

Régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le massif du Jura

Pierre-Alain Ravussin, Pierre Henrioux, Fabienne Henrioux, Daniel Trolliet, Ludovic Longchamp, Jacques Morel & Michel Beaud



P.-A. Ravussin

Contenu d'un nichoir lors du contrôle. La femelle et les jeunes étaient présents au centre et ils sont entourés d'un nombre impressionnant de mulots *Apodemus* sp. Situation typique des années de pullulation de ces rongeurs forestiers. Mauborget VD, 22 mai 1983.

L'analyse du contenu de 357 fonds de nids de Chouette de Tengmalm collectés entre 1982 et 2014 a abouti à l'identification de plus de 23000 proies. Les mammifères dominent largement. Dix-sept espèces ont pu être identifiées, certaines très rares et d'autres beaucoup plus communes. Ils constituent ensemble plus de 98 % de ce régime alimentaire. Les deux espèces de mulots en sont caractéristiques, comme en d'autres sites d'Europe centrale. Les oiseaux, bien moins nombreux, montrent toutefois une belle variété avec 21 espèces au moins.

Introduction

Le régime alimentaire des rapaces nocturnes est généralement bien documenté. Ces oiseaux ont l'habitude d'avaler leurs proies entières. Accumulées dans le gésier, elles sont soumises à l'action de sucs digestifs, qui dis-

solvent les éléments assimilables. L'absence d'acide chlorhydrique laisse intacts les os, les poils, les plumes et la chitine. Ces résidus forment une masse solide et compacte qui est expulsée par le bec sous forme de pelote de réjection ou de régurgitation. Ces pelotes,

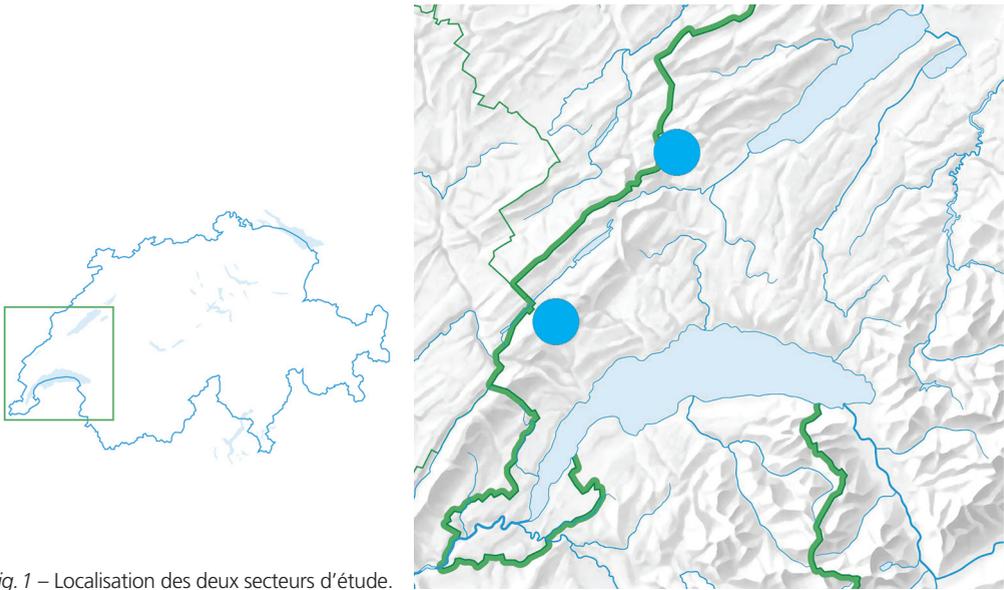


Fig. 1 – Localisation des deux secteurs d'étude.

récoltées sous les reposoirs diurnes ou dans les nids, fournissent d'excellentes indications sur le régime alimentaire de ces oiseaux. Dès le début du XX^e siècle, elles ont fait l'objet d'études très détaillées (GUÉRIN 1928, 1932; UTTENDÖRFER 1939, 1952; MÄRZ 1987), de sorte que le régime alimentaire de la plupart des espèces de rapaces nocturnes est maintenant très bien connu.

La Chouette de Tengmalm ne fait pas totalement exception à cette règle, mais son habitat forestier et montagnard et ses mœurs discrètes rendent la découverte de ses pelotes fort aléatoire. Son spectre nutritionnel est essentiellement déterminé à partir de l'analyse des fonds de nids – surtout de nichoirs – qui fournissent un échantillonnage numérique intéressant des proies apportées aux jeunes durant la fin de leur séjour au nid.

La récente synthèse de KORPIMÄKI & HAKKARAINEN (2012) fournit des données issues de 27 régions d'Europe sur le régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm en période de reproduction. Ces analyses portent sur une large échelle géographique, allant du nord de l'Italie (MEZZAVILLA *et al.* 1994) à la péninsule de Kola en Russie (BOIKO & SHUTOVA 2007) ou à la Laponie suédoise (LINDHE 1966), de même qu'en Allemagne (RITTER & ZIENERT 1972; ZANG & KUNZE 1978), Belgique (LIBOIS & GAILLY 1984), République tchèque (KLOUBEC & VACIK 1990;

ZÁRYBNICKÁ *et al.* 2011), et surtout Finlande (divers auteurs *in* KORPIMÄKI & HAKKARAINEN 2012).

