

MASTER 2 PATRIMOINE NATUREL ET BIODIVERSITÉ
-ANNÉE 2017/2018-

RAPPORT DE STAGE - septembre 2018



Effets des relations interspécifiques sur l'utilisation de l'espace chez
la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* et la Chevêchette
d'Europe *Glaucidium passerinum* dans le Massif central

DESCHAMPS LOLA

Structure d'accueil : Parc Naturel Régional du Livradois-Forez

Responsable de Stage : CORBEL Jean-Claude – chargé de mission espèces et activités de
pleine nature

Co-responsables Master PNB

Anne-Marie Cortesero

Maryvonne Charrier

Frédéric Ysnel



Projet cofinancé par:



L'Union Européenne.
L'Europe s'engage dans le Massif
central avec le fonds européen
de développement régional



Opération soutenue par l'État
FONDS NATIONAL
D'AMÉNAGEMENT
ET DE DÉVELOPPEMENT
DU TERRITOIRE



Remerciements

Le rendu de ce rapport marque la fin de mon stage de six mois sur le sujet « *Caractérisation des peuplements forestiers favorables aux petites chouettes de montagne et élaboration d'une stratégie de sensibilisation à la haute valeur écologique en forêt* » à la Maison du Parc Naturel Régional du Livradois-Forez. Je tiens à remercier très sincèrement toute l'équipe du Parc, du pôle Biodiversité comme des autres, pour leur accueil chaleureux, leur bonne humeur et pour l'ambiance conviviale qui règne au sein de l'équipe. Je remercie tout spécialement mon maître de stage Jean-Claude Corbel, pour son encadrement de qualité, nos discussions constructives et pour m'avoir permis de découvrir ce magnifique territoire et de réaliser un stage passionnant ! Je remercie également la responsable du pôle Biodiversité Nadine Nogaret, sur qui j'ai toujours pu m'appuyer durant ce stage.

Je remercie également Coline, pour avoir supporté de partager mon bureau pendant six mois, pour le soutien quotidien qu'elle m'a apporté et surtout pour son humour et son indétronable bonne humeur !

En parallèle, le rendu de ce rapport marque également la fin de mes études supérieures, du moins dans l'immédiat ! J'adresse de chaleureux remerciements à Maryvonne Charrier, Frédéric Ysnel et Anne-Marie Cortesero pour avoir créé un master qui a su répondre parfaitement à mes attentes et qui furent deux années profondément enrichissantes et formatrices.

Je remercie également toute l'équipe d'enseignement qui a permis de constituer mon bagage universitaire, et en particulier Maryvonne Charrier, Frédéric Ysnel, Denis Poinsot, Vincent Jung, Simon Chollet, Alexandre Carpentier, Sébastien Dugravot, Anne-Marie Cortesero et David Renault pour leurs qualités pédagogiques, leurs cours riches, leur niveau d'exigence et les contenus passionnants qu'ils nous ont transmis.

J'adresse tout particulièrement mes remerciements à Maxime Hervé, qui aura su éclairer la promo PNB, ses cours auront été une révélation pour beaucoup d'entre nous et sont à consommer sans modération.

Je remercie également Marine et Margaux, -et même Tristan ! - pour leur bonne humeur et leur humour, tous ces moments de décompression mais aussi pour leur aide et leur soutien à travers cette reprise d'études qui fut parfois éprouvante.

Enfin, un grand merci à mon conjoint, ma maman (qui a notamment imprimé et déposé ce rapport), mon frère et Manon pour leur confiance et leur soutien inébranlables et inconditionnels, sans qui je n'aurais jamais pu en arriver là.

Introduction	p.2
Matériels et méthodes	p.5
1. Site d'étude	p.5
2. Recueil des données	p.5
a. Présence/absence des espèces	p.5
b. Variables environnementales	p.6
c. Niches écologiques	p.10
d. Distances au plus proche voisin	p.10
3. Analyse des données	p.10
a. Variables environnementales	p.10
b. Niches écologiques	p.11
c. Distances au plus proche voisin	p.11
Résultats	p.13
1. Préférences écologiques	p.13
a. Estimation du biais d'échantillonnage	p.13
b. Chevêchette d'Europe <i>Glaucidium passerinum</i>	p.14
c. Chouette de Tengmalm <i>Aegolius funereus</i>	p.16
2. Niches écologiques	p.16
a. Amplitude écologique	p.16
b. Chevauchement des niches	p.17
3. Distances au plus proche voisin	p.17
a. Intraspécifiques	p.17
b. Interspécifiques	p.18
Discussion	p.18
Préférences écologiques et utilisation de l'habitat	p.18
Amplitude écologique	p.21
Structuration spatiale	p.22
Conclusion	p.23
Bibliographie	p.25

La niche écologique d'une espèce représente la place que cette dernière occupe dans un écosystème. Hutchinson (1957) la définit comme un hypervolume où chaque dimension de l'espace représente la valence écologique de l'espèce pour une ressource donnée. Les ressources se rapportent généralement à une des trois grandes directions de la niche écologique : l'espace, le temps et l'alimentation (Schoener 1974). Les espèces utilisant les mêmes ressources peuvent alors être soumises à compétition, qui peut se jouer à une échelle spatiale et/ou temporelle (Schoener 1974). De cette compétition résulte fréquemment une réduction de la niche écologique fondamentale, c'est-à-dire du spectre des ressources potentiellement utilisables par l'organisme. En réalité, la présence de compétiteurs limite cette utilisation à une partie des ressources, formant ainsi sa niche réalisée (Hutchinson, 1957). Selon le principe d'exclusion compétitive de Gause (1936), deux espèces ayant une niche écologique similaire ne peuvent cohabiter de manière durable, leurs interactions aboutissant à terme à l'exclusion de l'une des deux espèces. Ce principe a été beaucoup discuté dans la communauté scientifique, et s'il n'est pas aussi simple qu'il n'y paraît, il semble évident que certains cas de compétition aboutissent à une ségrégation évidente des certaines espèces (Kajtoch & *al.* 2015).

La compétition entre espèces est un facteur majeur d'organisation des communautés, à l'échelle locale comme régionale (Schoener 1974, Yackulic & *al.* 2014, Kajtoch & *al.* 2016). On distingue communément deux types de compétition : premièrement, la compétition par exploitation est le fait de partager l'utilisation d'une ressource limitée; l'utilisation d'une partie de la ressource par une espèce affecte alors directement sa disponibilité pour la seconde. La compétition par interférence, quant à elle, se manifeste par des interactions négatives entre deux espèces, qui se nuisent lors de la recherche ou de l'utilisation de la ressource.

Une guilda est un groupe d'espèces exploitant des ressources similaires de la même manière (Root 1967). De ce fait, la compétition interspécifique entre les espèces qui la composent peut être forte. La guilda des Strigidés regroupe des espèces de rapaces prédateurs étroitement apparentés aux mœurs majoritairement nocturnes. De nombreux cas de compétition intraguilda sont reportés (Hakkarainen & Korpimäki 1996, Vrezec & Tome 2004b, Sergio & *al.* 2007, Bilney & *al.* 2011, Wiens & *al.* 2014, Morosinotto & *al.* 2017). Cette compétition accrue se manifeste parfois par des interactions agonistiques directes, allant de l'intimidation par le chant à l'affrontement physique (Vrh & Vrezec 2006, Pačenovský & Šotnár 2010, Van Lanen & *al.* 2011). Ces comportements typiques d'une territorialité interspécifique impliquent

des conséquences sur l'utilisation de l'espace. Ils donnent lieu à une hiérarchie dont l'enjeu est l'accès prioritaire à la ressource. Chez les Strigidés, la masse corporelle est le principal facteur déterminant de cette hiérarchie : l'espèce la plus grande domine et utilise sa ressource optimale, tandis que la ou les subordonnés peuvent être contraints à utiliser une ressource de moins bonne qualité (Vrezec & Tome 2004a, Sergio & al. 2007, Sergio & Hiraldo 2008, Kajtoch & al. 2015, Morosinotto & al. 2017). Par exemple, dans les Alpes le Hibou Grand-Duc *Bubo bubo* sélectionne en priorité les habitats à plus forte densité de sa proie favorite, desquels il évince sa compétitrice la chouette Hulotte *Strix aluco* (Sergio & al. 2007). Les études des interactions entre Strigidés font même état de nombreux cas de prédation intraguilde, qui peut présenter le double avantage de se nourrir tout en se débarrassant d'un compétiteur potentiel (Sergio & Hiraldo 2008).

En Europe, l'impact de la compétition entre Strigidés sur leur utilisation de l'espace a été relativement bien étudié (Vrezec 2003, Vrezec & Tome 2004a & 2004b, Kajtoch & al. 2015, Kajtoch & al. 2016, Morosinotto & al. 2017, Sergio & al. 2007) et les conséquences sont souvent complexes. Dans les Alpes dinariques, Vrezec & Tome (2004a & 2004b) ont montré que la compétition entre la chouette de l'Oural *Strix uralensis* et la chouette Hulotte aboutit à une ségrégation spatiale forte qui semble bénéficier à la chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*, qui occupe alors préférentiellement les espaces débarrassés de sa prédatrice la Hulotte. Les auteurs suggèrent un cas de facilitation intraguilde, hypothèse réfutée par Kajtoch et ses collaborateurs (2016) qui concluent plutôt à des préférences écologiques communes avec la chouette de l'Oural qu'à un réel évitement de la Hulotte. Quoi qu'il en soit, ces études montrent que les relations intraguilde ont des conséquences majeures sur l'utilisation de l'espace et que cette structuration spatiale complexe résulte à la fois des préférences écologiques des espèces et des interactions de compétition mutuelles entre chacune des espèces.

