratique. Certes ces données documentent des cas de sédentarité claire, d'autres de nomadisme marqué, mais on voit mal comment la poursuite de ces méthodes pourrait améliorer notre connaissance des modalités de déplacements et des causes de mortalité de la Chouette de Tengmalm. A l'évidence, une meilleure connaissance des déplacements et du mode de vie de cette petite chouette nécessitera d'autres voies de recherche. Les géolocalisateurs, très employés sur certaines espèces d'oiseaux, demandent la recapture de l'oiseau pour être interprétés. Ici, le taux de recapture est tellement faible que cette technique est clairement inutile. L'avenir sera sans doute à des balises suffisamment miniaturisées et autonomes pour être portées par un oiseau de 100 à 150 g, forestier et nocturne, ce qui, actuellement encore, soulève de gros problèmes techniques.

Evolution

Bilan

La Chouette de Tengmalm présente une biologie très particulière, avec des mâles plutôt sédentaires (KORPIMÄKI & HAKKARAINEN 2012) et liés à quelques sites de nidification et des femelles beaucoup plus nomades, se déplaçant à la recherche de conditions alimentaires favorables à la reproduction. Ce mode de vie est à l'origine de l'amplitude de ses fluctuations. Il s'agit là d'une caractéristique fondamentale chez cette espèce qui peut être abondante une certaine saison et beaucoup plus rare, voire absente à d'autres. Toutefois, cette présence, plutôt que cette population, est le fait d'individus très mobiles, liés ni à leur territoire, ni à leur couple. Les notions de couples, de territoire et de populations prennent d'ailleurs chez cette espèce une forme très singulière. Ainsi, le couple est une forme de partenariat très momentané qui, souvent, ne dure même pas jusqu'à l'envol des premiers jeunes, phénomène particulièrement original dans le monde des oiseaux. La femelle entièrement dépendante du mâle pour les phases de ponte, d'incubation et du début d'élevage des jeunes, n'hésite en effet pas à laisser à ce dernier le soin de terminer l'élevage



O. Jean-Petit-Maitile

Chouette hulotte *Strix aluco* quittant son nid établi en cavité de Pic noir *Dryocopus martius*. Pré de Rolle, Aubonne VD, 1440 m, 15 mai 2005.

de la nichée, et peut alors se déplacer sur des dizaines, et même des centaines de kilomètres pour accomplir, durant la même saison, une deuxième nidification (BAUDVIN et al. 1985; RAVUSSIN et al. 1993). De même, que dire du territoire lorsque l'on entend deux mâles chanter à proximité immédiate, voire sur le même arbre, sans manifester d'apparente animosité? CHABLOZ et al. (2001) ont même observé trois nichées simultanées dans un seul arbre au printemps 2000! Les densités de nids peuvent atteindre des valeurs très élevées lors de pullulations de rongeurs, comme l'ont constaté RAVUSSIN et al. (1993) au printemps 1992, avec 12 nids sur 0,8 km². Enfin, la notion de population, si elle est appliquée à la région, fait référence à des individus largement renouvelés d'une saison à l'autre, alors qu'appliquée aux individus, elle prend une dimension spatiale difficile à cerner.

Les variations d'effectif de nicheurs, plus ou moins cycliques, sont d'origine parfaitement naturelles. Elles dépendent de celles de leurs proies, surtout des mulots et des campagnols, dont l'abondance varie également de manière importante en fonction de la fructification de certains arbres, qui fournissent de la nourriture à ces petits mammifères. On sait qu'en Finlande, en moyenne, on connaît une bonne année tous les quatre à cinq ans, suivie d'une année de disette et de deux ou trois intermédiaires (KORPIMÄKI & HAKKARAINEN 2012). La situation dans nos régions apparaît toutefois beaucoup plus complexe qu'en Fennoscandie. L'évolution cyclique ne se manifeste pas entre 1985 et 1996, malgré un pic très important en 1992. A la suite de ce premier sommet, la population nicheuse est restée à un niveau plutôt constant et élevé durant quatre ans. Ce n'est qu'ensuite que les cycles se révèlent de manière nettement plus marquée. Une « bonne année » est suivie d'une brusque chute du nombre de couples nicheurs. Petit à petit, les effectifs vont se reconstituer en quatre ou cinq ans. Le phénomène subit encore une évolution plus chaotique depuis le pic de 2010.

Néanmoins, globalement, plus de 30 années de suivi montrent une tendance à long terme clairement négative. Les pics de population sont toujours moins marqués et les creux le sont toujours plus. L'année 2013, avec absence totale de réussite, fut de loin la pire que nous

ayons connue et rien ne permet d'espérer une inversion du phénomène.

Comment expliquer cette raréfaction continue malgré des efforts de protection constants et intensifs? La collaboration avec les autorités forestières a permis la sauvegarde d'une grande partie des arbres à cavités. De très nombreux nichoirs équipés de systèmes réduisant la prédation, fournissent des cavités supplémentaires et relativement sûres.

Causes possibles

Quatre éléments probablement intimement liés nous semblent pouvoir être envisagés pour expliquer cette évolution. Ce sont la concurrence avec la Chouette hulotte *Strix aluco*, l'offre en nourriture, la gestion forestière et les conséquences du réchauffement climatique, ce dernier étant peut-être la cause au moins partielle des deux premiers.

