



Bilan de l'étude PeGASE sur la perdrix grise



Contexte et objectifs
de l'étude p.19

Survie des adultes
et causes de mortalité p.22

La reproduction pas à pas p.29

Modélisation de la dynamique
de population p.40

Utilisation de l'habitat p.42

➤ Les partenaires



➤ Avec la participation des agriculteurs des sites d'étude

➤ Collaboration scientifique



➤ Soutien financier



Ainsi qu'une contribution du Club de l'Épagneul Breton, de la Société Canine d'Île-de-France et de l'Agence de Services et de Paiements Limousin



PeGASE

Bilan synthétique d'une étude *perdrix grise* « population – environnement »



© W. Delannoy / FDC 77

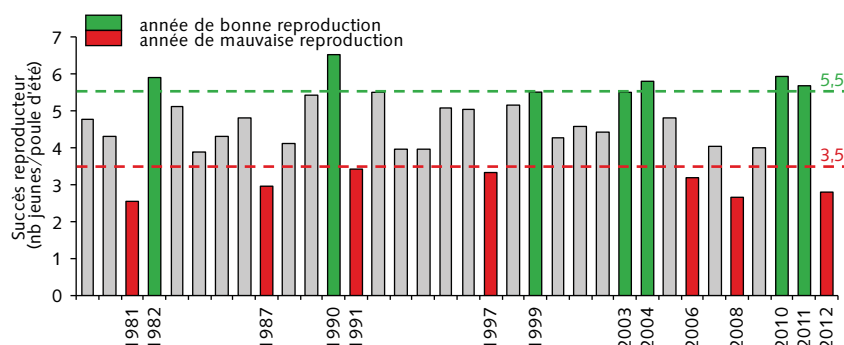
Un contexte morose

Si les premières années du XXI^e siècle ont été plutôt prometteuses en termes de perdrix grises, la période allant de l'été 2006 au printemps 2010 s'est caractérisée par une situation morose pour l'espèce et beaucoup de chasseurs passionnés se sont inquiétés, non seulement de l'avenir de la chasse de leur gibier préféré, mais également de sa conservation. En cause : la reproduction catastrophique de 2008, la deuxième plus mauvaise année depuis que le suivi de la reproduction de la perdrix grise existe dans le Centre-Nord de la France (Reitz, 2009

– *figure 1*). Elle s'est traduite par une diminution de 10 à 50 % des densités de reproducteurs au printemps 2009, malgré une absence de chasse le plus souvent (Reitz, 2010). Le succès de la reproduction de 2009 a été quant à lui moyen à médiocre selon les départements. Pour certains d'entre eux, c'était de ce point de vue la quatrième mauvaise année consécutive et, en moyenne nationale, la première fois qu'une année assez médiocre succédait à une mauvaise année. Une période de temps froid et pluvieux début juin pouvait l'expliquer en partie – bien que cela ne soit pas convaincant (Bro *et al.*, 2009).

Figure 1**Évolution du succès reproducteur de la perdrix grise dans le Centre-Nord de la France de 1979 à 2012.**

Source : réseau Perdrix-Falaise ONCFS / FNC-FRC-FDC – Reitz, 2013.



Responsables scientifiques et coordinateurs nationaux :

ÉLISABETH BRO & FLORIAN MILLOT

ONCFS, CNERA Petite faune sédentaire de plaine, Auffargis.

Interlocuteurs techniques

des Fédérations départementales des chasseurs :

RÉMI DELORME – FDC du Calvados**CYRIL POLVÉ** – FDC de l'Eure**ÉRIC MANGIN** – FDC de l'Eure-et-Loir**ALOÏS GODARD** – FDC du Loir-et-Cher**FLORENT TARDIF** – FDC du Loiret**CHRISTOPHE GOUACHE** – FDC de la Marne**IVAN SION** – FDC du Nord**XAVIER BRAULT** – FDC de l'Orne**DENIS DURLIN** – FDC du Pas-de-Calais**DOMINIQUE GEST** – FDC de la Seine-Maritime**THIERRY MORET** – FDC de la Seine-et-Marne**RONAN TABOUREL** – FDC de l'Essonne,

du Val-d'Oise et des Yvelines

RICHARD BOUTEILLER – FDC de la Somme

Un triple objectif : social, technique et scientifique

Cette étude nationale Perdrix grise a été mise en place pour apporter des réponses aux questions des chasseurs concernant la survie des perdrix et leur reproduction, en particulier les causes de mortalité des oiseaux et les causes d'échec des pontes. Il s'agissait donc de réactualiser les données de référence collectées en 1995-1997 lors d'une précédente étude nationale (Reitz & Mayot, 1997 ; Bro, 1998), et d'analyser les relations entre ces paramètres et les principaux facteurs du milieu de vie de l'espèce : abondance de prédateurs, d'invertébrés, structure de l'habitat, conditions météorologiques (ce qu'on appelle le système « population – environnement »).

Le moteur scientifique de la mise en place de cette étude PeGASE était le manque de connaissances quant à l'impact de l'utilisation des produits phytopharmaceutiques (PPP) sur la survie des perdrix (en effet létal ou sub-létal) et leur reproduction. Les données collectées dans le cadre de la précédente étude nationale (Bro *et al.*, 2001) ou dans le cadre du réseau SAGIR (Bro *et al.*, 2010) ne sont pas suffisantes pour apporter des réponses satisfaisantes. En effet, elles ne concernent que les effets aigus affectant les adultes et ne permettent pas de quantifier un impact sur les populations. Cette thématique présente un intérêt scientifique « officiel » (politiques publiques en matière de recherche) associé à un enjeu sociétal. C'est un sujet peu étudié sur la faune sauvage *in situ* en milieu cultivé. Si cette problématique n'est pas spécifique à la perdrix grise, elle la concerne complètement. En outre, cette espèce est un modèle d'étude tout à fait approprié du fait de son écologie : sédentaire, c'est un oiseau qui vit et niche au sol dans les cultures des régions de production intensive, et qui se nourrit de plantes, graines et invertébrés susceptibles de contenir des PPP.

Une étude de grande ampleur

L'étude a été menée sur treize terrains situés dans le Centre-Nord de la France, bastion de la perdrix grise de plaine à l'état sauvage. La surface couverte totalise environ 15 000 hectares, principalement de la grande culture, avec quelques spécificités locales ou régionales concernant les assolements (*figure 2*).

Les perdrix (surtout des poules pour suivre la reproduction) ont été capturées en fin d'hiver, de nuit, au phare et à l'épuisette télescopique. Elles ont été munies d'un émetteur-radio de 8 grammes. Chaque oiseau a pu être identifié individuellement grâce à sa fréquence radio unique. Un pointage biquotidien, depuis le jour de la capture jusqu'à la fin d'août, a permis de suivre précisément le devenir de chaque perdrix au cours de la période de reproduction. La localisation a été réalisée par triangulation et reportée sur un fond cartographique à l'aide d'un SIG nomade. Les nids ont été détectés après le début de la couvaison et localisés très précisément par GPS. Le suivi par radiopistage au printemps-été en 2010 et 2011

a concerné un total de 489 poules et 62 coqs (dont 30 couples), 301 pontes et 64 compagnies. En automne-hiver, 223 perdrix suivies au printemps ont continué à l'être, plus ou moins régulièrement.

Parallèlement au radiopistage, les principaux facteurs du milieu de vie de l'espèce ont été décrits (*tableau 1, figure 3*).

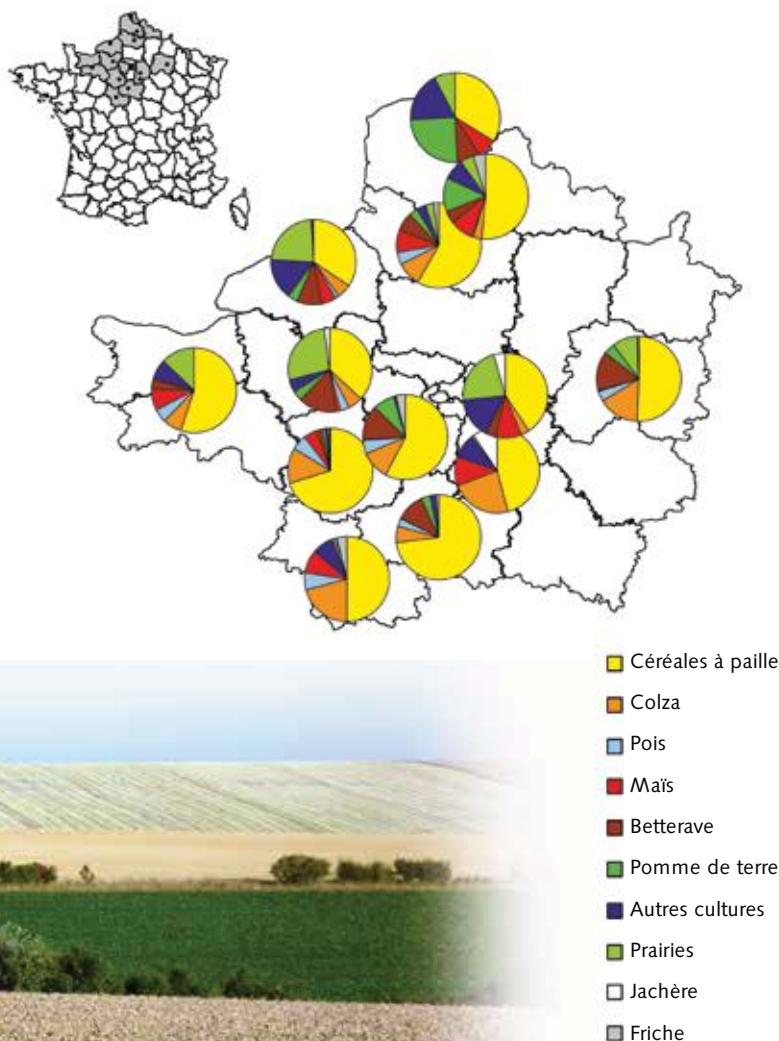
Une estimation quantifie approximativement, sur la base des comptabilités analytiques reçues, à 800 k€ le coût du suivi de terrain et de son animation-coordination. Cela comprend les frais :

- ① de matériel (émetteurs, récepteurs, antennes et câbles, PDA-GPS, pots à insectes, loupe binoculaire, stations météo...);
- ② de formation (SIG nomade);
- ③ de salaires des personnels permanents et temporaires, ainsi que les coûts indirects associés (gestion administrative, papeterie, téléphonie, logement);
- ④ de déplacements et de réceptions (véhicules, carburant, péage, repas...);
- ⑤ des analyses toxicologiques et embryologiques.

Le coût de la centralisation, de l'analyse des données et de publication des résultats est en sus. ■

Figure 2

Localisation et assolement des treize sites d'étude.

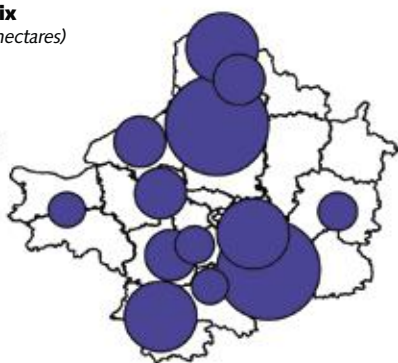
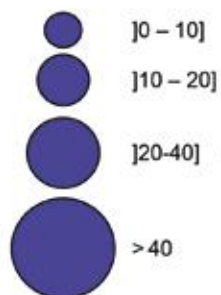
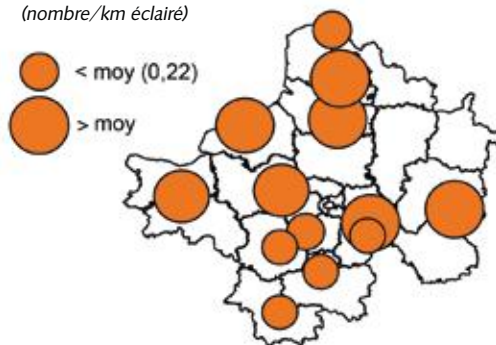
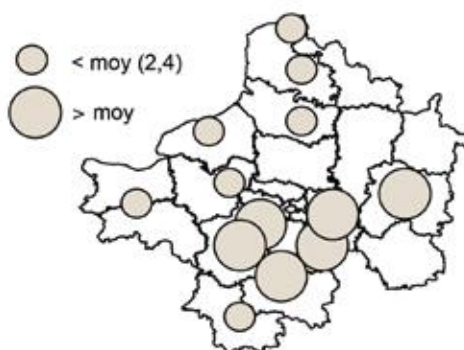


Paysage de Champagne crayeuse, dans la Marne, habitat typique de la perdrix grise.



Tableau 1 Vue d'ensemble des différents suivis relatifs au milieu de vie de la perdrix grise de plaine.

	Méthode utilisée	Unité	Source	Estimation moyenne et variations entre terrains				Étendue du suivi	Nombre de participants
				année	moy	min	max		
Densités de perdrix au printemps	Battue à blanc	couple/ 100 hectares	cf. Bro (1998)	2010	15,6	4,1	47,6	7 370 hectares comptés	590
				2011	21,6	5,3	58,6	7 670 hectares	600
Abondance des renards	Indice kilométrique d'abondance (IKA)	individu/ km éclairé des 2 côtés	cf. Bro (1998)	2010	0,23	0	0,54	380 km couvrant 29 400 hectares	53
				2011	0,21	0	0,61	409 km couvrant 30 600 hectares	59
Densité des busards	Observation continue à partir de postes fixes d'observation	individu (mâle)/ 1 000 hectares	cf. Bro (1998)	2010	2,5	0,3	5	25 400 hectares de plaine	370
				2011	2,3	0	6,7	23 300 hectares	340
Abondance en invertébrés	Relevé d'un pot barber posé 24 heures une fois par semaine de début juin à fin juillet, dans 3 parcelles de blé d'hiver, à 1 mètre de la bordure	nombre d'items par 3 relevés	Note technique PeGASE n° 11 du 12 avril 2010	2010	3 740 invertébrés de 1 à 10 mm recensés (6 075 au total)			1 à 2 par site d'étude	
				2011	5 328 invertébrés de 1 à 10 mm recensés (9 234 au total)				
Pratiques agricoles	Enquête auprès des agriculteurs des sites d'étude	/	/	2010	~ 1 100 parcelles (> 7 500 hectares) ~ 210 substances actives pour 35 cultures			114 agriculteurs	
				2011	~ 950 parcelles (> 5 400 hectares) ~ 210 substances actives pour 35 cultures			96	
Assolement	Cartographie de terrain et enquête agriculteurs	/	/	2010-2011	~ 15 000 hectares relevés			/	
Conditions météorologiques locales	Station avec acquisition automatique horaire des données (à défaut pluviomètre et thermomètre min/max avec relevé journalier et précisions sur le régime des pluies)	Température (°C) Pluviométrie (mm/heure ou jour)	/		Relevé de début mai à fin août (beaucoup de données manquantes à cause de dysfonctionnements des stations)			/	

Figure 3 Abondance des perdrix, renards et busards Saint-Martin sur les sites d'étude en 2010-2011.**Densité des perdrix**
(nombre couples/100 hectares)**Abondance des renards**
(nombre/km éclairé)**Densité des busards Saint-Martin**
(nombre individu mâle/1 000 hectares)

© FDC 41



Comptage nocturne de renards (méthode de l'IKA).



La survie des adultes



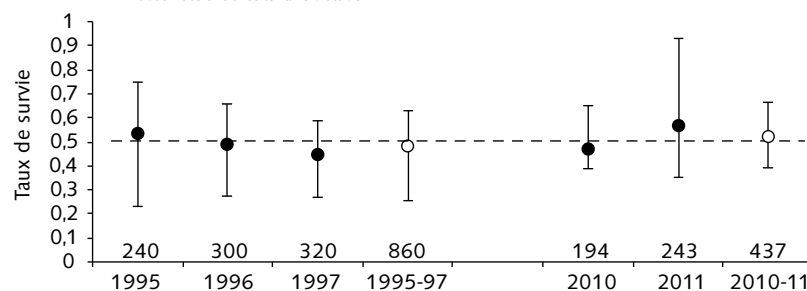
Un taux de mortalité élevé au printemps-été

En moyenne, ce sont la moitié des poules marquées au printemps qui sont mortes avant la fin d'août (49 %). Cette estimation ne s'élève qu'à 46 % si on fait l'hypothèse que les perdrix ayant perdu leur émetteur ou leur signal radio ont toutes survécu (estimation minimale), mais à 56 % si on considère au contraire qu'elles sont toutes mortes (estimation maximale). Globalement, la mortalité a été moindre en 2011 avec 45 % [min : 41 % - max : 54 %] qu'en 2010 avec 54 % [52 % - 57 %]. Le taux de mortalité a varié de 10 % à 60 % entre les sites et les années d'étude. Ce niveau de pertes est du même ordre de grandeur que celui observé il y a quinze ans (Reitz *et al.*, 1999 – *figure 4*).

Les taux de mortalité des jeunes poules (nées l'été précédent) et des adultes de deux ans et plus ont été estimés respectivement à 46 % (283 poules) et 52 % (146 poules). En 2011, le suivi de 25 poules marquées en tant que jeunes en 2010 et de 8 poules marquées en tant qu'adultes a permis d'estimer le taux de mortalité des poules de deux ans à 38 %, celui des poules de trois ans et plus

Figure 4 Taux de survie des poules de perdrix entre mars et fin août pour cinq années de suivi télémétrique.

Les taux de survie ont été calculés avec la méthode de Kaplan-Meier. Le calcul est réalisé sur les oiseaux ayant survécu au moins sept jours. Les cas de panne et de perte d'émetteur sont retirés du calcul à l'occurrence de l'événement. Les barres verticales indiquent les valeurs minimales et maximales observées entre les terrains d'étude.



à 30 % – contre 45 % pour les jeunes poules (n = 159) cette année-là. Ces estimations ne sont fournies qu'à titre indicatif, vu le nombre d'oiseaux suivis.

Les coqs survivent-ils mieux que les poules, comme cela est affirmé, étant donné qu'ils ne couvent pas ? Le suivi réalisé sur 58 coqs ne le confirme pas clairement. En effet, le taux de mortalité a été estimé en moyenne à 46 % [44 % - 52 %], sur un effectif certes plus faible que celui des poules.

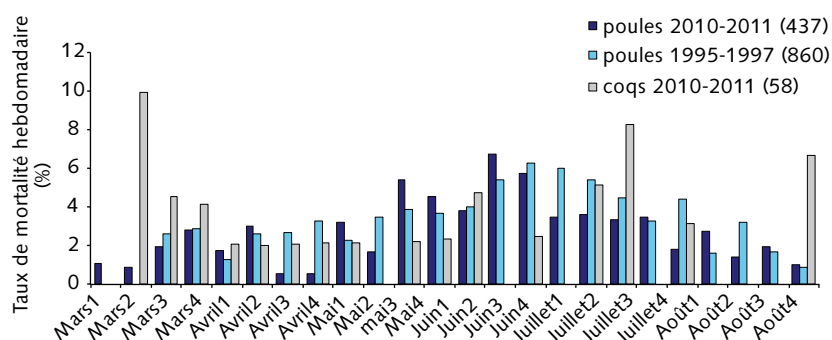
Un pic saisonnier de mortalité pendant la couvaison

La mortalité n'est pas uniforme au fil des mois. Pour ce qui concerne les poules, un pic de mortalité coïncide avec la période de ponte et de couvaison en mai, juin et juillet (*figure 5*). Ce phénomène est concordant avec celui constaté en 1995-1997. Pour les coqs, le motif est moins clair, mais les estimations sont moins robustes du fait du plus faible nombre d'oiseaux suivis.



