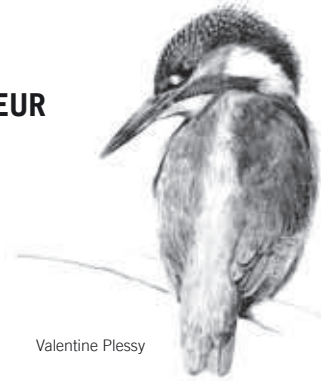


CAUSES DE MORTALITÉS ET SURVIE DU MARTIN-PÊCHEUR *ALCEDO ATTHIS* EN EUROPE

Roland Libois & François Libois



Valentine Plessy

Résumé – Cette étude concerne l'ensemble des données disponibles sur les Martins-pêcheurs bagués en Europe (banque de données Euring). L'analyse des cas de mortalité (966 juvéniles et 753 adultes) montre qu'une large part (43 %) des cadavres sont notés « trouvés morts », sans précision. Les autres causes létales recensées sont principalement les percussions sur des vitres (22 %), les collisions avec des véhicules à moteur (10 %), d'autres collisions (5 %) ou la dent des chats domestiques (5 %). Tant pour les adultes que les juvéniles, la proportion des cas de prédation dus aux chats est la plus importante en Grande-Bretagne alors que le taux de mortalité dû aux vitres est plus grand dans le nord-ouest de l'Europe. Les cadavres de juvéniles sont surtout retrouvés à la fin de l'été et en automne tandis que ceux des adultes le sont surtout au printemps. La vie d'un Martin-pêcheur est brève. La structure démographique de cet oiseau a été évaluée sur 4.028 juvéniles et 1.181 adultes. Elle montre une mortalité très importante au premier hiver : 70 % des juvéniles ne survivent pas jusqu'au printemps. Au cours des saisons de nidification subséquentes, le taux de mortalité est à peu près identique, de l'ordre de 50 %. De plus, bien que les différentes pyramides des âges ne soient pas identiques (entre adultes et juvéniles et entre régions), la tendance est similaire : un individu nicheur a une chance sur deux de nicher de nouveau l'année qui suit. Moins de 10 % des Martins-pêcheurs survivent au-delà de 4 ans.

Introduction

Connaître l'histoire naturelle d'un oiseau et appréhender le devenir d'une espèce doit nécessairement passer par une analyse des facteurs de mortalité. Les causes de mortalité affectant le Martin-pêcheur *Alcedo atthis* sont assez mal connues ou, en tout cas, difficilement appréciables sur le plan quantitatif. Chez cette espèce, la mortalité hivernale est assez importante lors des hivers rigoureux mais des données précises manquent, à part les recensements après des périodes de gel intense (MORGAN & GLUE, 1977 ; BEZZEL, 1980 ; CRAMP, 1985 ; LIBOIS & HALLET-LIBOIS, 1989 ; BUNZEL-DRÜCKE & DRÜCKE, 1996).

Selon diverses sources bibliographiques (EASTMAN, 1969 ; DORNBERGER, 1976 ; GÖRNER, 1989 ; MÄRZ, 1954), le Martin-pêcheur paie un lourd tribut à la prédation par les strigiformes et les falconiformes (Grand-duc *Bubo bubo*, Chouette hulotte *Strix aluco*, Épervier d'Europe *Accipiter nisus*), le rat brun *Rattus norvegicus* et les carnivores : belette *Mustela nivalis*, hermine *M. erminea*, renard *Vulpes vulpes*. La littérature mentionne même des poissons carnivores comme le brochet *Esox lucius* (HEINZE, 1950) ou le silure glane *Silurus glanis* (GÖRNER, 1989). Cependant, des données chiffrées sur le taux de prédation font défaut : il s'agirait plutôt de cas particuliers, voire anodins mais néanmoins informatifs. Par contre, la prédation du chat domestique *Felis silvestris catus* est une des causes majeures de mortalité connues, du moins en Grande-Bretagne



(EASTMAN, 1969, MORGAN & GLUE, 1977 ; GÖRNER, 1989). En Suède, SVENSSON (1978) considère que le renard et le vison d'Amérique *Mustela vison* sont les prédateurs les plus importants au terrier.

Quelques auteurs ont publié une synthèse régionale sur les causes de mortalité et les probabilités de survie du Martin-pêcheur, essentiellement en Grande-Bretagne jusqu'à 1970 (MORGAN & GLUE, 1977 : 151 cas), en Allemagne pour le centre de Hiddensee de 1964 à 1987 (GÖRNER, 1989 : 164 cas) et pour l'Allemagne entière (BUNZEL, 1987 : 805 cas). Ils ont montré que cet oiseau vivait seulement quelques années, tout au plus. Ils ont remarqué que les causes de mortalité du Martin-pêcheur ne sont pas clairement établies dans la plupart des cas. Les collisions (vitres et voitures) et les prédateurs domestiques constituent la majorité des cas recensés de mortalité.

Nous avons repris le problème en élargissant le champ des données à toute l'Europe dans le but de mettre en évidence certaines variations, notamment géographiques, et en modélisant les variations annuelles du taux de mortalité dans le sud-ouest de la Belgique.

Méthodes

Nature des données

Les données de recaptures des Martins-pêcheurs sont les mêmes qui ont été traitées dans un article précédent (LIBOIS, 2011) et sont issues de la banque de données Euring et des reprises de l'IRSNB non encodées dans Euring (SPEEK *et al.*, 2008).

Tri des données

Les données ont été triées selon l'âge des oiseaux (immatures ou adultes) au moment de leur mort. Un individu bagué comme immature (poussin ou juvénile) est considéré comme adulte le printemps suivant à partir de mars, les premiers œufs étant pondus dès la fin de mars (LIBOIS, 1994a). Lorsqu'un immature (tarses bruns) est bagué et qu'il est repris, son âge est connu. Un immature repris avant le premier mars de l'année civile suivant sa naissance a été considéré comme ayant « moins d'un an : 0⁺ ». Après cette date, il est noté comme un oiseau d'un an « 1 » (classe 1) et au premier mars, il monte d'une classe (un an) dans la pyramide d'âge (groupe B, n = 4.028). Pour les adultes (groupe A, n = 1.181), lors de la première capture, nous les avons versés arbitrairement dans la classe 1. Les oiseaux notés comme « oiseaux volants », sans précision de leur statut, ont été éliminés (n = 635).

Ensuite, les données ont été triées en fonction de grandes régions géographiques comme présentées dans LIBOIS (2011) : l'Europe centrale avec les reliefs et la grande plaine hongroise (EC), la grande plaine du nord de l'Europe (EN), la plaine du nord-ouest de l'Europe (ENO), la Grande-Bretagne (GB) (Fig. 1). Les données suédoises ont été intégrées à celles du nord de l'Europe. Les autres régions (Espagne, Italie, France) n'ont pas été analysées, faute de données suffisantes, mais intégrées toutefois dans les commentaires et graphiques généraux.