En France, Les massifs montagneux constituent la limite occidentale de répartition de la Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum* et de la chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*, deux petites espèces boréales largement réparties dans les forêts froides de l'Eurasie. Si elles partagent les forêts avec la chouette Hulotte, elles ne subissent en revanche pas l'influence de la chouette de l'Oural, compétitrice et prédatrice connue pour impacter la structuration spatiale des autres Strigidés, et notamment celles de la chouette de Tengmalm et de la Chevêchette (Vrezec & Tome 2004a et 2004b, Kajtoch & al. 2015, Kajtoch & al. 2016). Ces deux petites espèces sont des nicheurs cavicoles qui cohabitent fréquemment au sein des mêmes habitats forestiers. En Scandinavie, elles entretiennent des relations de compétition

manifestes qui ne semblent toutefois pas les mener à une ségrégation spatiale (Suhonen & al. 2007, Morosinotto & al. 2017). En revanche, dans le sud de la Pologne, elles montrent des patrons de distribution spatialement distincts, l'étude explique cette observation par l'effet de la présence de la chouette Hulotte et de la chouette de l'Oural, et l'hypothèse d'une répartition mutuellement exclusive n'a pas été vérifiée (Kajtoch & al. 2016).

La structuration spatiale entre membres de la guilda étant le résultat d'interactions complexes et multiples propres à un contexte donné, il est possible d'envisager qu'un contexte écologique différent fasse varier les relations de compétition entre espèces. En Europe méridionale, la Chevêchette et la chouette de Tengmalm se cantonnent généralement aux zones boisées des étages montagnard et subalpin. Or, dans le Massif central, cet habitat est présent sur une frange altitudinale restreinte. Il est donc envisageable qu'une disponibilité limitée en habitats favorables entraîne une hausse de la compétition entre les deux espèces qui se matérialiserait par un évitement spatial plus marqué. A ma connaissance, aucune étude n'a encore été menée sur la répartition de l'espace et de l'habitat entre la chouette de Tengmalm et la Chevêchette d'Europe en Europe méridionale.

Dans ce contexte, ce travail vise à préciser les critères de sélection de l'habitat de la Chouette de Tengmalm et de la Chevêchette d'Europe dans le Massif central et à comprendre dans quelle mesure les relations de compétition interspécifique influencent leur organisation spatiale.

En tant qu'espèce dominante, il est envisagé que la chouette de Tengmalm occupe son habitat optimal composé de forêts matures de conifères à proximité de milieux agricoles (Korpimäki 1988, Santangeli & al. 2012, Korpimäki & Hakkarainen 2012, Rajkovic & al. 2013). La Chevêchette, bien que privilégiant également les forêts de conifères, utilise parfois des forêts mixtes et des hêtraies (Henrioux & al. 2003, Shurulinkov & al. 2007, Pačenovský & Shurulinkov 2008, Pačenovský & Šotnár 2010, Barbaro & al. 2016). Il est alors supposé qu'elle utilise davantage ces boisements afin de limiter les coûts liés à la compétition avec la Tengmalm.

Afin d'étudier ces mécanismes, des données issues de quatre années de suivi des deux espèces seront confrontées à des cartographies d'occupation du sol précises, qui permettront tout d'abord de mettre en lumière les caractéristiques de l'habitat influençant la présence de chaque espèce, de caractériser leurs niches écologiques spatiales et enfin de définir dans quelle

mesure la présence de voisins conspécifiques et hétérospécifiques expliquent la structuration spatiale des individus.

Matériels & Méthodes

Site d'étude

L'étude a été réalisée sur une zone montagneuse de l'Est de l'Auvergne, située à environ 50 km au Sud-Est de Clermont-Ferrand et composée de deux massifs : Les monts du Forez (point culminant à 1634m) et le Haut-Livradois (point culminant à 1218m) séparés par la vallée de la Dore (fig.1). L'étude s'est concentrée sur les forêts de l'étage montagnard, où la présence des deux espèces est attestée. La chouette de Tengmalm est suivie depuis plusieurs décennies sur le territoire, la base de données compile plus de 900 données de présence et des preuves de sa reproduction sont régulièrement apportées. La découverte de la Chevêchette d'Europe en Livradois-Forez est plus récente, sa première observation date de 2014. Cependant, la population semble relativement importante, puisque depuis lors plus de 200 données ont été rapportées. Il est probable que cette découverte tardive soit à la fois liée à la grande discrétion de l'espèce et à une récente expansion des populations du Massif central. Par ailleurs, la présence de pics, à l'origine des cavités utilisées par les deux espèces sont bien répartis au sein de la zone d'étude, par conséquent leur influence sur la répartition spatiale des espèces à l'échelle locale est estimée négligeable.

Recueil des données

Les données sont recueillies dans un Système d'Information Géographique via l'utilisation du logiciel QGIS® v.3.0.0.

Présence/absence des espèces

Les données de présence ou d'absence de chaque espèce sont obtenues à partir d'une base de données géolocalisées, mutualisée entre la Ligue de Protection des Oiseaux du Puy-de-Dôme (LPO 63), la Ligue de Protection des Oiseaux de la Loire (LPO 43) et le Parc Naturel Régional du Livradois-Forez (ci-après PNRLF). Les observateurs sont des salariés de ces structures, des bénévoles ou des membres du réseau d'observateurs mis en place par le PNRLF. Seules les

zones forestières situées au-delà de 800m d'altitude sont prospectées. Chaque observateur s'est vu attribuer un ou plusieurs secteur(s) de prospection dans lesquels se trouve un transect de 5km, déployé le long de voiries forestières et doté de 5 points d'écoute distants de 1km. Chaque année, il y effectue deux passages espacés de 15 jours entre le 1^{er} Février et le 1er Avril, au crépuscule (transect aller pour la Chevêchette) et à la nuit tombée (transect retour pour la Tengmalm).

La détection des espèces est réalisée par un protocole de repasse. Un enregistrement audio du chant du mâle est diffusé grâce à un lecteur MP3 et une enceinte portable. Le protocole consiste à effectuer 3 premières minutes d'écoute spontanée, suivies de 30 secondes de diffusion du chant puis 30 secondes d'écoute, le tout répété 3 fois avant une dernière écoute d'une durée de 3 minutes. La diffusion du chant est arrêtée dès lors qu'une réponse est entendue. Pour cette étude, seules les données issues de ce protocole et datant au maximum de 2014 sont utilisées.

Variables environnementales

Pour cette première partie, chaque espèce est étudiée indépendamment. Sous SIG, des zones tampon sont matérialisées autour de chaque point d'écoute. Leur superficie correspond à la surface moyenne du territoire du mâle en période de reproduction, soit des tampons de 67 ha pour la Chevêchette (Barbaro & al 2016) et de 190 ha pour la Tengmalm (Kouba & al. 2017). Afin de garantir l'indépendance des données, ces points sont échantillonnés de manière à ce qu'il n'y ait pas de chevauchement entre les tampons d'une même espèce. Pour ce faire, lorsque les tampons issus de deux points d'écoute se chevauchent, celui issu de la donnée d'écoute la plus récente est conservé. Si l'année est identique, un des deux points est aléatoirement éliminé. Lorsque plus de deux points se chevauchent, la combinaison de points conservée est celle permettant de maximiser le nombre de données. Chaque tampon échantillonné à l'issue de cette phase est appelé territoire. Un territoire est considéré comme favorable dès lors qu'au moins une écoute positive y a été réalisée. A l'inverse, un territoire est considéré comme défavorable s'il a fait l'objet d'au moins une recherche négative et qu'aucune écoute positive n'y a été répertoriée. A la suite de ce procédé, l'étude de la sélection de l'habitat se base sur 84 territoires de Tengmalm dont 48 sont favorables et 36 défavorables, ainsi que sur 90 territoires de Chevêchette dont 34 sont favorables et 56 défavorables.

La composition des territoires est obtenue à partir des cartographies SIG d'occupation du sol suivantes :

Localisation de la zone d'étude et des territoires échantillonnés au sein du Parc Naturel Régional du Livradois-Forez