La Chouette de Tengmalm fait l'objet d'un suivi dans le massif du Jura depuis le début des années 1980. Dans l'Ouest vaudois, Pierre Henrioux et ses collègues du GERNOV (*Groupe d'Etude des Rapaces Nocturnes de l'Ouest Vaudois*) l'étudient sur une surface de 126 km² depuis 1986. Dans le nord du canton de Vaud et en France limitrophe dans le département du Doubs, P.-A. Ravussin et ses collègues du GOBE (*Groupe Ornithologique de Baulmes et Environs*) suivent l'espèce sur une zone d'étude de 150 km² depuis le début des années quatre-vingt. Dans ces deux secteurs, entre 1982 et 2014, de nombreux fonds de nichoirs ont été collectés et analysés en vue de mieux documenter le régime alimentaire de cette chouette dans les montagnes du Jura.

Ce travail en présente les résultats en centrant sa préoccupation sur le spectre alimentaire de cette petite chouette, qui manifeste une baisse constante de ses effectifs depuis de nombreuses années (RAVUSSIN *et al.* 2015).

Secteurs d'étude

Nos secteurs d'étude couvrent deux zones distinctes du Jura vaudois dans l'ouest de la Suisse à une altitude comprise entre 1000 et 1679 mètres (*fig. 1*).

Le secteur étudié par Pierre Henrioux et ses collègues du GERNOV couvre 12630 ha, dont



P.-A. Ravussin

Contenu d'un nichoir lors du contrôle : toute petite ponte de deux œufs et proies rares. Campagnol roussâtre *Myodes glareolus* au fond et Musaraigne couronnée/carrelet *Sorex araneus/coronatus* au premier plan. Baulmes VD, 26 mai 1985.

8500 ha de forêts. Il est limité à l'ouest et au nord par la frontière franco-suisse, jusqu'au poste frontière de Bois d'Amont, à l'est, par une droite descendant sur le chalet de la Rionde-Dessus et de là, la route des Amburnex jusqu'à la route cantonale passant par le col du Marchairuz et au sud par la ligne de niveau 1000 mètres de l'adret jurassien. Son point culminant est le Mont Tendre à 1679 mètres. Dans ce secteur, 226 arbres à cavités et 90 nichoirs sont contrôlés annuellement et les proies ont été déterminées de 1991 à 2014.

La région prospectée par P.-A. Ravussin et ses collègues du GOBE a déjà fait l'objet de descriptions détaillées (RAVUSSIN 1991; RAVUSSIN *et al.* 1993; RAVUSSIN *et al.* 2015). La surface est d'environ 150 km², dont un tiers sur territoire français dans le département du Doubs (F25), le reste en Suisse, dans le nord du canton de Vaud près de Sainte-Croix (46°49N; 6°28E). Le secteur d'étude est limité à l'ouest par le vallon de la Jougnenaz entre le Suchet et le Mont d'Or et par la dépression naturelle de Vallorbe à Pontarlier, 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 F25. Les forêts mixtes, ou à peuplement pur de conifères, ainsi que les prairies permanentes et pâturages boisés

ou non, couvrent l'essentiel de la surface. L'altitude est comprise entre 1000 et 1600 mètres. Dans ce deuxième secteur, près de 150 arbres à cavités de Pic noir *Dryocopus martius* et de 70 à 120 nichoirs susceptibles d'accueillir la Chouette de Tengmalm ont été contrôlés annuellement en saison de nidification. La détermination des proies porte sur des nidifications menées entre 1982 et 2014.

Matériel et méthodes

La Chouette de Tengmalm femelle s'installe dans son nid avant de commencer à pondre. Elle ne le quitte alors pratiquement plus durant plus de deux mois, tandis que le mâle se charge de son ravitaillement. Elle va pondre un œuf tous les deux à trois jours, puis couvrir et élever ses jeunes jusqu'à ce que le plus jeune d'entre eux soit autonome du point de vue thermique. Durant toute cette période, le nid est maintenu d'une propreté remarquable, contenant parfois une ou deux pelotes fraîches et une ou quelques proies en réserve. Dès l'approche de l'éclosion, les surplus de proies augmentent nettement (SCHWERDTFEGGER 1998), mais le nid reste propre. Dès que la femelle participe activement au ravitaillement des jeunes, leurs pelotes s'accumulent au fond du nid. Ce phénomène a pu être vérifié par l'inspection du fond de nombreux nichoirs à

différents moments de l'élevage des jeunes.

Les pelotes, mais aussi les fientes et parfois quelques proies s'accumulent donc au fond du nid, formant une sorte de « galette » régulièrement piétinée par les jeunes. Après leur départ, cette « galette » est collectée soigneusement.

Tri des fonds de niohirs. Détermination et comptage des proies

Le fond du nid est alors séché et dilacéré grossièrement avant d'en extraire patiemment les restes analysables (os, plumes, fragments de chitine...). Ce travail nécessite entre 6 et 10 heures par fond de nid.

Par rapport à une analyse conventionnelle de pelotes de réjection, la tâche est rendue un peu plus compliquée par le fait que les restes sont très souvent séparés (par exemple les crânes des mâchoires inférieures) et fragmentés. La détermination est alors plus délicate.

Les principales catégories affectées sont :

- **Les Sorex** (Musaraignes carrelet, couronnée, alpine ou pygmée), dont les unicuspidés

(petites dents à une seule pointe) manquent souvent, nous contraignant à les déterminer comme *Sorex sp.* La distinction entre Musaraigne carrelet *Sorex araneus* et Musaraigne couronnée *S. coronatus*, essentiellement présente en dessous de l'altitude de 1000 mètres (HAUSSER 1995), n'a en particulier pas été réalisée.

