

LA MIGRATION DES ANATIDES : PATRON GENERAL, EVOLUTIONS, ET CONSEQUENCES EPIDEMIOLOGIQUES

Matthieu Guillemain^{1*}, Betty Plaquin¹, Alain Caizergues², Léo Bacon¹, Anne Van De Wiele³

Auteur correspondant: matthieu.guillemain@ofb.gouv.fr

- 1 Office Français de la Biodiversité, Unité Avifaune Migratrice, Arles, France
- 2 Office Français de la Biodiversité, Unité Avifaune Migratrice, Nantes, France
- 3 Office Français de la Biodiversité, Unité Sanitaire Faune, Auffargis, France

* Correspondance : OFB, La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

Résumé

Les migrations sont un évènement clé du cycle annuel de nombreuses espèces d'oiseaux. Elles peuvent se heurter aux activités humaines (pollutions lumineuses, altérations des aires d'accueil des oiseaux). Certains oiseaux migrateurs sont les hôtes potentiels d'un certain nombre d'agents pathogènes pouvant potentiellement affecter la santé animale et humaine, et avoir des conséquences économiques majeures. Les anatidés (canards, oies et cygnes) sont connus pour véhiculer en particulier l'influenza aviaire, qui peut menacer les élevages avicoles. Leurs migrations ont été particulièrement étudiées, ce qui en fait un modèle épidémiologique intéressant pour comprendre le rôle des oiseaux en général dans la propagation des maladies. Cet article décrit l'immense étendue géographique fréquentée en Eurasie et en Afrique par les anatidés présents en France à un moment ou à un autre de leur cycle annuel. Il expose également les différents comportements migratoires et autres mouvements de ces oiseaux, ainsi que la manière selon laquelle le changement climatique affecte aujourd'hui ces déplacements, afin de mieux comprendre comment ce phénomène biologique majeur peut être impliqué dans la transmission de certaines maladies et l'exposition de la France à cet égard.

Mots clés : migrations, agents pathogènes, hôtes, anatidés, Eurasie, Afrique

Abstract

Wildfowl migration, general pattern, changes, and epidemiological consequences

Migrations are a key event in the annual cycle of many bird species. Migrations can be affected by human activities (light pollution, habitat change at stopover sites), but migratory birds are also potential hosts of a number of pathogens that can potentially impact animal and human health, and economy. Wildfowl (ducks, geese and swans) are known carriers of avian influenza, in particular, which may be a threat to poultry farms. Wildfowl migrations have been studied in detail, so that they are good epidemiological models for the role of birds as propagators of diseases in general. This paper describes the immense geographic area used in Eurasia and Africa by the wildfowl present in France for a part of their annual cycle. It also explains the various migratory and non-migratory movements of these birds, and the way climate change is currently affecting these and their epidemiological consequences, in order to better understand how this major biological event can play a role in the transmission of some diseases, and the particular exposure of France.

Keywords : migrations, pathogens, hosts, wildfowl, Eurasia, Africa

Encadré 1. La bible de la migration à paraître en 2021

Fruit du travail de dizaines de chercheurs et d'ornithologues amateurs, piloté par la Ligue pour la protection des oiseaux, *L'Atlas des migrateurs* devrait paraître en 2021. Edité par le Muséum national d'histoire naturelle et Biotope, avec le concours scientifique de l'Office français de la biodiversité, cet ouvrage de référence présentera dans des chapitres généraux le processus migratoire et les méthodes pour l'étudier, avant d'examiner en détail la migration de près de 330 espèces via des monographies dédiées. Il fera pour la première fois la synthèse de la totalité des connaissances acquises par le baguage, les balises satellites, les recensements et toutes les données de sciences participatives disponibles.

INTRODUCTION

La migration est un processus largement répandu dans le monde vivant, qui a évolué sur le long terme en réponse aux changements de l'environnement quand les glaciations rendaient certaines zones inaccessibles, en particulier. On peut la définir comme le mécanisme conduisant tout ou partie des individus d'une population à se déplacer périodiquement et de manière assez prédictible entre des zones de reproduction et des zones d'hivernage distinctes (Newton 2010). Chez les oiseaux le phénomène de migration est particulièrement répandu et concerne un grand nombre d'espèces. Ainsi les laridés (sternes, mouettes, goélands) et certains petits passereaux sont connus pour effectuer des migrations extraordinaires : la sterne arctique (*Sterna paraisaea*) est capable de parcourir deux fois par an 22 000 km entre l'hémisphère nord et l'hémisphère sud. Le présent article se focalise sur la migration et plus généralement sur les déplacements des anatidés (canards, oies et cygnes), parce qu'ils sont assez représentatifs de ce qu'on peut observer chez les

oiseaux en général et qu'ils ont été particulièrement bien étudiés. La collecte de matériel biologique est aisée chez ces oiseaux car ils s'élèvent facilement en captivité, et parce que les individus sauvages sont régulièrement capturés vivants lors d'opérations de baguage ou sont prélevés à la chasse pour certaines espèces. Ainsi, leur rôle d'hôte a été démontré pour un certain nombre d'agents pathogènes tels que l'influenza aviaire, les virus West Nile et Usutu, ou certains coronavirus (Jourdain 2006, Olsen *et al.* 2006).

