

## DÉFINITION DES HABITATS POTENTIELS DU HÉRON CENDRÉ *Ardea cinerea* PAR L'ANALYSE DU PAYSAGE ET DE SA NICHE ÉCOLOGIQUE

Benjamin BOISTEAU & Loïc MARION <sup>(3)</sup>

**Definition of potential habitats of Grey Heron using landscape analysis and the species ecological niche.** Having almost disappeared from France at the beginning of the 20<sup>th</sup> century because of human disturbances, Grey Heron *Ardea cinerea* is progressively re-colonising its original breeding range. The Loire Atlantique played a key role in this process in western France. The present study takes this département as an example to test the relationships between landscape parameters and the distribution of the 25 breeding colonies known in 1994, aiming to identify the species ecological niche and its future expansion as modelled from existing potential habitats. The Ecological Niche Factorial Analysis Method (ENFA) enabled us to identify the main eco-geographical parameters for the species in this area (area of wetland, length and spacing of ditches, distance from the coast, landscape heterogeneity, altitude, human density) which explained 98.3% of the marginality and 96.6% of the specialisation. In this département, which was colonized from the beginning of the XX<sup>th</sup> century, Grey Heron use almost all potential habitats, excepted three small areas which will probably be colonized



A.C. Zwaga

rapidly. An important part of the département appears unfavourable to the species (hedgerows and crops landscape).

**Mots clés :** Héron cendré, Habitat, Analyse du paysage, Niche écologique.

**Key words:** Grey Heron, Habitat, Eco-geographical parameters, Ecological niche.

<sup>(3)</sup> CNRS UMR 6553 ECOBIO, équipe de Biologie des population et de la conservation, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, bât. 25, F-35042 Rennes cedex (benjamin.boisteau@etudiant.univ-rennes1.fr).

### INTRODUCTION

Si le Héron cendré (*Ardea cinerea*) était probablement présent sur l'ensemble du territoire français au début du XIX<sup>e</sup>, des décennies de persécution conduisirent l'espèce à une quasi-disparition du pays à la fin de ce siècle (MARION, 1997a),

avec une seule colonie importante que protégeaient depuis des siècles les propriétaires d'un château de la Marne à Ecury le Grand (MARION *et al.*, 2000), mais qui fut presque détruite pendant la première guerre mondiale, tandis qu'une colonie née en 1882 à Plancy l'Abbaye dans l'Aube réussissait à se développer sans à-coup (BROSSELIN, 1974).



**PHOTO 2.**— Bagueage de Hérons cendrés en forêt de Clairmarais (Pas-de-Calais) le 13 mai 1934 : André ROPARS, bagueur, POULIQUEN, Brigadier des Eaux et Forêts, François BUZIN, Grimpeur, bucheron à Iwuy.  
*Ringing Grey Heron in the Clairmarais forest (Pas-de-Calais) on the 13<sup>th</sup> of May 1934.*

paysage peuvent-ils déterminer la répartition et l'importance des colonies de Hérons cendrés après ce long processus de recolonisation, et peuvent-ils permettre de prédire la taille future de la population à l'équilibre? C'est ce que nous avons voulu tester du point de vue méthodologique avec l'exemple de la population de Loire Atlantique, où le lac de Grand-Lieu détient toujours le record de la colonie française la plus importante, mais que côtoient de nombreuses autres colonies de taille très variable. Celles-ci permettent de tester notre hypothèse de manière optimale, dans des conditions de quasi-saturation de la population qui exacerbent l'utilisation de toutes les ressources disponibles et où l'absence de nidifications dans certains secteurs traduit bien celle de facteurs favorables, contrairement aux populations non saturées où l'interprétation de la présence-absence est délicate.

Le rôle du paysage dans la distribution des populations animales suscite un intérêt croissant mais est encore globalement assez mal connus, et

varie fortement selon la biologie des espèces considérées (ATAURI & LUCIO, 2001), notamment selon leur caractère spécialiste ou opportuniste et leurs capacités de déplacement. La prise en compte des éléments influençant la présence de l'espèce est donc indispensable dans l'établissement de cartes de qualité d'habitat. Ces cartes peuvent être effectuées *via* la méthode de l'Ecological Niche Factor Analysis (ENFA, HIRZEL *et al.*, 2002) qui compare la distribution des prédicteurs écogéographiques pour les sites où l'espèce est présente avec la distribution des prédicteurs sur l'ensemble de la zone d'intérêt.