- **Les Microtus** : le Campagnol souterrain *M. subterraneus* se détermine au rhombe de la première mâchoire inférieure, alors que le Campagnol agreste *M. agrestis* l'est d'après la deuxième molaire supérieure. La distinction du Campagnol des champs *M. arvalis* et de l'agreste *M. agrestis* sur la base de la mandibule, selon MARCHESI *et al.* (2008), est parfois aléatoire. Attribuer un crâne séparé de ses mâchoires inférieures à *M. subterraneus* ou *M. arvalis* est malaisé. Le fait d'avoir des crânes et des mâchoires pratiquement toujours séparés rend parfois l'identification exacte délicate, d'où une présence régulière de *Microtus sp.*

Résultats

Les proies de 220 fonds de nids (4 en cavités et 216 en nichoirs) ont été collectées entre 1982

Apport d'une Musaraigne carrelet/couronnée *Sorex araneus/coronatus* au nid par la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*. Les musaraignes sont des proies très abondantes, mais peu profitables. On les trouve en nombre important en particulier lorsque les rongeurs font défaut.



Photo: Ph. Perrot. Illustration: L. Willenegger, wildsideproductions.ch

Photo: Ph. Perrot. Illustration: L. Willenegger, wildsideproductions.ch



Apport d'un mulot *Apodemus* sp. au nid par la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*. Les fluctuations très marquées des populations de mulots expliquent en grande partie celles des Chouettes de Tengmalm.

et 2014 dans le secteur du Nord vaudois. Avec des valeurs de 3 à 186 proies par nichoir, elles fournissent au total 15 822 proies. Pour l'Ouest vaudois, le nombre de fonds de nids analysés entre 1991 et 2014 est de 137 (86 en cavités et 51 en nichoirs). Le nombre de proies par nid varie de 11 à 171 et leur nombre total est 7 690. L'ensemble représente donc 23 512 proies qui ont pu être inventoriées dans ces fonds de nids. Au total, ce sont au moins 17 espèces de mammifères et 21 d'oiseaux (en comptant la Chouette de Tengmalm consommée par cannibalisme dans les nids) qui ont pu être identifiées. Les diverses espèces présentes et leur nombre dans les deux secteurs sont répertoriées dans le *tableau 1*. Les mammifères dominent largement avec 98,2 % des proies. Les oiseaux ne représentent que 1,7 %. Ce tableau présente les données des deux secteurs séparément, ainsi que leur total. L'échantillonnage n'étant pas homogène d'une année à l'autre ou d'une région à l'autre, nous avons renoncé à analyser statistiquement les différences, parfois marquées chez certaines espèces, entre les deux secteurs.

Dans la catégorie « autres » (0,1 %) figurent les restes d'insectes, de mollusques, etc. souvent délicats à attribuer au régime alimentaire réel de la Chouette de Tengmalm. On a pu identifier de nombreux coléoptères *Histeri-*

dae, qui n'ont pas été consommés, mais qui vivent dans le fond du nid. D'autres familles de coléoptères (*Elateridae*, *Carabidae*, *Staphiliniidae*), dont on a pu reconnaître quelques restes d'élytres, ont pu être ingérés. Les autres ordres d'insectes identifiés (Lépidoptères, Diptères, Neuroptères et Dermaptères) n'ont probablement pas été mangés par la Chouette de Tengmalm. Le cas est sans doute identique pour les quelques mollusques gastéropodes découverts.

Mammifères

De nombreuses espèces sont anecdotiques par leur fréquence. C'est le cas de la Taupe d'Europe *Talpa europaea* (3 ind. ; 0,01 %), de la Musaraigne musette *Crocidura russula* (9 ind. ; 0,04 %), de la Musaraigne alpine *Sorex alpinus* (13 ind. ; 0,06 %) et de la Musaraigne aquatique *Neomys fodiens* (7 ind. ; 0,03 %). La proportion de Musaraigne pygmée *Sorex minutus*, légèrement plus élevée, n'atteint que 0,45 %. Le seul représentant des musaraignes à être abondant est la Musaraigne carrellet/couronnée *Sorex araneus/coronatus*, avec au total 4 888 individus, soit respectivement 22,1 % et 18,1 % des proies dans le nord et dans l'ouest du canton. Ces proportions sont sous-estimées par le fait que, clairement, la plupart des *Sorex* sp. correspondent en fait à ces deux espèces. Leur fré-