GRANDES AIRES DE DISTRIBUTION DES ANATIDES PRESENTS EN FRANCE

Une multitude de comportements migratoires existent chez les anatidés. Certains sont essentiellement résidents et migrent peu ou pas du tout (cas du cygne tuberculé *Cygnus olor*), d'autres sont dits migrateurs partiels et comprennent des individus (ou populations) sédentaires et d'autres migrateurs (cas du fuligule milouin *Aythya ferina* où certains individus sont migrateurs et d'autres pas). Chez la majorité des espèces l'ensemble des individus effectuent cependant la migration, on parle alors de migrateurs obligatoires. Chez les anatidés, les zones de reproduction et d'hivernage se chevauchent fréquemment. Autrement dit, une région du globe peut être utilisée comme zone d'hivernage par certains individus et comme zone de reproduction par d'autres individus de la même espèce, voire simplement comme halte migratoire entre les deux. Ceci est particulièrement le cas des zones géographiques situées à moyenne latitude. Chez les canards plongeurs (*Aythya* spp.) par exemple, la France est utilisée comme zone d'hivernage pour les individus provenant des zones de reproduction les plus nordiques et orientales, comme halte migratoire pour les individus provenant de zones intermédiaires, hivernant parfois jusqu'en Afrique, et comme zone de reproduction par certains individus.

Enfin, les distances de migrations peuvent grandement varier selon les individus au sein d'une même population (en fonction des stratégies qu'ils adoptent), selon les populations au sein d'une même espèce (en fonction de leur origine géographique) et bien sûr selon les espèces (en fonction de leur patron de distribution géographique), allant de quelques dizaines à plusieurs milliers de kilomètres. Les anatidés ont été très étudiés depuis des dizaines d'années, en particulier par la pose de bagues, ce qui a permis de délimiter assez précisément les aires de distribution des différentes espèces (voir Scott & Rose 1996).

La combinaison des données disponibles montre que la zone géographique couverte par les anatidés présents en France à un moment ou l'autre du cycle biologique s'étend de l'Afrique subsaharienne au Nord de la Scandinavie et de l'Islande, jusqu'au-delà de l'Oural en Russie (Figure 1).

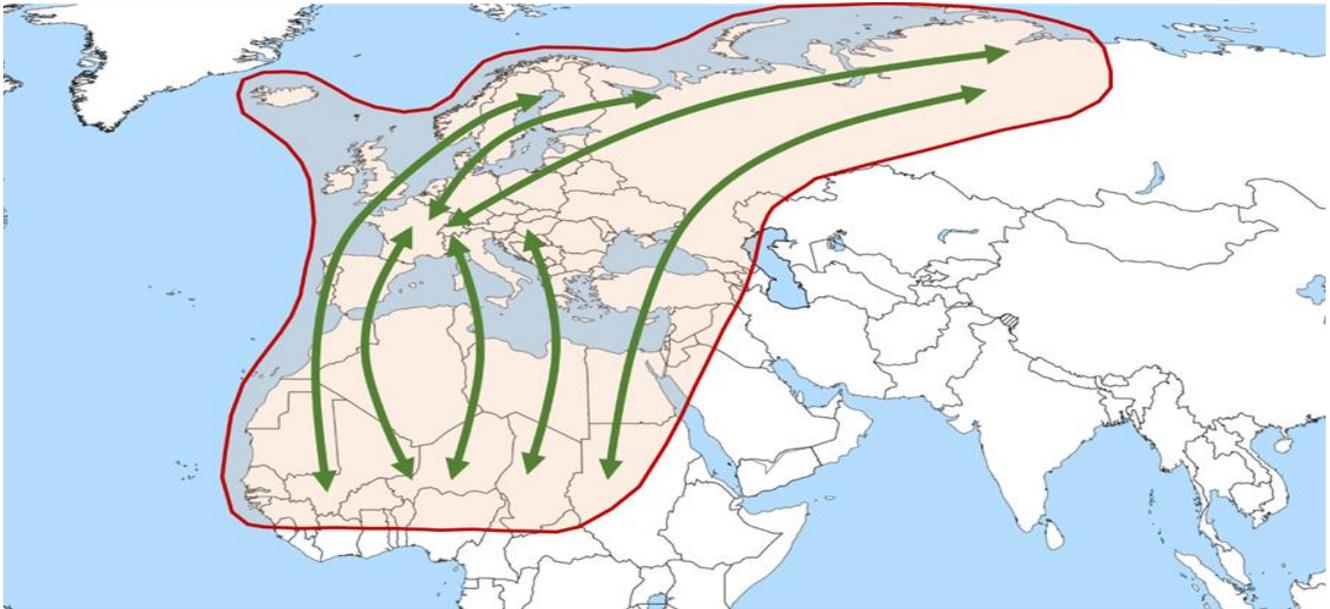


Figure 1 : Zone géographique couverte par l'ensemble des aires de distribution des anatisés présents en France à un moment de l'année, de la reproduction à l'hivernage (toutes espèces confondues, d'après les cartes de Scott & Rose 1996). Les flèches indiquent schématiquement les types de déplacements entre les différentes zones.