Un pic de mortalité des poules coïncide avec la période de ponte et de couvaison.

Figure 5 Chronologie de la mortalité des perdrix au printemps-été.



On observe également un petit pic de mortalité en début de printemps (**figure 5**), qui avait déjà été suspecté par les chercheurs anglais du Game & Wildlife Conservancy Trust sur la base de découvertes opportunistes de 45 cadavres (Watson *et al.*, 2007). Par contre, il n'avait pas été véritablement décelé en 1995-1997, peut-être parce que les captures avaient été un peu plus tardives qu'en 2010-2011 et/ou que son amplitude était moins marquée. Les coqs sembleraient davantage concernés par cette mortalité au début du printemps que les poules, probablement du fait de leur dispersion à la recherche d'une partenaire et de leur comportement territorial.

De quoi meurent les perdrix ?

Les causes de mortalité des perdrix ont été déterminées, en première approche, sur la base des observations faites sur le terrain lorsqu'une perdrix était déterminée comme morte¹ et que son cadavre était retrouvé grâce à l'émetteur radio.

Le rythme de pointage biquotidien avait pour objectif de récupérer les cadavres dans un état de plus grande fraîcheur possible et de limiter le phénomène de nécrophagie (c'est-à-dire la prédation *post-mortem*, différenciable de la prédation sous certaines conditions lors de l'examen vétérinaire). Les cadavres pour lesquels il restait du matériel biologique autre que simplement des os, des plumes, des pattes ou la tête, ont fait l'objet d'une nécropsie (protocole du réseau de surveillance SAGIR). Cet examen a



© L. Armand/FDC 77

Pointage pour localiser les oiseaux et déterminer leur statut vivant ou mort.

permis dans la plupart des cas de confirmer et/ou de préciser le diagnostic de terrain (prédation, collision, maladie), mais pas toujours (cause de mortalité non identifiée).

La prédation, principale cause de mortalité

Le suivi réalisé en 2010-2011 confirme le bilan fait en 1995-1997. La prédation, qu'elle soit pré-mortem ou de la nécrophagie, est identifiée comme la cause de mortalité des perdrix dans les trois quarts des cas (**figure 6**).

Différentes catégories de prédateurs ont pu être distinguées en recoupant plusieurs indices de terrain comme l'état du cadavre, sa localisation, la présence d'empreintes, de fèces ou encore la période diurne ou nocturne de mortalité (cf. Bang et Dahlström 2009). Un cadavre plumé (chair mise à nue), plus ou moins consommé, des plumes arrachées au rachis intact sont des signes de prédation par un rapace ; alors que des

plumes au rachis sectionné, collées de salive, un cadavre aux os broyés, avec la tête arrachée signent plutôt l'action d'un carnivore terrestre. Un cadavre enterré intact, une forte odeur caractéristique orientent le diagnostic vers le renard, tout comme un cadavre retrouvé dans un terrier. Quelques cadavres ont également été retrouvés dans des gîtes



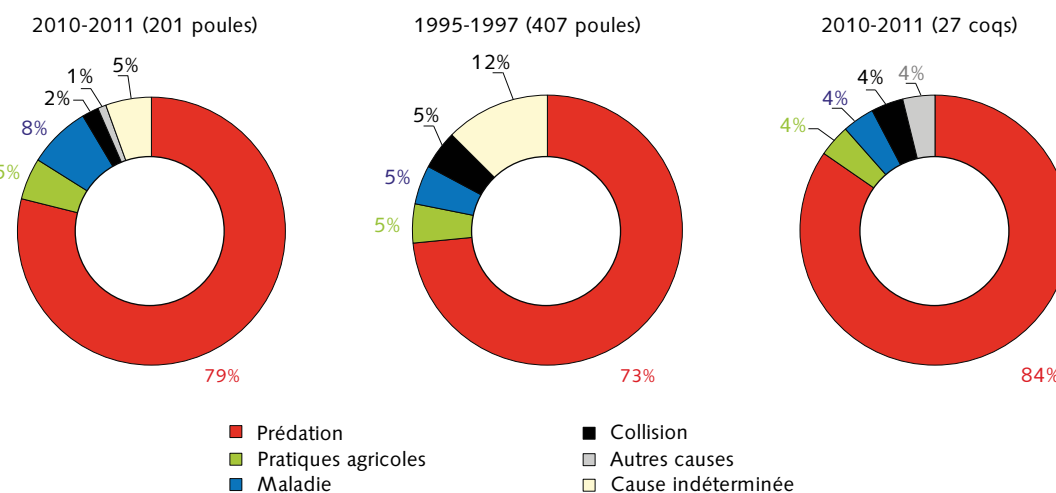
© FDC 41

Prédation par un rapace.

Figure 6

Causes de mortalité des perdrix suivies par télémétrie au printemps-été.

Bilan réalisé d'après le diagnostic de terrain. Les cas de cause indéterminée incluent les vraies causes non identifiées et les cas impossibles à déterminer (par exemple, émetteur retrouvé seul).



de fouine, dans des bâtis. Des suspicions de prédation par des chats errants ont aussi été formulées, sur la base de cadavres retrouvés dans des habitations ou des fermes abritant ces animaux. Dans certains cas, la possibilité de prédateurs multiples n'a pas été exclue, impliquant notamment des corvidés ou des renards. Aussi, la proportion de cas dans lesquels le prédateur n'a pas pu être raisonnablement identifié n'est pas négligeable.

Globalement, la prédation par des carnivores a été diagnostiquée dans 65 % des cas, celle par des rapaces dans 20 % (figure 7). Le renard a été identifié dans environ 40 % des cas de prédation, les mustélidés et les chats dans 6 %. Ces proportions diffèrent pour les coqs, mais comme l'échantillon disponible n'est pas similaire en taille et en répartition géographique, il est *a priori* difficile d'en tirer des conclusions. En 1995-1997, les parts de prédation assignées à des rapaces et aux renards étaient de 30 % (figure 7).

Une mortalité agricole sur les poules couveuses relativement limitée

La mortalité causée sur les reproducteurs au printemps-été par les pratiques agricoles reste quantitativement limitée ; elle correspond surtout à des cas de destruction dus au machinisme lors des récoltes (pois, céréales d'hiver, luzerne, prairies de fauche). Deux cas sont directement imputables à une intoxication, suite à l'exposition à des produits phytosanitaires (voir plus bas).

Un bruit de fond pathologique

L'objectif de l'examen vétérinaire (*post-mortem*) était de déterminer l'état de santé des perdrix au moment de la mort sur la base des critères suivants : examen externe, appréciation de l'état corporel, examen interne (tableau lésionnel et recherche parasitaire systématique) et, le cas échéant, analyses bactériologiques, virologiques et histologiques complémentaires.



© S. Haubois/FDC 77

Cadavre enterré intact, typique d'une prédation par un renard.



© J. Pradel

Les examens vétérinaires ont révélé que les maladies représentaient environ 8 % de la mortalité.

Plusieurs cas de maladie ont été décelés, représentant environ 8 % de la mortalité (figure 6). Le plus souvent, la suspicion a été correctement diagnostiquée sur le terrain sur la base de cadavres retrouvés intacts, parfois avec des signes flagrants de cachexie (pesée à 200-250 g contre 350-400 g à la capture).

Des cas de parasitisme externe (poux) et interne (coccidies, ténia, œufs de capillaria et d'ascaris, aspergillose, trichomonose) ont été observés respectivement pour 7 % et 22 % des cadavres. Une diversité d'infections (listériose, staphylococcie, pasteurellose, colibacillose...) a également été détectée. Sauf situation particulière (quatre cas dont trois bacillooses sur un seul terrain en 2011), seuls un ou deux cas de maladie ont été enregistrés par site d'étude et par an. Ils sont globalement répartis tout au long du printemps-été. Ce tableau correspond à un bruit de fond pathologique normal pour la faune sauvage. Un rapport détaillé sur ces aspects sera publié dans un prochain numéro.

D'autres causes diverses de mortalité

La circulation routière est également responsable de quelques cas de mortalité. Les

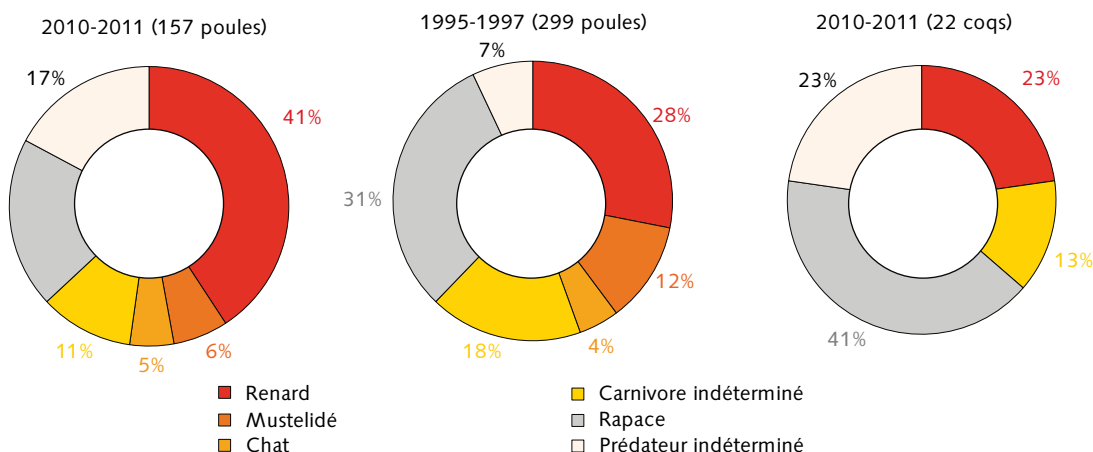
collisions suspectées dans le cas de perdrix retrouvées intactes ou quasi intactes à proximité de routes ou d'autoroutes ont été confirmées par l'examen vétérinaire sur la base de la lecture d'hématomes, d'hémorragies et/ou de fractures. Les autres causes de mortalité concernent quelques cas de braconnage, de noyade ou de blessure due au port de l'émetteur (encadré 1).



© FDC 77

La mortalité des reproducteurs due au machinisme agricole reste limitée (ici, une perdrix fauchée fin juin).

Figure 7 Prédateurs identifiés dans les cas de prédation de perdrix observés au printemps-été.



Une situation relativement semblable en automne-hiver

Les perdrix survivantes en fin d'été ont fait l'objet d'un suivi sur plusieurs terrains. Moins intensif, il ne permet pas de décrire la mortalité aussi finement durant cette période ; néanmoins, il apporte des informations intéressantes car plus inédites. En revanche, ces données ne concernent que des perdrix adultes et ne peuvent pas, de fait, être extrapolées à la population globale, constituée en majorité de jeunes, surtout les années de bonne reproduction.

107 des 223 oiseaux (coqs et poules) équipés au printemps-été et survivants au 1^{er} septembre ont été suivis durant la totalité de l'automne-hiver (période définie comme allant du 1^{er} septembre à fin février/début mars). Sur cette base (partielle), le bilan global suivant peut être dressé :

- la proportion d'oiseaux survivants en fin d'hiver est de l'ordre de 50 % ;
- cette proportion a été plus élevée en 2010-2011 (51 %, estimation à partir de 75 perdrix) qu'en 2011-2012 (37 %, 32 perdrix) ;
- aucune différence statistique n'a été constatée entre les poules (47 %, 92 perdrix) et les coqs (50 %, 15 perdrix) ;
- ni entre les adultes d'un an (47 %, 73 perdrix) et les plus âgés (50 %, 32 perdrix).

Le taux de mortalité mensuel des perdrix connaît un pic en octobre et janvier-février pour 2010-2011, en octobre-novembre pour 2011-2012 (*figure 8*). La mortalité accrue en octobre (en fait dès fin septembre) est corrélée à l'activité cynégétique.

Le suivi réalisé en septembre-octobre, avec des pointages quotidiens ou trois à quatre fois par semaine, sur davantage de terrains et d'oiseaux, a permis d'identifier les causes de mortalité. Sur 31 perdrix mortes à cette période, 39 % des cas ont été attribués à la prédation (18 à des carnivores, 4 à des rapaces et 4 à un prédateur non identifié), 39 % à la chasse et 3 % à des collisions – les autres cas étant de cause indéterminée.

Sur les 12 cas de chasse, 10 ont été enregistrés en automne 2011. Le succès reproducteur globalement correct cette année-là et l'augmentation des densités au printemps 2011 par rapport à 2010 ont permis des prélèvements. En revanche, malgré un bon succès reproducteur l'année précédente, les prélèvements avaient été fortement limités du fait de la chute des densités depuis 2008 (*cf* Reitz, 2013). Ces données, qui concernent uniquement des perdrix adultes, ne permettent pas en soi d'estimer l'impact de la chasse sur la dynamique de population. À cet égard, le recours à la modélisation mathématique, incluant les jeunes de l'année, à partir des paramètres démographiques de survie et de reproduction, est requis.

Encadré 1

L'émetteur radio n'est-il pas un handicap pour les oiseaux ?

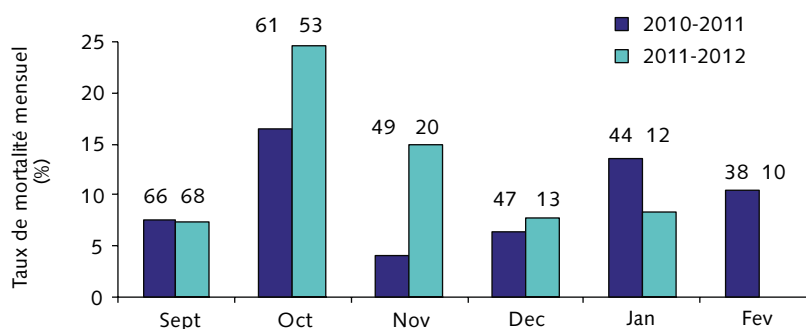
La capture et le port de l'émetteur sont susceptibles d'induire un stress chez l'animal et de conduire à la surestimation de leur taux de mortalité (handicap dû à l'émetteur). Toutes les précautions ont été prises lors des opérations techniques pour essayer de minimiser cet effet, sans pour autant garantir le risque zéro. En complément, les cas de mortalité intervenus dans la semaine suivant la capture ont été écartés des analyses de survie, pour limiter le biais potentiel. Ces cas représentent globalement 8,9 % des poules équipées (9,3 % au printemps 2010 et 8,6 % au printemps 2011) et 71 % des coqs équipés.

En termes de reproduction, la comparaison entre le nombre de jeunes par poule d'été estimé via les poules suivies par radiopistage et via les échantillonnages d'été montre une adéquation satisfaisante pour cinq terrains, acceptable pour trois d'entre eux et une différence importante pour trois autres (*cf* Bilan PeGASE 2010). Néanmoins, on ne peut pas non plus exclure que les différences, parfois importantes, observées sur certains terrains soient simplement dues aux nombres différents de compagnies observées – les deux méthodes ne concernant pas les mêmes effectifs.



Figure 8 Proportion d'oiseaux morts par mois.

Les perdrix dont l'émetteur est tombé en panne ont été retirées de l'analyse (estimation moyenne). Les nombres indiquent les effectifs sur lesquels les proportions ont été calculées.



Le devenir des perdrix ne dépend pas simplement de l'abondance des prédateurs

L'analyse des différences de taux de survie des perdrix selon les terrains d'étude et l'abondance du renard n'a mis en évidence aucune corrélation entre ces deux paramètres - du moins dans la gamme d'abondance relative de ce prédateur estimée sur les sites d'études par IKA (de moins de 0,5 à 6 renards vus par 10 km). Le même résultat a été obtenu avec le busard Saint-Martin en 2010. En revanche, en 2011, une meilleure survie des perdrix a été observée sur les terrains de Champagne, d'Ile-de-France et de Beauce où ce prédateur est pourtant le plus abondant (*figure 3*). Ceci conduit à une corrélation moyenne positive dont le mécanisme sous-jacent n'a pas pu être identifié sur la base des données collectées. Ces résultats confortent ceux de précédents

travaux montrant qu'il n'existe pas nécessairement une relation simple entre l'abondance d'un prédateur et le taux de survie d'une de ses proies secondaires. L'abondance des proies principales de ce prédateur est souvent un facteur qui fait interférence, de même que la multiplicité des prédateurs plus ou moins généralistes qui consomment occasionnellement une même proie secondaire (Bro *et al.*, 2005). Cela ne signifie pas qu'il n'existe jamais de telles relations. Plusieurs études ont en effet mis en évidence qu'une abondance relative élevée en prédateurs pouvait avoir un effet déstabilisant sur la dynamique de population d'une espèce proie (*cf.* Valkama *et al.*, 2005).

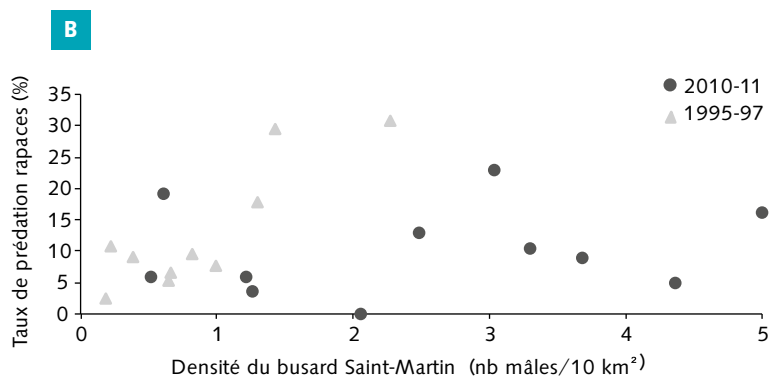
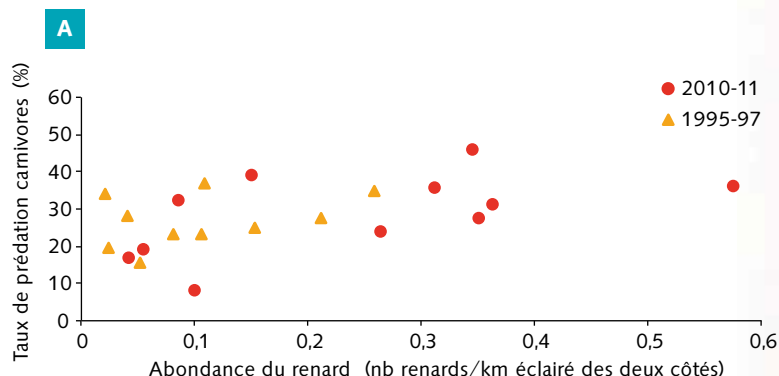
Lorsqu'on s'intéresse au taux de prédation, c'est-à-dire au pourcentage de perdrix suivies mortes de prédation, on observe une corrélation positive avec l'abondance en renards, mais rien de très structuré avec la densité en busards (*figure 9*). Le taux de

prédation des perdrix par les carnivores augmente avec l'abondance du renard lorsque celle-ci est faible, puis semble atteindre un « plateau » indépendant de l'abondance de ce prédateur lorsque celle-ci est plus élevée. Une telle tendance n'avait pas été notée lors de la précédente étude (*figure 9*). Pour les terrains communs aux deux études ou géographiquement proches, on a noté selon les cas de fortes différences de taux de prédation par les carnivores pour des abondances en renards estimées comme proches ou, à l'inverse, des taux de prédation proches pour des différences d'abondance en renards relativement élevées.