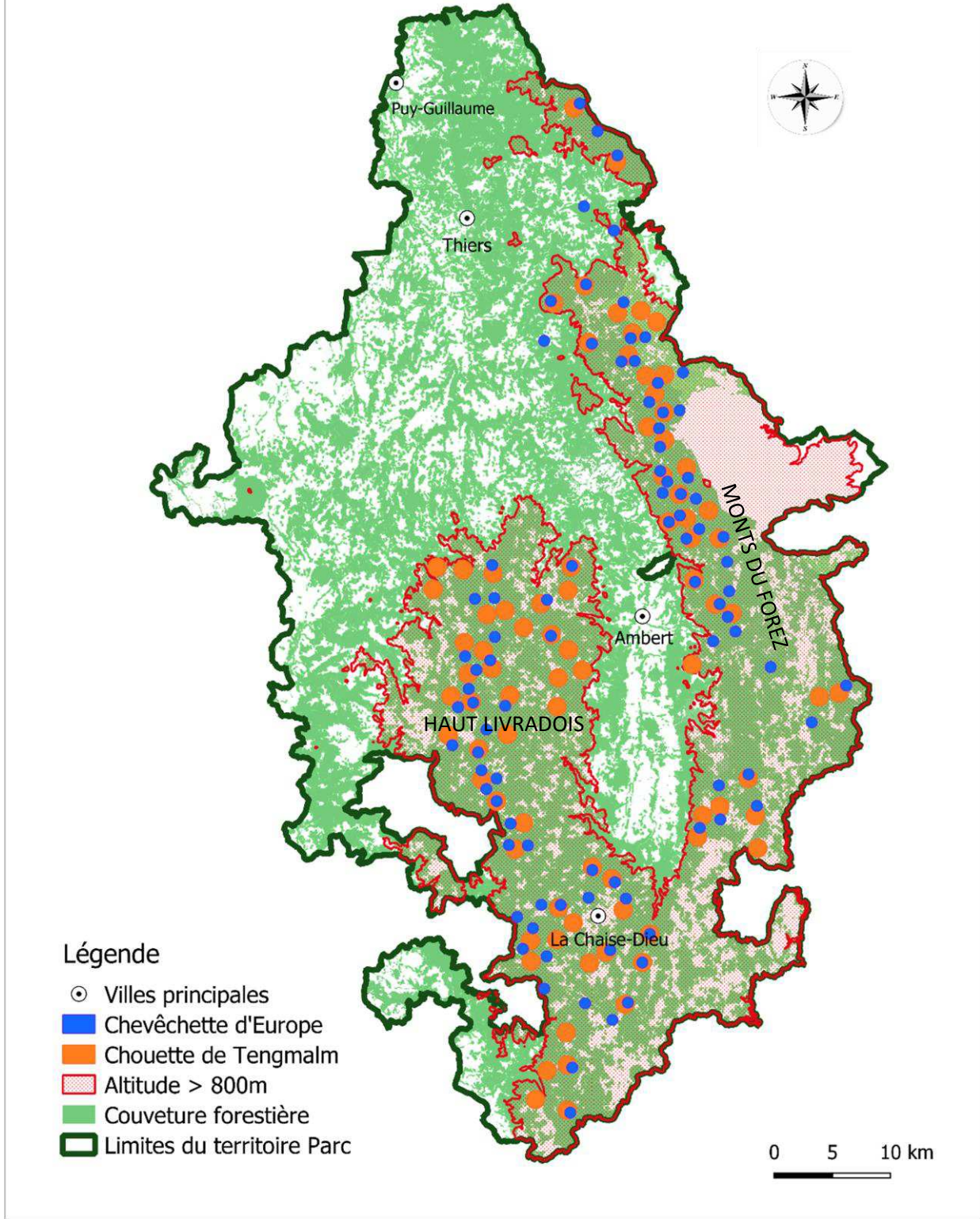


Figure 1 : Carte de localisation du site d'étude et des territoires échantillonnés pour la Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum* et la chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*

- CarHab : cartographie réalisée sur le territoire du PNRLF par le Conservatoire Botanique National du Massif Central (ci-après CBNMC) en 2018. Toutes les unités d'occupation du sol sont cartographiées. Chaque habitat naturel d'une superficie supérieure à 5000m² est cartographié et identifié selon la typologie phytosociologique jusqu'à la sous-alliance.
- Plan de Développement de Massif (PDM) : cartographie réalisée dans le département Puy-de-Dôme par le Centre Régional de la Propriété Forestière (ci-après CRPF) en 2015. Y figurent des caractéristiques sylvicoles (essences dominantes, âge du peuplement, traitement sylvicole) à l'échelle du parcellaire. Elle ne concerne que la forêt privée, soit 89% des forêts du territoire.
- Cartographie des forêts anciennes : cartographie réalisée sur le territoire du PNRLF par l'Inter Parcs Massif Central (IPAMAC) en 2016. Elle représente l'évolution des surfaces forestières depuis le XIX^e siècle en comparant l'occupation actuelle du sol par les forêts à celle des cartes d'Etat-Major, réalisées en 1844 dans le Livradois-Forez. Elle cartographie les forêts anciennes (continuité temporelle boisée présumée), les forêts récentes (occupation du sol autre que forêt au XIX^e s.) et les déboisements (autre occupation du sol aujourd'hui).
- MNT : Modèle numérique de terrain issu de la couche BDalti® 25m, permettant de connaître l'altitude approximative des points d'écoute.

Ces cartographies ont permis d'obtenir pour chaque territoire la proportion de surface occupée par différentes variables d'occupation du sol (variables compositionnelles) ainsi que des variables liées à la configuration spatiale (variables configurationnelles). Ces proportions sont calculées au regard de la surface totale du territoire (données CarHab et forêts anciennes) ou au regard de la surface réellement couverte dans le territoire par la carte d'origine (données PDM).

Les variables compositionnelles sélectionnées sont :

- Les grands types d'occupation du sol : forêts naturelles, plantations forestières, forêts pionnières, zones cultivées, prairies permanentes, zones humides ouvertes, zones humides boisées, forêts anciennes, et milieux ouverts.
- Les essences (co)dominantes du couvert forestier : sapin (*Abies alba*), épicéa (*Picea abies*), douglas (*Pseudotsuga menziesii*), hêtre (*Fagus sylvatica*), sapin/hêtre (*Abies alba* et *Fagus sylvatica* en codominance approximative), pin (*Pinus sylvestris*) et forêts de feuillus ou de conifères tous confondus.

- Les paramètres sylvicoles : plantations âgées de 10 à 30 ans, 30 à 50 ans, 50 à 75 ans et de plus de 75 ans ainsi que tous âges mélangés ; ainsi que futaie régulière, futaie irrégulière, taillis et coupe rase.
- L'altitude par classes de 50m.

Les variables configurationnelles suivantes sont également calculées à partir des précédentes :

- Indice de lisières : ratio du périmètre sur l'aire de l'habitat forestier. Cet indice permet de représenter la complexité spatiale de l'habitat forestier dans le périmètre du territoire.
- Indices de diversité : basés sur la formule de l'indice de Shannon-Weaver (1963), ils indiquent la diversité des facteurs suivants à l'échelle des territoires :
 - Les classes d'âge : 10 à 30 ans, de 30 à 50 ans, de 50 à 75 ans, plus de 75 ans et tous âges mélangés.
 - Les essences d'arbres (co)dominantes : sapin, épicéa, douglas, hêtre, pin, sapin/hêtre.
 - Les traitements sylvicoles : futaie régulière, de futaie irrégulière, de taillis et coupe rase.

Pour estimer la représentativité de l'échantillonnage des points d'écoute, 117 zones circulaires non chevauchantes de 150 ha ont été positionnées de manière aléatoire au-dessus de 800m d'altitude, respectant une proportion minimale de forêt de 60%. Ces espaces, appelés ci-après territoires aléatoires, sont considérés représentatifs des habitats forestiers de la zone d'étude. Les essences dominantes du peuplement et la structure forestière liée aux traitements sylvicoles étant les facteurs les plus susceptibles d'introduire un biais lors du positionnement des transects et des points d'écoute, les surfaces occupées par ces variables seront calculées et seront comparées à celles des territoires définis par le plan d'échantillonnage.

Niches écologiques

Pour cette seconde partie, seuls les territoires de présence des espèces sont utilisés. Les cartographies CarHab et PDM ont permis d'obtenir pour chaque territoire la part de surface occupée par grand type d'habitat forestier : sapinière (*Abies alba*), sapinière à pin sylvestre (*A. alba* et *Pinus sylvestris*), sapinière à bouleau (*A. alba* et *Betula sp.*), sapinière-hêtraie (*A. alba* et *Fagus sylvatica*), hêtraie (*F. sylvatica*), hêtraie à pin sylvestre (*F. sylvatica* et *P. sylvestris*),

chênaie (*Quercus sp.*), chênaie à pin sylvestre (*Quercus sp.* et *P. sylvestris*), fraxinaie (*Fraxinus excelsior*), bétulaie (*Betula sp.*), pinède (*P. sylvestris*), érableiaie (*Acer sp.*), pessière (*Picea abies*), douglasaie (*Pseudotsuga menziesii*), sapinière de sapin de Vancouver (*Abies grandis*), et mélézaie (*Larix decidua*).

Afin d'estimer l'utilisation de ces types d'habitats au regard de leur disponibilité dans l'environnement, les surfaces qu'ils occupent sont également calculées pour les territoires aléatoires.

Distances au plus proche voisin

Pour cette troisième et dernière partie, les données utilisées sont les points d'écoute positifs des deux années d'inventaire les plus fructueuses, soit 2015 et 2016 qui seront traitées de manière indépendante. Cette partie se focalise sur deux secteurs précis du territoire dans lesquels la pression d'observation est jugée exhaustive. Ils se situent dans le Nord des monts du Forez et dans le Haut-Livradois pour une superficie totale de 250km². Un échantillonnage des points d'écoute est réalisé de sorte que les points restants respectent une distance minimale de 924m entre individus de Chevêchette et de 1382m entre individus de Tengmalm, correspondant aux diamètres moyens des territoires des mâles en période de reproduction (Barbaro & al. 2016, Kouba & al. 2017). Cela permet de faire l'hypothèse qu'il n'y a pas de double comptage des individus. A l'issue de cette phase, 23 et 21 points sont conservés pour la Chevêchette et 23 et 30 pour la Tengmalm (respectivement en 2015 et 2016). Pour chaque point, les distances au premier plus proche voisin intraspécifique et interspécifique sont calculées.

Analyse des données

Les tests statistiques sont réalisés grâce au logiciel de traitement statistique R[®] v.3.4.3 (R C Team, 2013) et les calculs de niche sont effectués sous le logiciel Microsoft Excel[®] 2016.

Variables environnementales

Le biais d'échantillonnage est estimé par comparaison des proportions de chaque variable retenue entre les territoires échantillonnés et aléatoires. Pour cela, des tests non paramétriques de Mann-Whitney sont utilisés.

Ensuite, des modèles linéaires généralisés (GLM) suivant une loi binomiale sont utilisés afin d'estimer l'effet des différentes variables sur la présence ou l'absence des espèces.

Niches écologiques

L'amplitude écologique concernant le type d'habitat forestier est calculée en utilisant la mesure de Smith (Smith 1982, Krebs 2014) :

$$FT = \sum (\sqrt{p_j a_j})$$

Cette mesure varie de 0 (amplitude minimale) à 1 (amplitude maximale) et présente l'avantage de prendre en compte la disponibilité des ressources dans l'environnement.