Espèces proies		Nord vaudois	Ouest vaudois	Total	Pourcentage (%)
Taupe d'Europe	<i>Talpa europaea</i>	1	2	3	0,01
Musaraigne musette	<i>Crocidura russula</i>	9	0	9	0,04
Musaraigne pygmée	<i>Sorex minutus</i>	90	15	105	0,45
Musaraigne carrelet/couronnée	<i>Sorex araneus/S. coronatus</i>	3493	1395	4888	20,79
Musaraigne alpine	<i>Sorex alpinus</i>	10	3	13	0,06
Musaraigne indéterminée	<i>Sorex sp.</i>	674	106	780	3,32
Musaraigne aquatique	<i>Neomys fodiens</i>	5	2	7	0,03
Soricomorphes	Insectivora	4282	1523	5805	24,69
Campagnol roussâtre	<i>Myodes glareolus</i>	2915	2659	5574	23,71
Campagnol terrestre	<i>Arvicola terrestris</i>	240	42	282	1,20
Campagnol souterrain	<i>Microtus subterraneus</i>	1182	101	1283	5,46
Campagnol des champs	<i>Microtus arvalis</i>	508	12	520	2,21
Campagnol agreste	<i>Microtus agrestis</i>	339	264	603	2,56
Campagnol indéterminé	<i>Microtus sp.</i>	395	48	443	1,88
Campagnols	Arvicolidae	5579	3126	8705	37,02
Mulot indéterminé	<i>Apodemus sp.</i>	5116	2653	7769	33,04
Mulot à collier roux	<i>Apodemus flavicollis</i>	29	14	43	0,18
Mulot sylvestre	<i>Apodemus sylvaticus</i>	6	0	6	0,03
Souris domestique	<i>Mus domesticus</i>	1	0	1	0,00
Muridés	Muridae	5152	2667	7819	33,25
Muscardin	<i>Muscardinus avellanarius</i>	541	189	730	3,11
Lérot	<i>Eliomys quercinus</i>	4	18	22	0,09
Loir gris	<i>Glis glis</i>	0	1	1	0,00
Rongeurs	Rodentia	11276	6001	17277	73,48
Oiseaux	Aves	236	162	398	1,69
Autres	Alia	28	4	32	0,14
TOTAL		15822	7690	23512	100,00

Tabl. 1 – Proies identifiées (nomenclature selon MARCHESI *et al.* 2008) dans les fonds de nids occupés par la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* entre 1982 et 2014.

Le Campagnol roussâtre *Myodes glareolus* est une espèce pratiquement toujours présente et il montre des fluctuations moins marquées que les mulots.





Sans jamais être abondant, le Muscardin *Muscardinus avellanarius* est malgré tout très régulier dans les fonds de nichoirs.

quence globale atteindrait alors 26,3 % dans le nord, 19,5 % dans l'ouest et 24,1 % au total.

Parmi les Rongeurs, la Souris domestique *Mus domesticus* n'est représentée que par un individu (0,004 %), tout comme le Loir gris *Glis glis*. Quelques autres espèces restent insignifiantes avec des effectifs très faibles, comme par exemple le Lérot *Eliomys quercinus* avec 22 individus identifiés (0,09 %). D'autres espèces atteignent par contre des records d'abondance. C'est le cas des mulots *Apodemus sp.*, qui, globalement, totalisent 7 818 (33,3 %) exemplaires. La distinction entre Mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* et Mulot à collier *Apodemus flavicollis* n'a été effectuée que dans de rares cas. Le Campagnol roussâtre *Myodes glareolus* suit avec 5 574 individus (23,7 %). Les campagnols dans leur ensemble (Arvicolidés ou Microtidés), avec 8 705 proies au total (37,0 %), représentent le groupe le plus abondant. Il comprend diverses espèces présentes à des abondances fort variables et provenant de milieux variés. Les espèces forestières sont largement dominantes : Campagnols roussâtre, agreste et souterrain totalisant 31,7 % des proies au moins. Les Campagnols terrestre et des champs sont toutefois bien présents lors des pullulations connues chez ces espèces des pâturages et des prairies.

Au total, les deux espèces de mulots, le Campagnol roussâtre et la Musaraigne carrelet/couronnée (et indéterminée) représentent plus de 80 % des proies identifiées.

Oiseaux

Numériquement peu importants et présents surtout lors d'années à faible succès de reproduction, les oiseaux représentent pourtant un

groupe bien diversifié. On en compte même plus d'espèces (n=21) que de mammifères (n=17) sur près de 400 individus identifiés. Les résultats sont présentés dans le *tableau 2*. Ils font ressortir une exclusivité d'oiseaux forestiers. Les grives et merles (Turdidés) dominent nettement avec 50,0 % des individus identifiés, la Grive musicienne *Turdus philomelos* étant et de loin l'espèce la mieux représentée, avec 114 individus (28,6 %). Parmi les autres espèces courantes, signalons le Pinson des arbres *Fringilla coelebs* (11,1 %), le Rougegorge familier *Erythacus rubecula* (6,8 %) et les jeunes chouettes de Tengmalm victimes de cannibalisme (6,0 %).

Différences entre les secteurs

Certaines différences sont observées entre les deux secteurs. La plus marquée affecte l'abondance du Campagnol roussâtre 34,6 % (ouest) contre 18,4 % (nord). Toutefois, on relèvera que, d'une année à l'autre, il existe des différences très importantes dans les proportions de proies. C'est même le cas d'un secteur à l'autre lors d'une même saison. Les différences d'abondance du Campagnol roussâtre entre le nord et l'ouest sont largement tributaires de ce fait et ne correspondent pas forcément à une différence dans la disponibilité ou l'abondance de cette espèce. Les autres espèces dominantes montrent des différences moindres (Musaraigne carrelet et *sp.* 19,5 % contre 26,3 %), voire insignifiantes (mulots 34,7 % contre 32,6 %).

