

Dynamique des héronnières de Hérons cendrés du Marais poitevin

Influence des structures paysagères, de la distribution
et de la composition des colonies

Marianne MURGUES

Géographe, Université de Nantes, Géolittomer LETG UMR 6554 CNRS

Résumé Le but de cette étude est de savoir si la dynamique démographique des héronnières de Hérons cendrés du Marais poitevin peut s'expliquer par les structures paysagères les environnant, par leur abondance et leur richesse spécifique, ou par leur distribution. Les résultats suggèrent que les tendances démographiques des héronnières s'expliquent avant tout par l'abondance de Hérons cendrés et des autres espèces d'ardéidés qui les composent et, dans une moindre mesure, par la proximité de grandes héronnières périphériques, et non par les structures paysagères environnantes. Cette étude préliminaire suggère que la dynamique des héronnières de Hérons cendrés du marais correspond probablement à un fonctionnement en métapopulation d'une « grande colonie Marais poitevin », qui exploiterait le marais dans son ensemble, et connaîtrait des échanges inter-héronnières importants.

Mots-clés Héron cendré, *Ardea cinerea*, Marais poitevin, écologie du paysage.

Introduction

Après une persécution partout en France dès la fin du XIX^e siècle, le Héron cendré *Ardea cinerea* a connu un essor démographique à partir des années 1970 (Marion, 2009). Cette recolonisation est due à son déclassement du statut d'espèce nuisible, puis à sa protection intégrale (Marion, 2009). La poursuite de sa colonisation est conditionnée par les facteurs communs à bon nombre d'espèces d'oiseaux d'eau coloniaux, comme la présence de zones de quiétude pour les installations de héronnières, ou encore une bonne disponibilité en ressource trophique (Kushlan et Hancock, 2005). À l'échelle de la France, il a en outre été montré que les structures paysagères et

la distribution des colonies les unes par rapport aux autres sont des facteurs déterminant les patrons de recolonisation de l'espèce (Lorillière, 2005). À l'échelle régionale, B. Boisteau et L. Marion (2006) ont montré que cette recolonisation était en partie conditionnée par l'histoire des populations et par la structure du réseau hydrographique, facteur paysager important. L'objectif de cette étude est donc de comprendre l'influence du paysage, de la distribution et de la composition des colonies sur la dynamique des héronnières de Hérons cendrés à l'échelle d'un écosystème colonisé par l'espèce : le Marais poitevin. Plus précisément, cette étude préliminaire

cherche à comprendre si la dynamique démographique d'une héronnière de ce marais peut s'expliquer par le paysage qui l'environne, la présence d'autres colonies en périphérie ou l'abondance et la richesse spécifique des ardéidés la composant.

1. Matériel et méthode

Pour étudier ces dynamiques, il a été choisi de procéder par tests statistiques. Pour chacune des héronnières considérées au sein de l'espace d'étude, il s'agissait en effet de savoir si l'évolution de deux « variables dépendantes » (à savoir l'évolution de l'abondance des colonies d'une part, et leur variabilité d'autre part) pouvait être influencée par l'évolution d'une ou plusieurs « variables indépendantes », regroupées en trois modèles différents (selon le périmètre d'observation considéré).

Espace d'étude

Le territoire pris en compte est celui du Marais poitevin, selon la définition qu'en ont dressée en 1997 l'IAAT-Poitou-Charentes et le Forum des Marais Atlantiques, dans le document de caractérisation de la zone humide (Thomas, 2007). L'espace d'étude a cependant été élargi à la forêt de Longeville, ainsi qu'aux îlots et aux frontières calcaires immédiatement adjacentes, soit un espace d'environ 100 000 ha, au sein duquel les colonies vivent majoritairement de l'« écosystème » Marais poitevin (Thomas, 2007). Quelques héronnières existent au-delà de ces limites ; elles sont d'ailleurs de plus en plus nombreuses, l'espèce suivant localement la tendance nationale à l'éparpillement des colonies (Marion, 2009). Toutefois, majoritairement situées le long de la côte, à l'ouest du marais, ces héronnières hors limite semblent n'utiliser ce dernier que de façon marginale (Thomas, 2007), aussi leur présence a-t-elle été jugée négligeable ici.