Dans cette vaste zone, les oiseaux sont susceptibles d'avoir fréquenté à peu près tous les types de zones humides, à l'exception de celles situées à très haute altitude (voir pour la sarcelle d'hiver *Anas crecca* en Figures 2 et 3).



Figure 2 : Sarcelles d'hiver *Anas crecca* (2 femelles et 3 mâles en plumage nuptial).
Photo Pierre-Lou Chapot.

Ces caractéristiques relient entre elles au plan épidémiologique des zones géographiques très éloignées, directement ou de proche en proche, via des contacts entre individus de populations différentes qui se croiseraient sur les zones d'hivernage, de reproduction ou durant la migration. Des agents pathogènes peuvent potentiellement être transportés par les anatidés jusqu'à la France depuis à peu près n'importe quelle zone humide d'Europe, d'Afrique et d'Asie Centrale, et inversement (Figure 1). Dans l'extrême Est de cette zone les canards qui ont hiverné en Europe côtoient sans aucun doute possible pendant leur période de reproduction des individus hivernant en Inde, Chine et Asie du Sud-Est, avec la possibilité d'échanger des agents pathogènes.

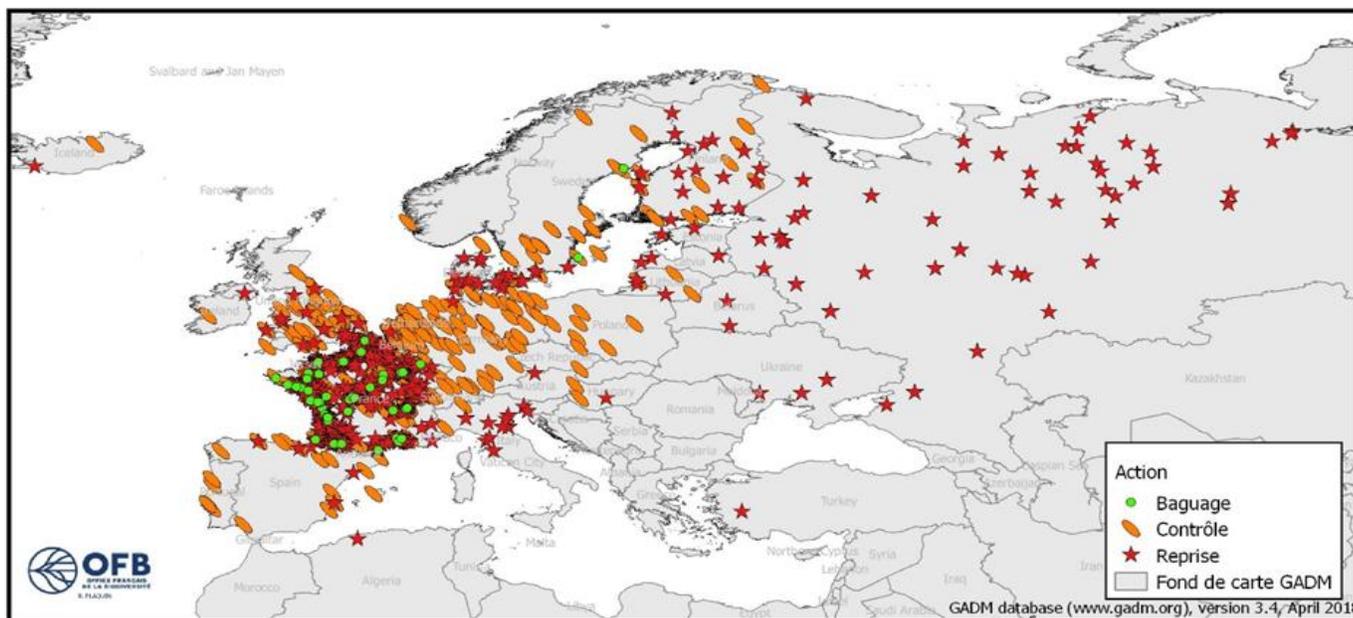


Figure 3 : Répartition des sarcelles d’hiver (*Anas crecca*) marquées depuis 2003 dans le cadre du programme de baguage mené par l’OFB. Contrôle = recapture ou ré-observation d’un oiseau marqué vivant. Reprise = récupération mort d’un oiseau bagué ou marqué.