Où :

p_j = proportion d'individus utilisant la ressource j
 a_j = Proportion de j dans les ressources totales

Le chevauchement de niche écologique relative au type d'habitat forestier est calculé en utilisant l'indice de chevauchement de niche de Pianka (1974) :

Cet indice varie entre 0 (aucun chevauchement) et 1 (chevauchement maximal) et indique la similarité dans l'utilisation d'une ressource par les espèces. Il permet d'estimer le degré de compétition potentielle entre deux espèces pour un type de ressources.

$$O_{kj} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

Où :

P_{ij} = proportion de la ressource i utilisée par l'espèce j
 P_{ik} = Proportion la ressource i utilisée par l'espèce k

Distances au plus proche voisin

La structuration spatiale intra et interspécifique pour chaque année est estimée grâce à l'indice d'agrégation R de Clark et Evans (Clark & Evans 1954, Krebs 2014) :

$$R = \frac{\overline{r_A}}{\overline{r_E}}$$

Où :

$$\overline{r_A} = \text{Distance moyenne au plus proche voisin} = \frac{\sum r_j}{n}$$

Où r_j = Distance au plus proche voisin pour l'individu j
 n = nombre d'individus dans la zone d'étude

$$\overline{r_E} = \text{Distance attendue au plus proche voisin} = \frac{1}{2\sqrt{p}}$$

Où p = densité d'individus = $\frac{\text{nombre individus}}{\text{surface zone d'étude}}$

Cet indice est un rapport entre la distance moyenne observée et celle attendue en répartition aléatoire. La distribution est aléatoire lorsque $R=1$, elle est agrégée lorsque $0 < R < 1$ et est uniforme lorsque $R > 1$.

La significativité de l'indice est testée par le biais de la déviation standard normale z de Clark & Evans (Clark & Evans 1954, Krebs 2014) :

$$z = \frac{\overline{r_A} - \overline{r_E}}{S_r}$$

Où :

S_r = Erreur standard de $\overline{r_E}$

La valeur de R est interprétable et significative au seuil de 0,05 lorsque $|z| > 1.96$.

Préférences écologiques

Estimation du biais d'échantillonnage

Les tests réalisés montrent que les territoires définis à l'aide du plan d'échantillonnage montrent une proportion moyenne de sapin pectiné significativement plus grande ($p < 0.0001$, tab.1) : elle est de 45% alors qu'elle est seulement de 28% en moyenne dans les territoires aléatoires.

On y trouve également une plus faible proportion d'épicéa ($p < 0.05$, tab.1), qui est de 12% en moyenne contre 18% dans un territoire aléatoire.

La proportion moyenne de futaie irrégulière est elle aussi plus élevée dans les territoires liés aux points d'écoute ($p < 0.05$, tab.1) puisqu'elle est de 44% contre 33% en moyenne dans un territoire aléatoire. Le constat inverse est fait pour la futaie régulière, qui est sous représentée ($p < 0.01$, tab.1), soit en moyenne respectivement 42% contre 59% dans les territoires aléatoires.

Tableau 1 : Résultats des tests Mann-Whitney comparant la proportion moyenne de surface occupée par les différentes variables environnementales dans les territoires issus du plan d'échantillonnage (TE) et les territoires aléatoires (TA). mean=moyenne ; sd= écart-type.

	TE		TA		test	P
	mean	sd	mean	sd		
	N= 174		N= 117			
sapinière	0.45	0.27	0.28	0.29	$W = 6640$	3.87e-05
sapinière-hêtraie	0.02	0.07	0.04	0.08	$W = 3147$	ns
hêtraie	0.04	0.06	0.05	0.07	$W = 2089$	ns
pessière	0.12	0.16	0.18	0.13	$W = 4009$	0.0198
douglasaie	0.05	0.11	0.06	0.09	$W = 4942$	ns
pinède	0.06	0.13	0.08	0.12	$W = 4522$	ns
conifères	0.89	0.18	0.87	0.24	$W = 5027$	ns
feuillus	0.13	0.08	0.12	0.11	$W = 2807$	ns
10 - 30 ans	0.19	0.26	0.14	0.28	$W = 5013$	ns
30 - 50 ans	0.20	0.29	0.19	0.32	$W = 3112$	ns
50 - 75 ans	0.25	0.39	0.22	0.41	$W = 3786$	ns
> 75 ans	0.09	0.32	0.12	0.27	$W = 4169$	ns
Tous âges mélangés	0.28	0.32	0.36	0.35	$W = 4219$	ns
Futaie régulière	0.42	0.27	0.59	0.22	$W = 2006$	0.00138
Futaie irrégulière	0.44	0.32	0.33	0.26	$W = 5277$	0.0172
Taillis	0.03	0.05	0.04	0.10	$W = 3952$	ns
Coupe rase	0.02	0.02	0.03	0.04	$W = 5149$	ns

*Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum**

Les tests réalisés montrent que la Chevêchette sélectionne des territoires à plus forte proportion de forêts résineuses ($p < 0.05$, tab.2), qui composent en moyenne 90% du territoire, contre 83% dans les territoires défavorables.

Les territoires favorables montrent également une plus grande proportion de forêts pionnières ($p < 0.05$, tab.2), qui représentent en moyenne 4% contre seulement 1% dans les territoires défavorables. De plus, les territoires favorables sont situés à une altitude moyenne supérieure ($p < 0.05$, tab.2) soit 1142m contre 1096m en moyenne pour les territoires défavorables.

Tableau 2 : Synthèse des résultats des GLM testant l'effet des variables environnementales sur la présence de la Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum*, exprimées en valeur réelle (altitude) en pourcentages de recouvrement (variables compositionnelles) et en indices bruts. Mean=moyenne ; sd= écart-type ; sélection = influence de la variable sur la sélection de l'habitat

	terr. favorable		terr. défavorable		test	P	df	sélection
	mean	sd	mean	sd				
<i>Glaucidium passerinum</i>	N= 34		N= 56					
altitude	1142	83	1096	93	$\chi^2 = 4.37$	0.04987	1	+
milieux ouverts	0.06	0.08	0.06	0.07	$\chi^2 = 0.16$	ns	1	.
cultures	0.01	0.04	0.008	0.03	$\chi^2 = 0.58$	ns	1	.
prairies permanentes	0.03	0.06	0.04	0.06	$\chi^2 = 0.06$	ns	1	.
zones humides ouvertes	0.004	0.01	0.005	0.04	$\chi^2 = 0.15$	ns	1	.
lisières	0.007	0.004	0.008	0.003	$\chi^2 = 0.01$	ns	1	.
forêts naturelles	0.45	0.37	0.43	0.34	$\chi^2 = 0.05$	ns	1	.
plantations forestières	0.38	0.34	0.44	0.32	$\chi^2 = 0.93$	ns	1	.
forêts pionnières	0.04	0.13	0.01	0.04	$\chi^2 = 4.8$	0.0284	1	+
zones humides boisées	0.008	0.02	0.002	0.008	$\chi^2 = 0.94$	ns	1	.
forêts anciennes	0.61	0.29	0.52	0.30	$\chi^2 = 2.48$	ns	1	.
sapinière	0.48	0.30	0.46	0.31	$\chi^2 = 0.04$	ns	1	.
sapinière-hêtraie	0.01	0.04	0.03	0.10	$\chi^2 = 1.01$	ns	1	.
hêtraie	0.01	0.03	0.05	0.09	$\chi^2 = 4.62$	0.0315	1	-
pessière	0.13	0.19	0.11	0.14	$\chi^2 = 0.91$	ns	1	.
douglasaie	0.04	0.06	0.06	0.14	$\chi^2 = 0.8$	ns	1	.
pinède	0.04	0.09	0.06	0.12	$\chi^2 = 0.15$	ns	1	.
conifères	0.90	0.15	0.83	0.21	$\chi^2 = 4.88$	0.0271	1	+
feuillus	0.04	0.09	0.08	0.11	$\chi^2 = 1.83$	ns	1	.
diversité essences	0.68	0.50	0.66	0.47	$\chi^2 = 1.77$	ns	1	.
10 - 30 ans	0.10	0.09	0.17	0.20	$\chi^2 = 6.38$	0.0116	1	-
30 - 50 ans	0.18	0.13	0.21	0.15	$\chi^2 = 1.1$	ns	1	.
50 - 75 ans	0.22	0.16	0.22	0.15	$\chi^2 = 0.1$	ns	1	.
> 75 ans	0.05	0.08	0.04	0.12	$\chi^2 = 0.81$	ns	1	.
Tous âges mélangés	0.45	0.30	0.37	0.33	$\chi^2 = 0.14$	ns	1	.
Diversité des classes d'âge	0.60	0.42	0.82	0.44	$\chi^2 = 3.22$	0.0725	1	-
Futaie régulière	0.36	0.24	0.4	0.28	$\chi^2 = 1.18$	ns	1	.
Futaie irrégulière	0.51	0.31	0.46	0.33	$\chi^2 = 1.07$	ns	1	.
Taillis	0.04	0.07	0.03	0.06	$\chi^2 = 0.11$	ns	1	.
Coupe rase	0.02	0.02	0.02	0.03	$\chi^2 = 0.08$	ns	1	.
Div. des traitements sylvicoles	0.51	0.36	0.48	0.35	$\chi^2 = 1.35$	ns	1	.

De plus, on observe que les territoires favorables contiennent une plus faible proportion de hêtraie ($p < 0.05$, tab.2), qui représente en moyenne 1% des territoires favorables contre 5% dans les territoires vacants.

On remarque également que les territoires occupés montrent une proportion significativement inférieure de jeunes peuplements âgés de 10 à 30 ans : ils représentent en moyenne 10% du territoire contre 17% dans les territoires vacants ($p < 0.05$, tab.2). De plus, ces territoires semblent également moins diversifiés sur la base des classes d'âges présentes dans le peuplement ($p = 0.07$, tab.2).

Les autres variables n'ont pas montré de différences significatives (tab.2).