Sources d'erreur

Fréquemment, la proie apportée au nid par le mâle est déjà décapitée (*obs. pers.*). Comme, dans la très grande majorité des cas, la détermination est réalisée sur la base de critères por-

Espèce		Nord vaudois	Ouest vaudois	Total	Pourcentage (%)
Pic vert	<i>Picus viridis</i>	1	0	1	0.25
Pic épeiche	<i>Dendrocopos major</i>	4	3	7	1.76
Chouette de Tengmalm	<i>Aegolius funereus</i>	23	1	24	6.03
Grimpereau	<i>Certhia sp</i>	3	3	6	1.51
Accenteur mouchet	<i>Prunella modularis</i>	1	0	1	0.25
Troglodyte mignon	<i>Troglodytes troglodytes</i>	6	0	6	1.51
Rougegorge familier	<i>Erithacus rubecula</i>	15	12	27	6.78
Traquet	<i>Oenanthe sp</i>	1	0	1	0.25
Merle noir	<i>Turdus merula</i>	18	0	18	4.52
Merle à plastron	<i>Turdus torquatus</i>	1	1	2	0.50
Grive draine	<i>Turdus viscivorus</i>	1	5	6	1.51
Grive musicienne	<i>Turdus philomelos</i>	71	43	114	28.64
Turdidé	<i>Turdus sp</i>	24	33	57	14.32
Roitelet sp.	<i>Regulus sp</i>	6	4	10	2.51
Fauvette des jardins	<i>Sylvia borin</i>	1	0	1	0.25
Fauvette à tête noire	<i>Sylvia atricapilla</i>	1	0	1	0.25
Fauvette sp.	<i>Sylvia sp</i>	2	0	2	0.50
Sittelle torchepot	<i>Sitta europaea</i>	1	5	6	1.51
Mésange charbonnière	<i>Parus major</i>	1	0	1	0.25
Mésange noire	<i>Parus ater</i>	3	7	10	2.51
Mésange sp.	<i>Parus sp</i>	4	0	4	1.01
Pinson des arbres	<i>Fringilla coelebs</i>	18	26	44	11.06
Verdier d'Europe	<i>Carduelis chloris</i>	2	0	2	0.50
Bouvreuil pivoine	<i>Pirrhula pirrhula</i>	6	0	6	1.51
oiseau indéterminé	<i>Indeterminatus</i>	23	19	42	10.55
Total		236	162	398	100.00

Tabl. 2 – Oiseaux identifiés comme proies trouvées dans les nids de Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* entre 1982 et 2014.

Parmi les oiseaux capturés par la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*, la Grive musicienne *Turdus philomelos* est très courante, notamment ses poussins « grassouillets » qu'elle cueille directement dans leur nid.



Espèce		Nord vaudois		Ouest vaudois		Total	
		décapité	entier	décapité	entier	décapité	entier
Musaraigne carrelet/couronnée	<i>Sorex araneus/S. coronatus</i>	0	7	0	2	0	9
Musaraigne pygmée	<i>Sorex minutus</i>	0	1	0	0	0	1
Campagnol indéterminé	<i>Microtus sp.</i>	1	1	0	0	1	1
Campagnol terrestre	<i>Arvicola terrestris</i>	0	1	0	0	0	1
Campagnol roussâtre	<i>Myodes glareolus</i>	3	10	12	31	15	41
Mulot indéterminé	<i>Apodemus sp.</i>	2	25	4	13	6	38
Muscardin	<i>Muscardinus avellanarius</i>	0	2	0	2	0	4
Grive musicienne	<i>Turdus philomelos</i>	2	0	0	0	2	0
Merle à plastron	<i>Turdus torquatus</i>	1	0	1	0	2	0
Pinson des arbres	<i>Fringilla coelebs</i>	0	0	0	1	0	1
Total		9	47	17	49	26	96

Tabl. 3 – Proies, avec ou sans tête, apportées par le ou les adultes lors des tentatives de piégeage du mâle.

tant uniquement sur les crânes et les mâchoires inférieures, les proies décapitées ne sont pas prises en compte. Dans quelle mesure ce comportement affecte-t-il les proportions des divers groupes de proies ? C'est la question que l'on est en droit de se poser.

Pour tenter d'y répondre, nous avons observé l'état de l'ensemble des proies apportées au nid par le mâle lorsque l'on tente de le capturer pour le baguer. Ces données collectées sur plusieurs dizaines de nids ont permis de comptabiliser 96 proies, dont 26 étaient décapitées (tabl. 3). Parmi elles, 9 musaraignes carrelets et une musaraigne pygmée qui toutes étaient entières, 41 campagnols roussâtres dont 15 (36,6 %) étaient décapités, 3 autres campagnols (1 terrestre et 2 *sp.* dont un était décapité (33 %)), 38 mulots *sp.* dont 6 étaient décapités (15,8 %), 4 muscardins, tous entiers et 5 oiseaux (2 Grives musiciennes décapitées, 2 Merles à plastron *Turdus torquatus* décapités et un Pinson des arbres entier. Sur la base de ce petit échantillon, on pourrait admettre que les Oiseaux et les Rongeurs sont sous-représentés dans nos analyses et que cette sous-représentation est plus marquée chez les campagnols (Arvicolidés) que chez les mulots (Muridés).