Dans la présente étude, nous prendrons en compte le rôle joué par différents éléments du paysage à l'aide de l'ENFA., afin d'établir les potentialités d'habitat pour les hérons en Loire-Atlantique, et de voir en fonction des zones déjà colonisées, quels sont les endroits où l'espèce pourrait potentiellement s'installer dans les années futures.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Données sur le Héron cendré

L'inventaire national des héronnières de France de 1994 (MARION, 1997b), a servi de base de données pour les Hérons cendrés dans le cadre de cette étude, en se limitant à la Loire Atlantique pour cette étude méthodologique.

De cet inventaire ont pu être extraites les données de localisation des colonies (FIG. 1) ainsi que les effectifs de chacune d'entre elles, obtenus par le recensement quasi-exhaustif des nids occupés entre mai et juillet 1994. Le recensement des colonies a été effectué par un nombre relativement limité d'observateurs spécialisés par secteurs géographiques afin de limiter les erreurs de comptage et l'oubli de colonies, dont la distribution a été vérifiée par une recherche aérienne dans les secteurs difficiles. La distribution des colonies repro-

duit donc fidèlement la réalité de l'occupation du milieu par les oiseaux.

### Données environnementales

Vingt-deux variables ont été utilisées (TAB. I) pour décrire la Loire-Atlantique suivant un quadrillage 100 x 100 m. La première utilisée est l'altitude. Les données proviennent de "the Shuttle Radar Topography Mission" (SRTM).

Un des facteurs influençant le plus la position des colonies de Héron cendré est le réseau hydrographique (MARION, 1988; BOISTEAU, 2002). Dans cette étude le réseau est décrit par neuf variables: distance à la côte, distance des rivières naturelles, distance des douves, longueur de douves dans un rayon de 1-5 ou 10-km autour de chacun des *pixels* de la carte, et la superficie d'estran dans ces trois mêmes rayons. Ces données sont issues de BD-Carthage vs 2.4 (IGN 1996).

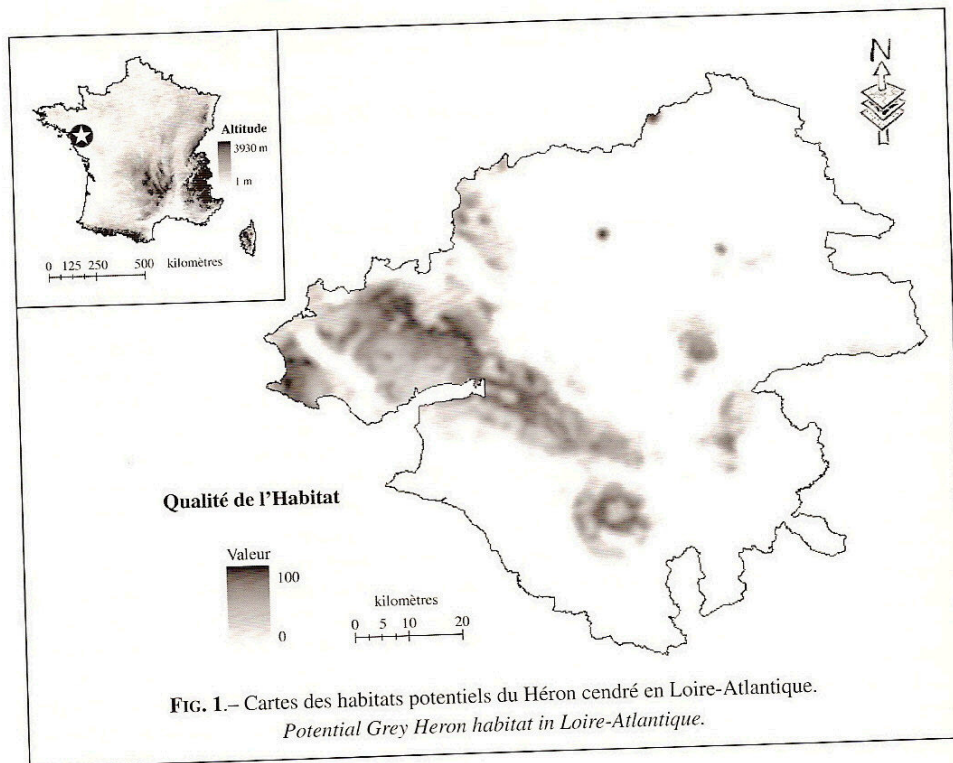


TABLEAU I. – Variables utilisées pour la description du paysage de la Loire-Atlantique.  
Variables used to describe Loire-Atlantique landscapes.

