

LE PROFIL ALIMENTAIRE DE L'IBIS SACRÉ *THRESKIORNIS AETHIOPICUS* INTRODUIT EN FRANCE MÉTROPOLITAINE : ESPÈCE GÉNÉRALISTE OU SPÉCIALISTE ?

Philippe CLERGEAU¹, Sébastien REEBER², Suzanne BASTIAN³ & Pierre YÉSOU⁴

SUMMARY. — *Diet of the Sacred Ibis Threskiornis aethiopicus introduced in France: a generalist or specialist species ?*— The Sacred Ibis *Threskiornis aethiopicus* escaped from wildlife centres in Brittany and Languedoc-Roussillon (Atlantic and Mediterranean coasts of France, respectively) during the 1980s-1990s has settled in natural habitats where it rapidly spread. We have studied the species diet and feeding behaviour, which might explain why the species is so successful. Data obtained from both direct observations and analyses of 70 stomach contents and 160 regurgitated bowls illustrate the species generalist character. Invertebrates and food refuse are the main swallowed items, and we present proofs that feeding on bird eggs and young is a regular habit. Overall, the diet is opportunistic but each individual might show some level of specialization, at least temporarily.

RÉSUMÉ. — L'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* qui s'est échappé de parcs animaliers en Bretagne et en Languedoc-Roussillon dans les années 1980 et 1990, s'est reproduit en liberté et s'est propagé rapidement sur les littoraux français. Nous analysons ici son régime alimentaire, qui pourrait être un des mécanismes expliquant le succès de cette espèce. L'ensemble des résultats obtenus par les observations directes de nombreux ornithologues et par l'étude de 70 estomacs et de 160 régurgitations tend à souligner le caractère généraliste de l'espèce. Les invertébrés et les déchets sont les items dominants mais nous apportons la preuve que l'alimentation sur œufs et jeunes d'oiseaux coloniaux est un phénomène récurrent. Si le régime alimentaire global est bien de type opportuniste, il semble que chaque individu tende vers une forme de spécialisation alimentaire, au moins temporairement.

Les invasions biologiques, et plus particulièrement celles liées aux espèces exotiques envahissantes, aussi appelées invasives, sont en constante augmentation (fréquence multipliée par 100 au 20^{ème} siècle) et deviennent un problème majeur de conservation de la biodiversité, spécialement sur les îles (DAISIE, 2009). Ces introductions d'espèces allochtones sont liées à des actes volontaires (chasse, lutte biologique, etc.) ou involontaires (animaux échappés de captivité, transports non contrôlés, etc.). Si 1 % des plantes exotiques s'installent et se propagent (Williamson, 1996), ce taux atteint entre 15 à 50 % pour les vertébrés (Jeschke & Strayer, 2005). Le processus n'est donc pas marginal. Quand ces espèces allochtones augmentent en

¹ Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR CERSP, 55 rue Buffon, F-75005 Paris. E-mail : clergeau@mnhn.fr

² SNPN, 15 rue de la Châtaigneraie. F-44830 Bouaye

³ ONIRIS, Ecole Nationale Vétérinaire, Agroalimentaire et de l'Alimentation Nantes-Atlantique, Atlanpole La Chanterie. F-44307 Nantes

⁴ Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CS 42355. F-44323 Nantes

nombre et occupent une superficie croissante, elles deviennent fréquemment sources d'impacts sur l'écosystème d'accueil, notamment en entrant en compétition directe ou indirecte avec les espèces autochtones. Dans une grande majorité des cas, tant les mécanismes de succès que les impacts écologiques, sanitaires ou économiques sont insuffisamment étudiés, et la gestion de ces espèces commence à être discutée seulement quand les impacts deviennent significatifs : en général, il est alors difficile d'intervenir sur une espèce devenue abondante et disséminée (Hume, 2006). Le principe de précaution est parfois aussi proposé, notamment quand des exemples de problèmes existent déjà, soit dans l'aire originelle de l'espèce, soit dans une de ces régions d'introduction (Simberloff, 2003 ; Clergeau *et al.*, 2004 ; Jeschke & Strayer, 2005). Même s'il y a un large consensus international sur l'urgence à traiter ce processus, il existe aussi une ambiguïté sur les services écosystémiques rendus par certaines espèces (Pejchar & Mooney, 2009) et ceci freine de nombreuses prises de décisions. De plus, les interventions préventives ou curatives sur de nombreux mammifères, insectes ou plantes n'ont jamais ému personne, mais le fait de vouloir gérer certaines populations d'oiseaux lève rapidement une forme de protectionnisme, avant tout liée à une culture de l'image positive de l'oiseau.

L'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* fait partie de ces espèces exotiques soulevant une ambiguïté d'appréciation. C'est à la fois une super-espèce (avec les espèces voisines *T. melanocephalus* et *T. molluca*) problématique dans ses aires naturelles (Australie : problèmes de nuisance urbaine et de sécurité aérienne ; Afrique du Sud : prédation sur des espèces sensibles) et dans ses aires d'introduction (Clergeau & Yésou, 2006 ; Williams & Ward, 2006), et en même temps appréciée par le grand public et quelques naturalistes émerveillés par les espèces d'origine tropicale. Une série de recherches menée conjointement par l'INRA, le Muséum National d'Histoire Naturelle, l'École Vétérinaire de Nantes et l'ONCFS tente de comprendre les mécanismes du succès de cette espèce et ses éventuels impacts. Une clé du succès pourrait être un opportunisme alimentaire, comme cela a été suggéré par plusieurs auteurs sur d'autres espèces (Brousseau *et al.*, 1996 ; Vidal *et al.*, 1998 ; Ramos *et al.*, 2009). Cet opportunisme peut revêtir plusieurs formes : soit les individus sont aptes à répondre immédiatement à une modification des ressources (on parle de plasticité), soit il faut un temps pour qu'apparaisse une modification des comportements au cours des générations (on parle de mise en place d'adaptation). Dans tous les cas, la largeur de la niche d'une population peut être due à un caractère opportuniste de tous les individus. Mais une population peut aussi montrer une forme d'opportunisme alimentaire correspondant à la somme de spécialisations individuelles très différentes. La largeur de la niche alimentaire d'une population peut donc être due soit à la superposition de niches individuelles larges et identiques, soit à la somme de niches individuelles restreintes et différentes (Bolnick *et al.*, 2003).