En outre, les mouvements migratoires vers les zones d’hivernage favorisent la concentration des oiseaux. Ainsi, la sarcelle d’hiver passe d’une densité de 100 individus par hectare dans les meilleures zones de reproduction à 30 à 40 individus au mètre-carré (300 à 400 000 par hectare) dans les zones d’hivernage (Tamisier & Dehorter 1999). Cette promiscuité est susceptible de faciliter la transmission d’agents pathogènes. Les zones les plus favorables rassemblent en outre une large variété d’espèces, ce qui augmente aussi la probabilité de transmission interspécifique.

CHRONOLOGIE, DIRECTIONS ET DISTANCES DU PROCESSUS MIGRATOIRE

La migration des oiseaux est le plus souvent contrôlée par des processus endocriniens en lien avec la photopériode, de sorte que les mouvements migratoires d’une espèce donnée ont toujours lieu plus ou moins aux mêmes périodes de l’année. Le cœur de la migration postnuptiale des anatidés vers le sud ou le sud-ouest a lieu en automne durant une période centrée sur les mois de

septembre à novembre, et la migration pré-nuptiale vers le nord ou le nord-est de février à avril. Certaines espèces migrent plus tôt que d'autres (détails à trouver dans l'*Atlas des migrateurs* à paraître, encadré 1). Au sein d'une même espèce une forte hétérogénéité peut exister entre individus. Les toutes premières sarcelles d'hiver venant hiverner en Camargue arrivent dès les mois de juillet ou d'août, alors que les dernières ne sont pas là avant fin novembre voire décembre (Guillemain & Elmberg 2014).

La migration permet de fuir les conditions hivernales défavorables dans les zones de reproduction septentrionales, pour y retourner ensuite se reproduire et profiter de l'abondance de nourriture en période estivale. Selon leur taille corporelle, et suivant la loi de Bergmann (1847), toutes les espèces ne sont pas sensibles de la même manière aux baisses de température. Cela se traduit par des comportements migratoires différents : une grosse espèce telle que le canard colvert aura tendance à essayer de rester le plus près possible de l'isotherme zéro degré, et migrera plus ou moins loin en fonction des températures d'un hiver donné, par une succession de petits déplacements vers le sud. Au contraire la sarcelle d'hiver, qui est plus sensible aux baisses de températures du fait de sa petite taille, aura tendance à prendre une plus grande marge de sécurité et migrer directement et plus tôt à de plus grandes distances des zones qui deviendront froides en hiver (Dalby 2013). Les contraintes environnementales et physiologiques (échapper graduellement au froid, tenter d'aller se reproduire dès que possible) font que la migration post-nuptiale est en général plus lente pour chaque individu et étalée sur une période plus longue à l'échelle d'une population, alors que la migration pré-nuptiale sera plus rapide et concentrée sur une période plus courte (Guillemain *et al.* 2006, Figure 4).