ABRÉVIATION	NOM DES VARIABLES	SOURCE
altitude	Altitude	USGS
dist_rivière	Distance d'une rivière (m)	IGN
dist_plage	Distance d'une côte sans falaises ni zones rocheuse (m)	IGN
dist_douve	Distance d'une douve (m)	IGN
long_douves_1km	Longueur de douves dans un rayon d'1 Km autour de chaque <i>pixel</i> (m)	IGN
long_douves_5km	Longueur de douves dans un rayon de 5 Km autour de chaque <i>pixel</i> (m)	IGN
long_douves_10km	Longueur de douves dans un rayon de 10 Km autour de chaque <i>pixel</i> (m)	IGN
surf_estran-1km	Superficie d'estran dans un rayon d'1 Km autour de chaque <i>pixel</i> (Ha)	IGN
surf_estran-5km	Superficie d'estran dans un rayon de 5 Km autour de chaque <i>pixel</i> (Ha)	IGN
surf_estran-10km	Superficie d'estran dans un rayon de 10 Km autour de chaque <i>pixel</i> (Ha)	IGN
long_routes_1km	Longueur de routes dans un rayon d'1 Km autour de chaque <i>pixel</i> (m)	IGN
nb_habit_1km	Nombre d'habitants dans un rayon d'1 Km autour de chaque <i>pixel</i>	INSEE
nb_habit_5km	Nombre d'habitants dans un rayon de 5 Km autour de chaque <i>pixel</i>	INSEE
nb_habit_10km	Nombre d'habitants dans un rayon de 10 Km autour de chaque <i>pixel</i>	INSEE
dist_ville	Distance d'une ville (m)	IFEN
het_1km	Hétérogénéité dans un rayon d'1 Km autour de chaque <i>pixel</i>	IFEN
het_5km	Hétérogénéité dans un rayon de 5 Km autour de chaque <i>pixel</i>	IFEN
het_10km	Hétérogénéité dans un rayon de 10 Km autour de chaque <i>pixel</i>	IFEN
dist_foret	Distance d'une forêt (m)	IFEN
surf_marais_1km	Superficie de marais dans un rayon d'1 Km autour de chaque <i>pixel</i> (Ha)	IFEN
surf_marais_5km	Superficie de marais dans un rayon de 5 Km autour de chaque <i>pixel</i> (Ha)	IFEN
surf_marais_10km	Superficie de marais dans un rayon de 10 Km autour de chaque <i>pixel</i> (Ha)	IFEN

Un autre facteur essentiel déterminant la distribution des espèces est la perturbation liée à l'homme (NISBET, 2000), paramètre difficile à quantifier. Nous avons utilisé des indices indirects comme la longueur de routes dans un rayon de 1 kilomètre entourant chaque *pixel*, mais également le nombre d'habitants présent dans les rayons de 1, 5 et 10 km autour de chacun des *pixels*. Ces données proviennent du recensement de la population de 1999 (INSEE 1999). Les perturbations humaines ont également été considérées par la distance aux villes (CORINNE Land Cover, IFEN 1994).

La structure du paysage est également un élément qui influence la distribution de nombreuses espèces (BUREL & BAUDRY, 1999). Nous avons donc considéré l'hétérogénéité à trois échelles (1-5-10 km autour de chaque *pixel*), en utilisant l'indice de BAUDRY-BUREL (BUREL & BAUDRY, 1999) qui dérive de l'indice de diversité de SHANNON. Nous

avons également calculé la distance de la forêt la plus proche et la superficie de marais dans les rayons de 1-5-10 km autour de chaque *pixel* d'après les données CORINNE Land Cover (IFEN, 1994).