Données de comptages de héronnières

Les données utilisées sont issues des comptages de héronnières effectués au sein du marais, qui dénombrent toutes les espèces d'ardéidés co-

loniaux : Héron cendré *A. cinerea*, Héron pourpré *Ardea purpurea*, Grande aigrette *Casmerodius albus*, Aigrette garzette *Egretta garzetta*, Héron garde-boeufs *Bubulcus ibis* et Bihoreau gris *Nycticorax nycticorax*. Ces comptages, initiés en 1967, ont été systématisés en 1986. Ils sont effectués par divers organismes, qui dénombrent annuellement les nids de chaque héronnière en juin/juillet, en attribuant autant que faire se peut le nid à une espèce (Thomas, 2007). Les héronnières ne sont pas toutes comptabilisées chaque année, mais ce chiffre tend à se stabiliser. Pour cette étude, seules les données des années 2001 à 2010, période coïncidant avec les données cartographiques, ont été conservées ; en outre, elles ont été limitées aux héronnières dénombrées plus de trois fois au cours de cette période, soit 29 sites au total.

Données cartographiques

La couche d'information sur l'occupation du sol dans la zone humide en 2008, produite par le Parc Interrégional du Marais Poitevin (PIMP), a permis de délimiter l'emprise spatiale du marais. La différence binaire marais/hors-marais en a été retenue, bien que ce procédé confonde en fait des zones de type « marais mouillé » et « marais desséché », différentes du point de vue de l'hydrologie (Verger, 2005) comme de l'occupation du sol, parfois très contrastée (concernant les proportions de prairies et de cultures par exemple). La BD Ortho® de l'IGN, datée de 2006 pour les départements de Vendée et de Charente-Maritime, et de 2007 pour le département des Deux-Sèvres, a permis quant à elle d'obtenir de l'information sur les boisements au sein du marais, par télédétection « orientée objet » (logiciel eCognition Developer 8 ; critères de brillance et d'homogénéité). Il s'agissait ici de pointer les boisements de toutes tailles, du bois aux haies, ces dernières pouvant en effet être utilisées par l'espèce pour nidifier.

Les familles de variables dépendantes :

Tendance démographique

La tendance démographique locale de chaque héronnière a été estimée avec un modèle mixte appliqué à l'ensemble des données, dans lequel

l'abondance de hérons est considérée comme variable dépendante et la date comme variable indépendante et continue. Dans ce modèle, l'erreur est considérée comme étant normalement distribuée. Les tendances propres à chaque héronnière sont estimées en retenant l'intercept et la pente du modèle comme facteurs aléatoires. Ces estimations correspondent aux tendances locales propres à chaque héronnière, indépendamment de la tendance générale de tous les sites. Ce modèle est effectué avec le package lme4 du logiciel R et les fonctions « lmer » et « ranef ».

Variabilité démographique du Héron cendré

La variabilité démographique de Hérons cendrés de chaque colonie a été estimée par l'écart-type des abondances de chaque héronnière.

Les familles de variables indépendantes :

Trois familles de variables indépendantes ont été calculées.

Variables paysagères

Des indices paysagers ont été calculés au sein de trois périmètres distincts environnant les héronnières. Ces périmètres, tels que définis par L. Marion (1988) et B. Boisteau (2002), correspondent au rayon d'action moyen d'une héronnière ;

au rayon d'action minimum d'une héronnière ; à la distance moyenne séparant la héronnière des trois héronnières les plus proches (tableau 1).

Au sein de chacun de ces trois périmètres, trois indices paysagers ont été calculés à l'aide du logiciel Fragstats 3.3. (à la fois pour les boisements et pour le marais) : le pourcentage occupé par les boisements/par le marais ; la densité de patchs de boisement/de marais ; l'agrégation spatiale des patchs de boisements/de marais (tableau 2).