Fig. 1 – Carte de l'Europe montrant les limites des régions considérées dans cette étude (voir méthode) / Map of Europe showing the boundaries of the regions considered in this study (see Method)



Analyses effectuées

L'analyse des cas de mortalité a été faite sur l'ensemble des données, soit 1.862 individus. En outre, une analyse des cas plus fine a été réalisée distinguant adultes et immatures pour quatre ensembles géographiques : la Grande-Bretagne, le nord-ouest de l'Europe, l'Europe centrale et le nord de l'Europe pour lesquels un nombre satisfaisant de données est disponible. Nous avons également déterminé si le sexe pouvait influencer les résultats. Enfin, la phénologie mensuelle de la mortalité a été étudiée en séparant adultes ($n = 755$) et immatures ($n = 966$).

Pour les Martins-pêcheurs, MORGAN & GLUE (1977) comme BUNZEL (1987) ont estimé les taux de survie par les reprises de bagues en utilisant une méthode inspirée de LACK (1943). Cette méthode a été critiquée par différents auteurs (ANDERSON *et al.*, 1985 ; BAILLIE & GREEN, 1987) : les conditions pour utiliser ces données dans des tables de mortalité devraient suivre huit règles :

1. l'échantillon des oiseaux bagués doit être représentatif de l'ensemble de la population ;
2. il n'y a pas de pertes de bagues ;
3. le taux de survie ne doit pas être affecté par le baguage ;
4. le sort de chaque oiseau bagué doit être indépendant du sort des autres oiseaux bagués ;
5. la probabilité de survie est identique pour chaque oiseau ;
6. la date de reprise doit être consignée correctement ;
7. par classe d'âge, le taux de survie annuel doit être indépendant de l'année ;
8. le taux de reprise doit être constant en fonction des classes d'âge et des années.

Pour les conditions 1 à 5, on doit postuler¹ ces informations car il est pratiquement impossible de les obtenir d'une manière ou d'une autre. En principe, l'observateur note la date précise des recaptures (bagueur par ex.) et les cas de mortalité (condition 6). La condition 7 est plus restrictive car il n'est pas raisonnable de postuler l'indépendance entre une année – et ses conditions météorologiques particulières par exemple – et le taux de survie des Martins. En pratique, la violation de cette hypothèse affecte particulièrement les échantillons qui suivent une population née pendant une année donnée. Dans ce cas, il n'est pas possible de distinguer l'effet du vieillissement de l'échantillon de celui des facteurs de mortalité spécifiques à une période de temps donnée. Dans le cas qui nous préoccupe, la longueur du suivi des populations de Martins nous permet d'utiliser un échantillon qui couvre une période de temps très longue (1928 à 2008), avec des naissances échelonnées sur plusieurs dizaines d'années. Sans recourir à des méthodes statistiques avancées, cette caractéristique importante de notre étude permet de limiter les biais car on peut raisonnablement supposer qu'une année particulière affectera différentes cohortes² et que les phénomènes particuliers se compensent partiellement sur l'ensemble de la période.

Enfin sur la condition 8, l'estimateur de Kaplan-Meier (1958) n'est pas affecté par ce problème. Il requiert seulement une constance de la différence entre le taux des oiseaux recapturés et le taux des oiseaux morts. Cet estimateur est une fonction non paramétrique de survie des individus par rapport à leur durée de vie. Il se base sur une maximisation de la vraisemblance du produit, entre chaque période de temps donnée, de la probabilité de survie d'un individu, conditionnellement au fait qu'il vive toujours à la période de temps qui précède. Cette méthode permet de prendre en compte le fait que des individus peuvent être recapturés vivants, puis disparaître de l'échantillon suivi, sans que leur date de décès ne soit jamais connue. En d'autres termes, notre analyse n'est pas biaisée par une censure à droite³. L'analyse de survie est néanmoins limitée aux oiseaux bagués immatures (pulli au nid et

⁽¹⁾ Postulat : principe indémontrable

⁽²⁾ Cohorte : ensemble d'individus ayant vécu un événement semblable pendant la même période de temps.

⁽³⁾ Censure : en statistique, et plus particulièrement dans les modèles de survie, on considère qu'un individu est censuré lorsque l'on n'observe pas toute la durée de vie de l'individu. Il y a une censure à gauche si l'on n'observe pas la naissance de l'individu et une censure à droite si on n'observe pas sa mort.



juvéniles : n = 4.028) pour éviter une sophistication inutile liée aux adultes bagués et recapturés dont l'âge est inconnu (censure à gauche).

Pour montrer à quel point le taux de survie peut varier d'une année à l'autre, toutes classes d'âge confondues, nous avons pris nos données personnelles en Région wallonne (sur une zone s'étendant de Chimay 50°02'N 4°17'E à Huy 50°31'N 5°17'E, voir carte dans LIBOIS, 1994a) et calculé la proportion des adultes survivants de l'année en cours, par rapport à l'ensemble des adultes vivants et les adultes non repris de l'année précédente, donc supposés morts ou sortis de la zone d'étude (émigration). Dans cette zone, l'effort de capture des adultes est resté constant de 1986 à 1997. Nous n'avons pas fait ce travail pour les pulli dans la mesure où ils se dispersent à plus grande distance (LIBOIS, 2011). Ces variations ont été comparées avec les données météorologiques de l'IRM des années 1986 à 1997, des mois de novembre à mars (station de Uccle : www.meteobelgique.be) suivantes :

1. nombre de jours de gel (cumulés pour les 5 mois d'hiver) ;
2. nombre de jours d'hiver (température journalière moyenne < 0°C) (cumulés pour les 5 mois d'hiver) ;
3. température moyenne du mois le plus froid ;
4. température minimale moyenne du mois le plus froid.

Les données ont été traitées avec des procédures statistiques habituelles (test de l'écart réduit, test binomial, test G, corrélations de Kendall (non paramétrique) et de Pearson, test de Kolmogoroff-Smirnov (KS), voir SOKAL & ROLHF, 1991). Les notations « n.s. » signifient : « statistiquement non significatif » ($p > 0,05$). Dans certains tests, le nombre de degrés de liberté est noté en indice.

Résultats

Causes de mortalité

Les données d'oiseaux bagués retrouvés à l'état de cadavre indiquent que les cas de mortalité concernent principalement des « oiseaux trouvés



Fig. 2 – Causes de mortalité du Martin-pêcheur en Europe / Main causes of death as shown by Kingfisher Alcedo atthis ringing recoveries (n = 1.862, données Euring)



Photo 1 – Pelote de réjection d'un Faucon crécerelle Falco tinnunculus. On voit facilement les plumes rousses et bleues typiques du plumage du Martin-pêcheur / Pellet of a Kestrel Falco tinnunculus. The typical blue and reddish-brown feathers of the Kingfisher Alcedo atthis are easily identifiable (Polders de L'Aiguillon – Vendée, printemps 1984, photo : R. Libois).