Les trois terrains où le taux de prédation par les carnivores a représenté moins de 20 % des perdrix marquées sont ceux de Beauce, où le renard est le moins présent (*cf.* *figure 3* et Bro, 1998). En outre, il a été récemment touché par une épidémie de gale. En revanche, sur deux de ces terrains,

Figure 9 Relation entre le taux de prédation des perdrix et :
A. l'abondance du renard et B. du busard Saint-Martin.

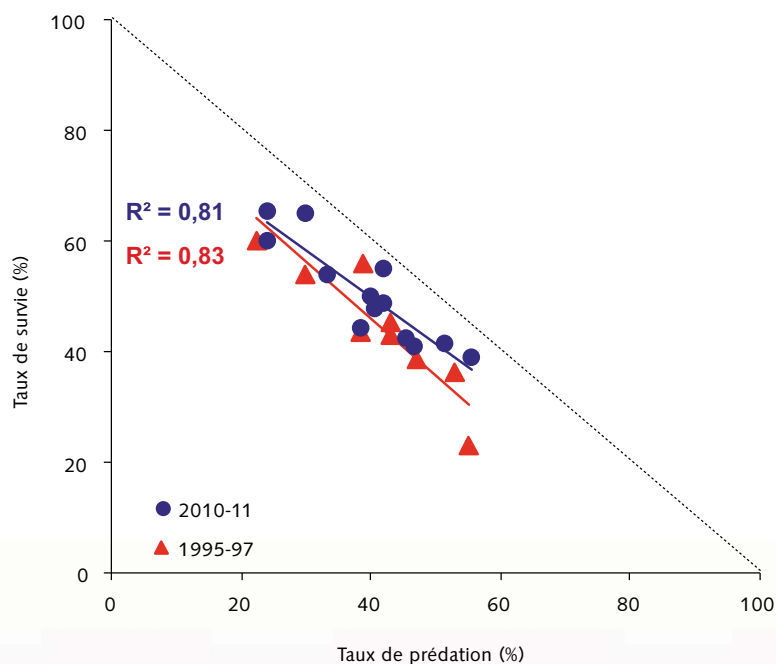
Les cas où le prédateur n'a pas pu être identifié ont été attribués aux carnivores vs aux rapaces selon le prorata observé sur les cas identifiés. De même, les cas de mortalité de cause indéterminée ont été attribués à la prédation au prorata des causes identifiées. Les deux terrains où un suivi a été réalisé durant une seule année ne sont pas représentés sur les graphiques, car les estimations des taux de prédation reposent sur un effectif de perdrix plus faible qui « bruite » les relations présentées. Des limites méthodologiques ne permettent pas de conclure sur les différences d'abondance en prédateurs entre les deux études de 2010-2011 et 1995-1997.



le taux de mortalité attribué à la prédation par des rapaces est apparu des plus élevés parmi ceux enregistrés (15-25 %). Ces situations bien typées, également observées sur certains terrains de Champagne en 1995-1997, semblent définir une corrélation négative entre les taux de prédation par rapaces et par carnivores. Elle ne se révèle toutefois pas statistiquement significative du fait de la grande diversité des situations intermédiaires. Aucune conclusion générale ne peut donc être tirée à ce propos. Des analyses complémentaires n'ont pas mis en évidence de relations particulières entre taux de prédation et densité des perdrix, ou taux de prédation et rapport densité des perdrix/abondance du renard ou du busard, qui pourraient témoigner de phénomènes de densité-dépendance.

La prédation est identifiée comme la principale cause de mortalité des perdrix d'après les identifications de terrain (*figure 6*). Ceci a été observé sur tous les terrains d'étude, que ce soit en 1995-1997 ou en 2010-2011, ce qui explique la corrélation négative de pente proche de « -1 » observée entre le taux de survie et le taux de prédation (*figure 10*). On observe toutefois un petit décalage entre les deux périodes qui montre que, en moyenne, le taux de survie a été plus élevé en 2010-2011 qu'en 1995-1997 pour des taux de prédation similaires. Suivant ce résultat, on ne peut donc pas affirmer que le taux de prédation a augmenté de façon générale récemment ; il est susceptible de varier selon les années et les terrains entre 25 et 60 %. Les taux de mortalité apparents estimés par bilan démographique à partir des données du réseau Perdrix-Faisan, corroborent cette absence d'évolution récente particulière (Reitz, 2013).

Figure 10 Corrélation entre le taux de survie des perdrix et le taux de prédation (toutes espèces de prédateurs confondues) au printemps-été.



Si la prédation est identifiée comme la principale cause de mortalité des perdrix, on n'observe pas de corrélation positive avec leur densité.



À propos des intoxications des perdrix

La détection et la caractérisation des effets non intentionnels des produits phytopharmaceutiques (PPP) utilisés en agriculture sur les animaux sauvages non cibles suscitent des problèmes méthodologiques. La surveillance des incidents incriminant un toxique tels que rapportés par le réseau SAGIR ONCFS-FNC/FRC/FDC (Bro *et al.*, 2010 ; Decors *et al.*, 2011) ne permet de détecter que les effets létaux (mortalité) ou des effets sub-létaux visibles (par exemple troubles du comportement), et seules les molécules responsables de ces effets sont recherchées.

Une recherche au plus près de l'exposition potentielle

Dans ce contexte, l'étude PeGASE avec son suivi télémétrique proactif intensif a proposé une alternative méthodologique qui a permis d'apporter un complément d'information. Pour ce faire, des analyses toxicologiques ciblées ont été réalisées sur chacun des 94 cadavres récoltés sur le terrain qui le permettait, c'est-à-dire présentant un organe tel que le foie, le contenu gastrique ou parfois seulement l'encéphale (treize cas). Les analyses (par chromatographie en phase gazeuse et/ou liquide, couplée à de la spectrométrie de masse)

ont été réalisées par le laboratoire Biolytics puis interprétées par P. Berny du Laboratoire de toxicologie de VetAgro Sup'. Le ciblage des molécules à rechercher a été fait en déterminant l'exposition potentielle aux PPP de chaque oiseau dans les dix jours précédant sa mort. Ceci a été rendu possible grâce à la localisation biquotidienne de chaque perdrix sur le terrain (cartographie sur fond parcellaire), et à la connaissance des produits épandus sur chaque parcelle ainsi que la date d'épandage (données obtenues par enquête auprès des agriculteurs).

Pas d'effet aigu massif avéré des PPP sur la mortalité

Le **tableau 2** rend compte des résultats des analyses par famille chimique de produits. Ces résultats ne mettent pas en évidence d'effet massif des PPP sur la mortalité des perdrix adultes au printemps-été. En effet, la plupart des cas positifs correspondent à des doses proches du seuil de détection, qui est relativement faible pour la famille chimique la plus détectée (les pyréthrinoides, des insecticides très utilisés, considérés comme faiblement à modérément toxiques pour les oiseaux). Lorsque des doses plus élevées ont été détectées, elles ne correspondaient pas, à dire d'expert, à des doses compatibles avec la mort, sauf dans deux cas. Ce nombre de cas d'intoxication apparaît donc comme relativement faible à

l'échelle des individus. Il faut toutefois apporter quatre nuances :

① tous les cadavres n'ont pas pu être analysés par manque de matériel biologique adéquat. L'état de ceux récupérés sur le terrain a permis au moins une analyse toxicologique dans seulement 36 % des cas de mortalité avérée. Parmi ceux-ci, 14 % n'ont porté que sur une recherche de pyréthrinoides dans l'encéphale ;

② la période considérée ici n'inclut pas tout le cycle cultural (d'autres études plus spécifiques récemment menées ou en cours s'intéressent aux granulés et aux enrobages de semences utilisés notamment en automne) ;

③ un impact apparemment faible à l'échelle des individus peut néanmoins avoir un impact populationnel. Concernant ce dernier point, lorsqu'on simule la dynamique d'une population (**encadré 4**), ces cas d'intoxication diminuent son taux d'accroissement, de façon plus ou moins importante selon les scénarios explorés ;

④ il n'est pas exclu que, parmi les faibles doses de résidus qui ont été détectées, certaines aient eu des effets sub-létaux facilitant la mortalité des perdrix.

Un compte rendu détaillé et complet (incluant les périodes du printemps-été et de l'automne-hiver, les résultats des analyses faites sur les cadavres d'animaux non radio-pistés, les molécules trouvées lors des screenages) sera publié dans le prochain numéro. ■

Tableau 2 Résultats des analyses toxicologiques des familles chimiques ciblées effectuées sur tous les cadavres analysables de perdrix radio-pistées (printemps-été).

Famille chimique	Nombre d'analyses réalisées	Nombre de tests positifs	Concentrations retrouvées (µg/g)	Seuils de détection (µg/g)	Molécules détectées
Pyréthrinoides (insecticides)	94	21 (= 22 %)	0,01 - 0,11	0,01	cyfluthrine cyperméthrine tefluthrine
Nicotinoïdes (insecticides)	7	0	-	0,5	-
Triazoles (fongicides)	80	0	-	0,1	-
Strobilurines (fongicides)	36	0	-	0,1	-
Autres familles (herbicides, fongicides et insecticides)	53	4 (= 8 %)	0,2 - 0,7	0,1	carbofuran linuron lindane

© E. Milot

Les analyses toxicologiques n'ont pas mis en évidence un effet aigu massif avéré des produits phytopharmaceutiques utilisés en agriculture sur la mortalité des perdrix adultes au printemps-été.





La reproduction

Toujours une forte capacité à pondre

En moyenne, les premières pontes contiennent 14,7 œufs¹ (estimation sur 81 pontes²) et les pontes de remplacement 11,3 œufs (46 pontes). Les 6 pontes écloses en août (des troisièmes pontes) contenaient entre 7 et 10 œufs chacune. Parmi les pontes écloses observées, la plus petite était composée de 4 œufs et la plus grande de 20 œufs (**figure 11**). Ces tailles de pontes correspondent aux références – parfois anciennes – en la matière (cf. Birkan & Jacob, 1988). Les données de l'étude de 1995-1997 estimaient quant à elles la taille moyenne des premières pontes à 14,9 œufs (**tableau 3**). Les références pour le Bassin parisien pour les années 1970 sont de 14,5 œufs (Aubineau, 1981), et de 13,6 en moyenne pour l'ensemble des 2 773 nids de sauvetage récupérés dans l'Yonne entre 1964 et 1985 (Berger, 1987). Les perdrix semblent donc ne rien avoir perdu de leur forte capacité à pondre.

Des œufs normaux

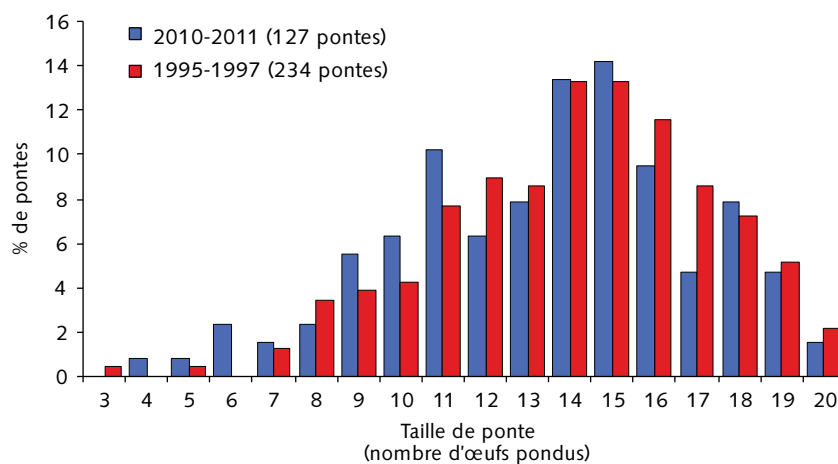
À l'instar de la taille des pontes, les dimensions des œufs collectés correspondent aux valeurs de référence rapportées par Birkan & Jacob (1988). La longueur des œufs a varié de 26 à 39 mm et leur largeur de 25 à 28 mm (mesures faites sur plus de 250 œufs non éclos). La largeur semble donc plus constante que la longueur. On a observé quelques œufs petits et quelques autres longs. Leur couleur, unie, généralement la même pour tous les œufs d'une même ponte – mais avec des exceptions –, varie de teinte ou de nuance entre les pontes (gris-vert, beige clair, crème, café au lait...). Quant au poids, mesuré sur plus de 500 œufs non éclos, il a varié de 8 à 16 g. La majorité d'entre eux étaient dans les « normes » enregistrées chez les perdrix grises au Conservatoire de l'ONCFS (cf. Millot *et al.*, 2012), à savoir 10 à 16 g (estimation



© FDC 28

Nid éclo dans une parcelle de céréales.

Figure 11 Distribution (%) des pontes¹ observées en fonction du nombre d'œufs.



Deux cas de pontes atypiques : à gauche, des œufs longs ; à droite, un unique œuf vert dans une couvée de couleur crème.



© E. Bro/ONCFS

¹ Paramètre estimé sur les seules pontes écloses et les cas avérés de non éclosion (cas confirmés par les analyses embryologiques), considérant que ce sont les données les plus fiables.

² Au total, 301 nids ont été découverts en 2010-2011 grâce au suivi télémétrique. Pour éviter le risque d'abandon par dérangement, consigne a été donnée de ne localiser précisément les pontes au GPS que 7 à 10 jours après le début supposé de la couvaison. En cas d'échec en début de couvaison certaines données ont été « perdues », car les pontes n'ont pas pu être retrouvées. En effet, leur description complète a été réalisée une fois que la poule avait quitté son nid, qu'il y ait eu éclosion ou échec. Ceci explique les différences de taille d'échantillon selon les variables considérées.

sur 202 œufs de 15 couples, recueillis quotidiennement en 2008). Dans leur synthèse, Birkan et Jacob (1988) rapportent des poids d'œufs frais de perdrix grise allant de 13,5 à 15,2 g. Donner une interprétation biologique à la variation du poids de nos œufs, notamment les plus petits, reste toutefois délicat étant donné qu'ils ont été incubés jusqu'à 24 jours parfois (avec un développement embryonnaire plus ou moins avancé), puis ont subi des opérations de congélation pour le stockage suivi de décongélation pour les analyses embryologiques.

© Fotolia



Seule une moitié des pontes parvient à l'éclosion

Globalement, la moitié des 301 pontes suivies a été menée à terme (**tableau 3**). Ce résultat correspond aux pontes détectées, ce qui le surestime certainement. En effet, malgré sa puissance, le radiopistage ne permet pas toujours de détecter les échecs en

Près de 50 % des échecs des éclosions ont été attribués à la prédation en 2010-2011, notamment par les corvidés.

cours de ponte, la poule ne restant pas en permanence sur son nid. À l'inverse, plusieurs cas d'abandon sont très probablement imputables au dérangement par l'observateur ; ces cas ont été identifiés (**figure 12**). En moyenne, la proportion des

pontes de remplacement menées à terme est légèrement inférieure à celle des premières pontes (**tableau 3**). En 1995-1997, 47 % des 549 pontes suivies avaient éclos. La situation actuelle apparaît donc globalement similaire.

Tableau 3 Table de référence des paramètres de reproduction des populations de perdrix grise dans le Centre-Nord de la France estimés au cours des deux études nationales de radiopistage.

Estimations moyennes, effectifs entre parenthèses.

	PeGASE		ENPG 1995-1997		
	2010	2011	1995	1996	1997
Taille de ponte* (nombre de pontes)					
<i>premières pontes</i>	15,1 (33)	14,4 (48)	15,6 (51)	14,5 (77)	14,7 (60)
<i>deuxièmes pontes</i>	12,2 (20)	11 (18)	9,4 (20)	13,2 (12)	10,7 (12)
<i>troisièmes pontes</i>	11,2 (5)	9,7 (3)	8 (1)	/	7 (1)
% d'éclosion des pontes** (nombre de pontes)					
<i>toutes pontes confondues</i>	45,7 (140)	48,7 (158)	56,6 (152)	46,5 (200)	39,1 (197)
<i>premières pontes</i>	50,7 (71)	48,1 (106)	53,1 (111)	49,7 (154)	49,2 (130)
<i>pontes de remplacement</i>	40,6 (69)	50 (52)	61,8 (34)	30,4 (46)	19,4 (67)
% d'éclosion des œufs* (nombre de pontes)					
<i>% de non éclosion des œufs</i>	11,5 (58)	14,3 (69)	16,8 (86)	17,7 (84)	21,6 (72)
<i>% de pontes avec ≥ 1 œuf non éclos</i>	51,7 (58)	50,7 (69)	74,6 (86)	78,6 (84)	80,6 (72)
% de statut des œufs non éclos* (nombre de pontes)					
<i>Œufs clairs***</i>	4,6 (58)	1,6 (69)	11,3 (71)	9,7 (82)	8,9 (67)
<i>Œufs dont l'embryon est mort</i>	3 (58)	5,4 (69)	4,3 (71)	7,6 (82)	12,6 (67)
Survie des jeunes (bilan à 6 semaines) (nombre de compagnies)					
<i>% jeunes survivants</i>	63,4 (33)	43 (26)	51,8 (33)	37,6 (40)	29,7 (35)
<i>% de compagnies entières</i>	21 (33)	0 (26)	6,1 (33)	5 (40)	2,9 (35)
<i>% de compagnies sans jeunes</i>	15 (33)	23 (26)	15,2 (33)	30 (40)	34,4 (35)
Recoquetage					
<i>% de pontes écloses après le 30 juin</i>	43,7 (64)	33,8% (77)	62,5 (80)	63,7 (91)	58,4 (77)
Pic d'éclosion					
<i>% de pontes écloses au 20 juin</i>	30 (64)	48,5 (77)	2,5 (80)	16,5 (91)	6,5 (77)
<i>% de pontes écloses au 30 juin</i>	56,3 (64)	66,2 (77)	36,3 (80)	37,4 (91)	42,9 (77)
Succès reproducteur global jeunes/poule d'été					
<i>indice national moyen (données du réseau)</i>	5,9	5,7	5,1	5	3,3
<i>sur les sites d'étude (moyenne) [min - max]</i>	5,8 [2,4 - 8,3]	7,3 [3,3 - 10,5]	5 [3,1 - 6,4]	5,2 [3,5 - 7,6]	3,8 [1,9 - 6,7]

* Pontes écloses et cas de non éclosion (cas avérés par les analyses embryologiques : œufs clairs ou « pourris »).

** Pontes détectées.

*** Œuf infertile ou dont l'embryon est mort précocement (stade de développement de 2-3 jours max).

La mort de la poule couveuse représente à elle seule 30 % des échecs de nids. Ce simple chiffre permet de mesurer l'importance des pertes en poules reproductrices et, in fine, l'impact induit sur la dynamique de population. Les abandons représentent quant à eux 20 % des cas et la destruction des œufs, 36 %. Ces proportions varient peu entre les premières pontes et celles de remplacement. En 1995-1997, on estimait ces différents cas de figure à 32 %, 31 % et 37 % respectivement (Bro et al., 2000a).

Quelques pourcents des échecs correspondent à des non éclosions, c'est-à-dire à des pontes couvées beaucoup plus longtemps que les 24 jours requis (parfois jusqu'à 40) sans éclore. Des cas de disparition d'œufs ont également été observés.