Concurrence avec la Hulotte

Chez les rapaces diurnes comme chez les nocturnes, la prédation de la part des grandes espèces sur les plus petites est un processus courant et largement décrit (MIKKOLA 1976). Sur 91 cas de prédation répertoriés par MIKKOLA (1983), la Chouette de Tengmalm a été victime du Grand-duc d'Europe *Bubo bubo* 36 fois, de l'Autour des palombes *Accipiter gentilis* 26 fois, de la Chouette de l'Oural *Strix uralensis* 12 fois, de la Chouette hulotte six fois et de la Chouette épervière *Surnia ulula* trois fois. Dans nos régions, seuls l'Autour et la Hulotte sont présents en nombres. Tous deux sont des prédateurs potentiels bien répandus dans les forêts d'altitude.

La Chouette de Tengmalm a toujours occupé les secteurs les plus froids des forêts du Jura, constatation déjà mentionnée dans les premiers travaux publiés sur cette espèce dans le Jura vaudois (MEYLAN & STALDER 1930). Elle y a été confinée probablement en grande partie à cause de la concurrence exercée par la Chouette hulotte. Lors de la recherche des premiers nids de Chouette de Tengmalm, il était frappant de constater que, dans nos régions, les espèces s'excluaient de manière quasi générale. La Chouette hulotte occupait l'adret de la chaîne du Jura, pratique-

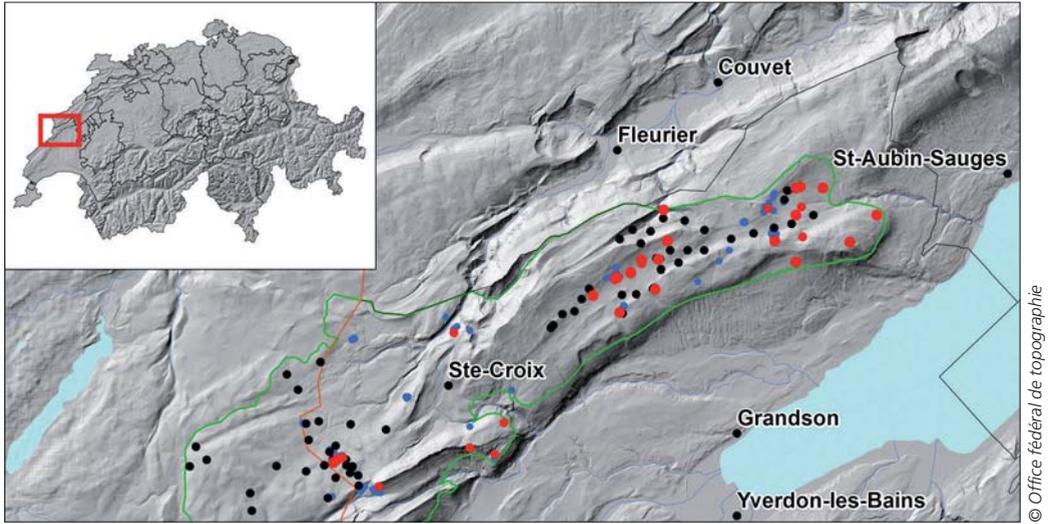


Fig. 20. Carte de la zone d'étude avec la localisation des nichoirs (ronds noirs) et des cavités (ronds bleus) et les lieux de présence de la Hulotte *Strix aluco* au printemps 2014 (ronds rouges, données personnelles et celles tirées de www.ornitho.ch).

ment jusqu'à la limite de la forêt, alors que la Chouette de Tengmalm se cantonnait dans les secteurs plus froids de l'ubac (RAVUSSIN *et al.* 1994). Or, ces deux espèces exploitent les mêmes proies, en particulier les plus profitables : mulots et Campagnol roussâtre (ROULIN *et al.* 2008, 2009). Elles utilisent toutes deux les cavités de Pic noir pour nicher et leur habitat favori est la futaie. Il n'est pas étonnant, dès lors, qu'une concurrence marquée existe entre elles. Selon le principe d'exclusion compétitive de Gause (deux espèces partageant les mêmes exigences écologiques ne peuvent coexister à long terme dans un même milieu, l'une des deux finissant par éliminer l'autre tôt ou tard), il paraît logique d'admettre que, dans de telles conditions d'antagonisme, les deux espèces ne peuvent que difficilement cohabiter. Or, la Hulotte s'est maintenant implantée dans de nombreux secteurs d'où elle était historiquement absente. Au printemps 2014 par exemple, au faite d'une progression lente mais régulière, des chanteurs se sont manifestés dans au moins 21 des 41 sites à cavités contrôlés. Il s'agit donc maintenant d'une présence continue et généralisée dans de nombreux secteurs traditionnellement réservés à la Chouette de Tengmalm (fig. 20). On remarquera aussi que la diminution des nids de Chouette de Tengmalm affecte plus les cavités, utilisables par la Hulotte, que les nichoirs que

cette dernière ne peut occuper, le diamètre du trou de vol étant trop petit pour lui permettre l'entrée.