Tableau 1 – Nombre de cas de mortalité du Martin-pêcheur en fonction des régions (reprises de baguage) / Number of European Kingfisher *Alcedo atthis* mortality cases by region (ring recoveries)

Adultes / adults	Grande-Bretagne	Europe du NO	Europe centrale	Europe du Nord
Causes naturelles / Natural causes	1	1	3	2
Conditions météo / Cold weather	16	3	3	0
Noyade / Drowned	5	4	1	1
Chats / Cats	25	2	4	3
Autres prédateurs / Other predators	2	5	3	2
Percussions sur des vitres / Windows	28	45	19	17
Collisions sur des voitures/ Road casualties	48	11	9	4
Autres collisions / Other impacts	16	6	7	4
Capturés / Trapping, netting	11	2	2	1
Tirés / Shot	5	2	12	0
Trouvés morts / Found dead	134	112	45	50
Divers / Other causes	5	0	3	1
TOTAUX / Total	296	193	111	85
Immatures / Juveniles & pulli	Grande-Bretagne	Europe du NO	Europe centrale	Europe du Nord
Causes naturelles / Natural causes	5	2	1	7
Conditions météo / Cold weather	10	7	3	4
Noyade / Drowned	2	4	0	1
Chats / Cats	32	10	2	6
Autres prédateurs / Other predators	0	2	2	1
Percussions sur des vitres / Windows	69	125	37	42
Collisions sur des voitures/ Road casualties	41	21	18	19
Autres collisions / Other casualties	21	14	7	6
Capturés / Trapping, netting	10	5	5	4
Tirés / Shot	2	10	1	1
Trouvés morts / Found dead	110	129	45	51
Divers / Other causes	7	1	1	0
TOTAUX / Total	309	330	122	142



morts » sans aucune indication des circonstances de décès. Néanmoins, les percussions contre les fenêtres ou un véhicule sont très nombreuses. Les chats domestiques sont également fréquemment mentionnés, ainsi que les collisions avec des trains, les percussions contre des bâtiments, des pylônes ou des câbles, de même que les mauvaises conditions météorologiques ou les noyades (circonstances naturelles). Il arrive aussi que des oiseaux entrent dans des bâtiments et soient tués ou trouvés morts faute de n'avoir pu en sortir. D'autres cas de mortalité d'origine anthropique sont également cités : électrocution, capture par l'hameçon d'une ligne de pêche cassée, noyade dans des containers, mazoutage... (Fig. 2). Dans le registre des cas exceptionnels, nous avons trouvé des restes de Martin-pêcheur dans une pelote de Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* (Baie de l'Aiguillon, Vendée,

printemps 1984) (Photo 1) et dans deux épreintes de Loutre *Lutra lutra* (Monts d'Arrée, Finistère, avril 1987 et barrage de Djorf Torba, Béchar, Algérie, avril 2011 ; 31,511 °N, 2,772 °W) mais cela ne représente que deux occurrences sur plus de 4.000 épreintes analysées (LIBOIS, 1995 et observations ultérieures).

La majorité des Martins-pêcheurs qui trouvent la mort contre des vitrages sont des immatures ; les adultes, en revanche, sont récupérés principalement comme « trouvés morts » ($G_{test_{11}} = 64,9$; $p < 0,001$). La mortalité due aux chats et aux collisions contre des véhicules est proportionnellement plus importante en Grande-Bretagne que dans les autres régions d'Europe, tant pour les adultes ($G_{test_{33}} = 102,3$; $p < 0,001$) que pour les immatures ($G_{test_{33}} = 75,77$; $p < 0,001$). Les percussions contre des fenêtres sont par contre plus fréquentes dans le nord-ouest de l'Europe que dans les autres régions, tant pour les adultes que les immatures (Tableau 1).

Il n'y a pas de différence entre les causes de mortalité des mâles et des femelles (total : femelles : 198 ; mâles : 288), sauf en Grande-Bretagne (femelles : 77 ; mâles 140). Les voitures y sont plus meurtrières pour les mâles (écart réduit = 2,19 ; $p < 0,025$). De même, les oiseaux « trouvés morts » (sans autre explication) sont majoritairement des mâles (écart réduit = 3,09 ; $p < 0,01$).

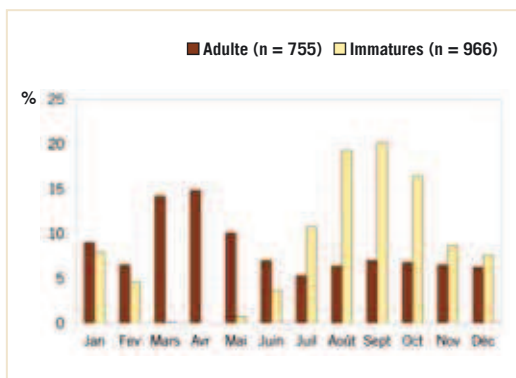


Fig. 3 – Distribution de fréquence mensuelle des cas de mortalité du Martin-pêcheur (Europe) / Monthly frequency distribution of mortality cases in the European Kingfisher *Alcedo atthis* (Europe)

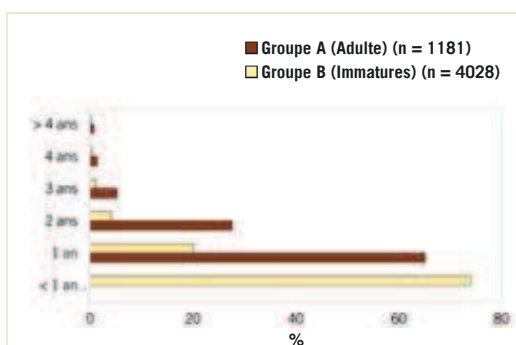


Fig. 4 – Structure d'âge du Martin-pêcheur d'Europe / Age structure of the European Kingfisher *Alcedo atthis*

Phénologie de la mortalité

La phénologie saisonnière de la mortalité varie en fonction de la classe d'âge : les immatures meurent plutôt à la fin de l'été et en automne alors que les adultes sont touchés chaque mois mais avec un pic au début du printemps (Fig. 3). Le patron est similaire dans chaque région d'Europe (ad : $G_{test_{33}} = 45,8$; n.s. imm : $G_{test_{27}} = 30,8$; n.s.) sauf en Suède où aucun cas d'adulte mort pendant les mois d'hiver n'a été recensé : la plupart des Martins-pêcheurs suédois émigrent, soit vers les côtes, soit au-delà de la Baltique (LIBOIS, 2011).