Tableau 3 : Synthèse des résultats des GLM testant l'effet des variables environnementales sur la présence de la chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*, exprimées en valeur réelle (altitude) en pourcentages de recouvrement (variables compositionnelles) et en indices bruts. mean=moyenne ; sd= écart-type ; sélection = influence de la variable sur la sélection de l'habitat

	terr. favorable		terr. défavorable		test	P	df	sélection
	mean	sd	mean	sd				
<i>Aegolius funereus</i>	N= 48		N= 36					
altitude	1132	103	1081	75	$\chi^2 = 3.37$	0.07353	1	+
milieux ouverts	0.12	0.15	0.16	0.15	$\chi^2 = 0.03$	ns	1	.
cultures	0.02	0.05	0.03	0.05	$\chi^2 = 0.17$	ns	1	.
prairies permanentes	0.07	0.08	0.09	0.08	$\chi^2 = 1.37$	ns	1	.
zones humides ouvertes	0.01	0.01	0.02	0.02	$\chi^2 = 8.02$	0.0046	1	-
lisières	0.0062	0.004	0.007	0.003	$\chi^2 = 3.47$	0.0626	1	-
forêts naturelles	0.38	0.30	0.38	0.29	$\chi^2 = 0.54$	ns	1	.
plantations forestières	0.43	0.27	0.40	0.24	$\chi^2 = 1.82$	ns	1	.
forêts pionnières	0.03	0.08	0.01	0.03	$\chi^2 = 0.81$	ns	1	.
zones humides boisées	0.002	0.006	0.005	0.02	$\chi^2 = 2.11$	ns	1	.
forêts anciennes	0.49	0.26	0.36	0.27	$\chi^2 = 5.19$	0.0227	1	+
sapinière	0.49	0.23	0.36	0.26	$\chi^2 = 5.2$	0.02248	1	+
sapinière-hêtraie	0.02	0.04	0.04	0.10	$\chi^2 = 1.69$	ns	1	.
hêtraie	0.02	0.03	0.06	0.10	$\chi^2 = 6.24$	0.0125	1	-
pessière	0.16	0.16	0.15	0.13	$\chi^2 = 0.01$	ns	1	.
douglasaie	0.05	0.05	0.06	0.07	$\chi^2 = 0.7$	ns	1	.
pinède	0.06	0.09	0.09	0.14	$\chi^2 = 0.36$	ns	1	.
conifères	0.93	0.09	0.84	0.17	$\chi^2 = 8.69$	0.0032	1	+
feuillus	0.05	0.06	0.11	0.11	$\chi^2 = 9.14$	0.0025	1	-
10 - 30 ans	0.14	0.33	0.25	0.40	$\chi^2 = 2.09$	ns	1	.
30 - 50 ans	0.24	0.36	0.17	0.34	$\chi^2 = 0.9$	ns	1	.
50 - 75 ans	0.37	0.39	0.30	0.41	$\chi^2 = 0.6$	ns	1	.
> 75 ans	0.12	0.20	0.10	0.21	$\chi^2 = 0.23$	ns	1	.
Tous âges mélangés	0.13	0.30	0.20	0.35	$\chi^2 = 0.22$	ns	1	.
Diversité des classes d'âge	0.72	0.38	0.79	0.30	$\chi^2 = 3.31$	ns	1	.
Futaie régulière	0.49	0.27	0.54	0.30	$\chi^2 = 0.59$	ns	1	.
Futaie irrégulière	0.43	0.27	0.36	0.31	$\chi^2 = 0.01$	ns	1	.
Taillis	0.03	0.05	0.05	0.10	$\chi^2 = 0.5$	ns	1	.
Coupe rase	0.02	0.02	0.01	0.02	$\chi^2 = 0.11$	ns	1	.
Div. des traitements sylvicoles	0.47	0.32	0.49	0.33	$\chi^2 = 0.09$	ns	1	.
Diversité essences	0.65	0.36	0.67	0.35	$\chi^2 = 0.06$	ns	1	.

Chouette de Tengmalm Aegolius funereus

Chez la chouette de Tengmalm, on observe également une plus forte proportion de futaies résineuses ($p < 0.01$, tab.3) dans les territoires favorables, qui occupent une part moyenne de 93% contre seulement 84% dans les territoires défavorables.

Ils montrent également une plus grande proportion de forêts anciennes ($p < 0.05$, tab.3), qui composent en moyenne 49% de territoires favorables contre 36% des territoires défavorables.

De plus, les territoires favorables montrent une proportion de hêtraies en moyenne inférieure à celle des territoires défavorables ($p < 0.05$, tab.3) soit respectivement 2% contre 6%.

On remarque également que les territoires favorables montrent une proportion moins importante de zones humides ouvertes ($p < 0.01$, tab.3), qui représentent en moyenne 1% contre 2% dans les territoires vacants.

L'altitude moyenne a tendance à être plus élevée ($p = 0.07$, tab.3), les territoires favorables étant situés en moyenne à 1132m contre 1081m en moyenne pour les territoires défavorables.

De plus, rapporté à la surface forestière, le linéaire de lisières a également tendance à être inférieur dans les territoires favorables que dans les territoires vacants ($p = 0.06$, tab.3).

Les autres variables n'ont pas montré de différences significatives (tab.3).

Niches écologiques

Amplitude écologique pour l'habitat forestier

L'amplitude écologique de la Chevêchette d'Europe vis à vis de l'habitat forestier donne un indice de Smith de 0.89, tandis que celle de la chouette de Tengmalm est de 0.92 (tab.4). Ces résultats témoignent d'une amplitude de niche relativement large pour les deux espèces, qui semble même légèrement plus grande pour la Tengmalm que pour la Chevêchette.

Tableau 4 : Valeur de l'indice de Smith (FT) pour la Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum* et la chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* et valeur de chevauchement de niche (O_{kj}) de Pianka entre les deux espèces

	FT	O_{kj}
Chevêchette	0.888	0.9990
Tengmalm	0.915	

Chevauchement des niches

Sur la base de ces mêmes paramètres, le chevauchement de niche estimé par l'indice de Pianka montre un chevauchement de niche de 0,999 (tab.4) traduisant un chevauchement quasi maximal, et donc une similarité qui peut être considérée quasi complète entre la Chevêchette d'Europe et de la chouette de Tengmalm dans leur utilisation des grands types d'habitats forestiers.

Distances au plus proche voisin

Intraspécifique

Chez la Chevêchette d'Europe, les distances intraspécifiques sont aléatoires pour les deux années considérées (tab.5). Chez la chouette de Tengmalm, la distribution intraspécifique est aléatoire en 2015, mais montre en 2016 un indice d'agrégation $R=1.19$ avec une significativité au seuil α de 0.10, montrant une distribution à tendance uniforme (tab.5).

Tableau 5 : Comparaison des distances moyennes au plus proche voisin conspécifique et hétérospécifique observées (\bar{r}_A) et attendues (\bar{r}_E) et indice d'agrégation (R) déviation standard normale (z) ainsi que la conclusion quant à la distribution pour la Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum* et la chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* en 2015 et 2016.

	\bar{r}_E	\bar{r}_A	R	z	P	Distribution
<i>Glaucidium passerinum</i>						
Intraspécifique						
2015	1978	2002	1.012	0.11	ns	aléatoire
2016	2070	1985	0.959	-0.36	ns	aléatoire
Interspécifique						
2015	1978	1829	0.925	-0.69	ns	aléatoire
2016	2070	988	0.477	-4.58	< 0.05	agrégative
<i>Aegolius funereus</i>						
Intraspécifique						
2015	1978	1925	0.973	-0.24	ns	aléatoire
2016	1732	2055	1.187	1.95	< 0.10	régulière
Interspécifique						
2015	1978	2112	1.07	0.62	ns	aléatoire
2016	1732	1491	0.86	-1.46	ns	aléatoire

Interspécifique

En 2015 et 2016, la plupart des distances au plus proche voisin hétérosécifique sont aléatoires (tab.5). Seules les distances de la Chevêchette envers la chouette de Tengmalm en 2016 montre une distribution significativement différente d'une distribution aléatoire, avec un indice d'agrégation $R=0.48$ illustrant une distribution agrégative (tab.5).

Discussion

Préférences écologiques et utilisation de l'habitat

La comparaison des territoires échantillonnés avec des territoires sélectionnés de manière aléatoire met en évidence la présence d'un biais d'échantillonnage qui suit les préférences supposées des espèces (PNRLF, *com. personnelle*) en faveur des futaies irrégulières de sapins et au détriment des futaies régulières et des essences allochtones. En l'occurrence, l'épicéa commun n'est pas une espèce native du Massif central. Par précaution, les résultats des préférences écologiques des espèces concernant ces variables ne seront pas interprétés.

Chez la chouette de Tengmalm, ces analyses ont permis de montrer que dans le Livradois-Forez, les territoires occupés présentent une plus grande proportion de forêts de conifères et une plus faible proportion de forêts de feuillus et notamment de hêtraies. Ces résultats vont dans le sens des observations de nombreux auteurs (Korpimaki & Hakkarainen 2012, Santangeli & al. 2012, Rajkovic & al. 2013, Zarybnicka & al. 2015, Véricel 2015) et confirment la préférence de l'espèce pour les essences résineuses au détriment des feuillus. De plus, les territoires occupés sont situés à une altitude moyenne qui semble supérieure à celle des territoires vacants, ce qui confirme l'affinité de cette espèce pour des climats froids en Europe méridionale (Joveniaud & Durand 1987, Géroutet & Cuisin 2000).

De plus, on observe que l'espèce évite les zones humides ouvertes, composées de prairies humides et de tourbières. Il est possible que la végétation au sol soit trop dense pour lui permettre d'attraper des micromammifères. Ce type d'habitat serait alors évité car il ne permettrait pas la recherche alimentaire. Cependant, la proportion de cultures, qui y sont

pourtant plus propices ne semblent pas être un critère déterminant ici. Ce résultat ne va pas dans le sens des observations de Korpimäki (1988) en Finlande qui a montré que les territoires les plus occupés d'une année sur l'autre montraient des plus grandes surfaces de zones cultivées. On peut supposer que lorsqu'il est présent, cet habitat est effectivement utilisé par les individus pour chasser sans pour autant être un critère déterminant du choix d'un territoire. De plus, l'effet négatif des lisières suggère que l'espèce évite les secteurs où la forêt est trop morcelée, privilégiant les espaces de forêt continue.