Causes des échecs de pontes (hors mort de la poule)

Prédation

L'importance relative des causes d'échec varie entre les premières pontes et celles de remplacement (**figure 12**). Globalement, près de 50 % des échecs ont été attribués à la prédation en 2010-2011. Une identification des prédateurs d'œufs est possible sur la base d'indices tels que la localisation des restes (au nid, dans un gîte, disparition des œufs), les brisures des coquilles (écrasées, coups de bec, traces de dents, restes ou non de jaune), la présence d'empreintes, de fèces ou d'une odeur (Birkan & Jacob 1988 ; Bang & Dahlström, 2009). En pratique, l'exercice reste parfois délicat ; le prédateur d'œufs n'a pas été identifié dans près de 65 % des cas (hors mortalité de la poule décrite plus haut). Dans d'autres cas, mustélidés, corvidés et hérissons ont été suspectés.

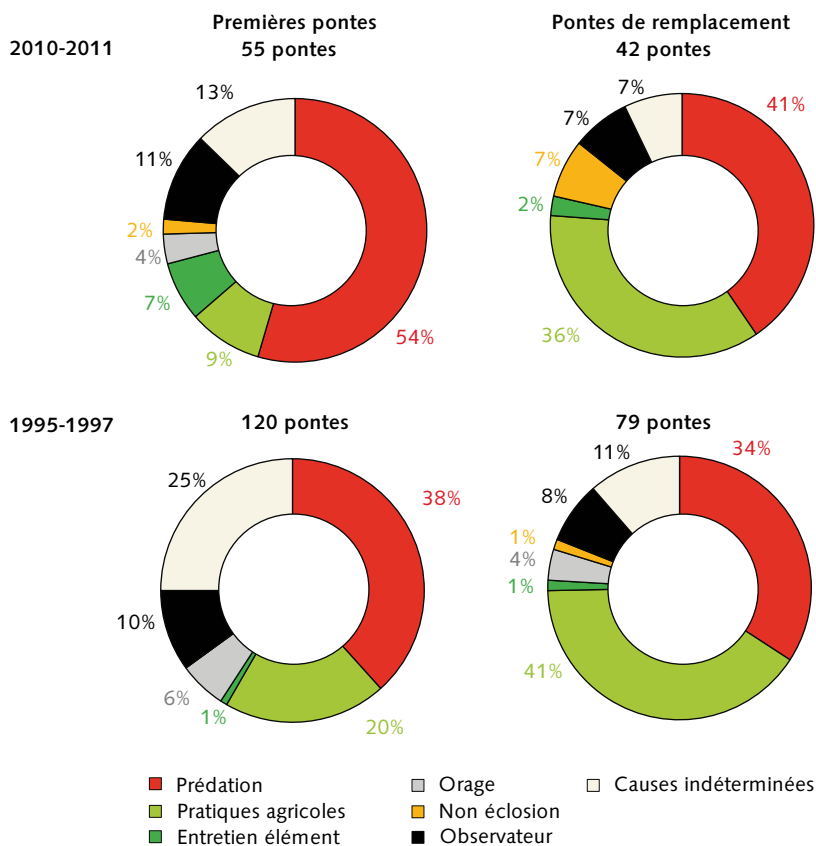
Une telle prudence était déjà de mise en 1995-1997 où, pour près de la moitié des 68 cas de prédation des pontes, aucun prédateur n'avait été identifié. Les prédateurs incriminés dans les autres cas correspondaient aux renards, mustélidés et corvidés (Bro et al., 2000a).



Destruction de ponte due aux pratiques agricoles. Cette cause d'échec vient en second lieu après la prédation.

Figure 12 Importance relative des causes d'échec des pontes (détectées).

Ces résultats ne prennent pas en compte les cas d'échec des pontes dus à la mort de la poule couveuse.



Pratiques agricoles

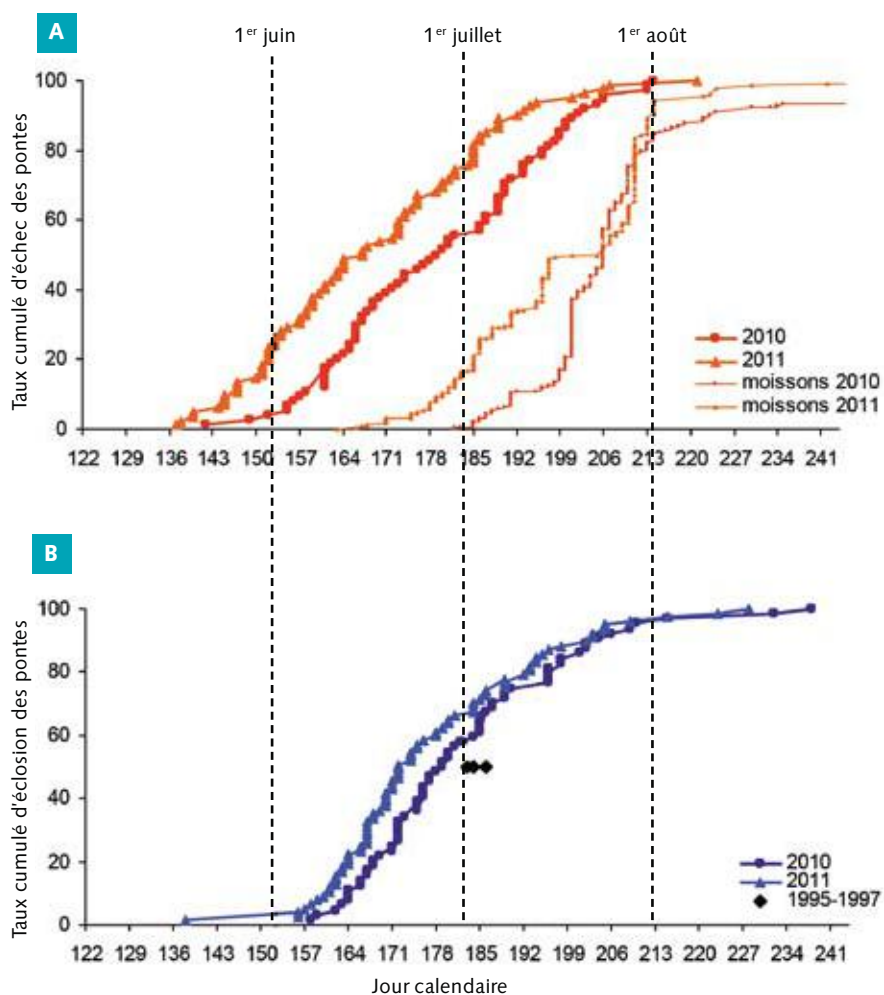
Si les pratiques agricoles sont globalement responsables de 20 % des échecs, ce sont surtout les pontes de remplacement qui en souffrent (**figure 12**). En effet, la couvaison et l'éclosion de celles-ci coïncident davantage avec les travaux de récolte, de fin juin à mi-juillet, que pour les premières pontes qui éclosent en moyenne, bon an, mal an, entre la troisième et la quatrième semaine de juin (voir ci-dessous et **figure 13**). Les pontes ont été détruites ou abandonnées du fait des fauches de prairies ou des coupes de luzerne à partir de mi-mai jusqu'en juillet, de la moisson des escourgeons qui peut débuter dès la troisième décennie de juin en région Centre, des récoltes de pois d'hiver fin juin-début juillet et des moissons des autres céréales à paille à partir de début juillet. Un seul abandon de ponte a été mentionné comme étant la conséquence de l'irrigation. Les données d'itinéraires techniques recueillies sur trois terrains concernant cette pratique ne permettent effectivement pas d'attribuer d'autres échecs à l'irrigation. Plusieurs nids « irrigués » en période de ponte et/ou couvaison ont éclos. En revanche, en 1995-1997, l'irrigation avait été identifiée comme étant responsable de 18 % et 6 % respectivement des échecs de nature agricole des premières pontes et des pontes de remplacement (Bro et al., 2000a).

L'impact quantitatif des destructions agricoles des pontes varie d'un terrain à l'autre et d'une année à l'autre selon un schéma complexe, en fonction des assolements pratiqués et de la disponibilité des autres éléments du paysage, de la nature du sol, du climat régional ou encore des conditions météorologiques annuelles. Autant de facteurs qui déterminent le choix du couvert de nidification, le risque d'échec dû aux dates plus ou moins précoces de récolte, à l'existence ou non d'irrigation, etc.

Moissons et précipitations

En 2010, quelques pluies fines et intermittentes en juillet ont retardé – et étalé – les dates de moissons, qui s'annonçaient très précoces (la végétation avait presque trois semaines d'avance) suite au printemps globalement doux et sec suivi d'un début d'été chaud et sec (Météo France, 2011). Ceci a été *a priori* favorable à l'espèce, qui aurait probablement subi sinon davantage de destructions de pontes suite aux moissons (**figures 13A et 13B**). La situation a été similaire en 2011, avec un mois de juillet particulièrement frais et pluvieux faisant suite à un printemps exceptionnellement chaud et sec (Météo France, 2012).

En revanche, la récolte de la paille, particulièrement importante cet été-là du fait de la pénurie de fourrage due à la

Figure 13 Chronologie des échecs des pontes, des moissons des céréales à paille et des éclosions.

Ce sont les pontes de remplacement qui sont le plus concernées par les destructions dues au machinisme agricole.



© FDC 77

sécheresse, a peut-être contribué à augmenter les pertes de pontes du fait d'une coupe plus rase et d'un travail supplémentaire d'andainage. À titre d'information et de réflexion quant à l'interaction entre les conditions météorologiques (non maîtrisables) et l'impact (potentiel) des récoltes sur la faune sauvage, mentionnons que cette pénurie de fourrages en 2011 a conduit, non seulement à la récolte des pailles de la part d'agriculteurs du Bassin parisien qui l'enfouissent le plus souvent en tant que résidus de récolte, mais aussi à des fauches plus précoces des fourrages, des prairies de fauche voire des accotements de routes dans certaines régions.

Toutefois, des conditions météorologiques différentes peuvent conduire à une toute autre chronologie des récoltes, et potentiellement à un impact négatif plus conséquent sur les pontes, comme le suggèrent d'autres études (cf. Serre *et al.*, 1989 et Millot *et al.*, 2011 notamment). L'interaction entre moissons et météo n'est toutefois pas si simple, comme l'illustre la **figure 14**. Elle montre qu'en 2010-2011, le succès reproducteur a été meilleur quand les moissons ont été plus précoces, ce qui s'explique par les conditions météorologiques qui ont elles aussi un impact spécifique (voir plus bas). À ce titre, les résultats de l'étude PeGASE sont propres aux deux années d'étude. On remarquera à cet égard que la part d'échec des premières pontes due à leur abandon ou à leur destruction liés à des pratiques agricoles était plus élevée en 1995-1997 qu'en 2010-2011 (**figure 12**). Ces pratiques correspondaient notamment à l'irrigation, au dérangement par le machinisme, aux récoltes – en particulier les fauches de luzerne pour les premières pontes et les moissons des céréales à paille pour les pontes de remplacement, deux types de couverts très attractifs pour la nidification.

Une autre particularité des années 2010 et 2011 tient à la part des pois dans les assolements. L'aide financière octroyée par l'Union européenne dans le cadre d'un plan de soutien à la production de protéagineux – dont la superficie cultivée avait baissé de façon significative depuis vingt ans – s'est traduite concrètement par une sole plus élevée en 2010 et 2011 que les années précédentes³ (Ramanantsoa & Villien, 2012). Le pois est une culture relativement bien fréquentée par les perdrix grises pour la nidification, et à ce titre il pourrait être un élément favorable ; mais *a priori* seulement étant donné le taux élevé de destruction des pontes lors des récoltes (voir **partie 4**).

³ En 1995-1997, le pois était présent sur tous les terrains d'étude et représentait de 1 % à 12 % de l'assolement (5,5 % en moyenne, contre 3,2 % en 2010-2011).

Moissons et prédation

Des observations de terrain faites lors du radiopistage ont mis en évidence un effet combiné des récoltes et de la prédation. Dans plusieurs cas en effet, des poules dérangées par les moissons ont été vues hors du nid, mais sans l'abandonner puisqu'elles restaient à proximité. Certaines sont même revenues couvrir dans les chaumes. Malheureusement, les œufs ont été pillés par des corvidés, parfois alors que les poussins étaient en train d'éclore. Sur certains terrains, il a été constaté que des corneilles prospectaient des parcelles fraîchement moissonnées à la recherche de nourriture. Il faut dire que les nids de perdrix mis à découvert sont des « proies » faciles.

Ces observations restent toutefois anecdotiques et non quantitatives, n'ayant pas été intégrées dans un protocole précis, bien qu'elles l'auraient mérité.

Quelques autres causes plus ponctuelles

Parmi les autres causes d'échec des pontes identifiées, sont listées les pratiques d'entretien des éléments fixes ou éléments topographiques (bandes herbeuses et haies), les orages (**encadré 2**), l'infertilité ou la mort des embryons (cas de non éclosion : les œufs intacts ont tous été retrouvés pourris). Inconvénient du radiopistage, il n'est pas exclu que l'abandon (par dérangement) ou la prédation (à la faveur de la création d'une coulée) d'un nid soit lié(e) à la localisation précise de la ponte par l'opérateur. Cet « effet observateur » a été attribué dans une petite dizaine de cas sur la base d'un échec arrivé le jour même ou le lendemain du pointage.

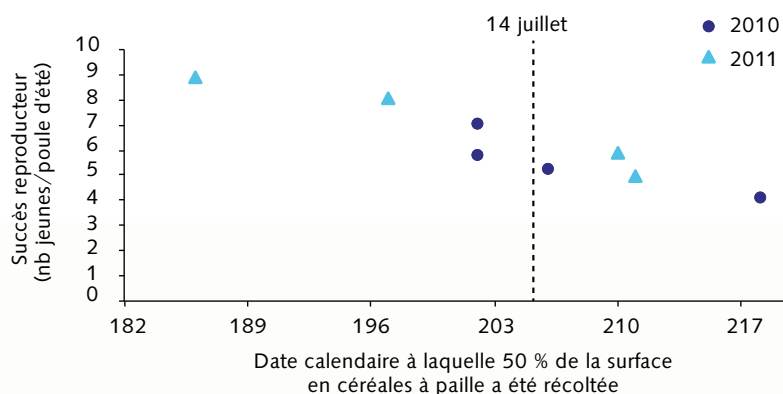
Des œufs aux poussins

Près de 90 % d'œufs éclos dans les pontes incubées à terme

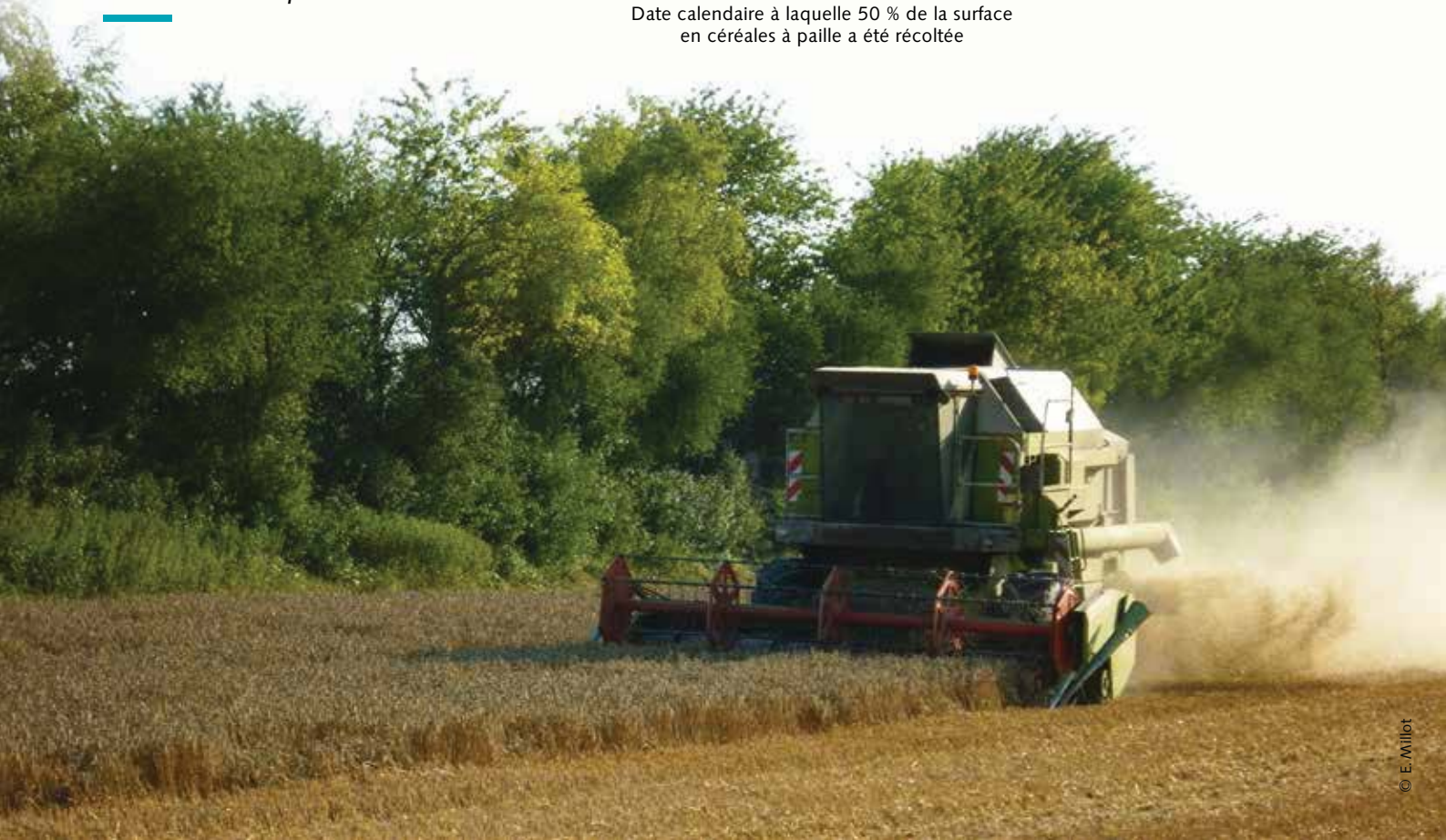
Le taux d'éclosion des œufs pour les pontes menées à terme est de 88 %. Cette estimation inclut les quatre cas de couvées non écloses (tous les œufs retrouvés pourris et/ou clairs). Parmi les pontes réussies, il existe des cas de non-éclosion partielle, c'est-à-dire des œufs qui n'ont pas éclos. C'est le cas de la moitié des pontes pour lesquelles nous disposons de toutes les données relatives aux œufs (**tableau 3**). Dans un quart des cas, les œufs non éclos représentent plus de 20 % de la couvée (**figure 15**). Il existe donc une grande variabilité du taux d'éclosion entre les pontes, depuis celles de 19 ou 20 œufs dont tous les œufs ont éclos (mais pas toujours), jusqu'à celles de taille réduite, souvent de remplacement, d'une dizaine d'œufs et dont la moitié n'a pas éclos.

Figure 14 Relation entre le succès reproducteur (estimé par échantillonnage des compagnies au mois d'août) et la date moyenne des moissons en 2010 et 2011.

Les données des différents terrains ont été regroupées en 4 régions (Centre, Normandie, Picardie/Nord-Pas-de-Calais, « Champagne »). Un point représente une région.



Les moissons pourraient constituer un facteur facilitant la prédation.