Discussion

De nombreux travaux décrivent quelques éléments du régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm, mais peu portent sur plusieurs milliers de proies. KORPIMÄKI & HAKKARAINEN (2012) ont synthétisé les résultats d'analyses de la nourriture réalisées sur 26 sites d'Europe. Pour être

pris en compte, ils devaient compter au moins 100 proies. Sept de ces sites sont localisés en Finlande, six en Allemagne, quatre en Suède, trois en République tchèque, trois en Belgique, un en Norvège, un en Russie et un en Italie. Ces différents lots permettent de comparer le régime alimentaire dans ces diverses régions. La proportion de mammifères est toujours supérieure à 90 %, sauf dans trois cas portant sur un très petit nombre de proies et d'années (Presqu'île de Kola en Russie avec 73,4 % sur 109 proies, Carélie du Nord en Finlande avec 79,7 % sur 123 proies, ainsi que dans les montagnes du Harz en Allemagne où un lot de 141 proies collectées entre 1973 et 1975 a fourni seulement 34 % de mammifères; ZANG & KUNZE 1978). Sinon, ces derniers sont toujours très largement dominants, les oiseaux variant entre 0,8 et 7,1 %. Le suivi à long terme montre que les oiseaux sont surtout présents lorsque les campagnols et mulots sont rares (RAVUSSIN *et al.* 2015). Lorsque le lot de proies est réduit et qu'il a été acquis lors d'années défavorables, la proportion d'oiseaux est plus élevée.

Si les mammifères dans leur ensemble dominant largement, on notera que de nombreuses espèces ne sont représentées que par quelques rares individus dans ce régime. Les proies dominantes sont clairement les Musaraignes carrelet/couronnée, auxquelles on peut ajouter une bonne part des musaraignes *Sorex sp.* indéterminées. On notera également que, eu égard à leur faible dimension, ce sont les indices qui échappent le plus facilement à la vigilance de l'analyste. Globalement, les Insectivores repré-

sentent au total 5805 proies soit 24,7 %, proportion proche de ce que l'on trouve en Finlande (29,2 % en Sud Ostrobothnie, sur 27 759 proies collectées entre 1973 et 2009; KORPIMÄKI & HAKKARAINEN 2012). Ces proies sont particulièrement abondantes lors de saisons défavorables.

Les campagnols, terme vernaculaire quelque peu vague du point de vue systématique, regroupent une série d'espèces associées à des milieux fort divers. Il est donc essentiel de les considérer séparément. Une espèce forestière, le Campagnol roussâtre *Myodes glareolus*, est présente en grand nombre et de manière régulière. Sa fréquence atteint au total 23,7 %. Les autres campagnols typiquement forestiers sont l'agreste *Microtus agrestis* (2,6 %) et le souterrain *M. subterraneus* (5,5 %). Leurs nombres dans les fonds de nioirs varient d'une année à l'autre et d'un site à l'autre, mais ne sont jamais très élevés.

Les Muridés, représentés essentiellement par les deux espèces de mulots, généralement non distinguées dans ces analyses, sont les proies les plus caractéristiques de ce régime alimentaire. Très rares voire absentes en Finlande (où elles s'établissent entre 0 et 5 %), elles ne constituent des proportions élevées qu'en Belgique (24,5 % des 2 698 proies identifiées par SORBI de 1989 à 1996, ainsi qu'en 1998; KORPIMÄKI & HAKKARAINEN 2012), Allemagne (21,9 % des 1 644 proies déterminées entre 1969 et 1981 dans le Siegerland; BÜLOW & FRANZ 1982), ou encore 26,8 % des 7 288 proies identifiées en République tchèque entre 2000 et 2009 (ZÁRYBNICKÁ *in* KORPIMÄKI & HAKKARAINEN 2012). Nos résultats confirment que les mulots caractérisent donc le régime de la Chouette de Tengmalm en Europe centrale, où leur fréquence et leurs fluctuations conditionnent en grande part celles de leurs prédateurs.

L'habitude du mâle de décapiter certaines proies qu'il amène au nid biaise probablement le pourcentage de certaines d'entre elles. On peut considérer que les musaraignes sont bien représentées, à l'exception de la Musaraigne pygmée dont la taille du crâne et des mâchoires la font parfois passer inaperçue. La décapitation réduit légèrement le nombre de mulots décelés, mais de manière plus marquée celui des campagnols. Pour les oiseaux, la situation est probablement encore plus marquée. Comme, de plus, l'échantillonnage réalisé pri-

vilégie les années connaissant une bonne réussite de la nidification, donc celles où abondent les mulots et le Campagnol roussâtre, il semble logique d'imaginer que la variété et le nombre d'oiseaux, et peut-être d'invertébrés, serait plus élevée en tenant compte de ces éléments. Notre travail doit donc être considéré comme une bonne approche exhaustive du spectre alimentaire de la Chouette de Tengmalm dans le massif du Jura, mais les proportions des différentes proies sont à apprécier en fonction de ces éléments.

Nos analyses sont donc en accord avec les résultats obtenus en Europe centrale. Elles confirment que la majorité des proies de la Chouette de Tengmalm sont des micromammifères forestiers. Cela est cohérent avec nos connaissances préalables de cette chouette, qui sélectionne préférentiellement cet habitat.

Remerciements

Le premier fond de nid de cette longue série a été déterminé par Jean-Luc Bertholet, sous la direction d'André Meylan, à la Station fédérale de recherches agronomiques de Changins en 1984. Ce fut une découverte et une initiation que nous avons mise à profit par la suite. Il nous est impossible de citer toutes les personnes ayant contribué aux contrôles de ces nids, à la collecte des fonds, à leur tri et à leur analyse, en particulier les très nombreux bénévoles du GOBE et du GERNOV. Les fragments d'insectes ont été identifiés par Laurence Ruffieux au Musée zoologique de Lausanne et quelques déterminations initiales de restes d'oiseaux avaient été effectuées par Louis de Roguin au Muséum de Genève. Le manuscrit a bénéficié des corrections, remarques et suggestions de Sylvain Antoniazza, Alain Barbalat, Pierre Beaud, Bertrand Posse et Niklaus Zbinden. Que tous trouvent ici l'expression de notre profonde reconnaissance.