Nous avons cherché à évaluer le profil alimentaire de l'Ibis sacré dans les deux populations férales établies en France (nord-ouest et sud-est du pays) et apporter des éléments de réponse sur le degré de spécialisation des populations et des individus.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'ESPÈCE

L'aire de répartition naturelle de l'Ibis sacré couvre une grande partie de l'Afrique au sud du Sahara, et Madagascar. Deux espèces voisines (en fait des morphes géographiques) sont présentes dans l'est de l'Australie (Ibis à cou noir *T. molluca*) et le sud de l'Asie (Ibis à tête noire *T. melanocephalus*). L'espèce a disparu de la partie égyptienne de la vallée du Nil au début du 19^{ème} siècle mais, pour le reste de l'Afrique, les traités d'ornithologie qualifient l'Ibis sacré de « commun et répandu », « pas globalement menacé, largement répandu et commun à très commun », « commun à travers l'essentiel de l'aire qu'il occupe », ou « largement répandu et commun » (del Hoyo *et al.*, 1992 ; Harrison *et al.*, 1997). L'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) considère que le statut de conservation de l'Ibis sacré n'est pas préoccupant. L'espèce accroît d'ailleurs son territoire dans le sud de l'Afrique où elle a bénéficié des activités humaines (agriculture, irrigation, mise en protection) et a progressivement colonisé de nouveaux espaces (Kopij, 1999). C'est également le cas pour l'Ibis à cou noir qui occupe maintenant plusieurs villes de l'est australien (Smith, 2009). L'Ibis sacré est un oiseau social, peu farouche, facile à élever et à faire se reproduire dans les parcs animaliers. Cela explique la présence de l'espèce dans de nombreux zoos à travers le monde.

Des gestionnaires de parcs animaliers ont décidé de laisser leurs ibis libres de voler : pouvant sortir des limites de leurs enclos, ces oiseaux se sont parfois installés dans des espaces naturels voisins. C'est ainsi que l'espèce a été involontairement introduite en diverses régions d'Europe (Yésou & Clergeau, 2005 ; Clergeau & Yésou, 2006), d'Asie et d'Amérique du Nord. En France, suite à l'installation au début des années 1990 d'Ibis sacrés hors d'un parc animalier, la Bretagne et les Pays de la Loire hébergent la plus grande population introduite d'Ibis sacrés au monde : environ 5000 oiseaux, dont 1700 couples reproducteurs à la fin de l'été 2006 (Yésou *et al.*, 2006). Sur les bords de la Méditerranée, à partir d'un parc animalier de l'Aude, l'espèce s'est mise à nicher en milieu naturel en Languedoc-Roussillon, atteignant la Camargue au début des années 2000 ; cette population méditerranéenne comptait un peu plus de 200 individus en 2006 (Clergeau & Yésou, 2006).

En novembre 2005, le Conseil national de protection de la nature (CNP) s'est prononcé à l'unanimité de ses membres pour considérer que l'administration devait tout mettre en œuvre pour faciliter l'élimination de cette espèce introduite qui perturbe l'écosystème local. Une stratégie de limitation des adultes par tir a débuté en 2007 sur le littoral méditerranéen et atlantique. Les résultats de ces tirs ont fourni le matériel biologique utilisé ici.

MÉTHODES

L'analyse du régime alimentaire de l'Ibis sacré a été menée à la fois dans le sud du massif Armorica (départements de la Loire-Atlantique et du Morbihan) et sur le pourtour méditerranéen (département de l'Aude) (Fig. 1). Nous avons cherché à collecter trois types de données : observations directes, contenus stomacaux et régurgitations. Ces trois approches fournissent des informations complémentaires sur les types d'habitats utilisés par l'oiseau et sur les types d'items alimentaires ingurgités.

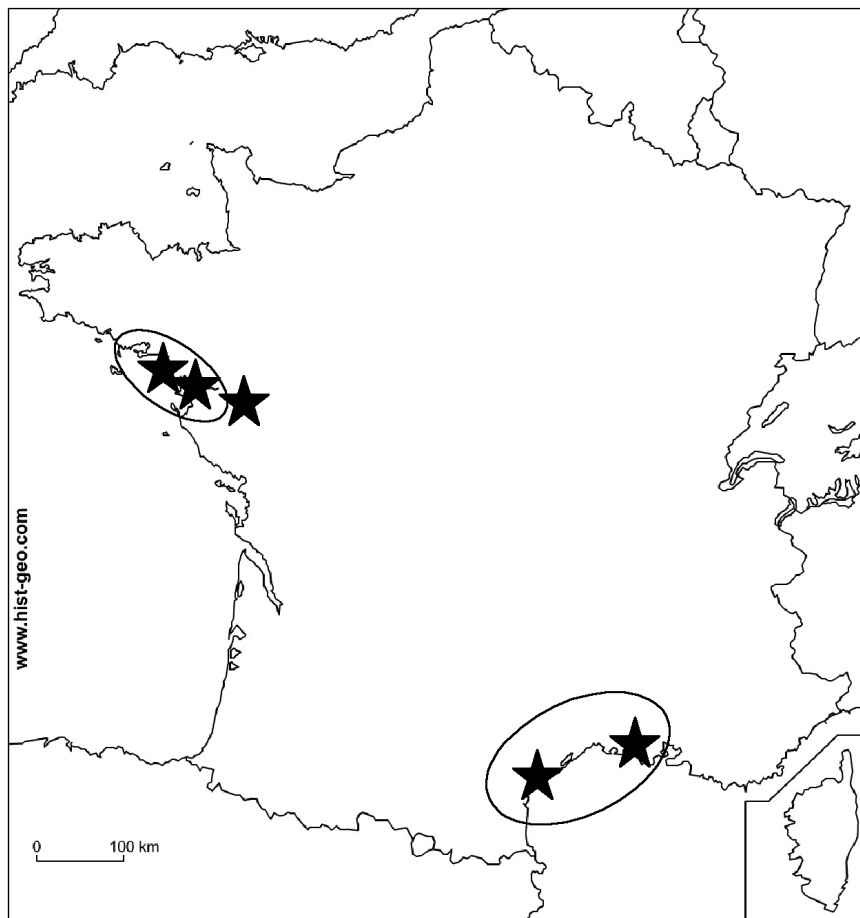


Figure 1. — Carte de répartition des colonies d'Ibis sacré en France en 2007 (étoiles) et localisation des sites de prélèvements d'individus et de régurgitations (ellipses).