Structure et survie et de la population

La pyramide des âges de la population est extrêmement évasée (Fig. 4) : les Martins-pêcheurs âgés de plus de 3 ans sont rares, moins de 2 % et, au-delà de cinq ans, la proportion tombe à 0,20 % (11 cas pour env. 6.000 données de reprises, en prenant les



Tableau 2 – Records de longévité du Martin-pêcheur (au-delà de 5 ans) / European Kingfisher *Alcedo atthis* longevity records (beyond 5 years)

N° bague / Ring number	Sexe / Sex	Âge / Age	Date / Date		Localité / Site		Distance / Distance (km)	Port de bague / Ring lifetime		
			Capture / Ringing	Reprise / Recovery	Capture / Ringing	Reprise / Recovery		Jours / Days	Années / Years	
Données de reprise précises (un jour) / Accurate data (1 day)										
AX 6937	M	Juv	9/30/1966	3/21/1982	Arlès	Bouches du Rhône, F	Tressandans	Doubs, F	5651	15,48
S 704835	-	Juv	11/16/1982	8/2/1994	Knau	Thuringe, D	Döbeln	Saxe, D	4277	11,72
AX 32859	F	Ad	8/9/1997	12/16/2006	Longpré-les-Corps-Saints	Somme, F	Claix	Isère, F	3416	9,36
R 151951	-	Juv	8/26/1995	11/12/2004	Dacice	Jihocesky, Cz	Castello d'Empuries	Girona, E	3366	9,22
SA 3759	M	?	4/29/2000	9/21/2005	Amsdorf	Saxe Anhalt, D	Id	Id	1971	5,4
Donnée de reprise à six semaines environ / Accuracy : six weeks										
4V 31403	-	Juv	7/21/1966	1/15/1974	Lindel	Limbourg, B	Kaulille	Limbourg, B	2735	7,49
Donnée de reprise à six mois environ / Accuracy : between six months										
B 3520	F	Juv	8/18/1993	6/1/2000	Mexilhoeira Grande	Algarve, P	Id	Id	2479	6,79
Données de reprise avec une date imprécise, au-delà d'un an / Imprecise data: recoveries beyond a year, at least										
H 39860 ⁽¹⁾	-	?	8/23/1974	1/1/1991	Vigo	Galicie, E	Pontevedra	Galicie, E	5975	16,37
7713461	-	pullus	8/5/1992	10/8/2001	Hüster	Rhénanie Westphalie, D	Mijnsherenland	Zuid-Holland, NL	3351	9,18
S 103921	-	Juv	9/14/1986	10/4/1995	Locarno	Tessin, CH	Este	Veneto, I	3307	9,06
SE 00875	M	Ad	6/30/1968	2/5/1977	Ashurst	Hampshire, GB	Southampton	GB	3142	8,61

(1) Il s'agit d'une bague retrouvée sur un oiseau empaillé



quatre données imprécises) (Tableau 2). Le record de longévité d'un Martin-pêcheur est tenu par un juvénile bagué le 30/09/1966 à Arles (Bouches-du-Rhône, F) et retrouvé mort dans le Doubs (F) le 21/03/1982 ; il allait entrer dans sa dix-septième année.

La vie d'un Martin-pêcheur est brève. La structure démographique de l'espèce affiche une mortalité très importante au premier hiver : 70 % des immatures (pulli et juvéniles) n'atteignent pas leur première année (Fig. 5). Au-delà du premier hiver,

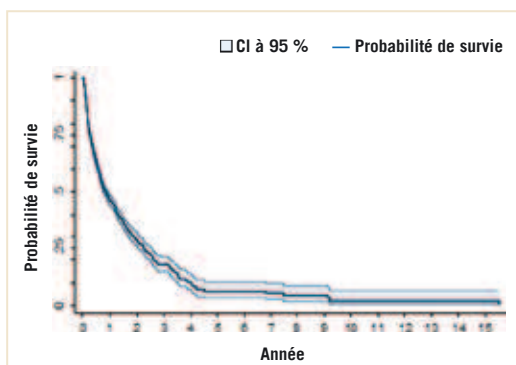


Fig. 5 – Courbe de survie des Martins-pêcheurs immatures traités sur l'ensemble de l'Europe par l'estimateur Kaplan-Meier ($n = 4.028$) (I.C. : intervalle de confiance) / Immature Kingfishers Alcedo atthis survival graph throughout Europe analyzed by the Kaplan-Meier estimator ($n = 4.028$) (I.C. : confidence interval)

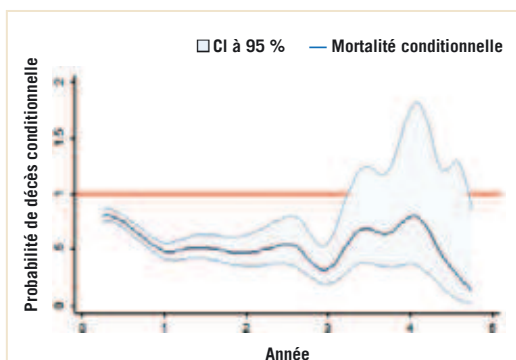


Fig. 6 – Courbe de la probabilité conditionnelle de décès des Martins-pêcheurs immatures ($n = 4.028$) sur l'ensemble de l'Europe (estimateur Kaplan-Meier, I.C. : intervalle de confiance) / Graph of immature Kingfishers Alcedo atthis ($n = 4.028$) conditional probability of death throughout Europe (Kaplan-Meier estimator, I.C. : confidence interval)

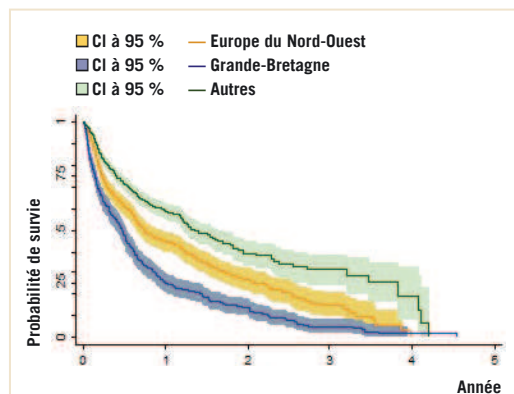


Fig. 7 – Courbes de survie des Martins-pêcheurs immatures traités par l'estimateur Kaplan-Meier : pour la Grande-Bretagne ($n = 622$), le nord-ouest de l'Europe ($n = 1.094$) et les autres régions (Europe centrale, nord de l'Europe, Suède, Italie et péninsule Ibérique) ($n = 2.312$). I.C. : intervalle de confiance / Immature Kingfishers Alcedo atthis survival graphs analyzed by Kaplan-Meier estimator: Great Britain ($n = 622$), North-West Europe ($n = 1.094$) and other regions (Central Europe, Northern Europe, Sweden, Italy and Iberian Peninsula) ($n = 2.312$). I.C. : confidence interval

au cours des saisons de nidification subséquentes, le taux de mortalité chute mais reste de l'ordre de 50 % (Fig. 6). Au-delà de 3 ans, l'intervalle de confiance augmente fortement en raison du fait que les oiseaux plus âgés sont très rares.

En revanche, le taux de mortalité varie en fonction des régions géographiques : il est significativement plus important en Grande-Bretagne, moyen dans le nord-ouest de l'Europe et plus faible partout ailleurs (notamment en Europe centrale et nord de l'Europe) (Fig. 7).

Chez les oiseaux bagués immatures (groupe B), les femelles sont plus touchées que les mâles par la mortalité lors du premier hiver (Test KS : $n = 872$, mâles et $n = 710$, fem ; $D = 0,051$; $p < 0,01$) (Fig. 8). Chez les oiseaux bagués adultes (groupe A) (n mâles = 536, n femelles = 423), les pyramides d'âge ne sont pas différentes entre sexes (Test KS : n.s.).