#### Traitement des données

**Modèle de l'ENFA.** – L'ENFA est une nouvelle approche statistique visant à créer des fonctions de potentialité d'habitat (HIRZEL *et al.*, 2002). Basée sur la théorie de la niche écologique d'HUTCHINSON (1957), cette méthode permet de définir les variables écogéographiques qui caractérisent la présence de l'espèce.

Cependant, par opposition aux méthodes statistiques classiques comme les Modèles Linéaires Généralisés (GLM), les modèles de l'ENFA ne nécessitent pas de données d'absence de l'espèce (HIRZEL *et al.*, 2002). Cette méthode compare la distribution des variables écogéographiques pour



les données de présence de l'espèce par rapport à celles de l'ensemble de la zone d'étude. Les variables environnementales, comme pour une analyse en composante principale (ACP), sont compilées en de nouveaux facteurs non corrélés. Par contre, contrairement aux ACP, ces nouveaux facteurs ont une valeur biologique, le premier facteur caractérisant la marginalité (M) de l'espèce, c'est-à-dire les variables pour lesquelles la niche de l'espèce est significativement différente des conditions globalement rencontrées sur l'ensemble du territoire. Les facteurs suivants expliquent la spécialisation (S) de l'espèce, c'est-à-dire comment se restreint la niche de l'espèce par comparaison aux conditions globales présentes sur l'aire d'étude. On peut également exprimer cette spécialisation par la tolérance (T) de l'espèce vis-à-vis de son habitat. Celle-ci étant l'inverse de la spécialisation ( $T = 1/S$ ).

Une partie des facteurs explique l'essentiel de l'information. Seuls ceux retenus avec la distribution "*Broken-stick*" de MAC-ARTHUR (HIRZEL *et al.*, 2002) sont utilisés pour créer les cartes de potentialité d'habitat. Dans notre cas, l'ENFA a montré des corrélations entre les 22 variables analysées. Afin d'améliorer la force de l'analyse, 13 ont été supprimées, ne restant plus que l'altitude, la distance à la côte, la distance aux douves, l'hétérogénéité dans le rayon de 10 km, la longueur de douves dans le rayon de 1 km, le nombre d'habitants dans le rayon de 10 km, la superficie de marais dans le rayon de 5 km et la superficie de marais dans le rayon de 10 km. Ces 9 variables environnementales restantes ont été normalisées en utilisant la transformation "*Box-Cox*". Quatre axes ont été retenus par la méthode de MAC-ARTHUR (HIRZEL *et al.*, 2002), le premier décrivant la marginalité de l'espèce et les trois suivants sa spécialisation, qui expliquent 98,3 % de la marginalité et 96,6 % de la spécialisation.

Comme algorithme de potentialité d'habitat nous avons utilisé "*the harmonic mean*" (HIRZEL *et al.*, sous presse). Cette moyenne donne beaucoup de poids aux points de présence de l'espèce lorsque le nombre de données de présence est faible comme pour nous dans le cas de la Loire-Atlantique puisque nous avons focalisé l'analyse sur les colonies de reproduction et non pas sur la répartition des individus sur les zones alimentaires.

Le modèle a été validé par *jack-knife* (FIELDING & BELL, 1997). Les données de présence de l'espèce sont répertoriées en dix sous-échantillons de même taille, neuf pour calibrer les cartes de potentialité d'habitat et le dernier pour évaluer le résultat. Dix répétitions de cette procédure permettent de calculer une moyenne et un écart-type. Toutes ces opérations sont réalisées avec le logiciel *Biomapper v3* (HIRZEL *et al.*, 2004).