Variables relatives à la distribution spatiale des héronnières environnantes

Deux variables ont été calculées : la distance moyenne de chacune des 29 héronnières étudiées par rapport à toutes les autres héronnières ayant accueilli des Hérons cendrés sur la période 2001-2010 (distmoy), qui renseigne sur le caractère excentré de la colonie ; la même distance moyenne pondérée par l'abondance moyenne des Hérons cendrés de chaque héronnière (distmoypond), qui indique l'isolement de la colonie.

Variables relatives à la composition de la héronnière

Trois variables ont été calculées pour chaque héronnière sur la période 2001-2010 : l'abondance moyenne de Hérons cendrés (moyAb),

Rayon	Calcul et description
dp	Rayon moyen d'action d'une colonie de hérons cendrés. Calculé grâce au coefficient de régression liant le rayon du domaine vital d'une colonie au nombre de couples de la colonie : $dp = 0,0294x + 5,7795$ (Marion, 1988)
dpmin	Rayon moyen d'action d'une colonie, où l'effectif est rapporté à son minimum (1). Permet de représenter le contexte de nidification du premier couple nicheur. $dpmin = 0,0294 + 5,7795$ (Marion, 1988 ; Boisteau, 2002)
dt	Distance moyenne séparant les trois colonies les plus proches. (Boisteau, 2002) Périmètre d'action prenant en compte l'existence d'autres colonies.

Tableau 1 - Les trois périmètres potentiels d'action des Hérons cendrés autour d'une héronnière, tels que définis par L. Marion (1988) et B. Boisteau (2002) et utilisés dans les analyses du présent article

Nom	Calcul	Description
Percentage of landscape (PLAND)	$PLAND = P_i = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{A} (100)$ <p> P_i = proportion de paysage occupé par la classe recherchée a_{ij} = aire occupée par la classe recherchée A = aire totale </p>	Pourcentage de marais ou de boisements au sein du périmètre.
Patch Density (PD)	$PD = \frac{n_i}{A} (10,000)(100)$ <p> n_i = nombre de patch du type recherché (boisements ou marais) A = aire totale du paysage </p>	Densité de marais ou de boisements au sein du périmètre.
Percentage of like adjencies (PLADJ)	$PLADJ = \left(\frac{g_{ii}}{\sum_{k=1}^m g_{ik}} \right) (100)$ <p> g_{ii} = nombre d'adjacences semblables entre pixels (pixels appartenant à une même classe). g_{ik} = nombre total d'adjacences entre pixels </p>	Cohérence/agrégation des espaces de marais ou de boisements.

Tableau 2 - Indices de fragmentation paysagère utilisés au sein des trois périmètres d'action des Hérons cendrés autour de chaque héronnière

l'abondance moyenne des autres espèces d'ardéidés (moyABS), la richesse spécifique moyenne d'ardéidés sans le Héron cendré (moyRSS).

Analyses statistiques

L'explication de la tendance démographique des Hérons cendrés par les variables paysagères (6 variables), par la distribution des autres héronnières (2 variables), et par la composition de la héronnière (3 variables), a été testée à l'aide de régressions linéaires multiples. Le partitionnement hiérarchique du coefficient de détermination R^2 a été utilisé pour déterminer la proportion de variance expliquée indépendamment (I) par chaque variable (Chevan & Sutherland 1991, Mac Nally 2000). Les variables retenues sont celles qui expliquent une part de variance plus importante que celle expliquée par hasard par une comparaison des valeurs observées des contributions indépendantes à l'explication de la variance (I), avec une population de Is issue de 100 randomi-

sations de la matrice de données. La significativité a été acceptée au-dessus de l'intervalle de confiance fixé à 95 % (soit un Z-score de 1.65 tel que défini par R. Mac Nally, 2000 et C.J. Walsh *et al.*, 2004). Ces analyses statistiques ont été réalisées sous R 2.15.0, avec les fonctions « hier.part » et « rand.hp » du package hier.part.

Puisque les indices paysagers ont été calculés sur trois périmètres différents, trois partitionnements hiérarchiques différents ont été réalisés. Ils prennent à chaque fois les mêmes variables de distribution des autres héronnières et les mêmes variables de composition de la héronnière, mais pour chaque partitionnement les indices paysagers propres à chaque périmètre.