Encadré 2

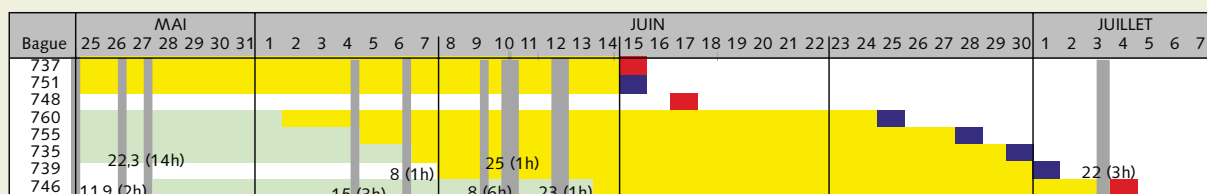
Quel est l'impact des orages sur l'échec des pontes ?

Six des huit très mauvaises années de reproduction de la perdrix grise enregistrées depuis plus de trente ans par le réseau Perdrix-Faisan ONCFS-FNC/FRC/FDC ont été caractérisées par des orages – dont la reproduction de 2008 qui a été le déclencheur de la mise en place de la présente étude. La relation n'est toutefois pas systématique et l'occurrence de violents orages ne fournit pas nécessairement une explication complètement convaincante.

Dans le cadre de cette étude, nous avons tenté de quantifier cet impact en croisant les données journalières concernant la ponte, la couvaison et l'éclosion ou l'échec des couvées de chacune des poules radio-pistées avec les données météo horaires enregistrées localement sur les sites d'étude. Connaissant les dates d'éclosion ou d'échec de chaque couvée suivie et son nombre d'œufs, il a été possible par rétro-calcul de déterminer les périodes de couvaison et de ponte. Puis nous avons recherché une éventuelle coïncidence entre l'échec des pontes (notamment les abandons de cause indéterminée) et l'occurrence d'orages plus ou moins violents (**figure A**).

Figure A Exemple de mise en relation des données de radiopistage des nids avec la pluviométrie.

Clé de lecture : une ligne par nid suivi, une case par jour. Code couleur : bleu = éclosion, rouge = échec, jaune = couvaison, vert = ponte. Les traits verticaux gris indiquent les jours de pluie, les nombres correspondent à la quantité (mm) d'eau tombée et à la durée (heures) de la précipitation. La durée de couvaison des pontes écloses a été considérée comme étant de 24 jours, celle des pontes échouées a été déterminée (lorsque possible) en examinant le stade de développement des embryons morts (**encadré 3**).



Quelques épisodes orageux (jusqu'à 40-50 mm de pluie tombés en 2-3 heures) ont été enregistrés ponctuellement en mai, juin et juillet 2010, ainsi qu'en juillet 2011. Le taux d'échec attribué à ces petits et moyens orages relativise leur impact global (**tableau A**), mais peut tout de même représenter quelques pourcents (**figure 12**). Rappelons également que, malgré tous les avantages qu'elle présente, la télémétrie ne permet pas souvent de détecter les pontes avant la couvaison, ce qui n'exclut donc pas une certaine sous-estimation du taux d'échec des nids en cours de ponte.

Tableau A Nombre d'échecs de pontes enregistrés lors d'orages ou de pluies fines continues relativement au nombre de pontes suivies.

Nature des précipitations au jour J	Précipitations (mm)	Nombre de pontes* en cours de :		Nombre échecs (à J ou J+1)	Nombre d'événements recensés	Nombre terrains* années
		ponte	couvaison			
Orages (en 1-3h)	10-15	24	48	5	14	8
	15-20	5	16	1	4	4
	20-30	17	54	2	16	9
	30-40	2	3	0	2	2
	40-50	0	1	0	1	1
Pluie ± soutenue et continue (sur la journée)	10-15	34	43	4	17	8
	15-20	2	3	0	6	4
	20-30	5	8	0	5	4

* Une même ponte peut être comptabilisée plusieurs fois, par exemple si plusieurs orages rapprochés ont eu lieu sur un même terrain

Ces résultats ne permettent pas de conclure quant aux très violents orages de 80-100 mm d'eau tombés en quelques heures. Leur impact est susceptible d'être beaucoup plus conséquent. Durant l'étude, un seul épisode de cette ampleur a été enregistré dans les Yvelines à la mi-juillet 2010, alors que toutes les pontes suivies par radiopistage avaient déjà éclos ou échoué, sauf une en cours de couvaison qui n'a pas été abandonnée. De façon générale, de tels phénomènes restent jusqu'à présent peu fréquents dans le Centre-Nord et très localisés (<http://pluiesextremes.meteo.fr>).

Ces données peuvent être comparées à différentes références. En nature, les données complètes sur les pontes écloses collectées en 1995-1997 suggèrent qu'au moins un œuf n'a pas éclos dans plus de 75 % des couvées réussies, pour un taux d'éclosion de 82 % (**tableau 3**). Des références de terrain plus anciennes indiquent un taux d'éclosion variant de près de 70 % à plus de 95 % selon les études (Birkan &

Jacob, 1988). Le taux d'éclosion des œufs de perdrix sauvages, F1 ou issues de nids de sauvetage et maintenues en captivité dans le cadre du conservatoire de l'ONCFS, a varié selon les années de 65 % à 77 % (Millot *et al.*, 2012). Le taux d'éclosion des œufs des nids de sauvetage a varié quant à lui de 30 % à 76 % selon les années (centre de sauvetage de l'Yonne, 1965-1985 – Berger, 1987).

Figure 15 Fréquence des différentes proportions d'œufs non éclos dans les couvées menées à terme.

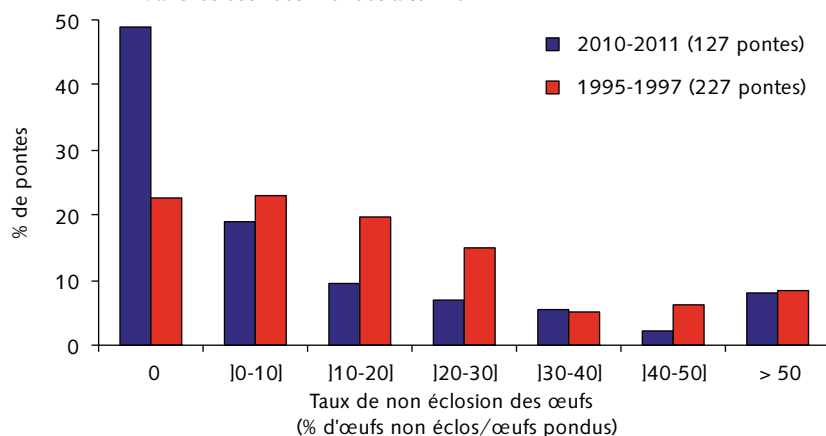
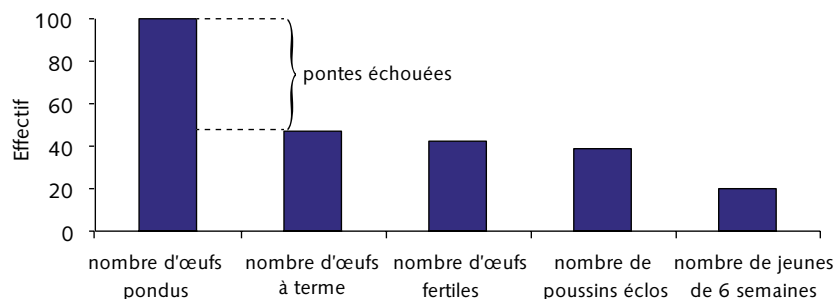


Figure 16 Pertes relatives lors des différentes étapes de la reproduction pour 100 œufs pondus.

Le nombre d'œufs couvés à terme a été pris comme base (100). Les valeurs manquantes du fichier de données ont été estimées à partir des données calculées (**tableau 3**). Le graphique n'a pas été réalisé en tenant compte de la valeur compensatrice des pontes de remplacement.



Absence d'éclosion pour cause d'infertilité et d'embryons morts

L'absence d'éclosion des œufs couvés à terme peut être due à deux causes distinctes : l'infertilité d'une part (l'œuf n'a pas été fécondé), la mortalité de l'embryon d'autre part. La détermination d'un embryon mort est aisée lorsque son stade de développement a dépassé quelques jours (**encadré 3**). En revanche, la distinction entre un œuf clair et une mortalité embryonnaire précoce (avant le stade de 2-3 jours) est plus délicate, tout particulièrement sur des œufs collectés en nature, incubés 24 jours puis congelés à des fins de conservation, et enfin décongelés à des fins d'analyse. Ainsi, le statut de 41,3 % des 215 œufs non éclos collectés¹ n'a pas pu être déterminé avec certitude car ils étaient « pourris » (une mortalité embryonnaire précoce est assez probable). Dans 24,4 % des cas, les œufs ont été déterminés comme étant clairs (soit environ 3 % des œufs pondus) et dans 34,3 % des cas, l'embryon était mort dans l'œuf (soit 4,3 % des œufs pondus). En captivité, le taux d'infertilité et de mortalité embryonnaire précoce s'élève à environ 25 %, tandis que le taux de mortalité des embryons à un stade de développement plus avancé s'élève à 5 % (Millot *et al.*, 2012). En 1995-1997, il a été estimé une proportion d'œufs « clairs » plus élevée qu'en 2010-2011. Il n'est pas exclu que ce résultat soit dû à un examen plus rapide du statut des œufs non éclos lors de cette étude (détermination faite directement sur le terrain et non en laboratoire après collecte des pontes).

1 poussin éclos pour 2,6 œufs pondus

À partir de l'ensemble des données sur les pontes découvertes, écloses ou non, on estime à 2,6 le nombre d'œufs pondus pour 1 poussin éclos. C'est l'échec des pontes qui représente quantitativement la perte la plus importante par rapport à l'infertilité et la mortalité embryonnaire (**figure 16**).

Un rattrapage par recoquetage

On remarquera que, même en années de bonne reproduction (du moins estimée comme telle en nombre de jeunes par poule survivante en été), la proportion de pontes écloses (généralement en juillet et août) issues du recoquetage n'est pas insignifiante : respectivement 44 % et 34 % en 2010 et 2011 (**tableau 3**). Les pontes écloses après le 20 juillet ont tout de même représenté 11-12 %. La dernière éclosion a été enregistrée le 26 août en 2010 et le 16 août en 2011. Le nombre de poussins issus des nids de recoquetage représente respectivement 38 % et 23 % du total

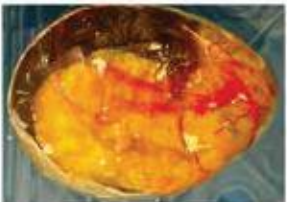


Cas d'éclosion partielle d'une couvée, 6 œufs n'ont pas éclos : 1 œuf était clair et l'embryon des 5 autres est mort au stade 2-3 ou 10-15 jours.

Encadré 3

Étalon de développement des embryons de perdrix grises

Étalon élaboré par A. Mesbah lors de son master I sous l'encadrement de J.-P. Brillard (Fertil'avi) et de C. Bressac (université de Tours). Des œufs de perdrix d'élevage pondus depuis 24 à 48 heures ont été transférés au couvoir de l'Inra (Tours), fumigés puis incubés pendant des durées précises allant de 1 à 24 jours (± 15 minutes), avant d'être retirés de l'incubateur et immédiatement placés dans un bac d'eau refroidi à 4 °C. Chaque œuf a ensuite été examiné macroscopiquement. Il a été posé à plat pendant 20-30 minutes pour faire remonter le disque embryonnaire, puis la coquille a été découpée latéralement avec des ciseaux. À ce stade, des photos de l'embryon *in situ* ont été prises avant qu'il ne soit lui-même excisé, nettoyé et placé dans une boîte de Pétri pour la prise de vue sous binoculaire, en présence d'une règle. Ces photos *ex situ* ont permis de mesurer la taille et de caractériser les stades de développement embryonnaire.

Analyses	Œuf clair	Œuf à 2 jours
	 œuf non fertilisé, pas d'auréole visible même après quelques jours d'incubation	 auréole de 3 mm de diamètre  région antérieure somites visibles
Œuf à 3 jours	Œuf à 6 jours	Œuf à 11 jours
 auréole de 7 mm de diamètre, réseau capillaire visible  Ébauches visibles - du cœur, - de l'encéphale - et des lobes oculaires	 réseau capillaire bien développé, embryon de 12 mm  lobes céphaliques œil (cristallin) cœur et foie aile patte	 réseau capillaire largement développé, embryon de 34 mm  tête bien délimitée, cou visible encéphale œil (très développé et pigmenté) bec (et diamant) réseau capillaire ailes, pattes et ventre bien visibles
Œuf à 16 jours	Œuf à 20 jours	Œuf à 24 jours
 vitellus partiellement résorbé embryon bien développé de 47 mm plumes sur toutes les parties du corps 	 vitellus résiduel embryon de 53 mm occupant presque tout l'œuf plumes couvrant tout le corps, zébrures sur la tête, plumes de couleur claire sur le ventre 	 vitellus complètement résorbé poussin à naître de 62 mm, sec en position de bécage  bec : 9mm aile : 25mm doigt : 13mm 

© A. Mesbah (Fertil'avi, université de Tours, ONCFS)

produit par les pontes suivies par télémétrie en 2010 et 2011. Ces résultats montrent toute la contribution des pontes de remplacement au succès final de la reproduction.

Le succès reproducteur varie-t-il avec l'âge des oiseaux ?

Cette question est récurrente : les jeunes poules se reproduisent-elles moins bien que les poules plus expérimentées ? Les « vieilles » poules se reproduisent-elles mal ? Le **tableau 4** fournit les estimations des différents paramètres de la reproduction en fonction de l'âge des poules reproductrices. On peut constater que la performance relative des poules de 1 an (noté « 1 an ») et des poules de 2 ans et plus (noté « 2+ ans ») varie selon le paramètre démographique considéré. Un travail de modélisation de la dynamique de population, conduit en 2009, avait suggéré que la structure d'âge de la population pouvait contribuer à une mauvaise reproduction (Bro, 2009).

Pour ce qui concerne la chronologie de la nidification, le suivi par télémétrie montre une certaine différence. En effet, en 2010, les poules de 1 an ont commencé à pondre plus tard que les poules de 2+ ans (**figure 17**). En revanche, en 2011, une différence n'apparaît qu'à partir de fin mai. Diverses causes d'ordre physiologique (maturation des gonades en relation avec les conditions météorologiques du printemps, abondance de la nourriture) et/ou d'ordre démographique (échecs précoces de pontes passées inaperçues chez les poules 1 an) peuvent être à l'origine de ce phénomène. On ne peut pas non plus exclure un effet des différences d'effectifs ou encore de l'hypothèse qui a été faite d'un rythme de ponte similaire chez les perdrix 1 an et 2+ ans. Nous manquons des données nécessaires pour examiner cette question de manière plus approfondie.



© L. Armand/FDC 77

Lecture alaire d'une perdrix capturée en vue de déterminer sa classe d'âge.

Figure 17

Chronologie du début de la ponte en fonction des années et de l'âge des poules.

La date de début de ponte des œufs a été déterminée à partir de la date d'échec ou d'éclosion de la ponte :

1. en soustrayant, soit 24 jours dans le cas des pontes écloses, soit un nombre de jours égal au stade de développement de l'embryon mort le plus âgé (**encadré 3**) dans le cas des abandons ou destructions de ponte, puis
2. en retirant de nouveau 1,5 jour par œuf pondu.

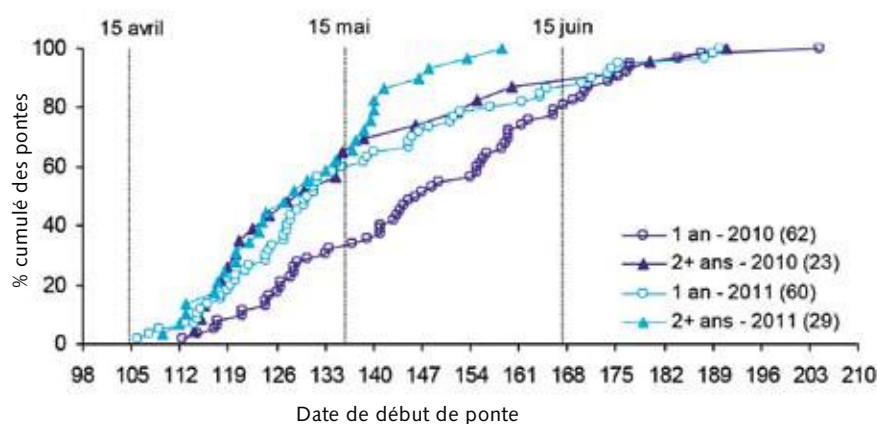


Tableau 4 Estimation de différents paramètres de reproduction en fonction de l'âge des poules reproductrices.

Années et terrains confondus, effectifs entre parenthèses.

	Poules d'un an	Poules de deux ans et plus
% d'éclosion des pontes*		
1 ^{re} pontes	49,6 (119)	50 (58)
2 ^e pontes	45,2 (73)	32,3 (31)
Taille de ponte**		
1 ^{re} pontes	15 (50)	14,5 (28)
2 ^e pontes	11 (28)	13,2 (8)
% d'éclosion des œufs**		
1 ^{re} pontes	90,5 (50)	93,7 (28)
2 ^e pontes	89,8 (28)	81,8 (8)
% de pontes avec au moins 1 œuf non éclos**		
1 ^{re} pontes	47,5 (59)	34,5 (29)
2 ^e pontes	30,3 (33)	50 (10)
Taux de survie des jeunes à 6 semaines (nombre de compagnies suivies)		
Toutes pontes confondues	55,7 (39)	48,8 (16)

* Incluant la mortalité de la poule

** Estimé sur les pontes écloses

Deux années d'éclosions précoces

Les années 2010 et 2011 ont été deux années de bonne voire très bonne reproduction (figure 1), caractérisées par des éclosions précoces (figures 13B et 18). En particulier 2011 qui se révèle être l'année la plus précoce enregistrée depuis 1986. En 2011, la première ponte éclos suivie par télémétrie a été enregistrée fin mai et 10 % des pontes ont éclos avant le 10 juin (alors que la première ponte suivie a éclos le 7 juin en 2010). Cette même année, près de 50 % des éclosions avaient eu lieu au 20 juin et 66 % au 30 juin. En 2010, ces mêmes pourcentages d'éclosion ont été atteints entre 3 et 5 jours plus tard.

Un succès reproducteur variable dans l'espace

Une corrélation forte avec les conditions météorologiques

Si 2010 et 2011 ont été deux années de bonne reproduction à l'échelle du

Centre-Nord de la France (figure 1), il n'en demeure pas moins que l'on a observé de très fortes disparités entre les terrains d'étude (figure 19). Elles sont fortement corrélées avec les différences de conditions météorologiques locales.

En 2010, un coup de froid a été enregistré du 17 au 21 juin, en début de période d'éclosion et d'élevage des poussins

(figure 13B). Les températures minimales sont parfois descendues à 5 °C pendant ces quelques jours. Si le froid a été ponctuel sur certains terrains, il a perduré jusqu'au début de juillet sur d'autres. La différence de durée et d'intensité de ce phénomène explique une part importante des différences de succès reproducteur entre les terrains (figure 20A).

Figure 18 Relation entre le succès reproducteur (estimé par échantillonnage des compagnies) et la précocité des éclosions.

Estimée par la proportion de pontes écloses au 20 juin – données de télémétrie.