Tant pour le groupe A que le groupe B, les graphes de l'âge pour les différentes régions montrent des différences significatives (KS) même si ces pyramides ont toujours la même allure. Pour le groupe A (Fig. 9a), trois ensembles se distinguent : l'Europe centrale et l'Italie, le plus évasé (n.s.), le nord et le nord-ouest de l'Europe, intermédiaire (n.s.), et enfin la

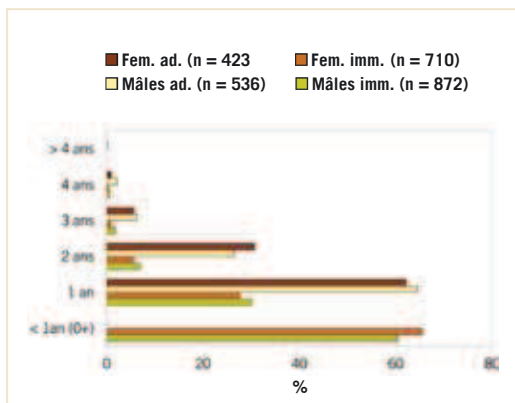


Fig. 8 – Structure d'âge des Martins-pêcheurs repris en fonction de l'âge et du sexe au baguage / Age structure of the European Kingfisher *Alcedo atthis* recovered in relation with age and sex at ringing

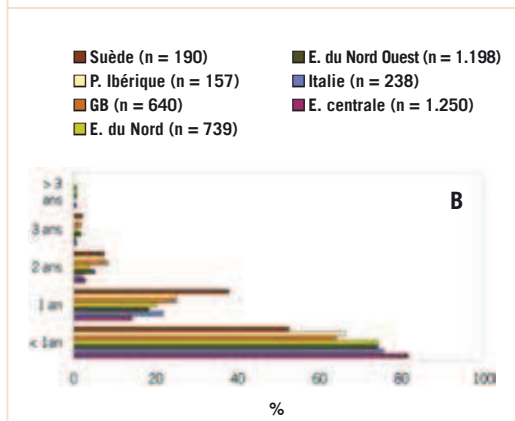
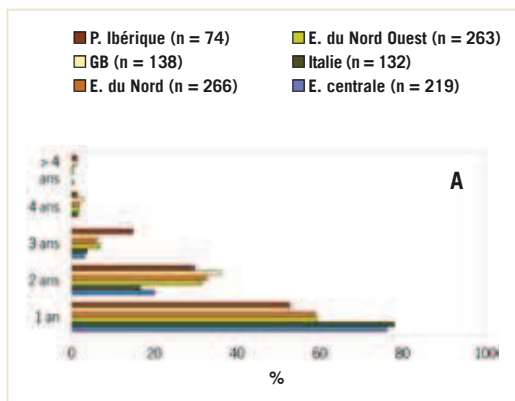


Fig. 9 – Structure d'âge des Martins-pêcheurs adultes (A) et immatures (B) en fonction des grandes régions européennes / Age structure by region of the adults (A) and first-year (B) Kingfisher *Alcedo atthis*

Grande-Bretagne et la péninsule Ibérique (n.s.) avec une survie nettement meilleure avant le premier hiver. Pour le groupe B, le patron est à peine différent. Les trois ensembles sont également dans le même ordre : Europe centrale détaché de l'Italie qui tend à rejoindre l'ensemble intermédiaire (n.s.) et puis la Grande-Bretagne et la péninsule Ibérique (limite de la signification). Les individus du groupe B de l'Europe centrale se distinguent de tous les autres avec une perte énorme, de plus de 80 % avant le premier hiver, contrastant avec le quatrième ensemble, le suédois (Fig. 9b).

Variation du taux de mortalité en fonction des années

Pour chaque année (11), nous avons vérifié que les proportions des survivants mâles par rapport aux femelles ne sont pas différentes (test Z binomial, n.s. ; Tableau 3). Nous avons donc travaillé sur l'ensemble des oiseaux. Entre 1986 et 1997, le taux de mortalité (+ émigration) varie fortement ($G_{test_{10}} = 25,78$; $p < 0,005$). Il y a des creux marqués significatifs, en 1987/88 et 1991/92 et des pics accusés. Ces pics correspondent à des hivers rudes : 1986/87 (n.s.), 1990/91 (significatif), 1995/96 (significatif) et 1996/97 (n.s.) (Fig. 10). La mortalité augmente en fonction de l'intensité de l'hiver. De novembre à mars, quatre variables (jours de gel, jours d'hiver, température moyenne, température minimale) ont été corrélées au taux de mortalité. Ces relations sont effectivement significatives (Kendall, $p < 0,025$ à $p < 0,006$) mais c'est le nombre de jours de gel qui est le meilleur prédicteur. En calculant une régression linéaire, les résultats sont un peu moins probants, presque significatifs, pour le nombre de jours d'hiver ($r^2 = 0,350$; $p = 0,055$; n.s.) et la température moyenne ($r^2 = 0,358$; $p = 0,052$; n.s.). Les deux autres relations ; t° minimale ($r^2 = 0,393$; $p = 0,039$) et nombre de jours de gel ($r^2 = 0,561$; $p = 0,008$) sont significatives (Fig. 11).

Discussion

Fiabilité des données

Les données de reprises sont extrêmement précieuses pour comprendre la dynamique populationnelle d'un oiseau mais elles doivent



Tableau 3 – Taux annuel de mortalité et émigration des Martins-pêcheurs adultes (données personnelles) / Annual adult European Kingfisher Alcedo atthis emigration and mortality rate (pers. data)

Années	Taux de disparition / Disparition rate %	Nombre de femelles / female nb		Nombre de mâles / male nb	
		Survivantes / Survivors	Disparues / Disappeared	Survivants / Survivors	Disparus / Disappeared
1986/87	87,50	1	13	3	15
1987/88	68,57	7	9	4	15
1988/89	82,69	6	21	3	22
1989/90	80,77	7	32	8	31
1990/91	92,52	3	51	5	48
1991/92	71,93	7	24	9	17
1992/93	84,38	9	43	6	38
1993/94	83,87	3	28	7	24
1994/95	76,00	1	10	5	9
1995/96	97,14	0	16	1	18
1996/97	85,71	2	5	0	7

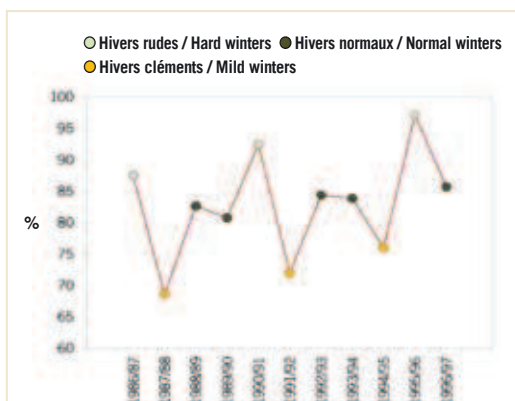


Fig. 10 – Taux de mortalité et immigration des Martins-pêcheurs adultes en fonction des années (Belgique) / Annual mortality and immigration rate of adult European Kingfisher Alcedo atthis (Belgium)