Un résultat tout à fait remarquable concerne les forêts anciennes. En effet, elles occupent une proportion significativement plus importante dans les territoires favorables. Ces forêts sont connues pour présenter des caractéristiques écologiques particulières liées à la continuité temporelle de l'état boisé. Par exemple, les sols présentent les caractéristiques typiques des sols forestiers, exempt des impacts liés aux changements d'utilisation des sols et sont plus riches en matière organique (Dupouey & al. 2002a & 2002b). On y trouve des cortèges floristiques et faunistiques peu présents en forêts récentes, notamment chez les plantes vasculaires, les lichens et les arthropodes (Renau & Villemey 2017). L'existence de ces forêts lors du minimum forestier est probablement révélatrice d'une accessibilité difficile et de sols peu propices aux usages agricoles. Ce sont généralement des forêts naturelles et peu exploitées. On y trouve davantage de très gros arbres, d'arbres morts, de bois mort et de nombreux microhabitats. De ce fait, elles sont souvent associées à un fort degré de naturalité (Renau & Villemey 2017). Dans le Livradois-Forez, les forêts anciennes représentent environ 30% des forêts actuelles du territoire. Cependant, la chouette de Tengmalm semble davantage influencée par la maturité de la forêt et l'altitude et ne présente pas le potentiel pour indiquer l'ancienneté du couvert (Touret 2016). En parallèle, on observe que la proportion de forêts naturelles n'est pas plus importante dans les territoires favorables, pas plus que la proportion de peuplements matures. Ces observations supportent donc plutôt l'hypothèse d'un effet propre aux forêts anciennes en lien avec leurs caractéristiques écologiques.

Par ailleurs, contrairement à ce qui était attendu, les territoires favorables ne montrent pas une plus grande proportion de forêts matures. Cela s'explique vraisemblablement par la maturité importante des forêts d'altitude du Livradois-Forez, qui, par manque de régularité dans la gestion forestière, présentent une part importante de boisements matures (CRPF, *communication personnelle*). On peut donc supposer que la disponibilité en forêts matures utilisées notamment en période de reproduction est suffisante. Cette hypothèse est notamment

soutenue par une étude parallèle à celle-ci visant à caractériser les forêts d'altitude du Livradois-Forez, qui estime une densité moyenne d'arbres à loge de 0,6 par hectare (PNRLF, *non publié*).

L'étude des préférences écologiques de la Chevêchette d'Europe dans les forêts d'altitude du Livradois-Forez montre qu'à l'instar de la chouette de Tengmalm, les territoires favorables présentent une plus grande proportion de forêts de conifères et une plus faible proportion de hêtraies et sont situés à une altitude moyenne plus élevée. Ces résultats confirment les préférences écologiques de l'espèce et concordent avec les observations de nombreuses publications (Henrioux & al. 2003, Shurulinkov & al. 2007, De Bouillane De Lacoste 2013). Cependant, ils réfutent l'hypothèse de l'utilisation plus importante de forêts de feuillus en réponse à la compétition pour l'habitat avec la Tengmalm.

De façon surprenante, on observe que la proportion de forêts pionnières est significativement plus importante dans les territoires favorables. Ces forêts sont issues d'une dynamique naturelle relativement récente et sont marquées par la présence du pin sylvestre *Pinus sylvestris* qui accompagne les essences dominantes. Si Shurulinkov et ses collaborateurs (2007) font mention de pessières à pin sylvestre utilisées par la Chevêchette en Bulgarie, c'est la première fois qu'une étude met en évidence la sélection de cette spécificité par l'espèce. Ce choix ne semble cependant pas conduit par une forte affinité pour le pin sylvestre : la proportion de pinèdes ne semble pas influencer le choix de l'habitat dans notre étude, et Korpimäki (1988) a montré que les territoires les moins souvent utilisés contenaient des plus grandes proportions de pinèdes. De plus, on peut vraisemblablement exclure que les forêts pionnières soient recherchées en lien avec la nidification, dans la mesure où selon toute logique les jeunes forêts sont moins propices à la disponibilité en arbres à loge que les forêts matures. Cet habitat joue donc un autre rôle, vraisemblablement en lien avec la recherche alimentaire. En effet, les jeunes stades de succession forestière montrent une plus grande complexité et une stratification plus importante de la végétation liées à la présence de d'essences arbustives, ce qui influence la richesse et l'abondance des communautés d'oiseaux liées aux jeunes stades forestiers comme certains passereaux (Nájera & Simonetti 2010, Ghadiri Khanaposhtani & al. 2012). Ces petits oiseaux peuvent représenter une part importante du régime alimentaire de la Chevêchette (Mikusek & al. 2001), il est donc probable que cet habitat soit favorisé en raison de l'abondance des proies. Cependant, tous ces résultats sont à nuancer car si la proportion de forêts pionnières est significativement plus importante en territoire occupé, elle n'en représente somme toute qu'une faible part, de 4% en moyenne.

De plus cette hypothèse est soutenue par l'évitement des jeunes plantations. Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où il s'agit en grande partie de plantations très serrées, composées d'arbres branchus à la canopée fermée entre lesquels la circulation des oiseaux est difficile. Souvent monospécifiques et monostrates, leur structure a un effet négatif sur l'abondance de l'avifaune (Nájera & Simonetti 2010). L'accès et l'intérêt en termes de recherche alimentaire y seraient limités. Ainsi, cela renforce l'hypothèse de l'importance de la structure de la végétation et non de son âge. Cet évitement des jeunes peuplements par la Chevêchette explique sans doute que les territoires favorables montrent une plus faible diversité des classes d'âges. Par ailleurs, cette étude n'a pas permis de confirmer les préférences de l'espèce pour les forêts matures ou les coupes rases, pas plus que son affinité avec les lisières, qui avaient été montrés par Strøm et Sonerud (2001).

De manière générale, ces premiers résultats ne vont pas dans le sens d'une répartition de l'espace sur la base de l'habitat entre les deux espèces. Elles sélectionnent toutes les deux des territoires situés à une altitude importante composés d'une proportion importante de forêts de conifères et d'une plus faible proportion de hêtraies. Cependant, quelques différences quant à leurs préférences écologiques semblent émerger : la Chevêchette montre une affinité pour les forêts pionnières et évite les jeunes peuplements, tandis que la Tengmalm favorise les forêts anciennes et évite les forêts de feuillus en général, les zones humides ouvertes et les zones de forêts trop morcelées. Chez les deux espèces, la disponibilité alimentaire se présente comme une hypothèse forte pour expliquer la plupart de ces observations.

Amplitude écologique pour l'habitat forestier

L'étude des niches écologiques relatives à l'habitat forestier permet de compléter l'étude de la composition des territoires. On observe que l'amplitude des deux espèces pour l'habitat forestier est large. Elles ne sont cependant pas maximales, suggérant que les deux espèces n'utilisent pas les différents habitats indistinctement, au regard de leur disponibilité dans l'environnement. Les résultats précédents permettent d'attribuer cette réduction au choix préférentiel des conifères au détriment du hêtre. Néanmoins, la Chevêchette semble un peu plus sélective que la Tengmalm, ce qui peut-être en lien avec l'utilisation des forêts pionnières.

De plus, le chevauchement de niche maximal observé entre les deux espèces confirme que les habitats forestiers à l'origine de la réduction de niche sont communs. Elles sont donc assez peu sélectives vis-à-vis de l'habitat, mais les habitats utilisés sont strictement identiques ce qui

suggère un fort potentiel pour la compétition spatiale. Cependant, si elle existe, cette dernière n'a pas pour effet contraindre l'une des deux espèces à utiliser des habitats différents sur la base des essences dominantes.

Structuration spatiale

Les analyses des distances au plus proche voisin permettent d'éclairer ces résultats et de comprendre comment les individus des deux espèces s'organisent dans l'espace. Effectivement, si les espèces ne se répartissent pas des habitats différents sur la base des essences dominantes, elles peuvent tout de même montrer une répartition ségrégative en lien avec d'autres facteurs comme l'abondance des proies, le dérangement humain ou la disponibilité en sites de nidification (Vrezec & al. 2004(b), Sergio & al. 2007)

Cependant, les résultats montrent que quelque soit l'année considérée, l'établissement d'un territoire n'est pas négativement affecté par la présence de la seconde. Ces résultats excluent la possibilité d'une ségrégation spatiale entre les deux espèces en réaction à une forte compétition pour l'espace. Cela va dans le sens des observations de Suhonen et ses collaborateurs (2007), qui ont montré que la probabilité d'occupation d'une cavité par la Chevêchette était indépendante de la distance au plus proche nid occupé de Tengmalm. Cela vient également appuyer les conclusions de Kajotch et ses collaborateurs (2016) confirmant que la cause de la ségrégation observée entre la Chevêchette et la Tengmalm par est la conséquence indirecte de la présence de la chouette de l'Oural.

En revanche, on observe une distribution intraspécifique régulière de la chouette de Tengmalm en 2016. Cela suggère une territorialité marquée et une augmentation de la taille des territoires. Kouba & ses collaborateurs (2017) ont montré que la taille du territoire de la chouette de Tengmalm était liée à la disponibilité alimentaire, ce dernier augmentant lors des années à faible abondance de proies. De la même manière, Morosinotto et ses collaborateurs (2017) ont montré lors des années où les abondances de micromammifères sont minimales, les distances au plus proche voisin conspécifique augmentent. Une faible abondance des proies en 2016 peut donc expliquer les distances intraspécifiques observées chez la chouette de Tengmalm. En revanche, cela ne semble pas affecter de la même manière la Chevêchette, pour qui les distances intraspécifiques sont aléatoires. Cependant, la Chevêchette est moins dépendante des micromammifères que la chouette de Tengmalm, leur proportion varie de manière importante dans le régime alimentaire (Mikkola 1970) en fonction des sites et des années, ce qui est

vraisemblablement à mettre en relation avec la dynamique des populations de proies (Barbaro & al. 2012). Cette plasticité lui permet de se reporter plus facilement sur des proies alternatives comme les passereaux et pourrait expliquer qu'elle soit alors moins affectée par les variations cycliques des populations de rongeurs.