Pour obtenir des observations directes diversifiées, nous avons lancé une enquête générale auprès des réseaux d'ornithologues et par voie de presse en décembre 2004 en Bretagne et Pays de la Loire. Nous avons reçu deux synthèses d'observations effectuées sur plusieurs années (J. Pourreau / LPO 44, Y. Kerminon / GOB 56) qui s'ajoutent à la synthèse réalisée par l'un de nous (S.R.), et plus de 60 observations provenant de 18 observateurs différents, toutes concernant la période 2000-2004. Nous n'avons retenu que les observations différentes dans le temps et/ou dans l'espace. Les résultats concernaient les types d'habitats sur lesquels les ibis s'alimentaient, la présence d'autres espèces d'oiseaux simultanément en alimentation sur le même site, les comportements de recherche alimentaire et les proies directement observées. Par ailleurs, nous avons noté les cas de prédation sur d'autres oiseaux en période de reproduction entre 2000 et 2009 sur les colonies du lac de Grand-Lieu. Ces observations ont été collectées lors des visites régulières aux colonies entre avril et juillet (voir Clergeau *et al.*, 2010). Au printemps 2006, nous avons tenté d'estimer combien d'actes de prédation pouvaient être observés par unité de temps. Le site choisi était un site de reproduction (5 ha) occupé par 24 couples de Guifette noire *Chlidonias niger*, 16 d'Échasse blanche *Himantopus himantopus*, 17 de Vanneau huppé *Vanellus vanellus* et 6 de Chevalier gambette *Tringa totanus* sur la bordure du lac de Grand-Lieu (Loire-Atlantique). Ce site était fréquenté par une vingtaine d'ibis (23 en moyenne, de 0 à 44 ind., n = 71) et a été surveillé durant 4 sessions de 2 heures à 3 heures 30 entre le 24 mai et le 10 juin 2009.

Suite aux limitations d'effectif, nous avons pu recueillir 97 cadavres d'Ibis sacré (59 du pourtour méditerranéen, 38 du sud Armorique). Nous avons pu étudier les contenus stomacaux (emplis au moins aux ¾ du volume de l'estomac) correspondant à 39 adultes prélevés au mois d'avril 2007 à proximité des îlots où ils nichaient dans l'Aude et à 17 adultes prélevés en avril 2007 sur des prairies et des décharges d'ordures ménagères en Loire-Atlantique. Cet échantillon a été complété par 8 contenus stomacaux de Loire-Atlantique obtenus en juillet 2007 et 6 du Gard obtenus en janvier 2008. L'intérieur des estomacs prélevés a été nettoyé sous l'alcool et la recherche des items alimentaires effectuée sous loupe binoculaire.

Au printemps 2006, 5 visites au sein des grandes colonies d'Ibis sacré sur les îles de Bilho (Loire-Atlantique) et de Bacchus (Morbihan) ont permis de collecter des régurgitations (bols alimentaires apportés par les adultes aux jeunes) dans les nids avec jeunes. Au total 16 échantillons de 10 régurgitations chacun ont été collectés indépendamment les uns des autres (distance de plus de 5 mètres entre chaque échantillon).

RÉSULTATS

L'enquête de 2004 nous a fourni essentiellement des données sur les habitats alimentaires durant la période de non reproduction (août-mars) en sud Armorique. Les Ibis sacrés ont été observés en alimentation sur des milieux très divers (Tab. I), avec pour les plus fréquentés :

— les prairies plus ou moins humides qui accueillait des groupes de quelques individus à quelque 200 oiseaux. La présence de bovins n'y était pas une constante. La majorité des observations font état de groupes monospécifiques d'ibis ; dans les autres cas, la présence des laridés *Larus argentatus* et *Chroicocephalus ridibundus*, d'Aigrettes garzettes *Egretta garzetta* ou Courlis cendrés *Numenius arquata* a également été notée. Neuf observations soulignaient la forte proximité entre ibis et installations agricoles de stabulation, parfois les ibis étaient aux portes des bâtiments d'exploitations agricoles.

TABLEAU I

Types de milieux exploités par l'Ibis sacré Threskiornis aethiopicus pour son alimentation dans le sud Armorique en dehors de la période de reproduction (Pourcentage d'utilisation de chaque habitat d'après les observations rapportées par l'enquêtes 2004 dans le nord de la Vendée, la Loire-Atlantique, et le sud du Morbihan ; n = 98 observations indépendantes)

Type d'habitat d'alimentation	Enquête 2000-2004
Prairie, culture	28,6 %
Prairie humide	18,4 %
Lagune salée, herbus, slikke, schorre	14,3 %
Marais salants	12,2 %
Décharge d'ordures	9,2 %
Marais doux, roselière	9,2 %
Estran rocheux	6,1 %
Plage, laisse de mer	2,0 %

— les marais doux, saumâtres ou salants et les roselières qui accueillent des groupes de quelques dizaines d'individus (parfois plusieurs centaines) en compagnie, particulièrement, de Hérons garde-bœufs *Bubulcus ibis*, Aigrettes garzettes et anatidés *Anas* sp.

— les décharges d'ordures ménagères qui accueillent des ibis presque en permanence, très fréquemment plusieurs centaines d'individus (jusqu'à 600-700 ensemble), en association surtout avec des goélands. Les décharges de Cuneix (au sud de la Brière, Loire-Atlantique), Plouhinec (Morbihan) et La Guérinière (Vendée) étaient ainsi très fréquentées.

Les autres milieux cités dans l'enquête semblaient moins fréquentés, et par des plus petits groupes d'ibis : vasières littorales, bords de plage (à marée basse), laisses de mer et estrans rocheux.

Les comportements de recherche alimentaire consistaient essentiellement en des piquages réguliers plus ou moins profonds du sol, mais aussi à des fouilles dans le sol, les détritus, la vase et le fond de l'eau. Les proies les plus courantes sont trop petites pour être identifiées à vue. Cependant quand l'oiseau triture certaines proies entre ses mandibules, l'observation permet une identification. Ont été identifiés : des lombrics, des insectes coprophages (capturés dans les bouses), des larves d'insecte sur prairie mais aussi sur site plus humide ou aquatique, des anguilles *Anguilla anguilla*, des poissons plats, des gardons *Rutilus rutilus* et jeunes carpes *Cyprinus carpio*, des micromammifères, des mollusques, des écrevisses (espèce américaine introduite, l'Écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii*), des crevettes et des crabes, des larves et adultes de batraciens (Crapaud commun *Bufo bufo* et probablement triton *Triturus* sp.), des grains de maïs, des orthoptères, des déchets de pain et de légumes, de gros insectes aquatiques et des moules *Mytilus edulis*.

En période de reproduction, les ibis se dispersaient beaucoup plus (groupes de plus petite taille), sur les mêmes milieux. Les 16 observations collectées lors de l'enquête 2004 donnent en égale proportion l'exploitation des marais salants, vasières, prairies, décharges et estrans. Une observation se réfère aux fosses à lisier.