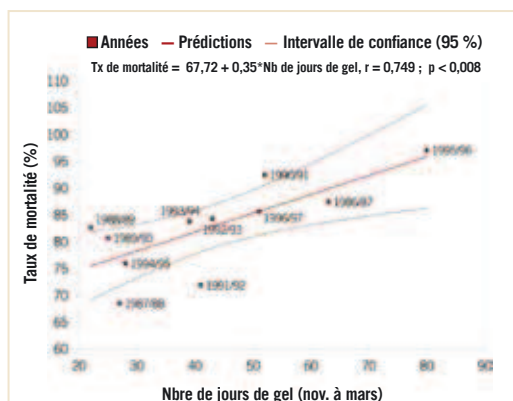


Fig. 11 – Régression entre le taux de mortalité annuel des Martins-pêcheurs adultes et le nombre de jours de gel en Belgique / Regression between the annual mortality rate of adult European Kingfisher Alcedo atthis and the frost days numbers

être considérées avec quelques réserves. Il arrive que des bagueurs, en toute bonne foi par ailleurs, confondent les sexes ou déterminent mal l'âge. Ainsi, la femelle AX 32859 (Tableau 2) a été notée comme adulte lors de la capture et, lors de la reprise, le bagueur l'a identifiée comme juvénile... Des erreurs de ce type sont assez courantes et ne sont

pas souvent détectées dans les fichiers de baguage. Certaines ont été corrigées mais pour le reste, nous les avons traitées en l'état, faute de mieux.

Pour un adulte, il est impossible de lui assigner un âge en années même si l'oiseau est vraiment vieux, sauf s'il a été bagué comme immature. Les graphiques

de structure d'âge des adultes ont été construits en admettant que la date de pose de bague d'un adulte soit celle d'un adulte de première année. Ils sont donc faussés et on ne peut guère les corriger.

L'effort de capture/recapture est aussi très variable : par année, par pays, en fonction de consignes particulières des centres de baguage et même de la motivation particulière d'un bagueur ou d'un groupe de bagueurs. Les taux de mortalité estimés par la méthode de MORGAN & GLUE (1977) sont des moyennes lissées sur l'ensemble des années où les données ont été rassemblées. Il est donc hasardeux d'analyser des taux de mortalité annuels de cette manière et nous ne les avons pas traités comme tels.

Les statistiques sur les causes de mortalité ne constituent pas un échantillon aléatoire de la population : des oiseaux qui meurent du fait de l'homme, directement ou indirectement, ont une probabilité plus grande d'être retrouvés, alors qu'un Martin-pêcheur mort de froid ou mangé par un prédateur sauvage, va disparaître sans laisser de traces. En revanche, lorsqu'un chat domestique prend un Martin-pêcheur, la probabilité que son maître le détecte est importante. Par ailleurs, les personnes qui trouvent une bague peuvent ne pas signaler les circonstances exactes de la mort de l'animal, voire même les falsifier volontairement lorsqu'il s'agit d'actes de braconnage.

Causes de mortalité

La mortalité « apparente » ou anthropogène indique trois facteurs bien circonscrits : les percussions sur des vitrages, les collisions avec des véhicules et, enfin, la prédation des chats domestiques.

La phénologie de la mortalité ne varie pas en fonction des grandes régions européennes. Le pic automnal de mortalité juvénile n'est pas étonnant : beaucoup de jeunes ne sont pas suffisamment armés pour la vie car leurs parents les délaissent peu après l'envol du nid (BROWN, 1934 ; CLANCEY, 1935 ; EASTMAN, 1965 ; KUMARI, 1978 ; BUNZEL-DRÜKE & DRÜCKE, 1996). Pour les adultes, le pic de mortalité est probablement associé au début de la reproduction lorsqu'ils se cantonnent pour nicher et qu'ils sont stressés par des conflits territoriaux (MORGAN & GLUE, 1977 ; GÖRNER, 1989). En Suède, on ne trouve pas d'adultes morts en hiver simplement parce qu'ils migrent vers le Danemark, le nord de l'Allemagne, voire les Pays-Bas (données Euring ; LIBOIS, 2011).

Structure d'âge et survie/mortalité

De manière générale, la probabilité conditionnelle de survie des Martins-pêcheurs ayant survécu à la période précédente dans une période de temps est relativement stable dans la durée et se situe aux

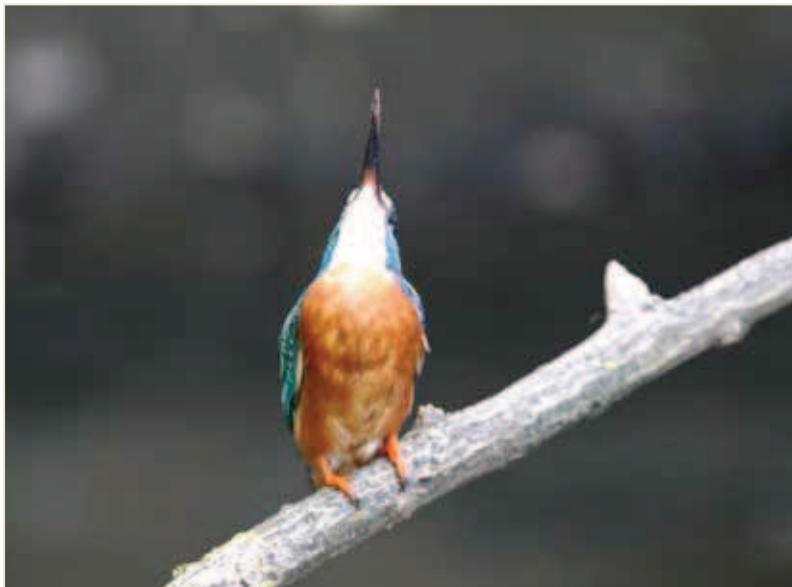


Photo 2 – Plumes collées au corps, bec et tête pointent vers le ciel : un comportement typique lorsqu'un prédateur passe en vol (en l'occurrence, une Corneille noire) / Feathers clinging to the body, head and beak pointing skyward : typical behavior when a predator flies over (in this case a Carrion Crow *Corvus corone*) (Buissonville, 19.05.2010, photo : Roland Libois)



alentours de 50 %. Seuls les immatures (âge 0⁺) ont un taux de mortalité conditionnel plus élevé, proche des 80 % au moment de l'envol pour se stabiliser à 50 % au cours de l'hiver qui suit. Cette surmortalité à l'envol peut se comprendre au regard du fait que l'immature, à peine sorti du terrier natal, est chassé par ses parents et doit émigrer. Quelques mois plus tard, il fait face à son premier hiver. Conflits ouverts (voir plus haut) et épuisement permettent donc de comprendre la surmortalité des immatures. Les adultes ont déjà affronté une année de vie et on peut supposer que le processus de sélection naturelle amène les individus les plus résistants et les mieux adaptés à leur milieu à survivre. Cela peut expliquer leur faible mortalité, par rapport aux juvéniles. En outre, les Martins-pêcheurs sont philopatrics (BUNZEL, 1987 ; données personnelles) ce qui leur assure une meilleure survie : connaissance des ressources alimentaires, des abris contre les prédateurs, des obstacles...