Comment expliquer cette augmentation de la Hulotte dans les secteurs à Chouette de Tengmalm ? Il faut d'abord admettre que si la Hulotte est présente dans ces milieux, c'est que les conditions alimentaires le lui autorisent. D'autre part, incontestablement, la Hulotte est favorisée par le réchauffement climatique, qui lui permet de se maintenir, en particulier durant l'hiver, dans des habitats qui lui étaient interdits jusqu'alors. Enfin, il convient de relever une probable responsabilité des ornithologues dans ce phénomène, qui installent des nichoirs à Hulotte, parfois en nombres et en densités très élevés. Cette installation a probablement stimulé les populations de Hulottes, les poussant à investir de nouveaux habitats. Pour le maintien de la Chouette de Tengmalm, il serait sans doute souhaitable de renoncer à installer des nichoirs à Hulotte dans les milieux de montagne. On relèvera tout de même qu'en présence de Hulottes, les Tengmalm sont sans doute plus discrètes, donc plus difficiles à localiser.

En l'absence de la Chouette hulotte, la Chouette de Tengmalm pouvait maintenir une présence constante entre les années de pics d'abondance des proies les plus profitables. C'est probablement la situation qui prévalait

avant. Avec la Hulotte, la cohabitation est beaucoup plus délicate. Très sédentaire, très territoriale, la Hulotte peut potentiellement exercer sur la Chouette de Tengmalm une prédation et une concurrence sévère, tant pour la recherche des sites de nid que pour la nourriture. Cette dernière ne pourrait résister que lors des pics d'abondance des proies où la manne importante à disposition permet une cohabitation momentanée. C'est une situation connue dans certaines régions, probablement nouvelle pour le Haut-Jura à l'échelle de ces trois décennies de suivi, mais qui, au vu de l'évolution actuelle du climat, risque fort de se maintenir et même de s'intensifier.

Influence du traitement forestier

Le milieu idéal pour la Chouette de Tengmalm est la forêt de type Hêtraie à sapins de l'étage montagnard (*Abieti-fagenion*), selon la typologie de DELARZE & GONSETH (2008). Elle y occupe les vieilles futaies où cohabitent dans la strate arborescente, le Hêtre *Fagus sylvatica*, le Sapin blanc *Abies alba* et l'Épicéa *Picea abies*. Ce sont les très vieux hêtres qui abritent les cavités de Pic noir indispensables à sa nidification et, dès le début de notre étude, la disparition par abattage de certains de ces arbres nous a alarmés. Nous avons donc pris contact avec les forestiers responsables de ces secteurs, afin de maintenir ces arbres clés. Les arbres à cavités sont depuis lors munis d'une marque de peinture et en principe épargnés. Cette collaboration a généralement fonctionné à notre satisfaction. Toutefois, depuis le passage de l'ouragan « Lothar » du 26 décembre 1999 et suite aux travaux forestiers réalisés dans les secteurs dévastés, nous avons vu disparaître une quantité non négligeable de vieux hêtres de futaies, porteurs de loges. L'ouragan lui-même en a directement fait disparaître une série. D'autres, fragilisés par la destruction de la futaie ont disparu par la suite. Il est bien clair que les hêtres restés isolés au milieu de zones où l'ensemble des autres arbres a disparu ont une faible chance de résister aux tempêtes suivantes. Mais l'abattage a également affecté des hêtres aux marques bien visibles et dans des secteurs où les dégâts étaient limités, parfois à la suite de... malentendus. Des sites entiers abritant la Chouette de Tengmalm

ont perdu tous leurs arbres à cavités. Dans le secteur le plus favorable, on a noté la disparition de deux sites complets (de deux et trois arbres à cavités), ainsi que six arbres porteurs de loge(s) dans les trois autres îlots. Cela représente près de la moitié des arbres permettant la nidification de la Chouette de Tengmalm dans cette forêt (11 sur 23), presque tous entre 1999 et 2002. Cette situation est d'autant plus inquiétante que les hêtres, en particulier ceux de futaie, sont de plus en plus et trop souvent sélectivement éliminés dans de nombreux secteurs de forêts. L'exploitation forestière dans ces forêts de montagne favorise les conifères, dont le rendement est plus intéressant, au détriment du Hêtre, de moindre rapport. De plus, les aléas du marché du bois contraignent communes et exploitants à une rentabilité économique qui laisse trop souvent l'aspect biodiversité de côté. Le développement récent de la filière Bois-Energie, vantée pour ses intérêts « écologiques » : énergie renouvelable, peu polluante et de proximité, aboutit à une exploitation beaucoup plus intensive du hêtre, véritablement éliminé sur certaines parcelles. On observe donc que l'exploitation s'est notablement intensifiée ces dernières années, en particulier dans les vieilles futaies, les secteurs les plus riches pour la Chouette de Tengmalm. La suppression des vieux hêtres de futaie crée des trouées dans lesquels les jeunes hêtres prolifèrent en fourrés touffus peu favorables à cette espèce. La perte de la strate arborescente affecte négativement la Chouette de Tengmalm de plusieurs manières. Elle est la cause d'une diminution de la quantité de faînes et autres fruits qui sont à la base de la chaîne alimentaire et source de nourriture des petits rongeurs. En outre, elle favorise également la prédation subie par cette chouette. Les observations directes montrent que les déplacements nocturnes s'effectuent par petites étapes à mi-hauteur dans la forêt, entrecoupées d'affûts à partir des branches latérales. De jour, elle se cache le long des troncs des grands conifères. Le rajeunissement des futaies, la privation de ces zones essentielles pour échapper à ses prédateurs tant nocturnes (Hulotte, Martre...) que diurnes (Autour...). De plus, ce rajeunissement affecte également d'autres espèces, comme par exemple le Pic