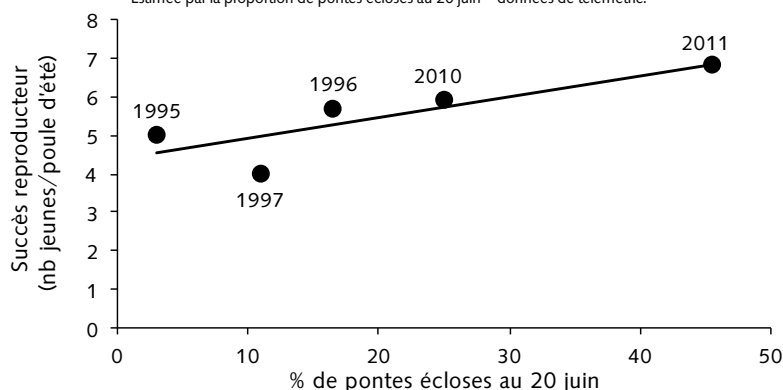


Figure 19 Variation du succès reproducteur (nombre de jeunes/poule d'été estimé par échantillonnage des compagnies) entre les terrains d'étude en 2010 et 2011.

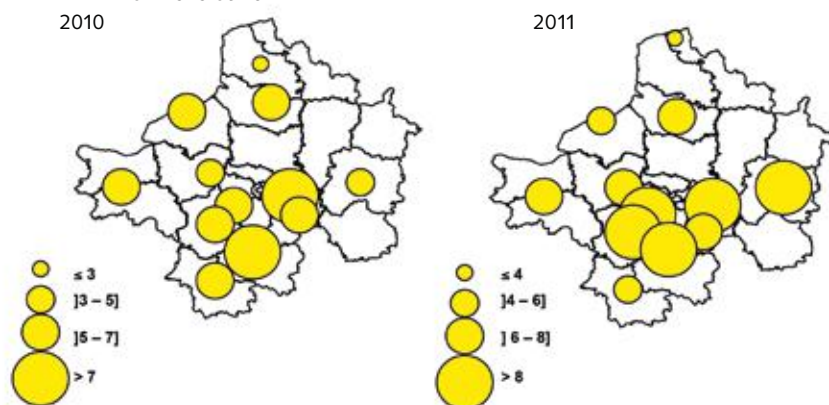
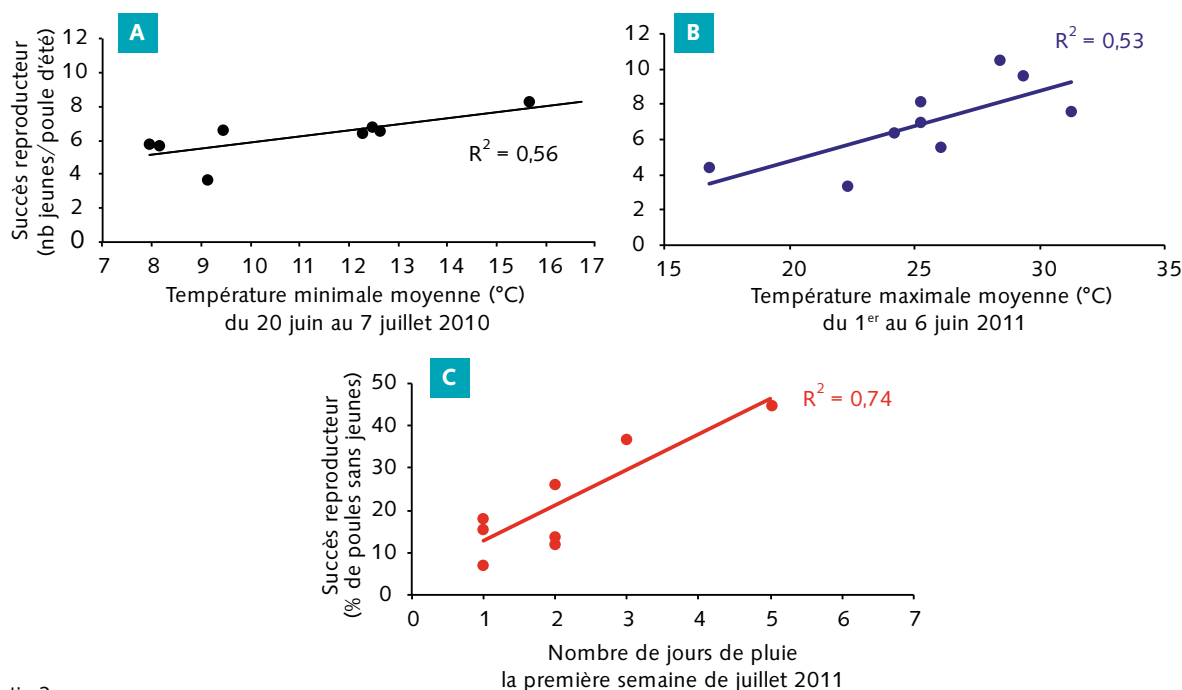


Figure 20 Corrélations entre les variations du succès reproducteur et les conditions météorologiques de fin juin/début juillet.



© E. Bro/ONCFS

Piège Barber installé dans une parcelle de céréales pour étudier la diversité et l'abondance en invertébrés.

En 2011, la situation a été semblable en certains points et différente pour d'autres. Un coup de froid généralisé s'est produit du 10 au 12 juin, avec des températures minimales qui sont parfois descendues à 4 °C, mais il est resté ponctuel. Deux coups de chaleur ont également été enregistrés en juin : le premier du 1^{er} au 6, le second les 27 et 28. Ce dernier a été suivi d'une chute importante des températures (quelques minimales à 5 °C début juillet). Parmi ces alternances de froid et de chaud, seule la chaleur de début juin est positivement corrélée aux différences de succès reproducteur entre les terrains (figure 20B). La pluviométrie de début juillet pourrait également avoir impacté la survie des poussins, bien qu'elle ait été faible (figure 20C). Sur les deux terrains où le succès de la reproduction a été inférieur à 4,5 jeunes par poule d'été (tous deux proches de la Manche), cette pluie coïncide, soit avec des minimales douces et des maximales faibles, soit avec des minimales faibles et des maximales de saison.

Une modulation par l'abondance en invertébrés ?

L'abondance relative en invertébrés au moment du pic d'éclosion, telle qu'estimée (tableau 1), n'explique pas de façon satisfaisante les différences de succès reproducteur observées entre les terrains d'étude (figure 21). On note bien une relation globalement positive, qui correspond avec ce qui est attendu, mais les observations de terrain sont loin de suivre un modèle mathématique de type linéaire ou logarithmique. Cela peut aussi bien être dû à des considérations méthodologiques (non détaillées ici) qu'à des aspects écologiques comme par exemple la prédominance, ces années-là, de l'impact des conditions météo par rapport aux ressources alimentaires.

Un moindre succès reproducteur lorsque l'abondance des prédateurs est plus élevée ?

Le suivi de terrain réalisé en 2010 et 2011 n'apporte aucun élément clair en ce sens. Si on observe bien une tendance à une diminution du succès reproducteur (exprimé en nombre de jeunes par poule survivante en été) avec l'abondance en renard, celle-ci demeure très ténue et n'est pas statistiquement significative (figure 22A). En revanche, pour ce qui concerne les busards (Saint-Martin, mais aussi cendré et des roseaux – données non présentées pour ces deux derniers), c'est sur les terrains où ces espèces sont les plus abondantes que le succès reproducteur a été le meilleur en 2011 (figure 22B). Ces résultats sont donc similaires à ce qui a été observé pour la survie (voir plus haut). ■

Figure 21 Succès reproducteur (estimé par échantillonnage des compagnies) et abondance relative en invertébrés.

Les données présentées dans ce graphique correspondent au nombre total d'invertébrés de 1 à 10 mm dénombrés dans les 3 pots-pièges cumulé sur 5 semaines, soit 2 semaines avant et 3 semaines après le pic d'éclosion (défini par la médiane et déterminé pour chaque terrain et année d'étude à partir des données de télémétrie). Les catégories d'invertébrés retenues ici correspondent à celles les plus représentées dans le bol alimentaire des poussins de perdrix grise (cf. Bro & Ponce-Boutin 2004) : coléoptères, hyménoptères (dont formicidés), collembolles, homoptères (dont aphididés), arachnides (araignées et opilions) et myriapodes.

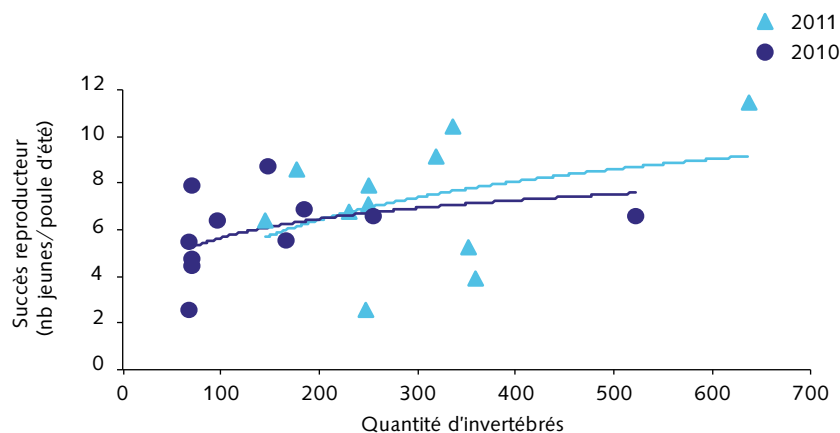
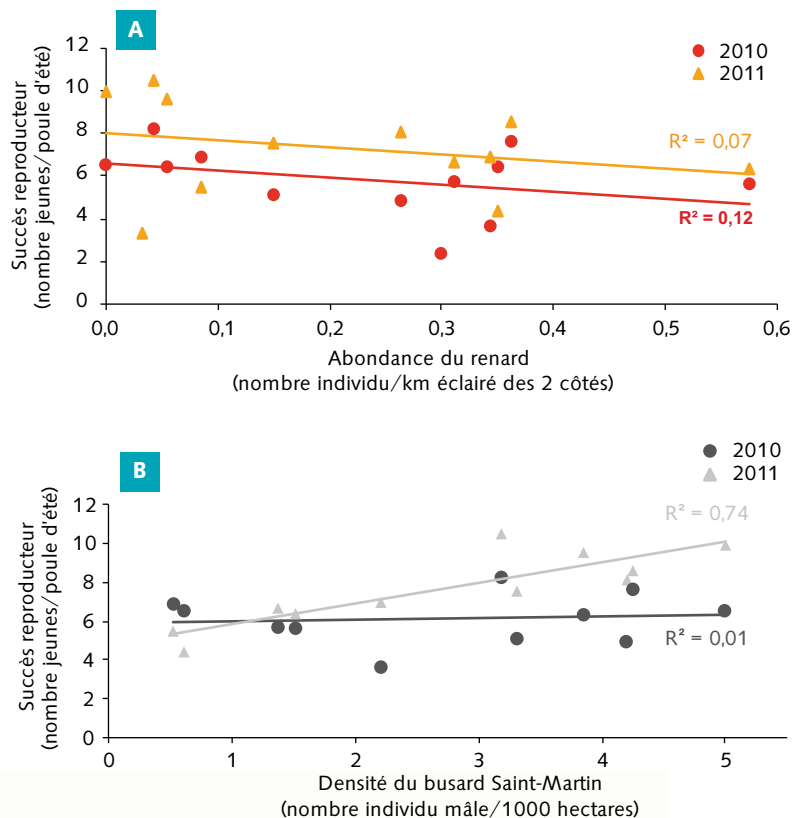


Figure 22 Relations entre le succès reproducteur et l'abondance du renard et du busard Saint-Martin.



© R. Rouxel/ONCFS



C'est sur les terrains de plus grande abondance en busards (ci-contre, une femelle de busard des roseaux en chasse) que l'on a observé le meilleur succès de la reproduction en 2011.



Une approche globale de la dynamique de population par modélisation

La productivité : un paramètre synthétique

La productivité est un paramètre qui combine la survie des reproducteurs et le succès de la reproduction. Elle estime le nombre d'individus autonomes produits par individu présent au printemps (ici le nombre de jeunes poules produites par poule présente au printemps). Elle a été calculée dans une première approche par une simple multiplication (**encadré 4**). Ce paramètre est particulièrement intéressant à considérer au vu des relations observées entre le taux de survie au printemps-été et le succès reproducteur. En effet, en 2010, on note une tendance à une corrélation négative, certes fortement influencée par deux terrains caractérisés à la fois par les meilleures survies et les moins bonnes reproductions. En revanche, en 2011,

on observe une corrélation positive, avec en particulier quatre terrains où survie et reproduction ont été très bonnes (en Beauce et à l'est de Paris). De fait, les fortes différences de productivité observées entre terrains en 2011 ont été déterminées à la fois par la survie des poules reproductrices et leur succès reproducteur (**figure 23**). En revanche, en 2010, ce sont les différences de succès reproducteur qui ont déterminé les (moindres) différences de productivité entre les terrains.

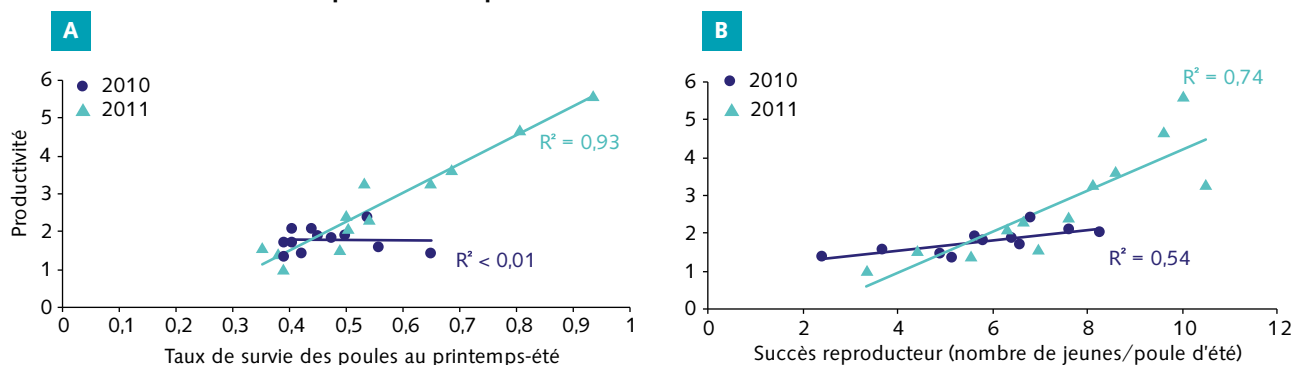
En 1995-1997, la situation globale était encore un peu différente. Survie et reproduction n'étaient pas particulièrement corrélées. Les différences de productivité observées entre terrains d'étude étaient surtout dues aux différences de taux de survie, avec une contribution des différences de succès de reproduction en 1997

(année de mauvaise reproduction moyenne, avec de forts contrastes géographiques).

Productivité, densité et facteurs du milieu de vie

La productivité a varié entre les terrains d'étude de 1,4 à 2,4 en 2010 et entre 1 et 5,6 en 2011. Les relations entre la productivité et les facteurs du milieu de vie ont été examinées. Les différences de productivité observées entre les terrains ne sont pas corrélées aux différences de densité de perdrix au printemps. Ceci est particulièrement patent en 2010. En 2011, les plus fortes productivités ont été observées sur les terrains les moins abondants en perdrix. Toutefois, il existe une telle variété de situations qu'aucune tendance ne se dégage réellement.

Figure 23 Contribution relative de la survie des poules reproductrices et de leur succès reproducteur à la productivité en 2010 et 2011.



Ce sont les mêmes constats qui émergent concernant les corrélations avec l'abondance du renard et des invertébrés. Pour ce qui est des busards, les relations observées sont similaires à celles présentées sur la **figure 22B**. À noter que la corrélation est plus étroite lorsqu'on considère dans les analyses le seul busard Saint-Martin plutôt que les trois espèces de busards conjointement (Saint-Martin, cendré et des roseaux). En 2011, les plus fortes productivités ont donc été observées sur les terrains les plus abondants en busards, en Beauce et à l'est de Paris. À l'inverse, les plus faibles productivités ont été observées sur les terrains qui ont eu le moins de chaleur début juin et le plus de jours de pluie début juillet.

Le taux de croissance des populations

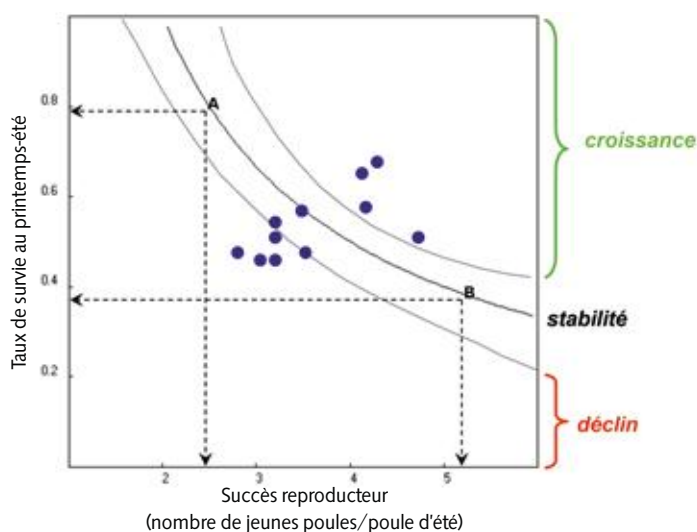
Le taux de croissance d'une population (dit λ) évalue l'évolution de ses effectifs d'une année à l'autre (**encadré 4**). C'est lui qui permet de véritablement juger de l'état de santé (ou statut) d'une population, car il intègre tous les paramètres démographiques du cycle de vie. La modélisation offre la possibilité de visualiser ce statut (stable, en croissance ou en déclin) en fonction des paramètres de survie et de reproduction (**figure 24**).

Le λ a été calculé pour chaque terrain et chaque année de deux façons différentes, par modélisation d'une part, et par bilan démographique (en comparant les densités de couples de deux printemps successifs) d'autre part. Si on prend le second comme référence (bien que les résultats de comptages ne soient pas complètement exempts de biais et d'incertitudes), celui par modélisation a sous-estimé l'augmentation des effectifs constatée entre les printemps 2010 et 2012 sur quelques terrains. Cela tient aux hypothèses simplificatrices du modèle basique utilisé à titre d'exemple (paramètres fixes au cours du temps, pas d'effet de l'âge, etc.). Selon ce modèle, les populations étudiées étaient, en moyenne sur les deux années, en légèrement diminution, stables ou croissantes (**figure 24**). ■

La productivité apparaît comme très variable selon les territoires et les années.

Figure 24 Statut d'une population en fonction de ses paramètres démographiques et projection des populations des terrains étudiés (●).

Chaque type de tendance (déclin, stabilité, croissance) peut correspondre à une grande variété de profils démographiques. La stabilité peut correspondre à un taux de survie élevé associé à un faible succès reproducteur (cas A) ou à la situation inverse (cas B). Attention toutefois à l'utilisation de cet « abaque », ses échelles quantitatives dépendent étroitement des hypothèses du modèle sous-jacent, et notamment du taux de survie d'automne-hiver utilisé (ici 0,51).