L'explication de la variabilité des abondances de Hérons cendrés par les variables paysagères, par la distribution des autres héronnières, et par la composition de la héronnière, a été analysée de la même façon.

2. Résultats

Dynamique des héronnières de Hérons cendrés

Les héronnières accueillant des Hérons cendrés au cours de la période donnée sont réparties sur l'ensemble du Marais poitevin (fig. 1). Certaines n'ont accueilli qu'un couple pendant quelques années de la période d'étude, d'autres plus d'une centaine. On n'observe pas de ségrégation spatiale des héronnières selon l'abondance moyenne des Hérons cendrés qui les occupent, ni selon leurs tendances d'évolution.

Tendances démographiques

À l'échelle du périmètre moyen d'action des héronnières, la tendance démographique des Hérons cendrés est significativement expliquée ($Z\text{-score} \geq 1,65$; $P < 0,05$) d'abord par l'abondance

moyenne de Hérons cendrés (corrélation positive, 33,19 % de la variance totale expliquée par l'ensemble des variables indépendantes), puis par l'abondance des autres espèces (corrélation positive, 20,21 %).

À l'échelle du périmètre minimal d'action des héronnières, la tendance démographique des Hérons cendrés est également significativement expliquée ($Z\text{-score} \geq 1,65$; $P < 0,05$) d'abord par l'abondance moyenne de Hérons cendrés (corrélation positive, 32,35 % de la variance totale expliquée par l'ensemble des variables indépendantes), puis par l'abondance des autres espèces (corrélation positive, 24,95 %).

À l'échelle de la distance moyenne séparant la héronnière de ses trois plus proches voisines, la tendance démographique des Hérons cendrés est également significativement expliquée ($Z\text{-score} \geq 1,65$; $P < 0,05$) d'abord par l'abondance moyenne de Hérons cendrés (corrélation positive, 25,98 %