P.-A. Ravussin



En haut à gauche, habitat idéal, futaie richement structurée avec mélange optimal de hêtres et de conifères; en bas, futaie rajeunie avec élimination sélective des hêtres; en haut à droite, exemple de « rajeunissement radical » : exploitation intensive des arbres, aboutissant à un milieu nettement moins favorable. Forêt de la Limasse, Baulmes VD, à gauche 20 octobre 2014, à droite 6 novembre 2010.

noir, dont la diminution se répercute directement dans l'offre en cavités de nidification.

On peut rappeler que si quelques minutes suffisent pour abattre un hêtre de futaie, il a fallu près de 80 ans pour qu'il produise des faînes et près de 150 ans pour qu'il devienne un arbre à cavités. Il est essentiel que ces éléments soient mieux pris en compte à l'avenir. Il faut également savoir que si la majorité des nids sont actuellement établis en nichoirs, cette situation n'est rendue possible que grâce au dévouement bénévole d'équipes d'ornithologues et que la survie à long terme de l'espèce – et de nombreuses autres espèces rares dépendant des cavités de Pic noir – passe par le maintien de ces îlots de vieilles futaies riches en hêtres à cavités.

Globalement toutefois, une majorité des sites de nidification et la plupart des arbres à cavités ont pu être maintenus. Ce n'est donc pas la disparition des arbres à cavités qui est la cause principale de la raréfaction de la Chouette de Tengmalm.

Réchauffement climatique

Nous ne reviendrons pas en détail sur cette notion, nous contentant de rappeler qu'il se manifeste de manière nette en Suisse depuis le milieu des années 1980. Ce phénomène de réchauffement climatique favorise incontestablement la Hulotte, en lui permettant

de s'installer dans des secteurs d'où elle était exclue auparavant. Si ces conditions se maintiennent, on voit mal comment la Chouette de Tengmalm pourrait trouver une parade. Les forêts du Jura étant confinées *grosso modo* en dessous de 1400 m d'altitude, elles ne présentent pas d'échappatoire. La Chouette de Tengmalm fait donc figure de victime toute désignée de ce phénomène.

Modifications des conditions trophiques

Si les chouettes de Tengmalm sont de moins en moins nombreuses, c'est peut-être que les conditions alimentaires les retiennent moins. Les seules données de l'abondance et de la diversité des populations de micromammifères dont nous disposons, sont celles de l'analyse des fonds de nichoirs. Ce sont donc des données indirectes qu'il est difficile de comparer aux résultats de piégeages standardisés par exemple. Cependant, on peut facilement comprendre que les dynamiques de populations de proies sont à la fois la cause de la raréfaction de la Chouette de Tengmalm et, en partie du moins, la conséquence de phénomènes à large échelle comme le réchauffement climatique, le traitement forestier (suppression des hêtres de futaie et donc diminution de la production de faînes) et la prédation exercée par la Hulotte, portant essentiellement sur les mulots et les campagnols. L'explication pourrait résider entre autres dans la succession d'hivers doux, beaucoup plus fréquents qu'auparavant. On a pu en effet constater (SOLONEN 2004) qu'en Finlande la douceur de l'hiver joue un rôle marqué sur l'abondance des campagnols, favorisant plutôt les espèces sédentaires comme la Hulotte, au détriment d'espèces plutôt erratiques comme le Hibou moyen-duc *Asio otus* ou la Chouette de Tengmalm.

Conclusion: application à la conservation de l'espèce

Si la raréfaction de la Chouette de Tengmalm a probablement une origine plurifactorielle, on peut toutefois intervenir sur certains de ces facteurs pour en atténuer les conséquences.

La gestion forestière devrait prioritairement

assurer le maintien des vieilles futaies. Il ne s'agit pas de supprimer toute intervention, mais simplement d'en maintenir leur qualité de futaies. Plutôt que de rajeunir des pans entiers de forêts, des interventions ponctuelles et limitées devraient être favorisées. La coexistence du Hêtre, de l'Erable, de l'Epicéa et du Sapin blanc devrait être préservée en respectant leur présence naturelle. Leur coexistence représente de la diversité, tant dans la structure forestière que dans les communautés floristiques et faunistiques qui en dépendent.

Lorsque les forêts n'ont plus la structure de futaies, il faut absolument assurer le maintien d'îlots de vieille forêt en qualité et en nombre suffisants. En 2014, les deux seuls nids établis en cavités de Pic noir de toute notre zone d'étude, l'ont été dans un secteur où on a pu organiser le maintien d'îlots de vieille futaie en accord avec les forestiers.