Encadré 4

Principe de la modélisation mathématique de la dynamique de population

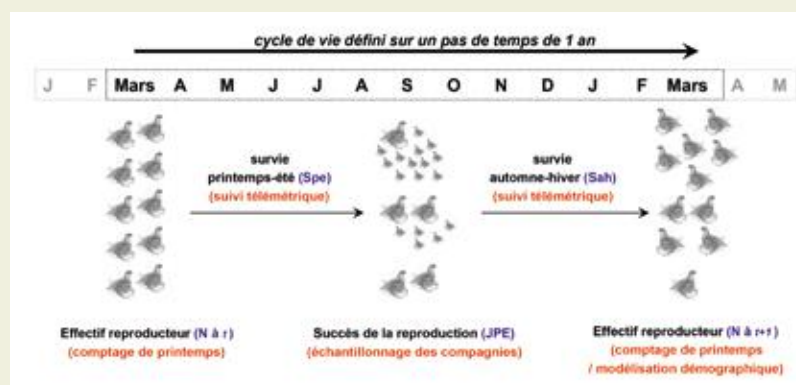
Un modèle de dynamique des populations a été réalisé pour simuler l'évolution de populations fictives possédant les caractéristiques démographiques de survie et de reproduction estimées sur le terrain, lors de cette étude mais aussi dans le cadre du réseau Perdrix-Faisan. Cette simulation est exécutée à l'aide d'équations mathématiques traduisant la survie ou la mort des différents individus, ainsi que leur succès reproducteur (**figure B**). Pour une année t et une population d'effectif $N_{(t)}$ données, on peut calculer :

- l'effectif l'année suivante : $N_{(t+1)} = N_{(t)} * S_{pe(t)} * S_{ah(t)} + N_{(t)} * S_{pe(t)} * (JPE_{(t)} / 2) * S_{ah(t)}$
- la productivité : $p_t = S_{pe(t)} * (1 + JPE_{(t)} / 2)$
- le taux de croissance annuel : $\lambda_{(t)} = N_{(t+1)} / N_{(t)}$

où S_{pe} et S_{ah} représentent respectivement les taux de survie au cours du printemps-été et de l'automne-hiver.

Le modèle présenté ci-dessus inclut diverses hypothèses simplificatrices, notamment que la population est constituée d'individus « moyens » tous identiques. La reproduction est traitée en « boîte noire » (modèle dit du *birth pulse*), c'est-à-dire en considérant le nombre de jeunes par poule survivante en été (JPE). Elle peut être détaillée (cf. Bro *et al.*, 2000c), les équations sont alors beaucoup plus complexes ; de même lorsqu'on distingue les poules des coqs, les sub-adultes des adultes, que l'on considère les caractéristiques démographiques propres à chaque individu, ou encore que l'on fait varier les paramètres au fil du temps. La simulation d'un grand nombre de populations ayant chacune leur évolution propre permet d'en caractériser la viabilité (calcul du taux de croissance, de la probabilité d'extinction, etc.).

Figure B Principes généraux de la modélisation mathématique d'une population et données techniques recueillies sur le terrain.





Utilisation de l'habitat

Une nidification très liée aux cultures

Les nids ont été localisés très précisément grâce à un pointage GPS lorsque les poules couvaient. Il apparaît sans conteste que les céréales à paille – dont le blé d'hiver pour 80 % – sont les couverts les plus fréquentés, surtout pour les premières pontes (*figure 25*). Le même constat avait été fait en 1995-1997 (Reitz *et al.*, 1999). Globalement, ce sont plus de 75 % des nids qui ont été localisés dans les cultures annuelles. Les perdrix affectionnent également les milieux herbacés (prairies pâturées ou de fauche, accotements, bandes enherbées, etc) et les friches pour nidifier. Ce résultat reste lui aussi inchangé par rapport à ce qui a été observé par le passé (Birkan & Jacob, 1988 ; Reitz *et al.*, 1999). Ces constats ne sont toutefois valables que pour la plaine de grande culture en France ; d'autres ont été faits dans des contextes paysagers différents ailleurs en Europe (en Angleterre en particulier où les haies sont davantage présentes). On remarquera néanmoins qu'il existe une grande diversité de couverts utilisés, ce qui suggère une certaine plasticité de l'espèce vis-à-vis de son habitat de reproduction.



Les céréales à paille sont les couverts les plus fréquentés pour la nidification, surtout lors des premières pontes.

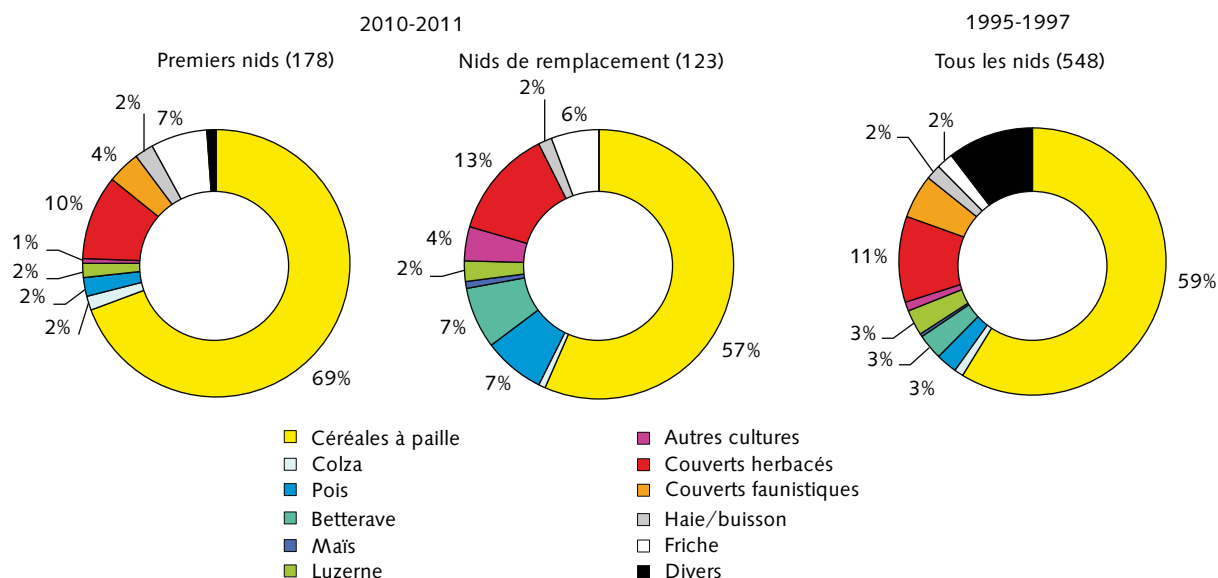
Une inclinaison pour les structures linéaires

Un autre élément qui semble important dans la localisation des nids est la présence d'une structure de type linéaire/lisière, qu'elle soit fixe ou liée aux cultures. Ainsi, quelque 10 % des nids ont été trouvés dans des structures linéaires variées (*voir ci-dessous*). Plus de 50 % de ceux localisés dans les céréales à paille étaient situés à moins de 20 mètres de la bordure de la parcelle (*figure 26*) – et 20 % à moins de 5 mètres de celle-ci. La moitié d'entre eux (soit 25 %) était située à proximité d'un chemin d'exploitation ou d'une route.

Quelle utilisation des éléments topographiques ?

Les éléments fixes du territoire dans lesquels des nids ont été localisés sont : les bandes d'herbe (3,7 % des cas), les couverts faunistiques (2,3 %), les accotements de chemin ou de route (2,3 %), les haies (1,7 %) et les talus enherbés (0,7 %). Au total, cela représente près de 11 % des sites de nids observés. En 1995-1997, davantage de nids avaient été trouvés dans des structures de type talus, fossé ou lisière de bois (*figure 25*, catégorie « divers »).

Figure 25 Importance relative (%) des différents couverts de nidification utilisés par la perdrix grise au cours de la saison de reproduction.



Une fréquentation opportuniste de l'habitat ou un réel choix ?

L'utilisation de l'habitat, telle que présentée ci-dessus, n'est pas le seul point important à connaître pour le gestionnaire ; le choix – c'est-à-dire la réelle préférence – est au moins aussi important, sinon plus. Les travaux poussés menés lors de l'étude perdrix de 1995-1997 ont montré que les perdrix grises sélectionnaient bien leur site de nidification, tant en ce qui concerne le type de couvert (céréales > éléments linéaires > couverts faunistiques > prairies > fourrages > autres couverts – cf. Bro *et al.*, 2000b) que la diversité des cultures à proximité de celui-ci et le voisinage de lisières (cf. Reitz *et al.*, 2002). D'autres travaux, comme ceux menés en Angleterre, montrent en outre que la structure, la hauteur et la composition de la végétation sont des critères potentiellement importants (Rands, 1988).

La forte proportion de nids que l'on rencontre dans les céréales à paille ne reflète pas uniquement l'importance de ces cultures dans l'assolement, mais bien une sélection (figure 27). Toutefois, le degré d'attrait des céréales à paille est susceptible de dépendre des autres couverts disponibles dans le milieu ; en particulier les éléments fixes du paysage, comme les différents couverts herbacés, qui agissent comme des « attracteurs » plus ou moins locaux. Cela reste toutefois à examiner de façon précise.

Concernant les éléments linéaires, leur fréquentation semble correspondre globalement à la proportion d'espace couvert par ces éléments dans les paysages étudiés. Une analyse plus poussée n'a malheureusement pas pu être menée, par manque de cartographie suffisamment exhaustive de ces éléments de faible surface.

Figure 26 Localisation des pontes par rapport à la bordure des parcelles.

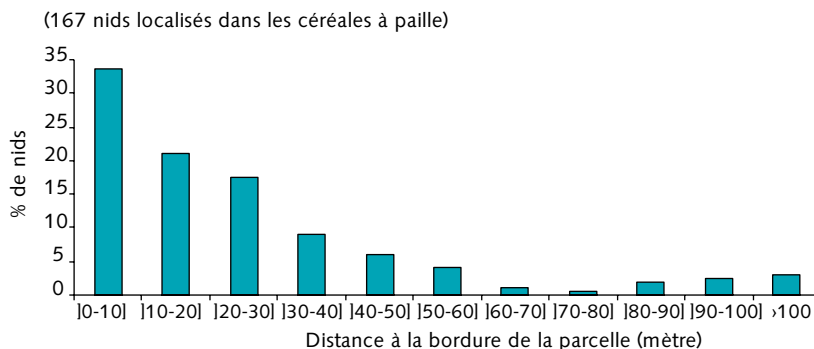
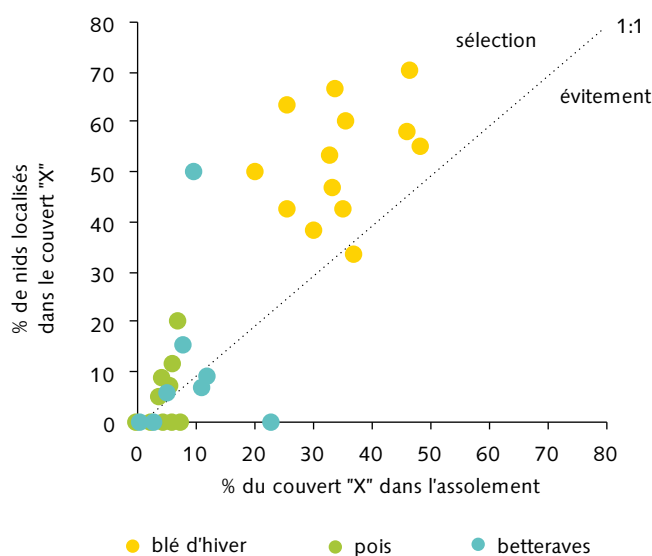


Figure 27 Exemples de différence de sélectivité de l'habitat pour trois cultures.



Il arrive que des perdrix installent leur nid dans une parcelle de pommes de terre...



© C. Davoust/FDC 80

Un taux d'éclosion variable selon les couverts

La fréquentation et le choix d'un couvert sont des éléments importants à considérer, mais ce ne sont pas les seuls. Encore faut-il que le couvert en question soit « positif » en termes démographiques. Si les céréales sont privilégiées pour la nidification, il est confirmé que ce sont aussi elles qui offrent un des meilleurs taux d'éclosion des pontes (*figure 28*). Le taux de destruction par les moissons est plus élevé pour les pontes de remplacement (13,6 % contre 1 % pour les premières pontes en 2010-2011), et est susceptible de varier selon les années (degré de précocité du pic d'éclosion relativement à la chronologie des moissons, dépendant de la météo et des régions). Les friches apparaissent également comme un bon type d'habitat. En revanche, les pontes localisées dans certaines cultures comme le pois ou la luzerne souffrent d'un taux d'échec bien plus élevé, imputé à la prédation et/ou aux récoltes. Les pontes situées au sein d'éléments topographiques comme les haies, les accotements ou les bandes enherbées présentent un taux d'éclosion variable selon la nature de l'élément; la prédation et l'entretien mécanique étant les deux principales causes de destruction (*figure 28*).

Comment se positionnent les pontes successives ?

On a suivi 62 pontes d'ordre 1 et 2 (voire 3) de 29 poules par télémétrie. Dans 51 % des cas, la ponte n°2 (ou n°3) a été localisée dans un autre type de couvert que la ponte n°1 (ou n°2) ayant précédemment échoué. En moyenne, la ponte de remplacement a été installée à 275 mètres de la

précédente [min : 109 – max : 900]. Lorsque le type de couvert était le même, la distance moyenne séparant deux pontes successives n'était que de 114 mètres [4 – 320]. Lorsqu'on examine ces cas dans le détail, on observe une grande diversité de situations qu'il est difficile de résumer. À défaut de pouvoir toutes les décrire, la *figure 29* illustre deux d'entre elles à titre d'exemples.

Perdreau âgé d'environ 4 semaines dans un chaume.



Figure 28 Devenir des pontes suivies en fonction du couvert de nidification.

Le nombre de pontes suivies dans chaque type de couvert est indiqué à droite des histogrammes. Les éléments linéaires incluent les bandes enherbées, les talus et fossés et divers accotements. Pour 1995-1997, seules les pontes de devenir connu sont indiquées et les destructions causées par l'entretien des éléments linéaires sont comprises dans les « pratiques agricoles ».

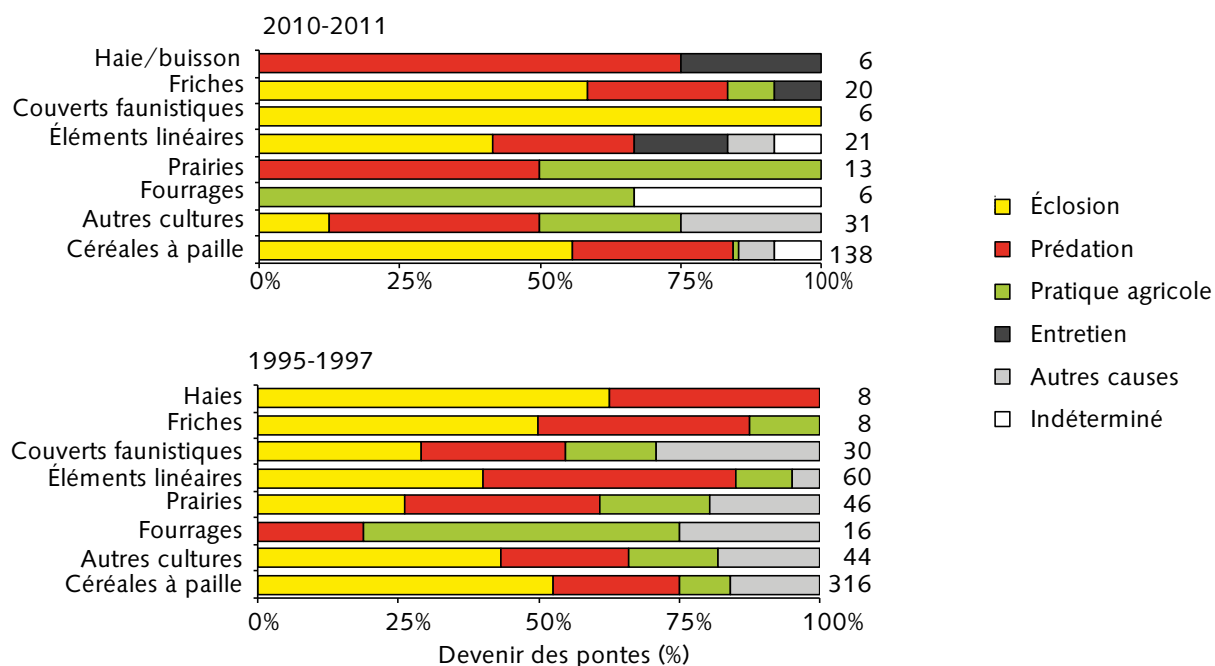
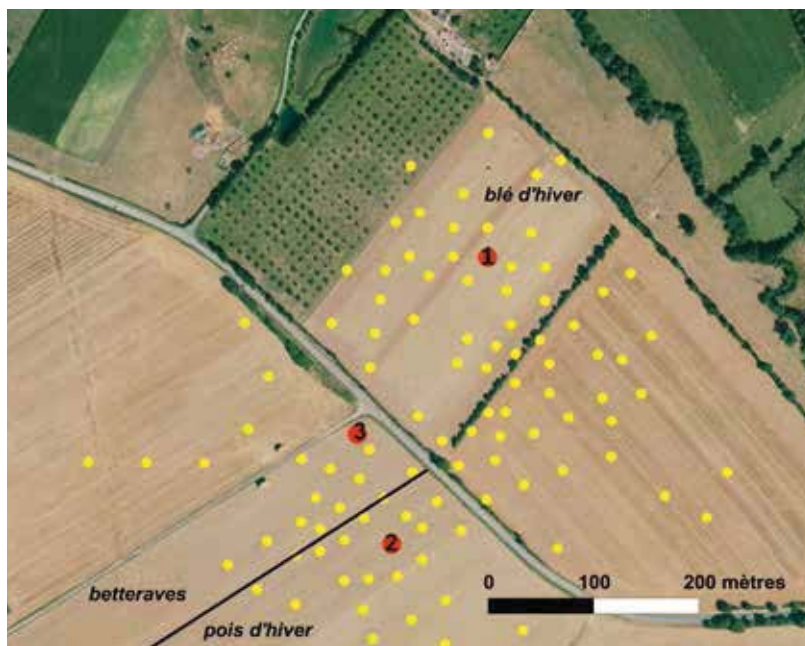
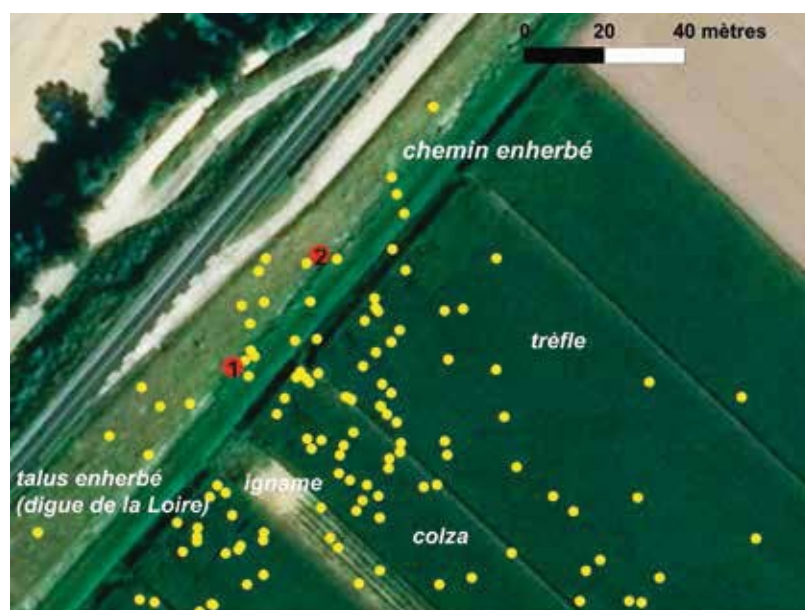


Figure 29 Exemples de localisation de pontes successives.