## RÉSULTATS

### L'analyse factorielle de la niche écologique (ENFA)

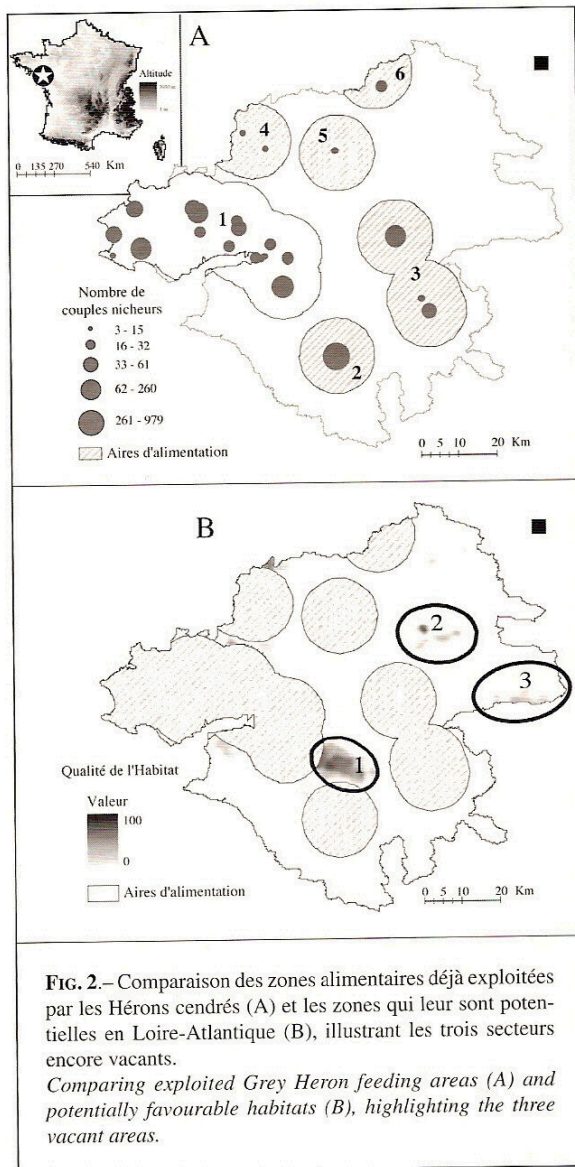
Cette analyse a permis de mettre en évidence une certaine marginalité de l'espèce ( $M = 1,629$ ) en comparaison avec les conditions globales présentes sur l'ensemble de la zone d'étude. De plus, l'analyse décrit l'espèce comme une spécialiste qui tolère peu de variation quant à son habitat ( $T = 0.302$ ). En Loire-Atlantique, les Hérons cendrés cherchent à établir leur colonie dans des sites à basse altitude proches de grandes aires marécageuses avec un réseau de douves important mais néanmoins hétérogène au niveau de l'occupation de l'espace à une large échelle. L'habitat du Héron cendré ainsi défini, la carte de ses habitats potentiels a pu être édifiée pour l'ensemble de la Loire-Atlantique (FIG. 1).

Dans ce département, le Héron cendré est largement présent avec 25 colonies (FIG. 2-A). Lorsque l'on effectue un recoupement entre les zones alimentaires déjà utilisées par les hérons en 1994 (en prenant sur la figure 2 un rayon moyen de 10 km autour de chaque colonie) et les habitats potentiels que l'on a définis au préalable (FIG. 2-B), on met en évidence que l'essentiel des zones favorables aux hérons est déjà utilisé par celui-ci, et qu'il ne reste plus que trois zones à coloniser.

### Discussion

Le Héron cendré est une espèce coloniale qui se nourrit, en grande partie sur des territoires alimentaires individuels (MARION, 1984, 1989), de proies essentiellement aquatiques pendant la période de reproduction (HAFNER & MOSER, 1980; MARION, 1988, 1997a). L'emplacement de la colonie n'est donc pas choisi au hasard, et dépend du





rapport coût-bénéfice entre la tranquillité face à l'homme, la richesse alimentaire des territoires et le coût énergétique des déplacements (MARION & MARION, 1987; MARION, 1988). À large échelle, le seul critère des potentialités alimentaires explique que les hérons préfèrent les régions où les superfi-