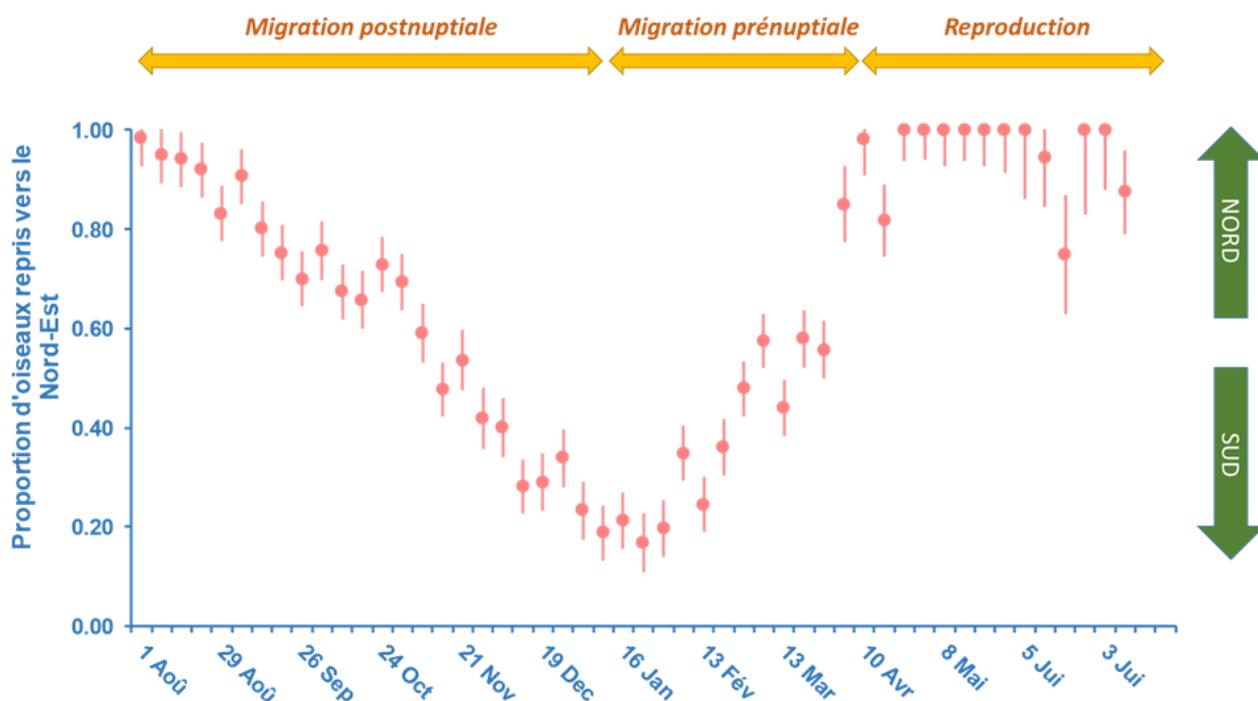


Figure 4 : Phénologie de la migration des anatidés : l'exemple de la sarcelle d'hiver. La proportion d'oiseaux repris au nord-est de leur zone de baguage en France au cours de l'année

illustre leurs mouvements migratoires. On notera qu'il y a presque toujours des oiseaux en mouvement (pas de période « plate ») entre deux saisons de reproduction, et que la migration prénuptiale au printemps est plus rapide (pente plus raide) que la migration postnuptiale à l'automne. D'après Guillemain *et al.* (2006).

Les mouvements individuels peuvent être extrêmement rapides et sur de très grandes distances : ainsi une sarcelle d'hiver détectée grâce à son émetteur VHF au Danemark un soir a été reprise à la chasse le lendemain en France, à 1 300 km (Clausen *et al.* 2002). Certains oiseaux de cette espèce ont été repris à plus de 5000 km de leur lieu de baguage, par exemple entre la Russie et le Maroc (Guillemain & Elmberg 2014). En termes épidémiologiques, et selon l'impact du virus sur leurs capacités motrices, on peut donc supposer que ces oiseaux sont éventuellement capables de disperser les agents pathogènes sur de longues distances en peu de temps, pendant les périodes migratoires (Lebarbenchon *et al.* 2009).

Les anatidés étant très ubiquistes dans le choix de leurs habitats, ils peuvent potentiellement utiliser toutes les zones humides de leur aire de distribution. La migration se fait donc souvent le long d'un large front plutôt que via une ou quelques voies de migration très étroites. Cependant on observe chez plusieurs espèces une migration en boucle en Europe de l'Ouest. Au sein de ces larges fronts on peut noter une plus grande proportion d'oiseaux qui arrive à l'automne en suivant les côtes de la Baltique, de la Mer du Nord et de la Manche, et une plus grande proportion qui remonte au printemps par le Sud des Alpes et le centre de l'Europe (Calenge *et al.* 2010). Les volumes de migrants sont aussi très différents entre l'automne et le printemps, avec des individus à statut immunitaire variable : ainsi la présence de nombreux jeunes oiseaux immunologiquement naïfs durant la migration postnuptiale peut avoir des conséquences majeures sur les risques de transmission et d'importation de virus.

En complément de trajets migratoires usuels du nord-est (l'été) vers le sud-ouest (l'hiver), le marquage individuel a permis de démontrer certaines particularités de la migration des fuligules (*Aythya* spp.) qui nichent en France au printemps : certains individus migrent vers l'est pour rejoindre des zones de mue en Allemagne notamment (à partir du mois de juin), et vers le nord ou l'est (selon le lieu de reproduction) pour passer l'hiver sur les lacs périalpins, aux Pays-Bas et dans les îles Britanniques (Gourlay-Larour *et al.* 2012). De tels déplacements migratoires pourraient expliquer certains patrons de diffusion des virus influenza A, en particulier.

- ***Les anatidés et l'influenza aviaire***

Les anatidés peuvent jouer différents rôles dans l'épidémiologie de l'influenza aviaire : révélateur ou sentinelles, réservoir, propagateurs. En fonction de l'espèce et de la souche virale, l'expression clinique chez une espèce et son rôle dans la propagation varient. Le portage sans manifestations cliniques rend difficile la compréhension de dynamique de propagation de ces virus. Les cygnes ont toujours joué un rôle très important de révélateurs de la maladie : même si le virus H5N1 tristement célèbre en Europe avait initialement été détecté chez des volailles en