La conservation des arbres à cavités devrait être plus conséquente, en protégeant certes l'arbre lui-même, mais aussi ceux qui les entourent dans un certain périmètre, afin de conserver des îlots de surface suffisante, fournissant sites de nid, mais aussi repaires diurnes.

La gestion de l'ensemble de la forêt devrait prévoir le renouvellement de ces grands hêtres de vieux peuplements pour les décennies à venir.

Enfin, on devrait renoncer à installer des nichoirs à Hulotte en altitude.

Remerciements – Il s'agit d'un travail totalement bénévole mené à bien grâce à l'enthousiasme et au dévouement de l'équipe du GOBE (Groupe ornithologique de Baulmes et environs). Ont participé aux contrôles ces dernières années: Yves Collioud, Jacques Roch, Valérie Badan, Françoise Walther, Fabio Cléménçon, Martin Spiess, Chantal Guggenbühl, Catherine Loumont, Sylvie Queille, Yves Menétrey, Sonia Joss, Sandy Bonzon, Maryjane Klein, Sylvie Pazzi, Jean-Pierre Cosandier, Marinette Bachmann, ainsi que les nombreux oubliés que nous prions de nous excuser. Sans cette aide bienvenue, tout ce travail d'étude et de protection ne serait simplement plus possible. Jacques Laesser et Dominik Hagist nous ont fourni les données



P.-A. Ravussin

Installation d'un nichoir à toit basculant. Provence VD, 27 octobre 2007

de baguage et de reprises pour la Suisse à partir de la banque de données de la Station ornithologique suisse de Sempach, ainsi que la carte des reprises. Benoît Renevey nous a fourni la photo de la page 12 et Olivier Jean-Petit-Matile celle de la page 18. Le manuscrit a bénéficié de la lecture, des corrections, des suggestions et des améliorations de Hugues Baudvin, Alexandre Roulin, Fränzi Korner, Bertrand Posse, Alain Barbalat et Niklaus Zbinden. La construction des nichoirs assurée par les bénévoles du GOBE et du COSNY (Cercle ornithologique et de sciences naturelles d'Yverdon) a été financièrement aidée par Pro Natura Vaud, le WWF Vaud et la Société vaudoise pour la protection des animaux. A tous, nous adressons nos plus vifs remerciements.

Résumé – Quel avenir pour la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le massif du Jura? Bilan de trente années de suivi.

La Chouette de Tengmalm est étudiée depuis plus de 30 années dans une zone de 150 km² dans le massif du Jura au nord du canton de Vaud (CH) et dans le département du Doubs (F). Six cent un nids ont été suivis: 176 en cavités de

Pic noir *Dryocopus martius* et 425 en nichoirs. Annuellement, le nombre de nids a fluctué entre 2 (le minimum en 2013) et 57 (le maximum en 1992), avec une moyenne de 20,0. Globalement, le nombre de nids diminue nettement, au point que, si cette évolution se poursuit, l'espèce pourrait disparaître du massif du Jura entre 2025 et 2035.

La ponte se déroule entre fin février et fin juin, avec de très larges variations, portant aussi bien sur la moyenne que sur la durée de la saison. La grandeur de ponte varie de 2 à 9, avec des différences marquées dans les moyennes d'une année à l'autre: maximum de 7,0 en 2010 et minimum de 3,0 en 1997.

Le succès de la reproduction montre également de très fortes variations d'une année à l'autre. Il est dépendant de l'offre en nourriture, mais aussi de la prédation exercée par la Martre *Martes martes* qui peut atteindre des valeurs très élevées.

Tous ces facteurs sont intimement liés. Le nombre annuel de nids est corrélé de manière significative avec une date de ponte précoce, une grandeur de ponte et un succès de la reproduction élevés.

La nourriture apportée aux jeunes est dominée

par trois types de proies : les mulots *Apodemus* sont les plus abondants et expliquent clairement le succès de reproduction. Le Campagnol roussâtre *Myodes glareolus* joue aussi un rôle important. A l'inverse, la Musaraigne carrelet *Sorex araneus* est une proie abondante, mais surtout présente lorsque les mulots et campagnols font défaut. Son abondance est corrélée avec un mauvais succès de reproduction.

Les reprises et contrôles d'oiseaux bagués montrent un nomadisme très marqué, qui varie d'une saison à l'autre. La plupart des femelles adultes et des jeunes désertent le secteur après une année d'abondance. La sédentarité augmente et est la plus élevée entre les pics d'abondance.

La diminution importante de l'effectif nicheur est probablement d'origine multifactorielle. Le traitement forestier, qui élimine les vieilles futaies et favorise les conifères au détriment des hêtres, est probablement en cause. Toutefois, la concurrence avec la Chouette hulotte *Strix aluco*, qui est de plus en plus présente dans ces milieux d'où elle était absente avant, joue également un rôle. Le réchauffement climatique en cours pourrait en être à l'origine et affecter aussi d'autres paramètres essentiels au maintien de la Chouette de Tengmalm dans le massif du Jura.

Zusammenfassung – Welche Zukunft für den Raufusskauz *Aegolius funereus* im Jura? Bilanz einer 30-jährigen Untersuchung.