cies de zones humides ou le linéaire de rives sont élevées (BOURNAUD *et al.*, 1980; MARION, 1988; GIBBS, 1991; FARINHA & LEITÃO, 1996; GIBBS & KINKEL, 1997), mais toutes ne sont pas forcément encore exploitées. Au-delà des superficies elles-mêmes, c'est surtout le linéaire de rives inclus dans l'aire alimentaire effective de la colonie qui paraissait jusqu'à présent déterminer l'importance des colonies (MARION, 1988). De plus, il existe des différences entre les régions françaises et même entre départements voisins. La relation entre capacité alimentaire et localisation des colonies a longtemps été perturbée par l'Homme. En théorie, les Hérons cendrés devraient localiser leurs colonies généralement au centre de gravité de ces zones, excepté lorsque les perturbations humaines et les caractéristiques du milieu les contraignent à privilégier les sites inaccessibles à l'Homme, ce qui a longtemps été le cas en France avant la protection de l'espèce (MARION & MARION, 1987; MARION, 1988, 1997a), l'exemple le plus spectaculaire de cette stratégie de survie étant celui de la colonie de Grand-Lieu, largement décentrée par rapport à la répartition de ses zones alimentaires (MARION, 1979, 1984, 1989). Par contre le choix de l'emplacement des colonies n'est globalement pas lié à une meilleure connectivité des éléments favorables du paysage (même si ce critère joue pour la colonisation, cf. *infra* et MARION & BOISTEAU en prép.), contrairement à de nombreuses espèces (FAHRIG & MERRIAM, 1985; BENNETT, 1990), en raison des capacités volières du héron qui lui permettent

de s'affranchir des obstacles. On retrouve ces principes généraux dans la répartition de population de Hérons cendrés de Loire-Atlantique, qui est très influencée dans son choix du site de nidification par la présence d'importantes zones de marais caractérisées par un maillage très dense de douves de petite

taille. Ces éléments du paysage fournissent aux oiseaux des eaux peu profondes dans lesquelles ils peuvent facilement se nourrir. Ceci permet également d'expliquer leur attirance pour les zones de faible altitude. En effet, ce sont des zones facilement inondables et donc très accueillantes pour les communautés de poissons. (KUSHLAN, 1976B, FEUNTEUN & MARION, 1994). Dans certaines régions, la densité de poissons peut y augmenter fortement par concentration des proies en fin d'inondation qui peut intervenir pendant la saison de reproduction (KUSHLAN, 1976a, 1986), mais aussi en raison de la reproduction des poissons elle-même. La prédation est alors plus aisée, et garantit aux hérons un meilleur succès reproducteur (KUSHLAN, 1976a, b), directement lié à la richesse du territoire alimentaire et à ses types de proies (MARION & MARION, 1987). À l'échelle de la Loire-Atlantique, on remarque que les Hérons cendrés évitent les zones trop homogènes, qui concernent ici principalement les grandes zones de cultures, aux potentialités alimentaires faibles. Globalement, la répartition de l'espèce dans ce département est très concentrée sur la partie ouest, qui accueille les principaux marais, et se raréfie vers l'est, principalement occupée par le bocage et les cultures ou prairies, milieux sub-optimaux où la colonisation a été plus récente et laborieuse, et n'est pas achevée. La carte de potentialité de l'habitat permet de montrer que trois zones n'étaient pas encore colonisées en 1994 (FIG. 2B). La zone 1, curieusement incluse dans la principale aire de distribution de l'espèce mais à la limite des grands marais de Brière et de l'estuaire de la Loire, et les zones 2 et 3 incluses dans le bocage et qui sont-elles bien distinctes des zones déjà utilisées. Le recensement de 2000 (DUFLAND *et al.*, 2005; MARION, 2005) a déjà confirmé l'une des prédictions du modèle, avec une nouvelle colonie sur la commune de Varades. L'aire alimentaire 3 dans laquelle elle se situe (FIG. 2A) a connu entre 1994 et 2000 des augmentations d'effectif de 48 % passant de 316 à 468 couples nicheurs. Du fait de cette très forte augmentation, certains individus ont dû être obligés de se reporter vers des zones favorables voisines, en l'occurrence la zone potentielle 3 (FIG. 2B). La zone potentielle 2 est plus proche que la 3 de l'aire alimentaire 3, elle aurait donc dû être colonisée avant. Mais ici la connectivité du paysage paraît avoir joué en rôle (ne

serait-ce qu'à travers les zones alimentaires déjà utilisées par les colonies existantes), puisqu'il a suffi aux hérons de remonter le cours de la Loire, alors que la zone 2 est séparée par une importante zone de milieux défavorables et est donc probablement peu utilisée. Quant à la zone potentielle 1, elle est incluse dans les aires alimentaires des colonies existantes dont l'effectif important implique un rayon d'action de 10 à 20 km (la modélisation retenue ici se basant sur un rayon fixe de 10 km). Ces colonies n'ont par ailleurs connu qu'une augmentation faible de leurs effectifs (20 %). Ces deux facteurs peuvent largement expliquer que cette zone n'ait pas encore suscité la création d'une nouvelle colonie