Les points rouges représentent les nids et les points jaunes la localisation de la poule au printemps-été.



A En 2010, dans la plaine de Caen, la poule baguee 522 a installé sa première ponte dans un blé d'hiver. Celle-ci a été détruite par prédation le 10 juin. Une deuxième ponte a été faite à 280 mètres de là, dans un pois d'hiver. La récolte a entraîné sa destruction le 18 juillet. Une troisième ponte a alors été établie dans des betteraves, 110 mètres plus loin ; ses 7 œufs ont éclos le 26 août.



B En 2011, sur les bords de la Loire, la poule baguee 636 a installé sa première ponte sur le talus enherbé que constitue la digue du fleuve. Suite à une destruction, le 31 mai, par prédation, la poule a fait un second nid sur ce même talus à 35 mètres de là. Un renard a tué la poule et détruit ses 14 œufs le 25 juin.

Des déplacements limités

La superficie du domaine d'activité au printemps-été des perdrix survivantes fin août a varié de quelques hectares à plus de 250 hectares. À titre d'exemple, elle a été en moyenne de 43,5 hectares [min : 8,1 - max : 221,6] sur le terrain du Plateau picard (21 poules – **figure 30A**) et de 52,9 hectares [24,7 - 154,8] sur celui en grande Beauce (16 poules – **figure 30B**). Bien que tous deux très céréaliers (**figure 2**), ces terrains diffèrent notamment par leur topographie, la taille du parcellaire (3,1 hectares avec un maximum de 17,1 hectares en Picardie, contre 9,3 hectares avec un maximum de 101 hectares en grande Beauce) et leur

densité en perdrix (**figure 3**). Le domaine des coqs à cette période est similaire à celui des poules en superficie. On a observé quelques cas de longs déplacements et/ou de forte mobilité de certains coqs à la recherche d'une poule au début du printemps. Les variations de la taille du domaine d'activité entre les individus, poules ou coqs, correspondent à différents cas de figure : exploration au début du printemps avant de se fixer pour nidifier ou recherche de partenaire, déplacement suite à un dérangement lors de la ponte ou de la couvaison ou encore cheminement une fois les poussins éclos. Les distances maximales séparant les points les plus distants des domaines individuels sont de l'ordre de 1,5 km. Ces

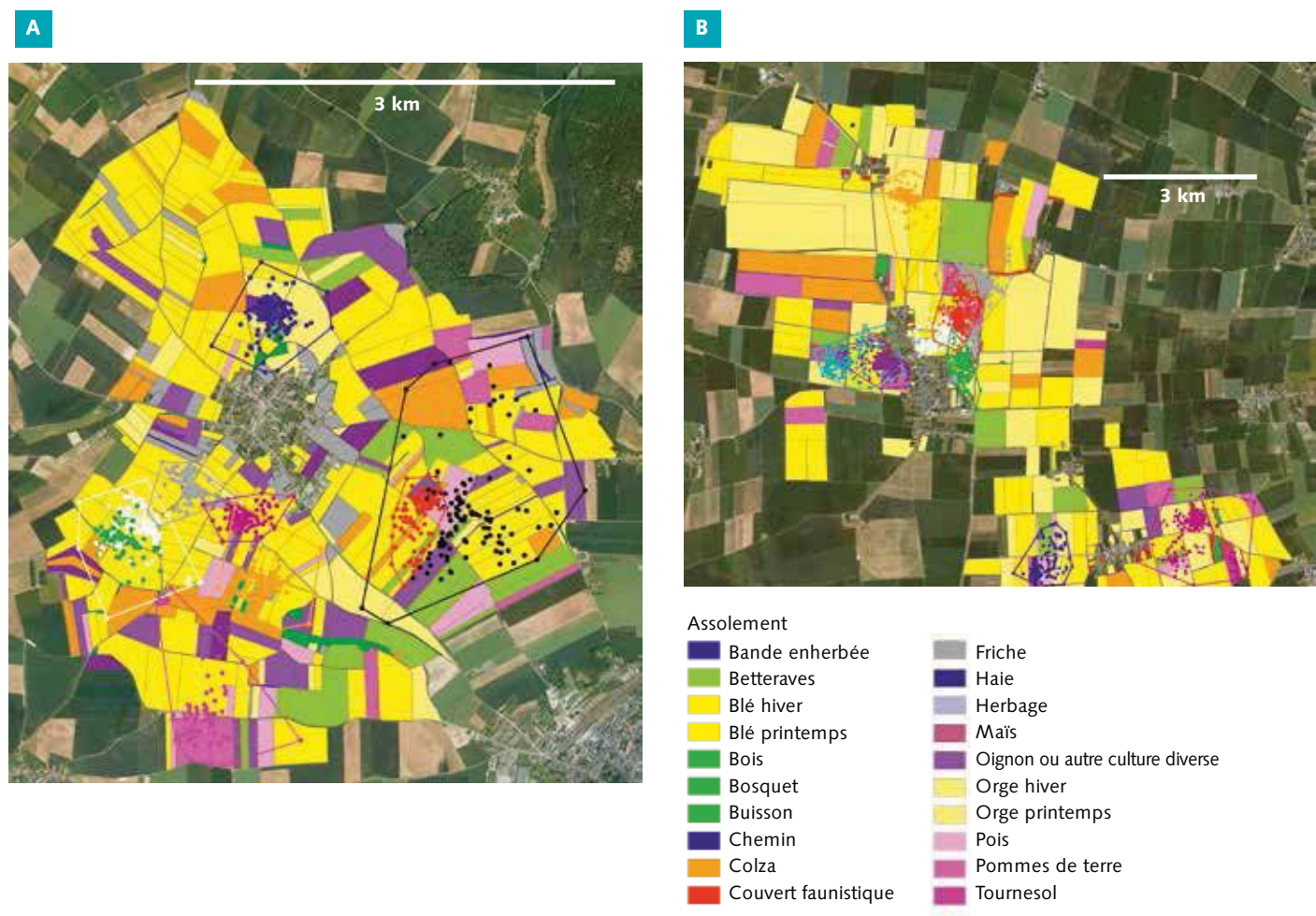
constats confirment la grande sédentarité des perdrix grises ; mais cela ne signifie pas pour autant qu'elles ne bougent presque pas sur le territoire (Reitz, 2009).

En automne-hiver, des domaines de 30 à 40 hectares (variant de 3 à 120 hectares) ont été enregistrés, correspondant à des déplacements de 400 à 1 500 mètres maximum selon les oiseaux. Les coqs ne se sont pas déplacés davantage que les poules (mais seuls des adultes ont été suivis).

D'autres résultats concernant l'utilisation de l'habitat et les paramètres démographiques individuels des perdrix seront publiés ultérieurement.

Figure 30 Domaines vitaux de perdrix grises au printemps été. Exemples sur le Plateau picard (A) et en grande Beauce (B).

Les points représentent les localisations journalières des oiseaux et l'enveloppe représente leur domaine d'activité. Chaque oiseau est identifié par une couleur. Les pointages ont été reportés sur une photographie aérienne qui a servi de support à la cartographie de l'assolement et des éléments topographiques.



Remerciements

Nous remercions individuellement, bien que non nominativement par manque de place, chacune des très nombreuses personnes qui ont participé à cette étude :

- les techniciens des FDC et les personnels temporaires – qu'ils/elles soient stagiaires (BTA, BTS, ingénieur en agriculture, Master), services civils ou CDD – qui ont assuré les opérations de terrain ;
- les agents techniques et techniciens de l'environnement des services départementaux de l'ONCFS qui ont participé aux opérations de terrain ;
- les agriculteurs qui ont accueilli l'étude sur leurs terres, et tout particulièrement ceux qui ont mis à disposition leurs données d'itinéraires techniques ;
- les chasseurs, et notamment ceux qui se sont investis dans le suivi ;

• les partenaires scientifiques ayant assuré les autopsies (laboratoires départementaux d'analyses vétérinaires (LDAV) et le laboratoire régional de suivi de la faune sauvage (LRSFS)), les analyses embryologiques (Fertil'avi et l'Université de Tours, avec l'aide d'étudiants), les analyses toxicologiques (VetAgro sup) ;

• les personnels de l'ONCFS et des FDC qui ont géré les aspects administratifs, financiers et réglementaires ;

• les personnels de l'ANSES Nancy qui gèrent la base de données SAGIR, pour nous avoir transmis les rapports d'autopsies ;

• les collègues de l'USF et de la cellule de géomatique de l'ONCFS pour leur aide.

Cette étude a reçu un soutien financier de l'Europe (FEDER), de l'État (FNADT, services civils), de conseils généraux (76, 27, 41), d'associations cynégétiques (FNC, MCN, CEB, SCIF), de Vermillon et de l'ASP Limousin.

Les données de 1995-1997 proviennent de l'étude nationale perdrix grise (ENPG 95-97) pilotée par F. Reitz et P. Mayot (ONCFS) en partenariat avec huit fédérations départementales de chasseurs (Aube, Loiret, Marne, Nord, Pas-de-Calais, Sarthe, Seine-Maritime, Somme) et l'Union nationale des fédérations départementales de chasseurs (UNFDC, ex. FNC).

Nous remercions également F. Reitz (ONCFS) et J.-P. Amauduc (FNC) pour leur relecture du manuscrit. L'acronyme PeGASE a été inventé par F. Reitz. ■



Bilan

Mise en œuvre suite à plusieurs années de succès reproducteur médiocre de la perdrix grise dans la seconde moitié des années 2000 (*figure 1*), l'étude PeGASE avait notamment pour objectif de réévaluer les caractéristiques de survie et de reproduction de l'espèce. Réalisée en 2010 et 2011, elle a coïncidé avec deux années de bonne reproduction. L'étude n'a donc pas pu aboutir à de nouvelles hypothèses pour expliquer un très mauvais succès reproducteur tel que celui de 2008⁴. Pour autant, elle a apporté de nombreuses réponses aux interrogations initiales. Même si la reproduction a été bonne en moyenne, on a observé des différences importantes entre les terrains d'étude (*figure 19*). La mise en relation de ces différences avec plusieurs des facteurs du milieu de vie de la perdrix grise a permis d'examiner leur influence ; les résultats sont valables sous cet angle d'approche.

Il s'avère que les écarts de succès reproducteur entre les terrains d'étude sont fortement corrélés avec les écarts de température et de pluviométrie de juin et juillet (*figure 20*). La composante météorologique est ainsi apparue comme assez influente, voire dominante, ces deux années-là. En revanche, les corrélations observées avec l'abondance des invertébrés (*figure 21*) ou de certaines espèces prédatrices (*figure 22*) ne sont pas aussi nettes. En outre, la *figure 22* illustre le fait qu'en matière de prédateurs et de prédation, il n'existe pas de relation simple ni de vérité générale, bien que des tendances se dessinent parfois (*figure 9*) et que la prédation soit globalement une cause importante de mortalité des perdrix (*figure 6*) et d'échec de leurs pontes (*figure 12*). En termes de pratiques agricoles, l'étude a montré qu'il existe un impact au stade des pontes, qui dépend, d'une part du choix du site de nid parmi les différentes cultures présentes et les éléments topographiques disponibles localement, et d'autre part des conditions météorologiques qui influencent la date et le rythme des récoltes.

Autres résultats très attendus, l'investigation sur de possibles intoxications par des produits phytopharmaceutiques utilisés en agriculture. Une quantification de leur impact sur la survie des perdrix adultes a été proposée (étude des effets létaux au printemps-été). Ce travail ambitieux, qui a pu être mené à bien grâce à la participation des agriculteurs locaux, est tout à fait novateur dans le domaine de l'écotoxicologie terrestre. Les résultats confirment l'imprégnation, avec des concentrations plus ou moins élevées de résidus retrouvés dans les organes de certaines perdrix. L'impact sur les populations n'est pas insignifiant mais, en l'état des recherches, ce facteur ne semble pas être prédominant. L'impact sur la reproduction (œufs) et sur les adultes à d'autres périodes de l'année reste toutefois à étudier.

Les données de dynamique de population et d'écologie recueillies dans le cadre de cette nouvelle étude confortent et complètent à la fois les connaissances acquises sur cette espèce. Les recommandations de gestion préconisées restent donc d'actualité. Les nombreux résultats fournis dans le présent document sont autant de clés pour aider les responsables à gérer leurs territoires. Aménagement de l'habitat, adaptation de pratiques agricoles et limitation de la prédation sont les trois axes de travail. Une identification des points forts et des points faibles du territoire permettra de définir avec les exploitants un plan d'action réaliste. Avec un peu d'observation, les idées d'amélioration ne manquent pas. ■



La brochure-guide *La faune sauvage en milieux cultivés* (84 p.) s'adresse aux gestionnaires ; son chapitre « Bâtir un projet » les guidera concrètement dans la gestion de leur territoire. Elle peut être commandée auprès du centre de documentation de l'ONCFS http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/pdf/2007_03_faunesauvage_milieuxcultives.pdf

⁴Une combinaison particulièrement défavorable mettant en jeu les conditions météorologiques, l'abondance en invertébrés et un contexte particulier des relations prédateurs-proies avait été développée lors du colloque national *Perdrix grise* (Bro et al., 2009).

Bibliographie

- Aubineau, J. 1981. Quelques résultats sur la reproduction de la perdrix grise dans des territoires de Beauce, du Soissonnais et de la Marne de 1973 à 1977. *Bull. Mens. ONC* 44 : 7-9.
- Bang, P. & Dahlström, P. 2009. Guide des traces d'animaux. Les indices de présence de la faune sauvage. Delaschaux & Niestlé, Hong-Kong. 264 p.
- Berger, F. 1987. Sauvetage des œufs de perdrix grises et rouges dans le département de l'Yonne de 1964 à 1985. *Bull. Mens. ONC* 118 : 20-25.
- Birkan, M. & Jacob, M. 1988. La perdrix grise. Hatier, France. 284 p.
- Bro, E. 1998. Corrélat environnementaux du statut démographique de la perdrix grise en France. Thèse Doct., Univ. Paris XI. 267 p. + annexes.
- Bro, E. 2009. Mauvais succès reproducteur à répétition des perdrix : est-ce le signe/résultat d'un vieillissement des populations ? *Faune sauvage* 286 : 45-46.
- Bro, E., Reitz, F., Clobert, J. & Mayot, P. 2000a. Nesting success of grey partridges (*Perdix perdix*) on agricultural land in North-Central France, relation to nesting cover and predator abundance. *Game and Wildlife Science* 17: 199- 218.
- Bro, E., Reitz, F., Clobert, J. & Mayot, P. 2000b. Nest-site selection of grey partridge (*Perdix perdix*) on agricultural lands in north-central France. *Game and Wildlife Science* 17: 1-16.
- Bro, E., Sarrazin, F., Clobert, J. & Reitz, F. 2000c. Demography and the decline of the grey partridge *Perdix perdix* in France. *Journal of Applied Ecology* 37: 432-448.
- Bro, E., Clobert, J., Reitz, F., Migot, P. & Massot, M. 2001. Diagnosing the environmental causes of the decline in grey partridge survival in France. *Ibis* 143: 120-132.
- Bro, E. & Ponce-Boutin, F. 2004. Régime alimentaire des Phasianidés en plaine de grandes cultures et gestion de leur habitat. *Faune sauvage* 263 : 4-12.
- Bro, E., Reitz, F., Migot, P. & Arroyo, B. 2005. Conservation de la faune sauvage et conflits sociaux. La perdrix grise et le busard Saint-Martin dans les plaines céréalières du Centre-Nord de la France. *Faune sauvage* 268 : 42-56.
- Bro, E., Reitz, F., Mayot, P., Millot, F. & Mastain, O. 2009. La perdrix grise : état des lieux et outils de gestion. *Faune Sauvage* 286 : 18-24.
- Bro, E., Decors, A., Millot, F., Soyeux, D., Moinet, M., Berny, P. & Mastain, O. 2010. Intoxications des perdrix grises en nature. Nouveau bilan de la surveillance « SAGIR ». *Faune sauvage* 289 : 26-32.
- Decors, A., Moinet, M. & Mastain O. 2011. SAGIR - bilan 2009-2010. Rapport interne réseau SAGIR ONCFS-FNC/FDC. 40p.
- MétéoFrance 2010, 2011. Bilans climatiques annuels. http://climat.meteofrance.com/chgt_climat2/bilans_climatiques
- Millot, F., Bouteiller, R., Perdreau, C., Chantecaille, S., Mayot, P., Landry, P. & Bro, E. 2011. Pratiques agricoles et succès reproducteur des perdrix grises. *Faune sauvage* 290 : 32-38.
- Millot, F., Vannesson, R., Themée, A., Audibert, T., Mayot, P. & Bro, E. 2012. Survie et reproduction de perdrix grises sauvages en captivité. Bilan de trois années à l'élevage conservatoire de l'ONCFS. *Faune sauvage* 296 : 10-14.
- Ramanantsoa, J. & Villien, C. 2012. Soutien public à la production de protéagineux et de soja : rétrospective et projections à partir du modèle MAGALI. Centre d'études et de prospectives du MAAPRAT. Analyse 43 : 1-8. <http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/analyse431204.pdf>
- Rands, M.R.W. 1988. The effect of nest site selection on nest predation in Grey partridge *Perdix perdix* and red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Ornis scandinavica* 19: 35-40.
- Reitz, F. & Mayot, P. 1997. Etude nationale perdrix grise : premier bilan. *Bull. Mens. ONC* 228 : 4-13.
- Reitz, F., Bro, E., Mayot, P. & Migot, P. 1999. Influence de l'habitat et de la prédation sur la démographie des perdrix grises. *Bull. Mens. ONC* 240 : 10-21.
- Reitz, F., Le Goff, E. & Fuzeau, M. 2002. Landscape selection by grey partridge (*Perdix perdix*) for nesting in the fields of french cereal agrosystems. *Game and Wildlife Science* 19: 209-220.
- Reitz, F. 2009. La perdrix grise : un oiseau sédentaire qui vit là où il naît, mais... qui bouge quand même ! *Faune sauvage* 286 : 47-48.
- Reitz, F. 2009, 2010, 2013. La situation des perdrix dans le centre-Nord. *Bulletin d'information du réseau Perdrix-Faisan* n° 17, 18 et 21. <http://www.oncfs.gouv.fr/Reseau-Perdrix-Faisans-ru99/Lettres-du-reseau-Perdrix-Faisans-ar245>
- Serre, D., Birkan, M., Pelard, E. & Skibniewski, S. 1989. Mortalité, nidification et réussite des perdrix grises (*Perdix perdix belesiae*) dans le contexte agricole de la Beauce. *Gibier Faune Sauvage* 6 : 97-124.
- Valkama, J., Korpimäki, E., Arroyo, B., Bretagnolle, V., Bro, E., Redpath, S., Mañosa, S., Thirgood, S. & Viñuela, J. 2005. Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: a review. *Biological Reviews* 80 : 171-203.
- Watson, M., Aebischer, N.J., Potts, G.R. & Ewald J.A. 2007. The relative effects of raptor predation and shooting on overwinter mortality of grey partridges in the United Kingdom. *Journal of Applied Ecology* 44: 972-982.