Chine du Sud en 1996, puis chez des oiseaux sauvages à Hong-Kong en 2002 et en Mongolie en 2004, c'est la découverte de fuligules milouins (*Aythya ferina*) et de cygnes tuberculés trouvés morts et testés positifs qui a signalé l'arrivée de la maladie en France à l'hiver 2006 et l'été 2007, respectivement. Mais en 2016 pour le nouvel épisode mondial, ce sont d'abord les fuligules morillons (*A. fuligula*) qui en ont pâti en Europe (mais pas en France), avant que le relais ne soit pris par les cygnes et les oies, particulièrement après la période hivernale de gel (Van De Wiele *et al.* 2017). La vague de virus H5N8 actuelle touche cette fois essentiellement des bernaches nonnettes (*Branta leucopsis*) et d'autres anatidés herbivores tels que des canards siffleurs (*Mareca penelope*) le long de la Baltique et de la Mer du Nord, avec quelques cas en France. En fonction de leurs mouvements, de leur sensibilité propre et des conditions environnementales du moment, et aussi des caractéristiques de la souche de virus influenza A incriminée, il n'est donc pas aisé d'identifier une espèce d'anatidés plutôt qu'une autre, comme hôte essentiel de l'influenza aviaire.

AUTRES MOUVEMENTS DES ANATIDES

Dans une vision épidémiologique tous les mouvements comptent, et ceux des anatidés ne se limitent pas aux trajets migratoires. Ces oiseaux présentent en effet, en particulier durant l'hivernage, un mode d'utilisation de l'espace très particulier : les canards se regroupent la journée sur de grands plans d'eau appelés *remises*, à visibilité dégagée, où ils peuvent satisfaire en sécurité leurs besoins de repos, toilettage et activités sociales (pour la formation des couples) (Figure 5).



Figure 5 : Les anatidés hivernants se regroupent la journée sur de grands plans d'eau appelés « remises ». Photo Pierre-Lou Chapot.

Les différentes espèces sont alors mélangées. Les individus se dispersent au contraire la nuit en petits groupes vers des zones humides peu profondes pour s'alimenter en fonction des besoins particuliers de chaque espèce, les *gagnages*. L'ensemble d'une remise et gagnages associés constitue l'*unité fonctionnelle* de ces oiseaux (Tamisier et Dehorter 1999). Chez les oies le processus est souvent inverse, les oiseaux se dispersant pour se nourrir la journée et se regroupant pour le repos la nuit. La distance entre remise et gagnages au sein d'une unité fonctionnelle d'anatidés est très variable selon les espèces et les périodes de la saison, de zéro à quelques dizaines de kilomètres (Johnson *et al.* 2014).

De manière générale, les anatidés changent graduellement de gagnages au cours de l'hiver en fonction de la disponibilité en ressources alimentaires, mais sont fidèles à leur remise sur laquelle ils reviennent chaque jour (Tamisier et Dehorter 1999). Le baguage et le marquage nasal des canards ont récemment permis d'affiner ces connaissances, et de réaliser que tous les individus ne partagent pas nécessairement ce comportement très casanier : si les oiseaux présents dans un quartier d'hivernage donné sont effectivement fidèles à leur remise, on voit aussi que chaque semaine une proportion importante des individus (1/3 des individus chaque semaine pour la sarcelle d'hiver en Camargue) disparaissent d'une remise donnée et sont remplacés par de nouveaux arrivants (Guillemain *et al.* 2010, Caizergues *et al.* 2011). Une partie de ces oiseaux disparus meurent probablement à la chasse ou d'autres causes. Toutefois, une proportion importante d'entre eux est observée dans d'autres régions, illustrant le fait que les populations d'anatidés hivernantes sont traversées en permanence par des flux de migrants, parfois dans toutes les directions (cas des fuligules milouins et morillons se déplaçant vers le nord parfois même au cœur de l'hiver, Gourlay-Larour *et al.* 2012). Il n'est pas facile d'évaluer le volume d'anatidés traversant la France durant une saison d'hivernage, mais chez la sarcelle d'hiver le marquage des oiseaux a permis de démontrer que ce flux d'individus était de l'ordre de deux à trois fois plus important que le nombre d'oiseaux recensés en janvier (Caizergues *et al.* 2011). En considérant que ce ratio soit le même chez toutes les espèces, et qu'environ 900 000 de ces oiseaux hivernent annuellement en France (Schmaltz *et al.* 2019), on pourrait estimer à près de deux millions le nombre d'anatidés qui transitent ou hivernent dans notre pays durant la mauvaise saison.

En dehors des mouvements migratoires le long de directions assez prédictibles selon les saisons, les anatidés sont donc aussi susceptibles de transporter des agents pathogènes à travers l'ensemble de leur aire d'hivernage, dans toutes les directions, pendant la période s'étendant d'octobre à mars.