Der Raufusskauz wird auf einer 150 km² grossen Fläche im nördlichen Kanton Waadt und im französischen Departement Doubs seit über 30 Jahren untersucht. Von den verfolgten 601 Bruten befanden sich 176 in Höhlen des Schwarzspechts *Dryocopus martius* und 425 in Nistkästen. Die Anzahl Bruten pro Jahr schwankte zwischen 2 (2013) und 57 (1992), bei einem Mittelwert von 20,0.

Der Bestand hat markant abgenommen. Falls der Rückgang gleichermassen fortschreitet, könnte die Art im Jura zwischen 2025 und 2035 gänzlich verschwinden.

Die Eiablage erfolgte zwischen Ende Februar und Ende Juni, jedoch mit grossen jährlichen Unterschieden. Die Gelege umfassten 2 bis 9 Eier, bei einem jährlichen Mittelwert von 3,0

(1997) bis 7,0 (2010).

Auch der Bruterfolg unterlag je nach Nahrungsangebot und Prädationsrate durch den Baumarder *Martes martes* grossen jährlichen Schwankungen.

In Jahren mit einer hohen Brutdichte wurden die Bruten durchschnittlich früher begonnen, zudem waren die Gelege in solchen Jahren grösser und der Bruterfolg höher.

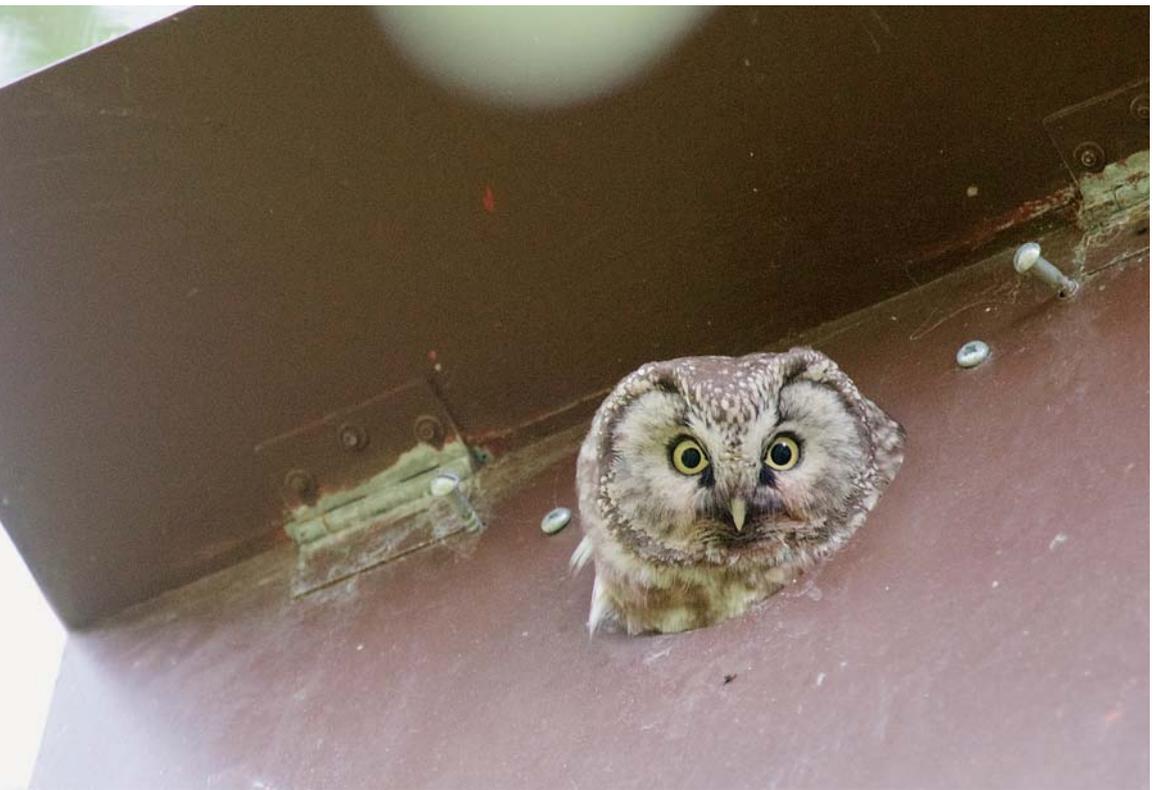
Die Nestlingsnahrung bestand vor allem aus Kleinsäugern aus drei Gattungen: Mäuse der Gattung *Apodemus* spielten die grösste Rolle und ihre Häufigkeit erklärte jeweils den Bruterfolg. Die Rötelmaus *Myodes glareolus* war ebenfalls ein wichtiges Beutetier. Hingegen wurde die Waldspitzmaus *Sorex araneus* nur in jenen Jahren in grosser Zahl verfüttert, in denen andere Beutetiere selten waren.

Ringfunde belegen einen ausgeprägten Nomadismus. Nach einem guten Mäusejahr verliessen die meisten Weibchen und Jungvögel das Gebiet.