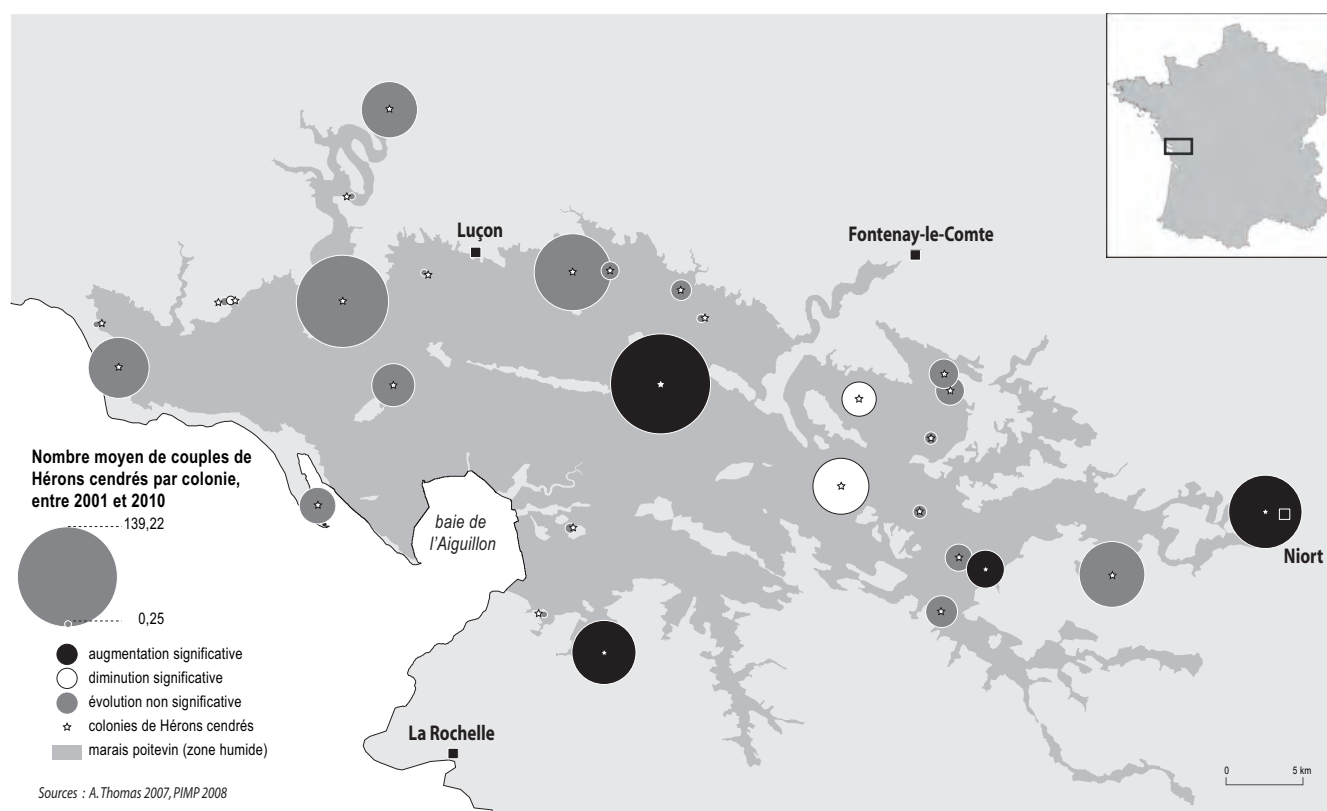


Fig. 1 - Répartition des héronnières dans le Marais poitevin

de la variance totale expliquée par l'ensemble des variables indépendantes), puis par l'abondance des autres espèces (corrélation positive, 20,21 %), mais aussi par l'agrégation spatiale du marais (corrélation négative, 14,21 %) (fig. 2).

Variabilités démographiques

À l'échelle du périmètre moyen d'action des héronnières, la variabilité démographique des Hérons cendrés est significativement expliquée ($Z\text{-score} \geq 1,65$; $P < 0,05$) d'abord par l'abondance moyenne de Hérons cendrés (corrélation positive, 62,2 % de la variance totale expliquée par l'ensemble des variables indépendantes), puis par la distance moyenne aux autres héronnières pondérée par leurs abondances (corrélation négative, 14,76 %).

À l'échelle du périmètre minimal d'action des héronnières, la variabilité démographique des Hérons cendrés est également significativement expliquée ($Z\text{-score} \geq 1,65$; $P < 0,05$) d'abord par l'abondance moyenne de Hérons cendrés (corrélation positive, 60,94 % de la variance totale expliquée par l'ensemble des variables indépendantes), puis par la distance moyenne aux autres héronnières pondérée par leurs abondances (corrélation négative, 14,81 %).

À l'échelle de la distance moyenne séparant la héronnière de ses trois plus proches voisines, la variabilité démographique des Hérons cendrés est significativement expliquée ($Z\text{-score} \geq 1,65$; $P < 0,05$) d'abord par l'abondance moyenne de Hérons cendrés (corrélation positive, 53,27 % de la variance totale expliquée par l'ensemble des variables indépendantes), puis par la distance moyenne aux autres héronnières pondérée par leurs abondances (corrélation négative, 13,9 %), et enfin également par l'abondance des autres espèces (corrélation positive, 7,37 %) (fig. 3).

3. Discussion

Les tendances démographiques des Hérons cendrés s'expliquent principalement par leurs caractéristiques propres. Ce sont les héronnières aux fortes abondances de Hérons cendrés mais aussi d'autres ardéidés qui tendent à voir leurs effectifs augmenter ; cependant ce sont aussi elles qui sont les plus variables dans le temps. Dans une moindre mesure, la proximité de grosses héronnières périphériques tend également à diminuer la variabilité des effectifs de Hérons cendrés.