Outre ces stratégies individuelles, de grands mouvements d'anatidés ont lieu à l'échelle populationnelle lorsque les conditions l'obligent. C'est le cas lors des grosses vagues de froid, qui peuvent conduire à des déplacements massifs vers le sud, l'ouest ou le sud-ouest de dizaines ou centaines de milliers d'oiseaux, désertant les zones gelées et faisant irruption en masse sur les quelques zones qui restent non gelées (voir par exemple Ridgill & Fox 1990). De tels mouvements massifs peuvent être à l'origine de l'introduction d'agents pathogènes dans notre pays, et la

concentration des différentes espèces sur quelques sites est de nature à augmenter leur transmission. Ainsi, on considère que ce sont des fuligules milouins fuyant une vague de froid en Europe centrale qui auraient été responsables de la crise d'influenza aviaire en France en 2006 (Hars *et al.* 2008).

COMMENT LA MIGRATION DES ANATIDES EVOLUE

Les lignes qui précèdent illustrent déjà la variété des mouvements entrepris par les anatidés durant un cycle annuel, ainsi que la variabilité pouvant exister entre les individus. Le changement climatique est en outre en train de rebattre les cartes dans un certain nombre de domaines. Ce sont pour beaucoup les conditions climatiques, en particulier le froid, qui sont responsables des déplacements des anatidés (pour fuir le gel ou pour entreprendre des migrations). Le réchauffement des températures réduit graduellement ce besoin, de sorte que les anatidés ont tendance à peu à peu réduire la distance de leurs trajets migratoires (« *short-stopping* », Elmberg *et al.* 2014). Une conséquence importante pour la France est la réduction graduelle du nombre de migrateurs du nord venant hiverner dans le pays. Chez le canard colvert en Camargue, par exemple, seuls semblent persister aujourd'hui les individus résidents locaux, alors que par le passé cette région accueillait aussi en hiver un grand nombre de colverts migrateurs issus de toute l'Europe, dont la Russie (Guillemain *et al.* 2014). Epidémiologiquement, le risque serait donc moindre pour ce qui est de la probabilité d'introduction de virus depuis le Nord de l'Europe par les migrateurs. De même, le changement climatique rend de plus en plus rares les grosses vagues de froid, et le risque associé d'importation d'agents pathogènes via les mouvements massifs d'individus durant l'hiver. Enfin, le changement climatique amène à un changement des dates de migration chez certaines espèces, un avancement des dates de migration pré-nuptiale (au début du printemps) étant souvent le plus évident (voir Fouquet *et al.* 2009 pour l'oie cendrée *Anser anser*, Figure 6). De tels changements doivent être pris en compte pour organiser les réseaux de surveillance épidémiologique des anatidés.



Figure 6 : Oies cendrées *Anser anser*. Photo Pierre-Lou Chapot.

CONCLUSION

Les anatidés sont de gros oiseaux, à capacité de déplacements rapides sur de longues distances, qui présentent des mouvements incessants à différentes échelles géographiques durant l'hivernage, et viennent ou traversent en nombre notre pays. Ils sont donc de bons hôtes pour assurer la dissémination de certains agents pathogènes. Leur proximité phylogénétique avec un certain nombre d'animaux d'élevage, et leur fréquentation parfois assidue d'habitats proches des activités humaines, peuvent entraîner des risques de transmission plus élevés de maladies à fort impact économique. En conséquence, un processus de surveillance assidue de ces espèces est assuré, avec analyse des individus trouvés morts (surveillance événementielle), voire une recherche d'agents pathogènes chez les oiseaux vivants au baguage ou juste prélevés à la chasse (surveillance programmée) lorsque cela est pertinent. L'Office National de la Chasse (devenu ONCFS puis OFB en 2020) a mis en place depuis 1986 un réseau appelé « SAGIR » de surveillance des mortalités des animaux sauvages avec les chasseurs (Fédération nationale des chasseurs et fédérations départementales des chasseurs). Il s'appuie sur un réseau d'observateurs répartis sur l'ensemble de la France. Très réactif, il est souvent mobilisé en période de crise (influenza aviaire pour les oiseaux, mais aussi peste porcine africaine ou tuberculose bovine chez les mammifères, etc.). Il permet d'apporter au laboratoire les oiseaux trouvés morts afin de réaliser les analyses nécessaires. Dans quelques cas précis, l'introduction de pathologies sur le territoire national ou européen a clairement été attribuée aux anatidés migrateurs (EFSA 2017), et ne doit pas être