Plusieurs observations de prédateurs sur les pontes et nichées d'oiseaux nous ont également été rapportées au printemps (publiées ensuite par certains observateurs) ; ne sont retenus ici que les cas avérés avec observation directe de l'ingestion :

— en Grande Brière (Loire-Atlantique, printemps 2000), une soixantaine d'ibis avale une vingtaine de nichées de Guifette noire (Vaslin, 2005) ;

— sur la colonie d'Ardéidés de l'île Pannasse (Aude, juin 2004), deux ibis mangent les œufs des nids de Héron garde-bœufs (Kayser *et al.*, 2005) ;

— sur la colonie d'Ardéidés d'Aigues-Mortes (Gard, printemps 2003), un Ibis sacré décolle d'un nid de Héron garde-bœufs avec un poussin âgé d'une quinzaine de jours dans le bec. Plus tard plusieurs nids d'Aigrette garzette et de Héron garde-bœufs seront pillés sur la même colonie (Kayser *et al.*, 2005).

— sur l'île de Noirmoutier (Vendée, juillet 2004), deux ibis pillent intégralement une colonie d'une trentaine de couples de Sterne caugek *Sterna sandvicensis* et un nid de Sterne pierregarin *S. hirundo* dont ils avalent les œufs (Vaslin, 2005).

— sur le lac de Grand-lieu (Loire-Atlantique), plusieurs observations sont rapportées depuis le printemps 2003 (Tab. II). Les couvées de neuf espèces ont été concernées dont trois plus particulièrement : l'Échasse blanche, la Mouette rieuse et la Guifette noire. Le nombre de prédateurs a augmenté indépendamment du temps d'observation au cours des dernières années. Les comptages standardisés de 2006 sur 12 heures ont fourni 6 cas de prédation directe (donc une toute les 2 heures) sur des couvées d'espèces à valeur patrimoniale forte : une ponte de Guifette noire, une ponte de Vanneau huppé, trois pontes d'Échasse blanche et 2 poussins de Chevalier gambette ont été mangés.

— dans l'estuaire de la Loire (Loire-Atlantique), un ibis gobe une ponte de Goéland argenté en juin 2008.

— dans le Marais Breton (Loire-Atlantique), un ibis avale des œufs sur plusieurs nids de Mouette rieuse, en juin 2008.

Par ailleurs, des témoignages plus imprécis rapportent des prédateurs sur les nichées de Canard colvert *Anas platyrhynchos* et de Cormoran huppé *Phalacrocorax aristotelis*.

TABLEAU II

Cas observés d'ingestion d'œufs ou de jeunes oiseaux au nid de différentes espèces sur les colonies du lac de Gand-Lieu (Loire-Atlantique). Le nombre d'heures d'observation réelles des colonies est donné à titre indicatif car les temps de surveillance directe des nids sont répartis au cours de nombreuses journées de visite. En 2006, une observation standardisée de 12 h est venue compléter les observations classiques

Espèce objet de prédation	2003 (5 h)	2004 (5 h)	2005 (5 h)	2006 (17 h)	2007 (5 h)	2008 (5 h)	2009 (6 h)
Echasse blanche <i>Himantopus himantopus</i>	1	4		3	1	3	6
Mouette rieuse <i>Chroicocephalus ridibundus</i>			4	2	6	10	11
Guifette noire <i>Chlidonias niger</i>	2	1		1		3	4
Foulque macroule <i>Fulica atra</i>			2	1	3	1	1
Vanneau huppé <i>Vanellus vanellus</i>	1			1	1	1	1
Sarcelle d'été <i>Anas querquedula</i>				1			
Chevalier gambette <i>Tringa totanus</i>				1			
Grand cormoran <i>Phalacrocorax carbo</i>							1
Héron garde-bœufs <i>Bubulcus ibis</i>							1

Une connaissance plus précise du régime alimentaire peut être obtenue à partir des analyses de contenus stomacaux et des régurgitations (Tab. III). Nous observons que, durant la période de reproduction, les items alimentaires concernent pour plus de la moitié des invertébrés, l'autre moitié se répartissant entre végétaux, vertébrés et déchets. Parmi les invertébrés, les espèces les plus consommées étaient les coléoptères et les écrevisses de Louisiane mais on note une assez forte diversité d'espèces. En volume, ce sont les déchets et les écrevisses qui étaient les plus constants. Les croquettes correspondaient à de la nourriture pour animaux distribuée au sein d'un zoo que fréquentaient quelques individus de l'Aude. Les vertébrés capturés étaient surtout représentés par les petits poissons (notamment jeunes poissons plats) et les amphibiens (notamment le Discoglosse peint *Discoglossus pictus* dans l'Aude). Les espèces marines, notamment bivalves, crabes et crevettes ne sont observées que sur le littoral Atlantique. Les 6 individus prélevés en hiver dans le Gard confirment ce profil avec une présence d'écrevisses et de coléoptères dominants et une forte proportion de déchets. L'analyse des régimes alimentaires individuels permet de localiser le ou les deux habitats utilisés principalement par l'oiseau d'après son contenu stomacal. Nous observons qu'en début de reproduction (Fig. 2A), les deux populations fréquentaient pareillement les décharges d'ordures et le milieu prairial mais que la proportion d'oiseaux exploitant le milieu aquatique était beaucoup plus importante en Loire-Atlantique, alors que dans l'Aude on note des oiseaux ayant exploité les bassins de lagunage de stations d'épuration (présence de diptères Syrphidés *Erystale*) et la nourriture distribuée en zoo (croquettes). En comparant les résultats obtenus en Loire-Atlantique en début et en fin de reproduction, on observe (Fig. 2B et 2C) une exploitation assez stable des décharges, milieux aquatiques, prairies et estrans ; seule l'alimentation dans les fosses à lisier et les stations d'épuration, qui était inexistante en avril, devient importante en juillet, liée au développement des larves d'*Erystale*. Dans l'Aude, il n'y avait pas de différence importante dans la fréquentation des habitats selon le sexe (test $\chi^2 = 9,44$, $P = 0,051$, 16 mâles, 23 femelles) et les individus fréquentant les décharges d'ordures n'avaient pas un poids (poids de carcasse sans système digestif) différent des autres (tests Man Whitney, $P = 0,81$ pour les mâles, $P = 0,65$ pour les femelles).