Si ce n'est la cohésion des secteurs de marais, à cette échelle d'étude, les structures paysagères n'ont pas d'influence sur la démographie des hé-

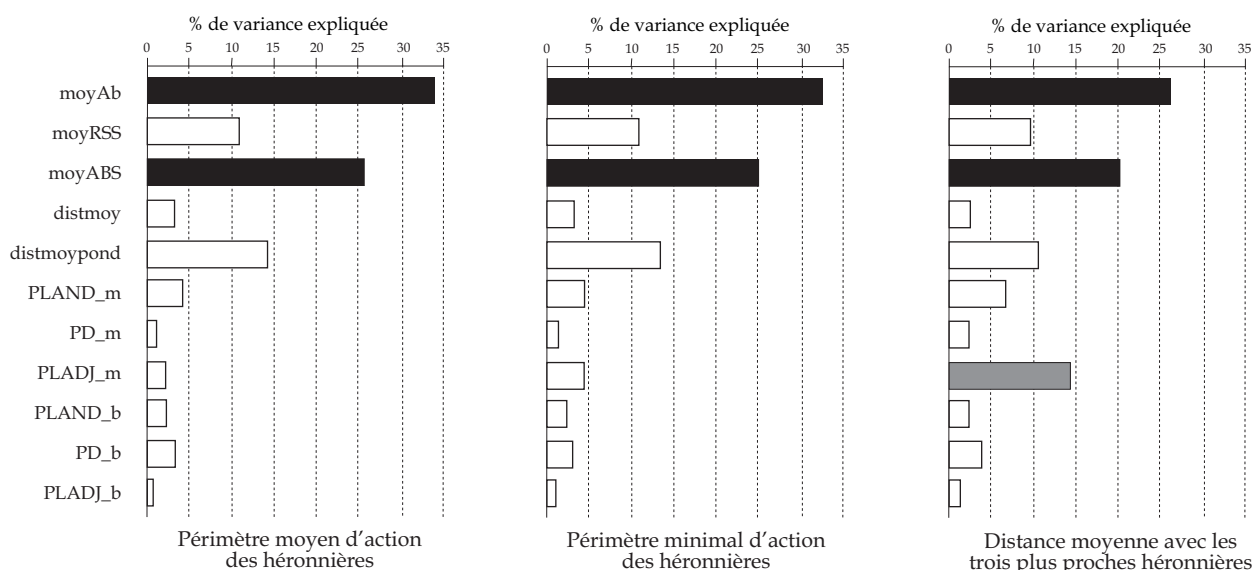


Fig. 2 - Tendances démographiques des héronnières

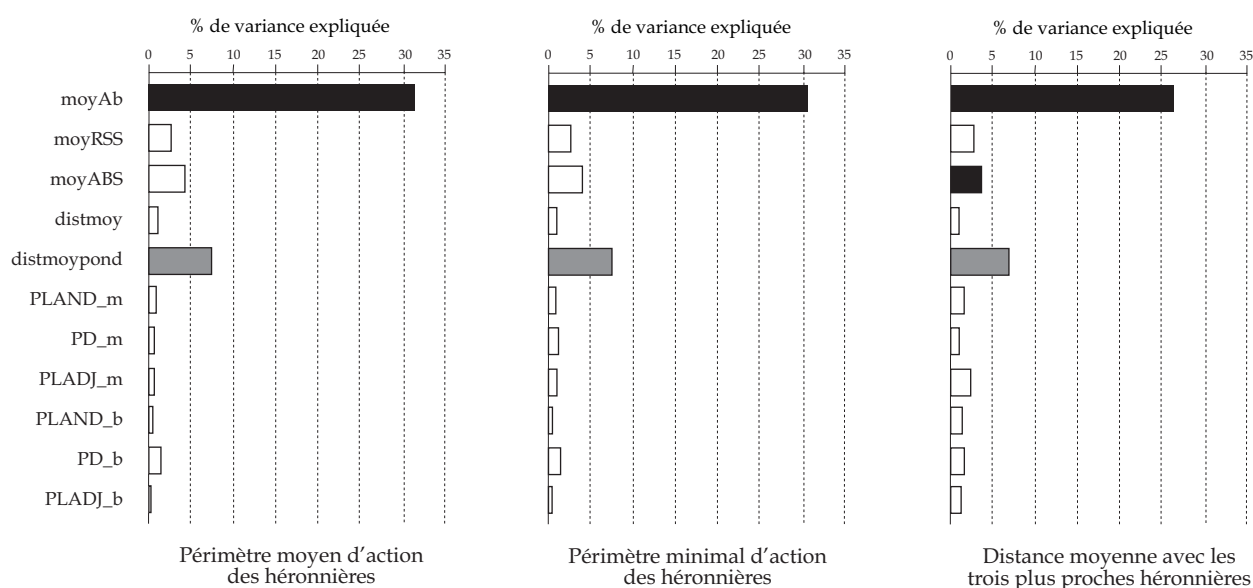


Fig. 3 - Variabilité démographique des héronnières

ronnières. La disponibilité en sites de nidification potentiels (boisements), mais également en marais (par opposition aux espaces calcaires hors marais) autour des héronnières n'est donc pas un facteur limitant pour l'évolution démographique des colonies.

Ces premiers résultats suggèrent donc que les héronnières du marais fonctionnent probable-