De manière tout à fait intéressante, on observe également qu'en 2016, la distribution de la Chevêchette d'Europe est agrégative vis-à-vis de la chouette de Tengmalm. Les micromammifères montrant souvent des pullulations localisées, il est tout à fait possible que lorsque la disponibilité alimentaire est restreinte, la Chevêchette et la Tengmalm soient attirées par une plus forte abondance locale de proies.

Quoi qu'il en soit, ces résultats vont dans le sens de l'étude réalisée par Morosinotto et ses collaborateurs (2017), et montrent que la compétition intraspécifique a un impact plus fort sur la structuration spatiale des individus que la compétition interspécifique. Ils suggèrent également l'impact des fluctuations annuelles d'abondance des proies sur la structuration spatiale des individus chez les Strigidés forestiers.

Conclusion

Cette étude a permis de préciser les préférences écologiques de la Chevêchette d'Europe et de la chouette de Tengmalm dans le Livradois-Forez. Elle confirme des affinités connues pour les forêts d'altitude dominées par les conifères. Mais elle fournit également des éléments nouveaux en dévoilant la sélection des forêts anciennes par la Tengmalm, et celle des forêts pionnières par la Chevêchette. L'étude de l'utilisation des habitats forestiers montre que les deux espèces sont relativement peu sélectives dans l'utilisation des forêts, et qu'elles utilisent des habitats similaires. Si les conditions sont réunies pour engendrer une compétition pour l'espace, l'analyse des distances interindividuelles montre que la territorialité intraspécifique est un facteur plus structurant que les relations interspécifiques. De nombreux éléments observés, tant au niveau des préférences écologiques que des distances interindividuelles viennent appuyer l'hypothèse de la disponibilité alimentaire comme principal facteur déterminant la sélection de l'habitat.

Ainsi, la cohabitation des deux espèces au sein des mêmes patchs d'habitat forestier est certainement permise par une différenciation plus prononcée des autres dimensions de leurs niches écologiques : si on a déjà mentionné les contributions différentes des micromammifères

et des oiseaux à leurs régimes alimentaires, il faut également préciser que les deux espèces montrent des différences dans leurs périodes d'activité journalière. En effet, à l'instar de la plupart des autres Strigidés, la chouette de Tengmalm montre des pics d'activités nocturnes (Zarybnicka 2009). A l'inverse, la Chevêchette est volontiers décrite comme diurne, même si ses pics d'activités sont plutôt crépusculaires (Mikkola 1970). Ces différences sont à mettre en relation avec des stratégies de recherche alimentaire différentes. Si la Tengmalm chasse à l'ouïe comme l'indique notamment son disque facial, la Chevêchette utilise sa vue pour localiser ses proies, et notamment des traces UV laissées par les micromammifères (Härmä & al. 2011). Par ailleurs, la compétition pour le site de nidification est relativement faible : La chouette de Tengmalm utilise de grandes cavités creusées en général par le Pic Noir *Dryocopus martius* (Joveniaux & Durand 1987), tandis que la Chevêchette utilise des cavités plus petites, creusées par des pics de taille intermédiaire comme le Pic Epeiche *Dendrocopos major* ou le Pic tridactyle *Picoides tridactylus* (Korpimäki 1981). Ces différences contribuent certainement à expliquer que les deux espèces puissent cohabiter sans montrer de forte compétition par interférence.

Toutefois, cette étude ne permet pas de conclure à une absence totale de compétition entre la Chevêchette d'Europe et la chouette de Tengmalm : en effet, si la cohabitation avec le compétiteur hétérospécifique n'a pas d'implication sur la structuration spatiale des individus, la compétition par interférence n'est pas exclue. Elle peut engendrer un coût important pour les espèces concernées : Suhonen et ses collaborateurs (2007) ont montré que si la Chevêchette ne montre pas d'évitement spatial de la Tengmalm, la présence de cette dernière impacte son comportement de recherche alimentaire et induit une baisse significative du nombre de proies stockées. De la même manière, Morosinotto et ses collaborateurs (2017) ont montré que la distance au plus proche voisin de Tengmalm est corrélée à un moins bon succès d'éclosion et un nombre plus faible de jeunes à l'envol chez la Chevêchette.

Ce travail aura permis de montrer que la chouette de Tengmalm et la Chevêchette d'Europe utilisent des habitats très similaires dans les forêts d'altitude du Livradois-Forez. En revanche, ces préférences écologiques identiques n'ont pas pour effet d'aboutir à une ségrégation spatiale, suggérant que d'autres dimensions de leurs niches écologiques sont suffisamment différentes pour permettre leur cohabitation. Par ailleurs, la disponibilité alimentaire semble être un facteur clé orientant à la fois le choix de l'habitat et la structuration spatiale des individus. Il serait intéressant de continuer à étudier la dynamique d'occupation de l'espace de ces espèces en lien avec la disponibilité alimentaire.

- BARBARO L., S. BLACHE, G. TROCHARD, 2012. La Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum* sur la réserve biologique intégrale des Hauts-Plateaux du Vercors : Bilan de trois années de recherche sur l'écologie et la biologie de l'espèce. 48p.
- BARBARO L., S. BLACHE, G. TROCHARD, C. ARLAUD, N. DE LACOSTE, Y. KAYSER, 2016. Hierarchical habitat selection by Eurasian Pygmy Owls *Glaucidium passerinum* in old-growth forests of the southern French Prealps. *J Ornithol* 157 : 333–342
- BILNEY R. J., R. COOKE, J. G. WHITE, 2011. Potential competition between two top-order predators following a dramatic contraction in the diversity of their prey base. *Animal Biology* 61 : 29-47
- BOLBOACA L. E., BALTAG E. S., V. POCARA, C. ION, 2013. Habitat selectivity of sympatric tawny owl (*Strix aluco*) and Ural owl (*Strix uralensis*) in hill forests from north-eastern Romania. *Analele Științifice ale Universității „Alexandru Ioan Cuza” din Iași, s. Biologie animală*. 59 : 69-76
- CLARK P. J. & F. C. EVANS, 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35(4) : 445-453
- DE BOUILLANE DE LACOSTE N. 2013. Sélection de l'habitat forestier chez la Chevêchette d'Europe (*Glaucidium passerinum*) par analyse des domaines vitaux dans une réserve biologique intégrale de montagne. Mémoire de Master 1. Université Paris Sud 11 – UFR Sciences, spécialité Ecologie Biodiversité Evolution.
- DUPOUEY J., L. DAMBRINE, E. LAFFITE, J.-D. MOARES, 2002 (a). Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83(11) : 2978-2984
- DUPOUEY J.-L., D. SCIAMA, W. KOERNER, E. DAMBRINE, J.-C. RAMEAU, 2002 (b). La végétation des forêts anciennes. *Revue forestière française* 54(6) : 521-532.
- FEINSINGER P., E. E. SPEARS, R. W. POOLE, 1981. A simple measure for niche breadth. *Ecology* 62(1): 27-32
- GAUSE G. F. 1936. *The Struggle for Existence*, Dover Publications, NY, 163p.
- GEROUDET P., CUISIN M., 2000. Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe. Ed. Delachaux & Niestlé, Paris, 446 p.
- GHADIRI KHANAPOSHTANI M., M. KABOLI, M. KARAMI, V. ETEMAD 2012. Effect of Habitat Complexity on Richness, Abundance and Distributional Pattern of Forest Birds. *Environmental Management* 50(2) : 296–303
- GIRONDE-DUCHER M. 2014. Etude écologique et historique des massifs forestiers anciens des forêts publiques d'Auvergne. Mémoire de Master 2. Université J. Fourier Grenoble – UFR Chimie & Biologie, spécialité Biodiversité, Ecologie, Environnement.
- HAKKARAINEN H., E. KORPIMAKI 1996. Competitive and predatory interactions among raptors: an observational and experimental study. *Ecology* 77(4): 1134-1142
- HARMA O., KAREKSELA S., SIITARI H., SUHONEN J. 2011. Pygmy owl *Glaucidium passerinum* and the usage of ultraviolet cues of prey. *J. Avian Biol.* 42: 89-91
- HENRIOUX P., J. D. HENRIOUX, P. WALDER, G. CHOPARD 2003. Effects of forest structure on the ecology of Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in the Swiss Jura Mountains. *VOGELWELT* 124 : 309 – 312
- HERVE M. 2016. Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie *Unpublished*, 208p.
- HUTCHINSON G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22(2): 415-427
- JOVENIAUD A. & G. DURAND 1987. Gestion forestière et écologie des populations de chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*) dans l'Est de la France. *Rev. Eco. Terre Vie* 4: 83-96
- KAJTOCH L., M. ŻMIHORSKI, P. WIECZOREK 2015. Habitat displacement effect between