Résumé Régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le massif du Jura.

Le régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm dans le massif du Jura a été déterminé à partir d'analyses de fonds de nids et de nioirs collectés entre 1982 et 2014 dans deux sites distincts du Jura vaudois. Plus de 23 000 proies issues de 357 fonds de nids ont pu être identifiées. Les mammifères sont les proies largement dominantes. Ils représentent 98 % du nombre de proies. Dix-sept espèces ont pu être reconnues, mais avec des abondances fort variables. Parmi les espèces dominantes figurent la Musaraigne carrel/couronnée *Sorex araneus*/

coronatus, le Campagnol roussâtre *Myodes glareolus* et les mulots *Apodemus* sp. Les oiseaux ne constituent que 1,7 % du régime, mais provenant de 21 espèces différentes. Parmi celles-ci, ce sont les Turdidés qui sont les mieux représentés, en particulier la Grive musicienne *Turdus philomelos*.

Les mulots du genre *Apodemus* apparaissent clairement comme étant caractéristiques du régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm dans le massif du Jura. Ils expliquent en grande partie les fluctuations de l'espèce, contrairement à ce qui prévaut en Fennoscandie, mais comme c'est le cas en d'autres endroits d'Europe centrale.

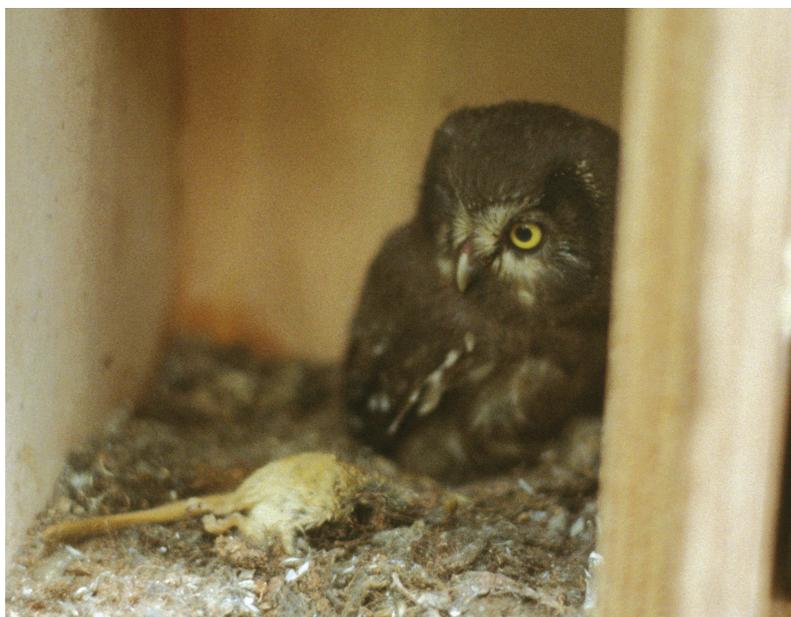
Zusammenfassung Nahrungsspektrum des Raufusskauzes *Aegolius funereus* im Jura

Das Nahrungsspektrum des Raufusskauzes wurde zwischen 1982 bis 2014 anhand von Nestmaterialanalysen an zwei unterschiedlichen Standorten im Waadtländer Jura untersucht. Mehr als 23 000 Beutetiere aus 357 Nestböden konnten identifiziert werden. Säugtiere sind bei weitem die dominanten Beutetiere. Sie widerspiegeln 98 % der Beutetiere. Siebzehn Arten konnten bestimmt werden, dies mit unterschiedlicher Häufigkeit. Unter den dominanten Arten figurieren die Wald- / Schabrackenspitzmaus *Sorex araneus/coronatus*, die Rötelmaus *Myodes glareolus* und Waldmäuse *Apodemus* sp. Vögel stellen nur 1,7 % der Nahrung dar, allerdings aus 21 verschiedenen Arten. Darunter sind Drosseln am häufigsten, vor allem die Singdrossel *Turdus philomelos*. Waldmäuse der Gattung *Apode-*

mus scheinen charakteristisch im Nahrungsspektrum des Raufusskauzes im Jura. Sie erklären grossenteils die Fluktuationen des Raufusskauzes, welche auch in anderen Teilen Zentraleuropas, im Gegensatz zu Fennoskandinavien, festgestellt wird. (Übersetzung: A. Jacot)

Summary Diet of the Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in the Jura Mountains

Food resources used by Tengmalm's Owl in the Jura between 1982 and 2014 at two distinct sites within the Canton of Vaud were determined by the analysis of food remains in nest cavities and nest boxes. Remains of more than 23 000 prey items from 357 nest sites were identified. Mammals were predominant and made up 98 % of the total. Seventeen species were identified but varied considerably in their abundance. Amongst the dominant species figured the Eurasian/ Crowned Shrew *Sorex araneus/coronatus*, Bank Vole *Myodes glareolus* and Field Mice of the *Apodemus* genus. Birds only made up 1.7 % of the prey items but consisted of 21 different species. Thrushes were in a majority, in particular Song Thrush *Turdus philomelos*. Field Mice of the *Apodemus* genus appear to be the characteristic prey item of Tengmalm's Owl in the Jura Mountains. This would go towards explaining the fluctuations of the species as opposed to the situation in Fennoscandia, but corresponds with the situation in other parts of Central Europe. (Translation: M. Bowman)



P.-A. Ravussin

Situation typique d'un nid lors d'une année de « disette » : un seul jeune élevé, les autres ayant souvent disparu par cannibalisme lors de leur élevage et arrièretrein d'un Muscardin *Muscardinus avellanarius*.