ment plus comme une seule grande colonie composée de métapopulations en constante interaction. La représentation des différents périmètres d'influence des héronnières montre en effet une grande superposition de ces périmètres les uns avec les autres (fig 4). Des observations personnelles montrent également des hérons en alimentation assez loin des héronnières, et des débris de mollusques marins (*Crabe vert* *Carcinus maenas*

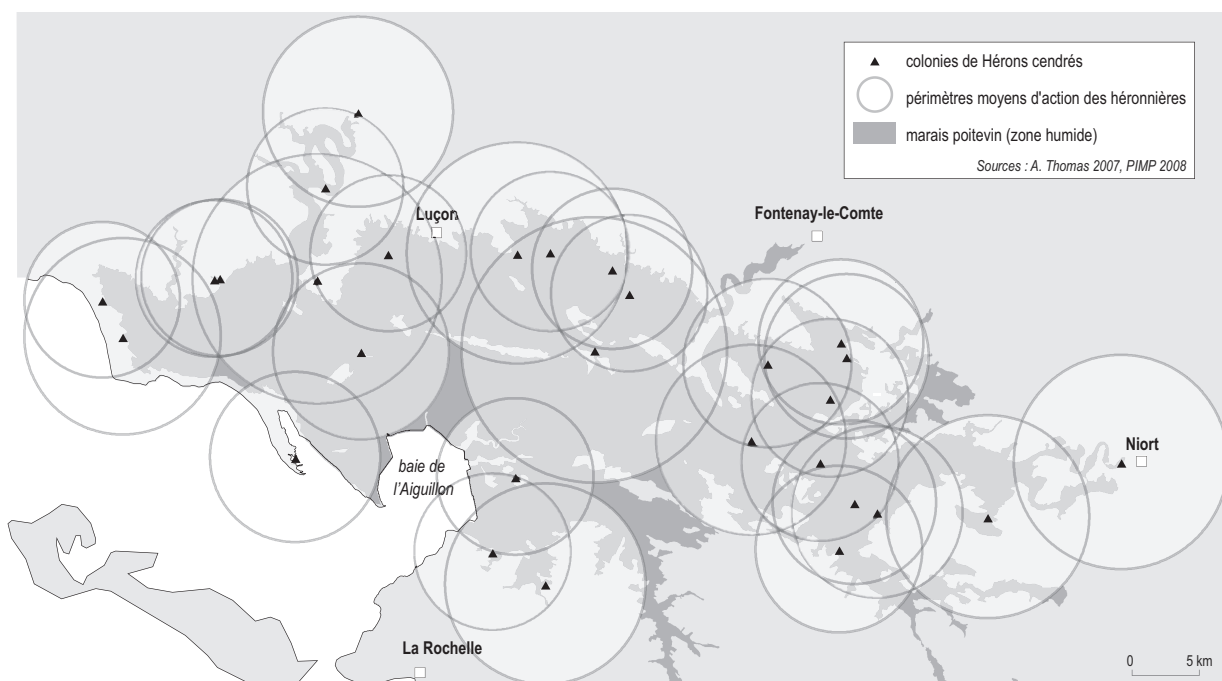


Fig. 4 - Périmètre d'influence des héronnières

principalement), vraisemblablement prélevés en zone intertidale, ont été trouvés dans des héronnières situées à plus de 20 km de l'estran (Alain Thomas, com. pers.).