TABLEAU III

Régime alimentaire de l'Ibis sacré dans deux régions françaises en période de reproduction à partir des contenus stomacaux (% d'occurrence sur 39 et 25 ind.) et de régurgitations (% d'occurrence sur 16 échantillons de 10 régurgitations chacun)

	Aude		Loire Atlantique	
	Cont. stomacaux (n = 39)	Cont. stomacaux (n = 25)	Régurgitations (n = 16x10)	
INVERTÉBRÉS				
Insectes				
Diptères				
Tipulidés	10,3	20,0	18,8	
Syrphidés Erystale	30,8		62,5	
Autres diptères terrestres	10,3	4,0	62,5	
Lépidoptères	12,8	4,0	6,3	
Coléoptères				
Dyticidés		24,0	12,5	
Autres coléoptères	33,3	44,0	100,0	
Orthoptères	5,1			
Hyménoptères formicidés			12,5	
Odonates			6,3	
Arachides	5,1	8,0		
Mollusques				
Gastéropodes	38,5	12,0	25,0	
Bivalves	5,1	12,0	56,3	
Annélides	17,9			
Isopodes	5,1			
Décapodes				
Crabes		4,0	6,3	
Crevettes		4,0	25,0	
Écrevisses	20,5	52,0	93,8	
VERTÉBRÉS				
Poissons	5,1		75,0	
Amphibiens	12,8			
Oisillons Ind.	5,1		6,3	
VÉGÉTAUX				
Graines diverses	23,1	8,0	87,5	
Fibres diverses	12,8	28,0	87,5	
DÉCHETS				
Carnés	33,3	20,0	87,5	
Divers	10,3		93,8	
Croquette	10,3			

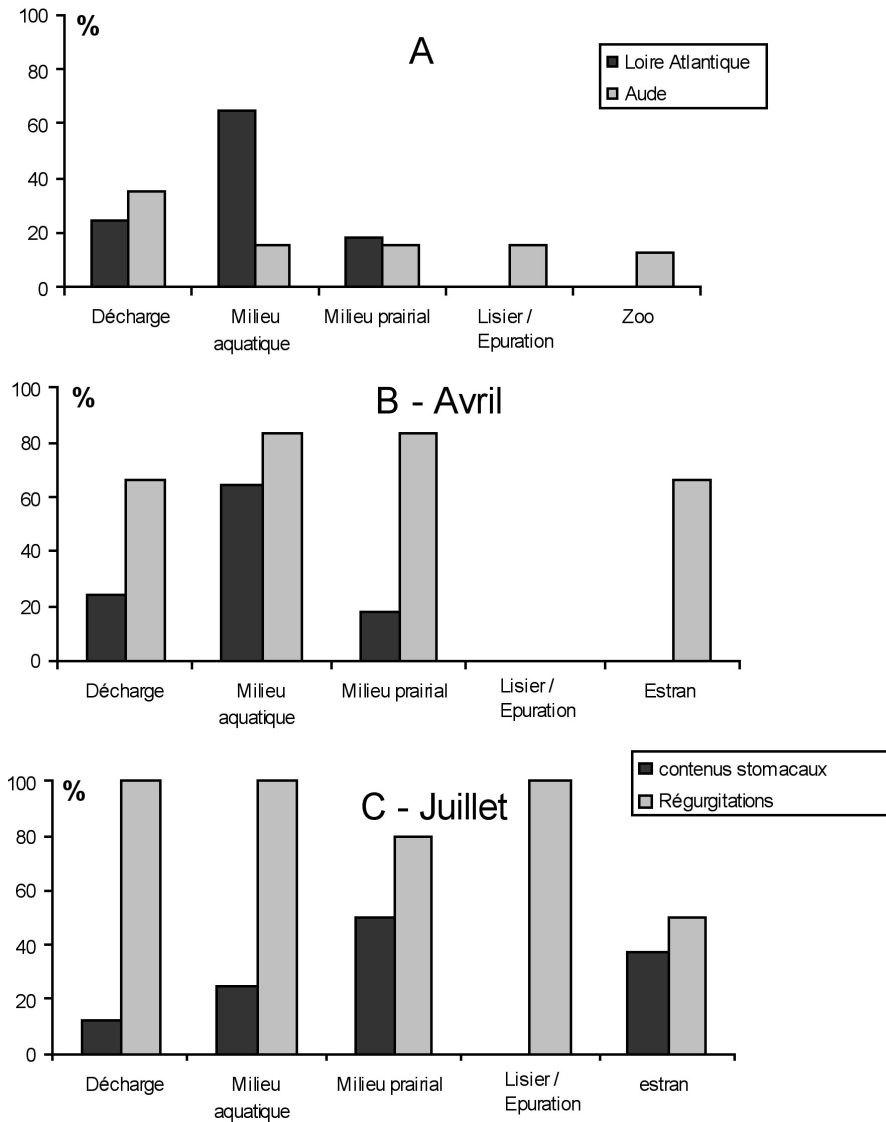


Figure 2 — Variabilité des habitats d'alimentation des ibis selon la région en avril 2007 (A, à partir des seuls contenus stomacaux) et selon la période en Loire Atlantique (B et C). Exprimé en pourcentage des individus ou des échantillons analysés.

L'analyse de la diversité des proies au mois d'avril révèle un nombre faible d'items par individu et d'indice de Shannon : respectivement $3,15 \pm 0,30$ items avec un Shannon de $0,83 \pm 0,10$ pour les données de l'Aude ($n = 39$) et $1,19 \pm 0,19$ items avec un Shannon de $0,66 \pm 0,09$ pour les données de Loire-Atlantique ($n = 17$) ; 26 individus (67 % des prélèvements de l'Aude) et 17 individus (100 % des prélèvements de Loire-Atlantique) présentaient moins de 4 espèces ou items alimentaires différents dans leur estomac alors que les potentialités étaient très nettement supérieures (Tab. III). Au cours d'une session d'alimentation, chaque individu présentait donc plutôt un profil de spécialiste quant au nombre d'items ingérés. On a pu compter ainsi dans un même estomac plus de 260 larves de diptères *Eristale* ou plus de 40 grosses larves d'Odonates.