Der festgestellte Bestandsrückgang hat wohl mehrere Gründe. Waldbauliche Massnahmen, die zu einer Abnahme von Altholzbeständen und zu einer Zunahme von Nadelbäumen auf Kosten der Buche führen, dürften eine wichtige Rolle gespielt haben. Wahrscheinlich wirkte sich auch die Konkurrenz mit dem zunehmenden Waldkauz *Strix aluco* aus, der heute in Gegenden brütet, in denen er früher nicht vorkam. Schliesslich könnte sich auch der Klimawechsel auf verschiedene Faktoren (Lebensraum, Beutetiere, Feinde) auswirken, die die Raufusskauz-Population beeinflussen. (Übersetzung: A. Aebischer)

Summary – What future for Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in the Jura Mountains? Thirty years of study reviewed.

Tengmalm's Owl has been studied for over thirty years within an area of 150 km² in the Jura Mountains in the north of the Canton of Vaud (CH) and the Department of Doubs (F). Six hundred and one nests were studied, of these 176 in Black Woodpecker *Dryocopus martius* cavities and the remainder in nest boxes. Annually the number of nests varied from 2 (minimum in 2013) and 57 (maximum in 1992), with an average of 20.



P.-A. Ravussin

Femelle occupant un nichoir. Les vibrisses et les plumes tout autour du bec sont colorées en brun-rouge, couleur caractéristique du sang séché. Ce détail montre que cette femelle est en présence de jeunes qu'elle nourrit. Jougne F25, 8 mai 2014.

Overall there has been a marked reduction in the number of nests to the extent that if this evolution continues it can be expected that the species will have disappeared from the Jura Mountains between 2025 and 2035.

Eggs are laid from the end of February to the end of June, with large variations from one year to another both in terms of the average and the length of the season. The clutch size varies from 2 to 9 with major differences in the average from one year to another. The actual number depends on food availability but also predation by European Pine Marten *Martes martes* which sometimes can be extremely high. All these factors are closely linked. The annual number of nests is closely correlated with early breeding, the number of eggs and a high reproductive success.

The dominant food brought to the young is dominated by three types of prey: Field mice *Apodemus* are the commonest and are associated with reproductive success. Bank vole *Myodes glareolus* also plays an important role.

In opposition to this Eurasian shrew *Sorex araneus* is a common prey item and present when Field mice and Bank voles are lacking. Eurasian shrew abundance correlates with poor reproductive success.

Capture and control of ringed birds show their considerable nomadism, which varies from one season to another. The majority of adult females and the young leave a sector after an abundant year. Sedentarity increases and is at a maximum between two abundance peaks.

Multiple factors are probably responsible for the major reduction in the breeding population. Forest management leading to the elimination of old trees and favouring conifers over beech is probably one of the causes. Competition with Tawny Owl *Strix aluco*, which is becoming more and more common, in areas where previously it was absent, is also a factor. Global warming is probably also a factor as it affects other parameters that are essential to the survival of Tengmalm's Owl in the Jura Mountains. (Translation: M. Bowman)