Les variations d'effectifs sont plutôt à chercher à l'échelle du marais dans son ensemble, pour lequel deux facteurs pourraient être déterminants. D'abord un facteur « ressource trophique » : l'explosion démographique de quelques espèces proies comme l'Écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii*, manifestement très consommée par le Héron cendré, au vu des nombreux débris d'écrevisses trouvés au pied des nids, a par exemple coïncidé avec le net essor des Hérons cendrés dans le marais. Ensuite un facteur « évolution de l'occupation du sol à l'échelle fine » : la poursuite des mises en cultures des prairies et la simplification du réseau hydrographique – qui constituent des zones d'alimentation – qu'a connues le marais durant ces dernières décennies devraient avoir eu un impact considérable sur les populations de hérons. Néanmoins, la déprise agricole, en favorisant un

déclin de l'exploitation des terrées du marais (et donc des dérangements moindres), mais aussi quelques enrichissements et boisements spontanés, ont dû et doivent également favoriser l'implantation de nouvelles colonies.

Remerciements

Je tiens particulièrement à remercier Laurent Godet pour la conduite du stage ayant abouti à cet article, ainsi que pour son aide précieuse lors de la rédaction de ce dernier. Merci également à Alain Thomas, pour la découverte du terrain et pour sa relecture.

Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans les très nombreux observateurs ayant participé activement aux comptages des héronnières dans le Marais poitevin. Je les remercie ainsi que les organismes suivants : ACEDEM, ADEV, CG85, Commune de Vix, GODS, LPO, LPO17, LPO85, Muséum d'Histoire Naturelle de La Rochelle, ONF, ONFCS85, PIMP.

Bibliographie

BOISTEAU B., 2002. *Rôle de la structure du paysage hydrographique dans la distribution spatiale des colonies de hérons cendrés (Ardea cinerea)*. Mémoire du DEA Éco-éthologie évolutive, Rennes, 27 p.

BOISTEAU B., MARION L., 2006. Influence du paysage sur les stratégies de localisation des colonies de reproduction chez le héron cendré. *Comptes Rendus Biologies*, vol. 329, pp. 208-216.

CHEVAN A., SUTHERLAND M., 1991. Hierarchical partitioning, *The American Statistician*, vol. 45, fasc. 2, pp. 90-96.

KUSHLAN J.A., HANCOCK J.A., 2005. *The Herons*. Oxford University Press, New York, 430 p.

LORRIERE R., 2005. *Recolonisation du Héron cendré Ardea cinerea en France subséquente à sa mise en protection : modélisation dans un automate cellulaire*. Mémoire de Master 2, Muséum National d'Histoire Naturelle, 60 p.

MAC NALLY R., 2000. Regression and model building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between and reconciliation of 'predictive' and 'explanatory' models. *Biodiversity and Conservation*, vol. 9, pp. 655-671.

MARION L., 1988. *Évolution des stratégies démographiques, alimentaires et d'utilisation de l'espace chez le héron cendré en France : importance des contraintes énergétiques et humaines*. Thèse de Doctorat d'État, Université de Rennes I, 744 p.

MARION L., 2009. *Recensement national des hérons coloniaux de France en 2007, héron cendré, héron pourpré, héron bihoreau, héron crabier, héron garde-bœuf, grande aigrette, aigrette garzette*. Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement Durable et de l'Aménagement du Territoire, SESLG-CNRS-Université Rennes1-MNHN, 84 p.

THOMAS A., 2007. *Les hérons coloniaux reproducteurs du Marais poitevin. Évolution de la population 1986 – 2007*, 98 p.

VERGER F., 2005. *Marais et estuaires du littoral français*. Belin, Paris, 335 p.

WALSH, C.J., PAPAS, P.J., CROWTHER, D., SIM, P.T., YOO, J., 2004. Stormwater drainage pipes as a threat to a stream-dwelling amphipod of conservation significance, *Austrogammarus australis*, in southeastern Australia. *Biodiversity and Conservation*, vol 13, pp. 781-793.