DISCUSSION

UNE PLASTICITÉ DANS LE CHOIX DES HABITATS D'ALIMENTATION

L'Ibis sacré, en France comme dans son aire de répartition originelle, utilise les espaces ouverts et fréquente plus particulièrement les zones humides. Nous retrouvons en France les mêmes types d'habitats que ceux décrits par Brown *et al.* (1982) en Afrique centrale, à savoir essentiellement les zones agricoles, les zones humides et les décharges de déchets alimentaires. L'analyse de la répartition de cette espèce en Afrique du Sud (Harrison *et al.*, 1997) montre que l'Ibis sacré y est inféodé aux milieux prairiaux à plus de 80 %, le reste concernant surtout des habitats d'eau douce, particulièrement les marais peu profonds, mais aussi les zones intertidales dans les estuaires. L'Ibis sacré s'y est cependant adapté à une large variété d'habitats artificiels comme les réservoirs des fermes, les égouts, les réservoirs de lisiers et les champs labourés. Clark & Clark (1979) ont étudié sur deux années la répartition des ibis (dont certains marqués) dans une région agricole de Pretoria et ont noté que plus de 45 % des observations sont faites sur le lisier — épandage des boues et eaux de porcherie ; le reste des observations concerne à égalité l'exploitation des décharges d'ordures ménagères, les tas de fumier, les champs cultivés et les prairies et les réservoirs. Ils concluent que cet oiseau est devenu un exploitateur régulier d'ordures, des tas de fumier et des décharges d'ordures ménagères. Il fréquente aussi les massifs coralliens et les lagons (King, 1981 cité par Hancock *et al.*, 1992). Cette plasticité, qui lui permet de s'éloigner de l'eau douce, ainsi que le développement d'un commensalisme par rapport à l'homme pourraient expliquer l'évolution de sa répartition et de ses effectifs en Afrique (Blair *et al.*, 2000). Dans la province de Free State en Afrique du Sud, Kojij (1999) expliquait la forte progression spatiale et numérique de la population reproductrice par l'intensification des pratiques agricoles et la construction de nouveaux réservoirs. De la même façon, en Australie, l'Ibis à cou noir montre un développement très dynamique, en particulier en fréquentant de plus en plus les parcs urbains au point d'y être considéré comme une nuisance (M. Veerman, comm. pers. ; Martin *et al.*, 2007 ; Smith, 2009). Cet ibis est donné comme abondant et en augmentation numérique en Australie du fait de l'ouverture des milieux (del Hoyo *et al.*, 1992). En Floride, où l'Ibis sacré a également établi une population férale et s'installe dans les zones humides des Everglades, l'espèce fréquente assidument les zones urbanisées et notamment les décharges d'ordures (Herring & Gawlik, 2008). Il s'agit donc d'une plasticité de l'oiseau qui est à même d'utiliser immédiatement différents habitats pour s'alimenter, même à proximité de l'homme. Les mêmes choix sont faits par l'espèce dans les différentes régions du globe.

UN RÉGIME ALIMENTAIRE OPPORTUNISTE

Nos résultats supportent l'idée que les Ibis sacrés ont un régime alimentaire opportuniste avec un caractère carnivore-détritivore prononcé : la gamme des proies est très large, depuis de petits insectes jusqu'à des oisillons vivants, et il montre une utilisation forte des déchets végétaux et surtout carnés prélevés dans les décharges d'ordures ménagères. Ce résultat n'est pas nouveau puisque plusieurs travaux faisaient déjà ce constat dans ses aires d'origine. Ainsi selon Brown *et al.* (1982), l'Ibis sacré mange principalement des sauterelles, des criquets et des coléoptères aquatiques, mais aussi des vers de terre, des mollusques, des crustacées, des poissons, des amphibiens, des lézards, des œufs de Pélican blanc *Pelecanus onocrotalus* et de Crocodile du Nil *Crocodilus niloticus*, des jeunes Cormorans du Cap, des charognes et des déchets d'abattoir. Clark (1979) observait en Afrique du Sud essentiellement des déchets animaux et végétaux et des insectes (larves et pupes de diptères, larves et adultes de coléoptères). Il citait les travaux de Bolster (1931) qui rapportait aussi des prédatons sur les poussins de cormorans et de poules domestiques. Cramp (1977 citant Hartert, 1912 ; Bannerman, 1930 ; Clancey, 1964) rapportait également des prédatons sur les grenouilles, reptiles, poissons, jeunes oiseaux et œufs, charognes et déchets. En Éthiopie, Urban (1974) rapportait que les régurgitations de jeunes au nid fournissaient essentiellement des larves de scarabéidés ou bousiers. Il observait aussi quelques adultes se nourrir sur des déchets de poissons et manger des œufs de pélican. Plus récemment, dans la population introduite en Floride, Herring & Gawlik (2008) notaient une alimentation des poussins basée à plus de 60 % sur des déchets alimentaires, le reste étant composé d'écrevisses,

de coléoptères, de fruits et d'odonates. Marion & Marion (1994) observaient dans quelques régurgitations trouvées dans les nids du lac de Grand-Lieu des larves d'Eristale, des crevettes *Palaemonetes varians* et des anguilles. Les observations sont courantes aussi en France d'alimentation dans les poubelles (Grandes surfaces, restaurants) surtout sur le littoral méditerranéen (Dominique Clément, com. pers.) et d'alimentation sur les parcours et les mangeoires de canards mulards en pré-gavage en Loire-Atlantique (Lagrange, 2008). Tous ces résultats vont dans le même sens que ceux observés chez d'autres espèces à succès, notamment les laridés (Brousseau *et al.*, 1996 ; Vidal *et al.*, 1998 ; Ramos *et al.*, 2009), dont les habitudes alimentaires basées sur des sources constantes dans le temps et l'espace (les décharges d'ordures ménagères) avec des appoints nutritifs carnés (invertébrés et vertébrés), peuvent assurer une bonne survie avec un minimum de dépense énergétique, même par conditions climatiques sévères.