Une décomposition de l'analyse par région met en évidence des fonctions de survie et des pyramides des âges relativement différentes. Une pyramide des âges en Grande-Bretagne montre que la mortalité de la classe 0⁺ est moindre que sur l'ensemble du continent (Fig. 9b). Le climat hivernal relativement doux des îles Britanniques et la propension des Martins-pêcheurs à se déplacer en automne vers les côtes peuvent expliquer ce fait.

On notera toutefois que la proportion des immatures repris vivants sur cette île est nettement moindre que dans le nord-ouest de l'Europe (30 % v.s. 60 %) et

encore inférieure au reste de l'Europe (79 %). En fait, la pyramide des âges britannique est proche de celle de la péninsule Ibérique, qui est elle-même très différente de celle de la péninsule Italienne, qui ressemble beaucoup à celle d'Europe centrale. Ceci nous pousse à la prudence dans l'utilisation des pyramides des âges. En effet, les deux péninsules ont un climat doux en hiver. Le taux de mortalité des Martins-pêcheurs devrait y être semblable. Or ce n'est pas ce que l'on observe, tant pour le groupe A (adultes) que le groupe B (immatures). Nous noterons toutefois que le patron de la mortalité des oiseaux n'est pas différent entre les trois régions continentales.

Nous pensons donc que les habitudes de baguage et de recapture influencent fortement les résultats. Des procédés de capture plus intensifs vis-à-vis des immatures pourraient faire penser que les taux de mortalité des jeunes individus sont plus élevés que ceux des adultes car ces immatures seraient surpondérés dans la pyramide des âges. C'est notamment ce que les données suédoises d'Euring suggèrent. Ces différences se justifient en fonction des schémas nationaux de baguage et reprise : dans certains pays, les bagueurs changent de site régulièrement parce qu'ils visent particulièrement le Martin-pêcheur ou le Cincle plongeur, *Cinclus cinclus* (Belgique par ex.), alors que dans d'autres pays, les bagueurs restent sur place des jours ou des semaines entières (stations de baguage permanentes en Italie et en Hongrie, par ex.). En effet, la probabilité de reprendre un oiseau vivant est nettement plus importante à court terme dans les stations « fixes ». Pour les cas de mortalité,



Photo 3 – Martin-pêcheur / European Kingfisher *Alcedo atthis* (Buissonville, 19.05.2010, photo : Roland Libois)



il semble que les citoyens britanniques, plus proches de la nature, sont plus motivés pour transmettre, à qui de droit, la bague d'un oiseau mort.

Ces différences de pratiques nous amènent à présenter un second estimateur de la probabilité de survie d'un Martin-pêcheur. L'estimateur de Kaplan-Meier (Fig. 7) est moins sensible au fait que les données proviennent d'individus morts ou vivants. Alors qu'une pyramide des âges n'est qu'un instantané d'une population sensible à toute variation des méthodes et procédés de collecte d'information, l'estimateur de Kaplan-Meier tient compte du fait qu'un individu puisse être capturé vivant à un moment donné du temps, sans que l'on connaisse effectivement son âge de décès. On obtient donc une probabilité de décès, conditionnelle au fait de vivre à la période précédente. De même, la fonction de survie tient compte de la censure à droite des données. L'utilisation de cette technique met en avant le fait que l'espérance de vie des Martins britanniques est peut-être inférieure à celle de leurs congénères continentaux.

Nous resterons toutefois prudents au sujet de cette conclusion car l'estimateur utilisé reste sujet à un biais si les probabilités de capture varient avec l'âge. Néanmoins, dans l'état actuel des données et dans l'attente d'une uniformisation des pratiques de baguage, captures et recaptures au niveau européen, cette analyse est la plus robuste. On sait par des recensements annuels que les hivers rigoureux déciment les Martins-pêcheurs (voir introduction). LASKE & HELBIG (1986) ont analysé l'occupation des cantons de nidification en fonction de différentes variables météorologiques : jours de gel, durée continue du gel à différentes températures négatives. Ils ont montré que l'intensité du gel a des répercussions négatives sur le taux d'occupation des cantons. C'est une manière indirecte d'estimer un taux de survie/mortalité. Dans cet article, c'est une estimation directe qui a été opérée mais, dans les deux études, le nombre de jours de gel est un prédicteur particulièrement pertinent.

Dans certaines zones de Suède, de la région méditerranéenne mais aussi d'Europe centrale, des études à long terme et avec effort de capture constant seraient nécessaires pour la compréhension fine de ces mécanismes.

Conclusions

Toutes les données concordent pour affirmer que l'espérance de vie des Martins-pêcheurs à la naissance est très courte. Ils compensent ce fait par une grande fécondité. Les mécanismes de contrôle des populations du Martin-pêcheur agissent sans relation avec l'effectif de la population (LIBOIS, 1994a). Les facteurs de contrôle sont extrinsèques⁴ à la population : la fécondité intrinsèque semble être une constante. Elle est seulement modulée par les conditions météorologiques (LIBOIS, 1994a). La mortalité semble aussi être une constante intrinsèque. Elle est modulée également par les conditions de l'hiver (MORGAN & GLUE, 1977 ; CRAMP, 1985 ; LIBOIS & HALLET-LIBOIS, 1989 ; BUNZEL-DRÜCKE & DRÜCKE, 1996 ; Fig. 9). Une telle dynamique fonctionne donc avec des perturbations beaucoup plus qu'avec une régulation. Dans une population de Martins-pêcheurs, chaque couple doit produire presque 7 jeunes par an pour assurer le maintien de la population ($6,79 \times 0,293$ (taux de survie) = 2). BUNZEL (1987) et LIBOIS (1994a) ont, sur l'ensemble de leurs données, obtenu respectivement 6,90 ($n = 145$ nichées) et 8,38 ($n = 524$ nichées) jeunes à l'envol par couple et par année : ces résultats sont assez cohérents avec les estimations de la mortalité.

Cependant, certains facteurs de mortalité sont directement imputables à l'homme : percussions, collisions, prédation due aux chats domestiques.

Pour le Martin-pêcheur, il serait intéressant de sécuriser les grandes fenêtres des immeubles bordant les rivières où le paysage se reflète dans les vitres. Le placement de rideaux et la plantation de buissons à proximité devraient sauver quelques vies de Martins. Par ailleurs, les Martins-pêcheurs préfèrent passer au-dessus de certains ponts dont le tirant d'air sous le tablier est faible. Sur ceux-ci, une rambarde assez haute pourrait réduire les risques de collisions avec les voitures.

On ne peut pas non plus passer sous silence la destruction des sites de reproduction. Un programme de restauration ou de conservation de cette espèce doit cibler prioritairement la préservation des berges érodées (LIBOIS, 1994b ; BUNZEL-DRÜCKE & DRÜCKE, 1996 ; LIBOIS, 2001).

⁽⁴⁾ Facteur extrinsèque : facteur extérieur à la population qui module sa dynamique sans que la population ne puisse réagir (pas de boucle de rétroaction possible).