Le fait de prendre un rayon d'action alimentaire des colonies de 10 km comme dans le cas présent, ou un rayon différent, par exemple proportionnel à l'effectif de la colonie comme c'est le cas en réalité (de 5 à 25 km pour le rayon moyen de tous les oiseaux d'une colonie selon l'effectif de la colonie, MARION, 1988; MARION & MARION, 1987) n'est pas anodin dans une analyse du rôle des paramètres du paysage (MARION & BOISTEAU, en prép.) mais il ne modifie pas fondamentalement la carte de potentialité de l'habitat dans le cas présent, ni les principales prédictions du modèle.

#### REMERCIEMENTS

Cette étude a été soutenue par la SESLG. Nous remercions P. MARION et les associations LPO Loire Atlantique et Bretagne Vivante qui ont participé au recensement des héronnières. Nous remercions également, A. ACOU, A. CARPENTIER, J. LE GENTIL, G. LE LAY, J-M PAILLISSON, O. TIMSIT et L. VALERY, pour leurs commentaires et leur aide au cours des analyses.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ATAURI (J.A.) & LUCIO (J.V.) 2001.— The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology*, 16: 147-159.
- BENNETT (A.F.) 1990.— Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment. *Landscape Ecology*, 4: 109-122.
- BOISTEAU (B.) 2002.— *Rôle de la structure du paysage hydrographique dans la distribution*