IMPACT SUR DES ESPÈCES SENSIBLES

Bien qu'elle ne semble apparaître qu'en faible proportion (environ 5 %) dans les contenus stomacaux et régurgitations que nous avons étudiés, la prédation d'œufs et de jeunes oiseaux est clairement établie. L'observation continue d'une colonie sur le lac de Grand-Lieu permet d'estimer une prédation moyenne d'environ un cas toutes les 2 heures sur le site étudié durant la phase de ponte-incubation de la Guifette noire et de l'Échasse blanche. Sur les îles côtières d'Afrique du Sud, l'Ibis sacré prend des œufs et des poussins d'oiseaux marins comme le Manchot du Cap *Spheniscus demersus*, la Mouette de Hartlaub *Larus hartlaubii*, la Sterne huppée *Sterna bergii* et divers cormorans (Stark & Sclater, 1906 ; Bolster, 1931 ; Clancey, 1964 ; Modha, 1967 cité par Urban, 1974 ; Williams, 1977 ; Hockey *et al.*, 1989 cités par Harrison *et al.*, 1997). Williams & Ward (2006) ont analysé plus particulièrement le comportement de prédation des Ibis sacrés sur une colonie de reproduction d'oiseaux de mer en Afrique du Sud durant 46 journées. Environ 400 ibis se rassemblaient en dortoir à proximité de la colonie qui comprenait 10 000 couples de Fous du Cap *Morus capensis*, 2200 couples de Cormoran du Cap *Phalacrocorax capensis* et quelques couples de goélands et de manchots. Sur cette colonie, le Goéland dominicain *Larus dominicanus* était considéré comme le principal prédateur antérieurement à l'étude, le Héron bicolore *Nycticorax nycticorax* faisant aussi des incursions dans les colonies (37 poussins de cormorans mangés pendant la période d'observation). La prédation par les ibis a été observée 65 fois, mangeant 152 œufs et jeunes cormorans. Malgré une absence de marquage, Williams & Ward soulignent que ce comportement était le fait d'un groupe de spécialistes, la majorité des ibis s'éloignant de la colonie pour se nourrir dans la journée. Ces oiseaux se nourrissaient aussi des pelotes de régurgitation des cormorans, et de cadavres, et exerçaient un kleptoparasitisme sur les adultes. Sur 233 cadavres de cormorans tués par des prédateurs, 65,2 % étaient dus aux ibis. Des comportements similaires de prédation des œufs et des jeunes par des ibis sont rapportés par ces auteurs dans des colonies de Mouette de Hartlaub et de Sterne huppée. Williams & Ward (2006) discutent le fait que même s'il s'agit de quelques spécialistes, ils peuvent sérieusement réduire la production d'une colonie et donnent quelques chiffres de pertes extrapolés à partir de leurs observations. La destruction totale de quelques colonies de sternes et guifettes, dont celle que nous avons analysée sur Grand-Lieu en 2006 (aucun envol de jeune Échasse blanche ni de Guifette noire), conduit également au constat que même si la prédation d'oiseaux protégés reste plus ou moins marginale pour l'alimentation des ibis, elle peut suffire à faire courir un risque majeur pour certaines espèces visées par cette prédation (Reeber, 2010). En Éthiopie, Urban (1974) n'observait pas de comportement de prédation de la part des ibis au sein des colonies mixtes qu'il étudiait. L'ensemble des observations rapportées ici, y compris nos suivis dans les colonies françaises, montrent que les ibis n'exercent généralement pas de prédation au sein des colonies où ils se reproduisent, quelles que soient les autres espèces présentes (unique cas de prédation observé au dépens du Goéland argenté, P. Y. obs. pers.). Il y a généralement seulement une compétition pour l'espace amenant à repousser les autres espèces sur les marges des colonies mixtes, par exemple les pélicans sur l'île de Bages dans l'Aude ou les goélands sur l'île de Bacchus dans le Morbihan (Clergeau *et al.*, 2005). Les prédateurs observés concernent donc quasi exclusivement des colonies extérieures à celles où l'Ibis sacré niche.

UNE FORME DE SPÉCIALISATION INDIVIDUELLE

L'Ibis sacré se focalise de toute évidence sur les items les plus faciles à attraper et très abondants comme les larves d'Eristale dans les fosses à lisier ou les stations d'épuration, les écrevisses de Louisiane qui pullulent dans certains marais ou les œufs à disposition dans les colonies d'oiseaux qui se défendent mal face à ce gros prédateur. Cela pourrait expliquer le fait que quelques estomacs d'ibis étaient pleins d'un seul type de proie à un moment donné. Mais cela ne pourrait pas expliquer le fait que tous les estomacs, notamment ceux provenant d'une même zone, ne présentent que quelques items alimentaires et différent selon les individus. À l'échelle de la population, nous avons observé un spectre alimentaire large du type opportuniste en ce qui concerne tant l'origine des items (animale ou végétale, eau douce ou salée) que leur taille (petite proie ou grosse proie). Plus d'une dizaine d'items sont ingérés très couramment et disponibles dans les différents habitats fréquentés par l'oiseau. Or à l'échelle des individus, nous trouvons très peu d'items par estomac. Cela implique que soit les individus restent très longtemps sur un même site où existe un item largement dominant sur lequel ils se focalisent, soit chaque individu a tendance à sélectionner un seul type de proie au moins temporairement quel que soit le site fréquenté. Résoudre ces hypothèses n'est possible qu'à partir de suivis d'individus identifiables avec contrôle de leur alimentation, or nous n'avons que peu de surveillance longue d'individus marqués. Nous notons cependant que les durées de fréquentation d'un site alimentaire sont plutôt courtes, en moyenne de l'ordre de 30 minutes même si plusieurs dépassent une heure (Lagrange, 2008) et que des individus bagués peuvent être observés plusieurs jours sur les mêmes sites, par exemple en Loire-Atlantique sur des colonies d'oiseaux en bordure de Grand-Lieu (Reeber, 2010) ou sur des prairies humides (Lagrange, 2008). Les destructions de nichée semblent également le fait de seulement quelques individus et Williams & Ward (2006) soulignaient le caractère spécialiste des petits groupes qui s'alimentaient sur les Cormorans du Cap. Nous avons également observé certains estomacs remplis d'une seule espèce de proie (par exemple larves d'odonates ou batraciens) alors que de très nombreuses autres espèces sont présentes dans le milieu exploité (bordure d'étang). Il y aurait donc une forme de spécialisation. Il semble cependant difficile de parler de spécialistes stricts car il y a sur certains sites un véritable roulement qui implique pratiquement tous les individus du secteur, c'est le cas des décharges d'ordures par exemple ; l'utilisation successive de plusieurs habitats d'alimentation est d'ailleurs signalée (Lagrange, 2008).

Il ne fait aucun doute que la population présente un fort degré de plasticité, qui lui permet de tirer rapidement profit de nouvelles sources de nourriture et un certain opportunisme alimentaire. Dans l'état actuel des connaissances, il apparaît que le profil des individus présente un trait variable de spécialisation lié soit à l'abondance de certains items alimentaires soit à une image de recherche privilégiée durant un certain temps. Seules des études basées sur des suivis d'individus identifiables et des expérimentations en captivité permettraient d'évaluer le poids relatif de ces deux hypothèses.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les nombreux observateurs qui nous ont communiqué leurs données lors de l'enquête de 2004 et tout particulièrement le regretté Jean Pourreau (LPO) et Yvon Kerninon (GOB). Nous remercions Patricia Le Quilliec (INRA) et Pâméla Lagrange (ENVN) pour leur travail en laboratoire comme sur le terrain.