Bibliographie

- BOIKO, N. S. & E. V. SHUTOVA (2007): Diets of the pygmy owl *Glaucidium passerinum* and Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in the Gulf of Kandalaksha area, White Sea. In: KOSKIMIES, P. & N. V. LAPSHIN (Eds): *Status of Raptor Populations in Eastern Fennoscandia: Proceedings of the Workshop, Kostamushka, Karelia, Russia, Pedrozavodsk, November 8-10, 2005*, pp 23-29.
- BÜLOW, B. VON & A. FRANZ (1982): Rauhfußkauz-Bruten und –Gewöllen aus dem Siegerland mit Anmerkungen zur Auftrennung von *Apodemus*-Unterkiefern. *Natur und Heimat* 42: 119-130.
- GUÉRIN, G. (1928): Régime et croissance de l'Effraye commune (*Tyto alba alba*) en Vendée. *Encyclopédie ornithologique, La vie des chouettes*. Ed Lechevalier, Paris.
- GUÉRIN, G. (1932): La Hulotte et son régime. *Encyclopédie ornithologique, La vie des chouettes II*. Ed Lechevalier, Paris.
- HAUSSER, J. (1995): Mammifères de la Suisse. Répartition. Biologie. Ecologie. *Mémoires de l'Académie Suisse des Sciences Naturelles* 103. Birkhäuser, Bâle.
- KLOUBEC, B. & R. VACIK (1990): Outline of food ecology of Tengmalm's owl (*Aegolius funereus* L.) in Czechoslovakia. *Tichodroma* 3: 103-125.
- KORPIMÄKI, E. & H. HAKKARAINEN (2012): *The Boreal Owl. Ecology, Behaviour and Conservation of a Forest-Dwelling Predator*. Cambridge University Press.
- LIBOIS, R. & P. GAILLY (1984): Sur le régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*) en Belgique. *Aves* 21: 57-59.
- LINDHE, U. (1966): En undersökning av Pärflugglans (*Aegolius funereus*) bytesval i SV Lapland. *Vår Fågelvärld* 25: 40-48.
- MARCHESI, P., M. BLANT & S. CAPT (éds) (2008): Mammifères de Suisse – Clés de détermination. *Fauna Helvetica* 21, CSCF & SSBF, Neuchâtel.
- MÄRZ, R. (1987): *Gewöll- und Rupfungskunde*. 3., neu von Konrad Banz bearbeitete Auflage. Akademie-Verlag, Berlin.
- MEZZAVILLA, F., S. LOMBARDO & M. T. SPERTI (1994): First data on biology and breeding success of Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in Cansiglio. In: BALDACCINI N.E., MINGOZZI T., VIOLANI C. (eds.), *Atti VI Convegno Italiano di Ornitologia, Torino, 8-11 ottobre 1991*. *Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*: 325-334.
- 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. TROLLIET, 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., D. TROLLIET, C. DAENZER, L. LONGCHAMP, K. ROMAILLER & V. MÉTRAUX (2015): Quel avenir pour la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le massif du Jura. Bilan de trente années de suivi. *Nos Oiseaux* 62: 5-28.
- RITTER, F. & W. ZIENERT (1972): Bemerkungen zum Schutz des Rauhfußkauzes (*Aegolius funereus*). *Landschaftspf. Naturschutz Thür* 9: 12-17.
- SCHWERDTFEGER, O. (1998): Analyse der Depotbeute in den Bruthöhlen des Rauhfußkauzes (*Aegolius funereus*). *Vogelwelt* 109: 176-181.
- UTTENDÖRFER, O. (1939): *Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen und ihre Bedeutung in der heimischen Natur*. Neudamm, Neumann.
- UTTENDÖRFER, O. (1952): *Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen*, Stuttgart, Eugen Ulmer.
- ZANG, H. & P. KUNZE (1978): Zur Ernährung des Rauhfußkauzes (*Aegolius funereus*) im Harz mit einer Bemerkung zur Gefährdung durch Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*). *Vogelkd. Ber. Niedersachsen* 2: 41-44.
- ZÁRYBNICKÁ, M., J. RIEGERT & K. ST'ASTNY (2011): Diet composition in the Tengmalm's owl *Aegolius funereus*: a comparison of camera surveillance and pellet analysis. *Ornis Fenn.* 88: 147-153.

Pierre-Alain Ravussin, Rue du Theu 12, CH-1446 Baulmes; ravussinpa@bluewin.ch
Pierre Henrioux, Ch. des Pervenches 7, CH-1530 Payerne; pierre.henrioux@vd.ch
Fabienne Henrioux, Ch. des Pervenches 7, CH-1530 Payerne; fabienne.henrioux@bluewin.ch
Daniel Trolliet, Ruelle de Couvaloup 10, CH-1422 Grandson; dantrolliet@bluewin.ch
Ludovic Longchamp, Corcelettes 6, CH-1422 Grandson; ludovic.longchamp@gmail.com
Jacques Morel, Ch. de la Vieille Fontaine 3, CH-1233 Bernex; jacquesmorel@bluemail.ch
Michel Beaud, Musée d'histoire naturelle de Fribourg, Ch. du Musée 6, CH-1700 Fribourg; michelbeaud.mb@gmail.com