- spatiale des colonies de Hérons cendrés* Ardea cinerea. Rapport de DEA d'Eco-Ethologie Evolutive, Université Rennes I. 27 p. • BOURNAUD (M.), LEDANT (J.P.), BROYER (J.) & RICHOUX (M.) 1980.— Influence des paramètres physiologiques du milieu étang sur la distribution des oiseaux en période de nidification. *Le Bièvre*, 2: 25-47. • BUREL (F.) & BAUDRY (J.) 1999.— *Écologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. éd. tec & doc. 359 p. • BROSSELIN (M.) 1974.— Hérons arboricoles de France. *Rapport SNPN-Ministère de la Qualité de la Vie*.
- DUFLAND (J.F.), MARION (L.) & POURREAU (J.) 2005.— Grands échassiers et cormorans nicheurs en 2000 en Loire Atlantique. *Spatule*, sous presse.
  - FAHRIG (L.) & MERRIAM (G.) 1985.— Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66: 1762-1768. • FARINHA (J.C.) & LEITÃO (D.) 1996.— The size of Heron colonies in Portugal in relation to foraging Habitat. *Colonial Waterbirds*, 19 (special publication n° 1): 108-114. • FEUNTEUN (E.) & MARION (L.) 1994.— Assessment of Grey Heron predation on fish communities: The case of the largest European colony. *Hydrobiologia*, 279/280: 327-344 • FIELDING (A.H.) & BELL (J.F.) 1997.— A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38-49.
  - GIBBS (J.P.) 1991.— Spatial relationships between nesting colonies and foraging areas of Great Blue Herons. *Auk*, 108: 764-770. • GIBBS (J.P.) & KINKEL (L.K.) 1997.— Determinants of the Size and location of Great Blue Heron colonies. *Colonial Waterbirds*, 20 :1-7.
  - HAFNER (H.) & MOSER (M.) 1980.— Les hérons et la pisciculture en Camargue. *Bull. Scient. et tech. O.N.C., spec. Aquacultures-Zones humides*: 255-260. • HIRZEL (A.H.), HAUSSEUR (J.), CHESSEL (D.) & PERRIN (N.) 2002.— Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83: 2027-2036 • HIRZEL (A.H.) & ARLETTAZ (R.) 2003.— Modelling habitat suitability for complex species distributions by the environmental-distance geometric mean. *Environmental Management*, 32: 614-623 • HIRZEL (A.H.), HAUSSEUR (J.) & PERRIN (N.) 2004.— *Biomapper 3.1*. Division of Conservation Biology, Univ. Berne. URL: <http://www.unil.ch/biomapper>. • HUTCHINSON (G.A.) 1957.— Concluding remarks. *Cold Spring Harbour symposium on quantitative biology*, 22: 415-427.
  - IFEN (Institut Français de l'Environnement).1994.— *Corinne Land Cover*. [www.ifen.fr](http://www.ifen.fr) • IGN (Institut Géographique National) 1996.— *BD Carthage – version 2.4*. [www.ign.fr](http://www.ign.fr) • INSEE (Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques) 1999.— *Populations légales au recensement de la population en mars 1999*. [http://www.insee.fr/fr/ffc/pop\\_legale/accueil\\_pop.asp](http://www.insee.fr/fr/ffc/pop_legale/accueil_pop.asp)
  - KUSHLAN (J.) 1976a.— Wading bird predation in a seasonally fluctuating pond. *Auk*, 93: 464-476. • KUSHLAN (J.) 1976b.— Environmental stability and fish community diversity. *Ecology*, 57: 821-825. • KUSHLAN (J.) 1986.— Responses of wading birds to seasonally fluctuating water levels: strategies and their limits. *Colonial Waterbirds*, 9: 155-162.
  - MARION (L.) 1979.— *Stratégies d'utilisation du milieu des colonies de Hérons cendrés* Ardea cinerea L. en Bretagne. Thèse de Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle d'éco-éthologie, Univ. Rennes I. 348 p. • MARION (L.) 1984.— Mise en évidence par biotéléométrie de territoires alimentaires individuels chez un oiseau colonial, le Héron cendré *Ardea cinerea*. Mécanisme de répartition et de régulation des effectifs des colonies de hérons. *L'Oiseau et R.F.O.*, 54: 1-78. • MARION (L.) 1987.— Controverse à propos du rôle du territoire chez les animaux. *Encyclopedia Universalis*: 249-252. • MARION (L.) 1988.— *Evolution des stratégies démographiques, alimentaires et d'utilisation de l'espace chez le Héron cendré en France: importance des contraintes énergétiques et humaines*. Thèse d'état, Université de Rennes I. 744 p • MARION (L.) 1989.— Territorial feeding and colonial breeding are not necessarily mutually exclusive spatial occupation systems: the case of the Grey Heron *Ardea cinerea*. *Journal of Animal Ecology*, 58: 693-710. • MARION (L.) 1991.— *Inventaire National des héronnières de France 1989: Héron cendré, Héron bihoreau; Héron garde-bœufs, Héron crabier, Aigrette garzette*. M.N.H.N., Univ. Rennes I, and SESLG, Ministère de l'Environnement. 75 p. • MARION (L.) 1994.— Le Héron cendré. p. 2-5 in YEATMAN-BERTHELOT (D.) & JARRY (G.) (eds), *Nouvel Atlas des Oiseaux nicheurs de France*. S.O.F. Paris. • MARION (L.) 1997a.— Les populations de Hérons cendrés en Europe et leur impact sur l'activité piscicole. pp. 101-132 in CLERGEAU (P.) (ed.), *Oiseaux à risques en ville et en campagne*. INRA Editions, Paris. • MARION (L.) 1997b.— *Inventaire national des*





- héronnières de France 1994: Héron cendré, Héron pourpré, Héron bihoreau, Héron crabier, Héron garde-bœufs, Aigrette garzette.* Editions du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 119 pp. • MARION (L.) 2005.— *Inventaire National des héronnières de France 2000: Héron cendré, Héron pourpré, Héron bihoreau, Héron garde-boeufs, Héron crabier, Aigrette garzette, Grande Aigrette.* Université Rennes1, sous presse.
- MARION (L.) & MARION (P.) 1987.— Conséquences de la protection du Héron cendré sur sa dynamique de population et sur ses stratégies d'occupation de l'espace en France. *Revue d'Ecologie Terre et Vie*, supplément 4: 261-270.
  - MARION (L.), VAN VESSEM (J.) & ULENAERS (P.) 2000.— Herons in Europe. pp. 1-31 in KUSHLAN (J.) & HAFNER (H.) (Eds), *Herons Conservation.* Academic Press, San Diego (USA).
  - MARION (L.) & BOISTEAU (B.) 2005.— Is the spatial distribution of Grey Herons breeding colonies related to the landscape structure of feeding areas? (à paraître).
  - NISBET (I.C.T.) 2000.— Disturbance, habituation, and management of waterbird colonies. *Waterbirds*, 23 : 312-332.
-