REMERCIEMENTS – Cet article est essentiellement basé sur les données Euring, de l'IRScNB et du Muséum d'Histoire naturelle de Paris (CRPBO). Nous remercions vivement leurs gestionnaires : Chris de Feu (Euring.com), Christian Erard et Pierre Nicolau-Guillaumet (Paris) et Walter Roggeman et Didier Vangeluwe (Belgique). Nous remercions le Centre Belge de Baguage, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (SPP Politique scientifique) et tous les bagueurs bénévoles qui collectent les données et participent au financement du système. Nous devons beaucoup à Catherine Hallet qui nous a aidé de nombreuses années, notamment sur le terrain. Merci aussi à René Rosoux (Muséum des Sciences Naturelles d'Orléans) et Caroline Nieberding (Université catholique de Louvain-la-Neuve) qui ont relu attentivement la première mouture de ce manuscrit de même que les membres du comité de lecture du bulletin Aves (Philippe Dubois, Thierry Kervyn et Anne Weiserbs). Caroline Nieberding a assuré la traduction du résumé anglais.

Bibliographie

- ANDERSON, D.R., BURNHAM, K.P. & WHITE G.C. (1985) : Problems in estimating age-specific survival rates from recovery date of birds ringed as young. *J. of animal ecology*, 54 : 89-98.
- BAILLIE, S.R. & GREEN, R.E. (1987) : The importance of variation in recovery rates when estimating survival rates from ringing recoveries. *Acta Ornithologica*, 23 : 41-60.
- BEZZEL, E. (1980) : Gattung *Alcedo* L., 1758. In : Glutz von Blotzheim (U.N.) & Bauer (K.M.), *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 9 : Piciformes Columbiformes*. Akademisch. Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 735-774.
- BROWN, R.L. (1934) : Breeding habits and numbers of Kingfishers in Renfrewshire. *British Birds*, 27 : 256-258.
- BUNZEL, M. (1987) : *Der Eisvogel (Alcedo atthis) in Mittelwestfalen. Studie zu seiner Brutbiologie, Populationsbiologie, Nahrung und Siedlungsbiologie*. Thesis PhD, Wilhelms-Universität Münster, 236 p.
- BUNZEL-DRÜCKE, M. & DRÜCKE, J. (1996) : *Eisvögel. Faszinierende Meisterfischer in bedrohten Lebensräumen*. G. Braun Buchverlag, Karlsruhe, 83 p.
- CLANCEY, P. A. (1935) : On the habits of kingfishers. *British Birds*, 28 : 295-301.
- CRAMP, S. éd. (1985) : *The birds of the Western Palearctic. Vol.4 : Terns to Woodpeckers*. Oxford University Press, Oxford.
- DORNBERGER, W. (1976) : Fuchs gräbt Eisvogel-brutröhre auf. *Ornithologische Mitteilungen*, 28 : 204.
- EASTMAN, R. M. (1969) : *The kingfisher*. Collins, London, 159 p.
- GÖRNER, M. (1989) : Todesursachen mitteleuropäischer Eisvogel (*Alcedo atthis*) nach Ringfunden. *Acta ornithoecologia*, 2 : 59-64.
- HEINZE, P. (1950) : Eisvogel als Hechtbeute. *Vogelwelt*, 71 : 22-23.
- KAPLAN, E. L. & MEIER P. (1958) : Nonparametric estimation from incomplete observations. *J. Amer. Statist. Assn.*, 53 : 457-481.
- KUMARI, E. (1978) : Environmental behaviour of the kingfisher, *Alcedo atthis*. *Ornithol. Kogumik, SUN*, 8 : 99-121.
- LACK, D. (1943) : The age of some more British birds. *British Birds*, 36 : 214-221.
- LASKE, V. & HELBIG, A.J. (1986) : The winter resistance of a population of the European kingfisher (*Alcedo atthis ispida*). *Suppl. Ricerche Biologia Selvaggina*, 10 : 215-227.
- LIBOIS, R. (1994a) : Démographie du Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) : incidences climatiques sur le succès reproducteur. *Gerfaut*, 84 : 19-38.
- LIBOIS, R. (1994b) : À quand une protection réelle et efficace pour le Martin-pêcheur ? *L'Homme et l'Oiseau*, 32 : 199-205.
- LIBOIS, R. (1995) : Régime et tactique alimentaires de la loutre (*Lutra lutra*) en France. Synthèse. *Cahiers d'Ethologie*, 15 : 251-274.
- LIBOIS, R. (2001) : Le Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) va-t-il bientôt manquer de sites de nidification ? *Aves*, 38 : 161-178.
- LIBOIS, R. (2011) : Migrations et déplacements du Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) en Europe. *Aves*, 48 : 65-86.
- LIBOIS, R.M. & HALLET-LIBOIS, C. (1989) : Expansion et régression : deux mots-clés de la dynamique des populations de Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*). *Aves*, 26, n° spécial : 93-101.



MÄRZ, R. (1954) : Eisvogel als Uhuberte. *Beiträge Vogelkunde*, 4 : 47-48.

MORGAN, R. & GLUE, D. (1977) : Breeding, mortality and movements of Kingfishers. *Bird Study*, 24 : 15-24.

SOKAL, R. & ROHLF, J. (1981) : *Biometry*. 2nd ed., Freeman & Co., New-York, 859 p.

SPEEK, G., CLARK J.A., ROHDE, Z., WASSENAAR, R.D. & VAN NOORDWIJK, A.J. (2008) : *The Euring exchange code 2000*. Heteren, Vogeltrekstation, Arnhem, 143 p.

SVENSSON, S. (1978) : Biology and occurrence of the Kingfisher at Klippan, province of Skåne. *Vår Fågelvärld*, 37 : 97-112.

ROLAND LIBOIS

Laboratoire de zoogéographie,
Université de Liège, Bâtiment B22
Boulevard du Rectorat 27
B-4031 Sart Tilman (Liège)
roland.libois@ulg.ac.be

FRAÇOIS LIBOIS

Centre de recherche en économie
du développement (CRED)
Facultés universitaires de Namur

Photo 4 – *Martin-pêcheur / European Kingfisher Alcedo atthis* (Buissonville, 25.05.2010, photo : Roland Libois)



SUMMARY – Mortality causes and age structure of the European Kingfisher *Alcedo atthis* in Europe

This study reviews all available data for the European Kingfisher in Europe (Euring database). The analysis of the mortality causes based on 966 juveniles and 753 adults reveals that a large proportion of the carcasses (43 %) are just reported as “found dead”. Other major causes of mortality listed in the database include percussions against a window (22 %), collisions with engines (10 %), other types of collisions (5 %) or predation by domestic cats (5%). For both adults and juveniles, predation by cats is the most common death cause in Great Britain while in North Western Europe, mortality is mostly due to the percussion against windows. Juvenile mortality is highest at the end of the summer and in autumn, while adults decease mostly in the spring.

The European Kingfisher lifespan is short. Its demographic structure, studied in 4 028 juveniles and 1 181 adults, shows that mortality is very important during the first winter, as 70 % of the juveniles do not reach the next spring. The mortality rate is similar in subsequent reproductive seasons. The different pyramids of age are not identical (between adults and juveniles, between regions, between sexes) but the trend is similar: a reproductive individual has a probability of one third to reproduce the next year. Less than 10 % of the European Kingfishers survive over four years.