Bibliographie

- BAUDVIN, H. , J.- L. DESSOLIN, G. BARABANT & G. OLIVIER (1985): Quelques données recueillies en visitant des nichoirs à Chouette de Tengmalm, *Aegolius funereus*. *Nos Oiseaux* 38: 19-24.
- BEAUD, M. (1995): Protection de la Chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*) grâce au nichoir à toit basculant. *Nos Oiseaux* 43: 187-192.
- CHABLOZ, V., P. PATTHEY & Y. KUNZLÉ (2001): Trois nichées simultanées de Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le même arbre. *Nos Oiseaux* 48: 227-228.
- COLLECTIF (2013): Bilan national du suivi et de la surveillance 2011/2012 des petites chouettes de montagne. *Tengmalm et Chevêchette* 9 & 10: 9. Disponible sur <http://rapaces.lpo.fr/chevechette-tengmalm>.
- DELARZE, R. & Y. GONSETH (2008): *Guide des milieux naturels de Suisse*. Rossolis, Bussigny.
- GERBER, A. & A. BASSIN (2001): Reprises jurassiennes de Chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* baguées en Allemagne. *Nos Oiseaux* 48: 233-234.
- HÖRNFELDT, B., B.-G. CARLSSON & Å. NÖRSTROM (1988): Moults of Primaries and Age Determination in Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*). *The Auk* 105: 783-789.
- KÖNIG, C. (2014): La Chouette de Tengmalm en Forêt-Noire (Allemagne). *Tengmalm et Chevêchette* 11, 12 et 13: 27-31. Disponible sur: <http://rapaces.lpo.fr/sites/default/files/chev-chette-tengmalm/474/tengmalmchevechette-11-13bd.pdf>.
- KORPIMÄKI, E. (1981): On the ecology and biology of Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*) in Southern Ostrobothnia and Suomenselkä, western Finland. *Acta Univ. Ouluensis A 118 Biol.* 13: 1-84.
- KORPIMÄKI, E., & H. HAKKARAINEN (2012): *The Boreal Owl. Ecology, Behaviour and Conservation of a Forest-Dwelling Predator*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MEYLAN, O. & H. STALDER (1930): Contribution à l'étude des mœurs et de la voix de la Chouette Tengmalm *Aegolius t. tengmalmi* (Gm.). *Bull. Murith* 47: 135-148.
- MEZZAVILLA, F. & S. LOMBARDO (2013): Indagini sulla biologia riproduttiva della Civetta capogrosso *Aegolius funereus*: anni 1987-2012. In: MEZZAVILLA F., F. SCARTON (a cura di): Atti Secondo Convegno Italiano Rapaci Diurni e Nottturni. Treviso, 12-13 ottobre 2012. Associazione Faunisti Veneti. *Quaderni Faunistici* 3: 261-270.
- MIKKOLA, H. (1976): Owls killing and killed by other owls and raptors in Europe. *Brit. Birds* 69:144-154.
- MIKKOLA, H. (1983): *Owls of Europe*. T & A D Poyser, Calton.
- RAVUSSIN, P.-A. (1991): Biologie de reproduction de la Chouette de Tengmalm, *Aegolius funereus*, dans le Jura vaudois (Suisse). Actes du XXX^e colloque interrégional d'ornithologie. Porrentruy. *Nos Oiseaux*.
- RAVUSSIN, P.-A., D. TROLLET, L. WILLENEGGER & D. BÉGUIN (1993): Observations sur les fluctuations d'une population de Chouettes de Tengmalm (*Aegolius funereus*) dans le Jura vaudois (Suisse). *Nos Oiseaux* 42: 127-142.
- RAVUSSIN, P.-A., P. WALDER, P. HENRIOUX, V. CHABLOZ & Y. MENÉTREY (1994): Répartition de la Chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*) dans les sites naturels du Jura vaudois (Suisse). *Nos Oiseaux* 42: 245-260.
- RAVUSSIN, P.-A., D. TROLLET, L. WILLENEGGER, D. BÉGUIN & G. MATALON (2001a): Choix du site de nidification chez la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*: influence des nichoirs. Actes du 39^e Colloque interrégional d'ornithologie. *Nos Oiseaux*, suppl. 5: 41-51.
- RAVUSSIN, P.-A., D. TROLLET, D. BÉGUIN, L. WILLENEGGER & G. MATALON (2001b): Observations et remarques sur la biologie de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le massif du Jura suite à l'invasion du printemps 2000. *Nos Oiseaux* 48: 235-246.
- ROULIN, A., B. DUCRET, P. BIZE, R. PIAULT & P.-A. RAVUSSIN (2008): Régime alimentaire de la Chouette hulotte *Strix aluco* en Suisse romande de 1986 à 2007. *Nos Oiseaux* 55: 149-156.
- ROULIN, A., B. DUCRET, P.-A. RAVUSSIN & P. BIZE (2009): Importance des Mulots *Apodemus* sp. dans le succès de reproduction de la Chouette hulotte *Strix aluco* en Suisse romande. *Nos Oiseaux* 56: 19-25.
- SCHIFFERLI, A., P. GÉROUDET & R. WINKLER (1980): *Atlas des Oiseaux nicheurs de Suisse*. Station ornithologique suisse de Sempach.
- SCHWERDTFEGGER, O. (1993): Ein Invasionsjahr des Rauhfußkauzes (*Aegolius funereus*) im Harz – eine populationsökologische Analyse und ihre Konsequenzen für den Artenschutz. *Ökol. Vögel (Ecol. Birds)* 15: 121-136.
- SOLONEN, T. (2004): Are vole-eating owls affected by mild winters in southern Finland? *Ornis Fennica* 81: 65-74.



P.-A. Ravussin

Femelle au trou de vol en réponse au grattage du tronc. Baulmes VD, 28 avril 2012.

Pierre-Alain RAVUSSIN, Rue du Theu 12, CH-1446 Baulmes; courriel: Pierre-Alain.Ravussin@nosoiseaux.ch

Daniel TROLLIET, Ruelle de Couvaloup 10, CH-1422 Grandson; courriel: dantrolliet@bluewin.ch

Carole DAENZER, Ch. des Vaux 4, CH-1350 Orbe; courriel: caroledaenzer@hotmail.com

Ludovic LONGCHAMP, Clos Berthy 8, CH-1420 Fiez; courriel: ludovic.longchamp@gmail.com

Kim ROMAILLER, Ch. de Pécheret 14, CH-1424 Champagne; courriel: kim@romailleur.ch

Valentin MÉTRAUX, Bd de Grancy 19A, CH-1006 Lausanne; courriel: valentin.metraux@gmail.com

Appendice statistique

Sans autre indication, il s'agit de corrélations de Pearson. Les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel XLSTAT.

¹ $r = -0,397$, $p = 0,03$, $y = -0,3241x + 662,28$

² $r = -0,088$, $p = 0,643$, $y = -0,1646x + 335,0$

³ Polynomiale de degré 2: $y = -0,0477x^2 + 190,08x - 189245$; $r = 0,8518$

⁴ $r = 0,3266$, $p = 0,078$

⁵ $r = 0,033$, $p = 0,863$

⁶ $r = 0,471$, $p = 0,001$

⁷ $r = 0,026$, $p = 0,894$

⁸ $r = 0,5501$, $p < 0,001$, $y = 0,0482x + 3,7102$

⁹ $y = 0,0787x + 1,5395$, $r = 0,651$, $p < 0,0001$

¹⁰ $r = 0,2258$, $p = 0,257$

¹¹ $r = 0,7698$, $p < 0,001$

¹² $r = -0,5656$, $p < 0,001$

¹³ $r = 0,4597$, $p < 0,02$