- two competing owl species in fragmented forests. *Population Ecology* 57(3) : 517-527
- KAJTOCH L., M. MATYSEK, T. FIGARSKI 2016. Spatio-temporal patterns of owl territories in fragmented forests are affected by a top predator (Ural Owl). *Ann. Zool.Fennici* 53 : 165-174
- KORPIMAKI E. 1981. On the ecology and biology of Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in Southern Ostrobothnia and Soumenseelka, western Finland. *Acta Univ Oul A Sci Rer Nat* 118 :1-84
- KORPIMAKI E. 1988. Effects of territory quality on occupancy, breeding performance and breeding dispersal in Tengmalm's owls. *J Anim. Ecol.* 57 : 97-108
- KOUBA M., L. BARTOS, V. TOMASEK, A. POPELKOVA, K. ŠTASTNY, M. ZARYBNICKA 2017. Home range size of Tengmalm's owl during breeding in Central Europe is determined by prey abundance. *PLoS ONE* 12(5): e0177314
- KREBS, C.J. 2014. *Ecological Methodology*. 3rd ed. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc., p. 237-258, p.596 – 623
- MIKKOLA H. 1970. On the activity and food of the Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* during breeding, *Ornis Fennica* 47: 10-14
- MIKUSEK R., B. KLOUBEC, J. OBUCH 2001. Diet of Pygmy owl (*Glaucidium passerinum*) in eastern central Europe. *BUTEO* 12: 47- 60
- MOROSINOTTO C., A. VILLERS, R. L. THOMPSON, R. VARJONEN, E. KORPIMAKI 2017. Competitors and predators alter settlement patterns and reproductive success of an intraguild prey. *Ecological Monographs* 87(1): 4-20
- NAJERA A., J. A. SIMONETTI 2010. Enhancing Avifauna in Commercial Plantations. *Conservation Biology* 24(1) : 319-324
- PACENOVSKY S. & P. SHURULINKOV 2008. Latest data on distribution of the Pygmy Owl (*Glaucidium passerinum*) in Bulgaria and Slovakia including population density comparison. *Slovak Raptor Journal* 2: 91–106
- PACENOVSKY S. & K. ŠOTNAR 2010. Notes on the reproduction, breeding biology and ethology of the Eurasian pygmy owl (*Glaucidium passerinum*) in Slovakia. *Slovak Raptor Journal* 4: 49–81
- PARCS NATIONAUX DE FRANCE 2018. Les forêts anciennes, un patrimoine naturel et historique à préserver. 16p.
- PIANKA E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition, *Proc. Nat. Acad. Sci USA* 71(5): 2141-2145
- R CORE TEAM 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- RAJOKOVIC D., D. GRUJIC, R. NOVČIC, R. MIRIC 2013. Population of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in Kopaonik National Park (central Serbia). *Acrocephalus* 34 (156/157) : 27–32
- RAVUSSIN P. A., P. HENRIOUX, F. HENRIOUX, D. TROLLIET, L. LONGCHAMP, J. MOREL, M. BEAUD 2016. Régime alimentaire de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le massif du Jura. *Nos Oiseaux* 63 : 215-226
- RENAUX B. & A. VILLEMÉY 2017. Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif Central : état des connaissances – boîte-à-outils – perspectives. Conservatoire botanique national du Massif central \ Union Européenne (FEDER Massif central), République française (FNADT), Région Auvergne-Rhône-Alpes, Région Nouvelle-Aquitaine, Département de l'Allier, 94 p.
- ROOT R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350
- SANTANGELI A., H. HAKKARAINEN, T. LAAKSONEN, E. KORPIMAKI 2012. Home range size is determined by habitat composition but feeding rate by food availability in male Tengmalm's owls. *Animal Behaviour* 83: 115-123
- SCHOENER T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities, *Science* 185: 27-39
- SCHOENER T. W. 1982. The controversy over interspecific competition, *American Scientist* 70: 586-595
- SERGIO F., L. MARCHESI, P. PEDRINI, V. PENTERIANI 2007. Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator: distance sensitive or habitat-mediated avoidance? *Animal Behaviour* 74: 1607-1616

- SERGIO F., F. HIRALDO 2008. Intraguild predation in raptor assemblages: a review. *Ibis* 150(1): 132-145
- SHANNON C. E. & W. WEAVER 1963. The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press (cf. p. 47, 57)
- SHURULINKOV P., A. RALEV, G. DASKALOVA, N. CHACAROV 2007. Distribution, numbers and habitat of Pigmy Owl *Glaucidium passerinum* in Rhodopes Mts (S Bulgaria). *Acrocephalus* 28(135): 161-165
- SMITH E.P. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology* 63: 1675-1681
- STROM H. & G. A. SONERUD 2001. Home range and habitat selection in Pygmy owl *Glaucidium passerinum*. *Ornis fennica* 78(4): 41-45
- ŠOTNAR K., S. PACENOVSKY, J. OBUCH 2015. On the food of the Eurasian pygmy owl (*Glaucidium passerinum*) in Slovakia. *Slovak Raptor Journal* 9: 115-126
- SUHONEN J., M. HALONEN, T. MAPPES, E. KORPIMAKI 2007. Interspecific competition limits larders of pygmy owls *Glaucidium passerinum*. *J. Avian Biolo.* 38: 630-634
- TOURET P. 2016. Avifaune, ancienneté et maturité forestière. Boîte à outils « Forêts anciennes du Massif central » CBNMC, 10p.
- VAN LANEN N. J., A. B. FRANKLIN, K. P. HUYVAERT, R. F. RAISER II, P. C. CARLSON 2011. Who hits and hoots at whom? Potential for interference competition between barred and northern spotted owls. *Biological Conservation* 144: 2194-2201
- VERICEL E. 2015. Les petites chouettes de montagne dans la Loire : état des populations dans le département. LPO, 54p.
- VREZEC A. 2003. Breeding density and altitudinal distribution of the Ural, Tawny and Boreal Owls in North Dinaric Alps (central Slovenia). *J. Raptor Res.* 37: 55-62
- VREZEC A., D. TOME 2004 (a). Habitat selection and patterns of distribution in a hierarchic forest owl guild. *Ornis Fennica* 81: 109-118
- VREZEC A., D. TOME 2004 (b). Altitudinal segregation between Ural Owl *Strix uralensis* and Tawny Owl *S. aluco*: evidence for competitive exclusion in raptorial birds. *Bird Study* 51: 264-269
- VRH P., A. VREZEC 2006. Interspecific territorial vocal activity of the Ural Owl (*Strix uralensis*) towards Tawny Owl (*Strix aluco*) sympatric owl competitor: a playback experiment. *Razprave IV Razreda SAZU* 47: 99-105
- WIENS J. D., R. G. ANTHONY, E. D. FORSMAN 2014. Competitive interactions and resource partitioning between Northern Spotted Owls and Barred Owls in Western Oregon. *Wildlife Monographs* 185: 1-50
- YACKULIC C. B., J. REID, J. D. NICHOLS, J. E. HINES, R. DAVIS, E. FORSMAN, 2014. The roles of competition and habitat in the dynamics of populations and species distributions. *Ecology* 95(2): 265-279
- ZARYBNICKA M. 2009. Activity patterns of male Tengmalm's owls, *Aegolius funereus* under varying food conditions. *Folia Zool.* – 58(1): 104-112
- ZARYBNICKA M., J. RIEGERT, K. ST'ASTNY 2015. Non-native spruce plantations represent a suitable habitat for Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*) in the Czech Republic, Central Europe. *J. Ornithol* 156(2) : 457-468

Effets des relations interspécifiques sur l'utilisation de l'espace chez la Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum* et la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le Massif central

Mot-clés : compétition, sélection de l'habitat, forêts anciennes, forêts pionnières

Résumé

La structuration spatiale des espèces au sein des communautés de Strigidés forestières reflète un compromis entre les préférences écologiques des espèces et les coûts engendrés par la compétition. Le but de cette étude est de comprendre dans quelle mesure les relations interspécifiques entre la Chevêchette d'Europe *Glaucidium passerinum* et la chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* influencent leur sélection de l'habitat et leur organisation spatiale dans le Massif central. Pour cela, l'occupation du sol autour des points d'écoute des espèces relevée à l'aide d'un SIG permet de définir les préférences écologiques. Les niches écologiques sont caractérisées par les indices de Smith (1982) et de Pianka (1974). Les distances au plus proche voisin intra et interspécifique sont calculées. Les résultats montrent que les deux espèces affectionnent les forêts de conifères en altitude et évitent les hêtraies. La chouette de Tengmalm montre également une affinité avec les forêts anciennes, et Chevêchette pour les forêts pionnières. Leurs amplitudes écologiques sont larges (respectivement 0.92 et 0.89) et se chevauchent entièrement (0.99). Les distances au plus proche voisin hétérosécifique sont aléatoires, à l'exception de la répartition agrégative de la Chevêchette envers la Tengmalm en 2016. Les distances au plus proche voisin consécécifique sont toutes aléatoires sauf chez la Tengmalm en 2016 qui montre une répartition régulière. Cette étude montre qu'en dépit de préférences écologiques sensiblement identiques, la présence d'une espèce n'a pas d'effet négatif sur le choix de l'habitat ou sur la répartition spatiale de la seconde. La compétition intraspécifique semble être un facteur plus structurant que la compétition interspécifique et la disponibilité alimentaire semble être un facteur majeur orientant l'utilisation de l'espace par les espèces.

Effects of interspecific relationships on spatial patterns in Pygmy owl *Glaucidium passerinum* and Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in the french Massif central

Key-words : competition, habitat selection, ancient forests, pioneer forests

Abstract

Spatial organisation between Strigidae guild members is a trade-off between species' ecological preferences and the costs induced by intraguild competition. This study aims at investigating the impact of interspecific competition on habitat selection and spatial organisation of Pygmy owl *Glaucidium passerinum* and Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in french Massif central. SIG data are used to extract habitat information. The species' niches are characterized using Smith's (1982) and Pianka's index (1974). Nearest neighbor distances are calculated for both conspecifics and heterospecifics. Results show that both species favor high altitude coniferous woodlands and avoid beech. Tengmalm's owl also show a preference for ancient forests while Pygmy owl uses much pioneer forests. Their ecological niche are broad (respectively 0.92 and 0.89) and show maximal overlap (0.99). Distances to the nearest interspecific neighbor are random except for Pygmy owls in 2016 showing an agregative pattern towards Tengmalm owls. Distances to the nearest conspecific neighbor are random, except for Tengmalm's owl in 2016 showing a regular pattern between individuals. These results show that despite similar ecological preferences, the presence of either species have no mutual negative influence on their distribution patterns. Then, intraspecific competition are shown to have more effects on spatial organization of individuals than interspecific competition. Finally, food availability seems to be a major factor determining species' use of spatial ressource.