RÉFÉRENCES

- BLAIR, M.J., MCKAY, H., MUSGROVE, A.J. & REHFISH, M.M. (2000). — *Review of the status of introduced non-native waterbird species in the Agreement area of the African-Eurasian Waterbird Agreement*. Report of BTO, Thetford.
- BOLNICK, D.I., SVANBÄCK, R., FORDYCE, J.A., YANG, L.H., DAVIS, J.M., HULSEY, C.D. & FORISTER, M.L. (2003). — The ecology of individuals : incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.*, 161 : 1-28.
- BROUSSEAU, P., LEFEBVRE, J. & GIROUX, J.F. (1996). — Diet of ring-billed gull chicks in urban and non-urban colonies in Québec. *Colonial Waterbirds*, 19 : 22-30.
- BROWN, L.H., URBAN, E.K. & NEWMAN, K. (1982). — *The Birds of Africa, Vol 1*. Academic Press, London.

- CLARK, R.A. (1979). — The food of the sacred ibis at Pretoria, Transvaal. *Ostrich*, 50 : 104-111.
- CLARK, R.A. & CLARK, A. (1979). — Daily and seasonal movements of the sacred ibis at Pretoria, Transvaal. *Ostrich*, 50 : 94-103.
- CLERGEAU, P., FOURCY, D., REEBER, S. & YÉSOU, P. (2010). — Spatio-temporal comparison of nest distribution in an introduced and a native Threskiornithidae species (Aves) at Grand Lieu Lake, France. *Oryx*, in press.
- CLERGEAU, P., LEVESQUE, A. & LORVELEC, O. (2004). — The precautionary principle and biological invasion: the case of the House Sparrow on the Lesser Antilles. *Internat. J. Pest Managt.*, 50 : 83-89.
- CLERGEAU, P., YÉSOU, P. & CHADENAS, C. (2005). — *Ibis sacré* Threskiornis aethiopicus, *état actuel et impacts potentiels des populations introduites en France métropolitaine*. Rapport INRA-ONCFS, Rennes – Nantes.
- CLERGEAU, P. & YÉSOU, P. (2006). — Behavioural flexibility and numerous potential sources of introduction for the sacred ibis: causes of concern in Western Europe ? *Biological Invasions*, 8 : 1381-1388.
- CRAMP, S. (ed.) (1977). — *The birds of the Western Palearctic. Vol 1*. Oxford University Press, Oxford.
- DAISIE (DELEVRING ALIEN INVASIVE SPECIES INVENTORIES FOR EUROPE) (2009). — *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (eds) (1992). — *Handbook of the Birds of the World. Vol. 1*. Lynx Edicions, Barcelona.
- HANCOCK, J.A., KUSHLAN, J.A. & KIAHL, M.P. (1992). — *Storks, ibises and spoonbills of the World*. Academic Press, London.
- HARRISON, J.A., ALLAN, D.G., UNDERHILL, L.G., HERREMANS, M., TREE, A.J., PARKER, V. & BROWN, C.J. (1997). — *Atlas of Southern Africa birds*. Birdlife South Africa.
- HERRING, G. & GAWLIK, D.E. (2008). — Potential for successful population establishment of the nonindigenous sacred ibis in the Florida Everglades. *Biological Invasions*, 10 : 969-976.
- HUME, P.E. (2006). — Beyond control : wider implications for the management of biological invasions. *J. Appl. Ecol.*, 43 : 835-847.
- JESCHKE, J.M. & STRAYER, D.L. (2005). — Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *P.N.A.S.*, 102 : 7198-7202.
- KAYSER, Y., CLÉMENT, D. & GAUTHIER-CLERC, M. (2005). — L'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* sur le littoral méditerranéen français : impact sur l'avifaune. *Ornithos*, 12 : 84-86.
- KOPIJ, G. (1999). — Breeding ecology of the Sacred ibis *Threskiornis aethiopicus* in the Free State, South Africa. *S. Afri. J. Wildl. Res.*, 29 : 25-30.
- LAGRANGE, P. (2008). — *Étude du comportement d'alimentation des Ibis sacrés* Threskiornis aethiopicus en Loire Atlantique. Rapport de Master, Université de Nantes — Ecole Vétérinaire de Nantes.
- MARION, L. & MARION, P. (1994). — Première installation spontanée d'une colonie d'ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* au lac de Grand-lieu, données préliminaires sur la production en jeunes et sur le régime alimentaire. *Alauda*, 62 : 275-280.
- MARTIN, J.M., FRENCH, K. & MAJOR, R.E. (2007). — The pest status of Australian white ibis (*Threskiornis molucca*) in urban situations and the effectiveness of egg-oil in reproductive control. *Wildlife Research*, 34 : 319-324.
- PEJCHAR, L. & MOONEY, H.A. (2009). — Invasive species, ecosystem services and human well-being. *TREE*, 24 : 497-204.
- RAMOS, R., RAMIREZ, F., SANPERA, C., JOVER, L. & RUIZ, X. (2009). — Feeding ecology of yellow-legged gulls *Larus michahellis* in the western Mediterranean: a comparative assessment using conventional and isotopic methods. *Marine Ecology-Progress Series*, 377 : 289-297.
- REEBER, S. (2010). — *Note de synthèse sur l'Ibis sacré* Threskiornis aethiopicus au Lac de Grand-Lieu en 2009. Rapport SNPN, Paris.
- SIMBERLOFF, D. (2003). — How much information on population biology is needed to manage introduced species ? *Cons. Biol.*, 17 : 83-92.
- SMITH, A. (2009). — *Population ecology of the Australian White Ibis in the urban environment*. Ph D of University of Sydney.
- URBAN, E.K. (1974). — Breeding of sacred ibis at the lake Shala, Ethiopia. *Ibis*, 116 : 265-277.
- VASLIN, M. (2005). — Prédation de l'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* sur des colonies de sternes et de guifettes. *Ornithos*, 12 : 106-109.
- VIDAL, E., MÉDAIL, F. & TATONI, T. (1998). — Is the yellow-legged gull a superabundant bird species in the Mediterranean? Impact on fauna and flora, conservation measures and research priorities. *Biodiversity and Conservation*, 7 : 1013-1026.
- WILLIAMS, A.J. & WARD, V.L. (2006). — Sacred Ibis and Gray Heron predation of Cape Cormorant eggs and chicks; and a review of ciconiiform birds as seabird predators. *Waterbirds*, 29 : 321-327.
- WILLIAMSON, M. (1996). — *Biological invasions*. Chapman and Hall, London.
- YÉSOU, P., CABELGUEN, J. & POTIRON, J.L. (2006). — Quelques aspects de la reproduction de l'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* dans l'estuaire de la Loire. *Alauda*, 74 : 421-427.
- YÉSOU, P. & CLERGEAU, P. (2005). — Sacred Ibis: a new invasive species in Europe. *Birding World*, 18 : 517-526.