éludée. Il ne faut pas non plus négliger la responsabilité humaine des propagations de certains agents pathogènes liées dans de nombreux cas aux activités commerciales et économiques (Gauthier-Clerc *et al.* 2007, Le Bouquin *et al.* 2016). En conclusion, il ne faut pas accuser trop rapidement les anatidés, ni s'inquiéter de leur présence régulière dans notre pays en hivernage, en halte migratoire ou durant la reproduction. En lien avec leur présence et pour se prémunir de tout autre mode de contamination, il est essentiel de mettre en place les mesures de biosécurité en élevage adaptées au niveau de risque (protection des aires d'alimentation et d'abreuvement des volailles domestiques, par exemple). Ainsi les différentes populations pourront coexister, en préservant à la fois la biodiversité et les activités d'élevage en lien avec l'alimentation humaine.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Jean Hars et les nombreux autres relecteurs qui ont permis d'améliorer le texte de cet article par leurs commentaires et suggestions pertinentes. Nous sommes également très reconnaissants envers les collègues collectant les données ou participant à la surveillance sanitaire, ainsi qu'envers les chasseurs et les ornithologues nous renvoyant les observations d'oiseaux marqués ou les reprises de bagues.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bergmann, C., 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien, 3(1) : 595-570.
- Caizergues, A., Guillemain, M., Arzel, C., Devineau, O., Leray, G., Pilvin, D., Lepley, M., Massez, G., Schricke, V., 2011. Emigration rates and population turnover of Teal (*Anas crecca*) in two major wetlands of Western Europe. *Wildlife Biology*, 17: 373-382.
- Calenge, C., Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., Simon, G., 2010. A new exploratory approach to the study of the spatio-temporal distribution of ring recoveries - the example of Teal (*Anas crecca*) ringed in Camargue, Southern France. *Journal of Ornithology* 151: 945-950.
- Clausen, P., Nolet, B. A., Fox, A., D., Klaassen, M., 2002. Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe – a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23: 191-203.
- Dalby, L., 2013. Waterfowl, duck distributions and a changing climate. Thèse de doctorat (Université d'Aarhus, Danemark).
- EFSA AHAW Panel (EFSA Panel on Animal Health and Welfare), More, S., Bicot, D., Bøtner, A., Butterworth, A., Calistri, P., Depner, K., Edwards, S., Garin-Bastuji, B., Good, M., Gortazar Schmidt, C., Michel, V., Miranda, M., A., Nielsen, S., S., Raj, M., Sihvonen, L., Spoolder, H., Thulke, H.H., Velarde,

- A., Willeberg, P., Winckler, C., Breed, A., Brouwer, A., Guillemain, M., Harder, T., Monne, I., Roberts, H., Baldinelli, F., Barrucci, F., Fabris, C., Martino, L., Mosbach-Schulz, O., Verdonck, F., Morgado, J., Stegeman, J.A., 2017. Scientific opinion on avian influenza. EFSA Journal 15(10):4991, 233 pp. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2017.4991>
- Elmberg, J., Hessel, R., Fox, A. D., Dalby, L., 2014. Interpreting seasonal range shifts in migratory birds: A critical assessment of 'short-stopping' and a suggested terminology. Journal of Ornithology 155: 571-579.
- Fouquet, M., Schricke, V., Fouque, C., 2009. Greylag Geese *Anser anser* depart earlier in spring: an analysis of goose migration from western France over the years 1980–2005. Wildfowl 59: 143-151.
- Gauthier-Clerc, M., Lebarbenchon, C., Thomas, F., 2007. Recent expansion of highly pathogenic avian influenza H5N1: a critical review. Ibis 149: 202-214.
- Gourlay-Larour, M.L., Schricke, V., Sorin, C., L'Hostis, M., Caizergues, A., 2012. Movements of wintering diving ducks: new insights from nasal saddled individuals. Bird Study 59: 266-278.
- Guillemain, M., Elmberg, J., 2014. The Teal. Londres: Poyser.
- Guillemain, M., Arzel, C., Mondain-Monval, J.Y., Schricke, V., Johnson, A.R., Simon, G., 2006. Spring migration dates of teal *Anas crecca* ringed in the Camargue, southern France. Wildlife Biology 12: 163-169.
- Guillemain, M., Devineau, O., Brochet, A.L., Fuster, J., Fritz, H., Green, A.J., Gauthier-Clerc, M., 2010. What is the spatial unit for a wintering Teal *Anas crecca* ? weekly day-roost fidelity inferred from nasal saddles in the Camargue, Southern France. Wildlife Biology 16: 215-220.
- Guillemain, M., Champagnon, J., Massez, G., Pernollet, C.A., George, T., Momerency, A., Simon, G., 2015. Becoming more sedentary? Changes in recovery positions of Mallard *Anas platyrhynchos* ringed in the Camargue, France, over the last 50 years. Wildfowl 65: 51–63.
- Hars, J., Ruelle, S., Benmergui, M., Fouque, C., Fournier, J.Y., Legouge, A., Cherbonnel, M., Baroux, D., Dupuy, C., Jestin, V., 2008. The epidemiology of the highly pathogenic H5N1 avian influenza in Mute swan (*Cygnus olor*) and other Anatidae in the Dombes region (France), 2006. Journal of Wildlife Diseases 44: 811-823.
- Johnson, W.P., Schmidt, P.M., Taylor, D.P., 2014. Foraging flight distances of wintering ducks and geese: a review. Avian Conservation and Ecology 9(2): 2. <http://dx.doi.org/10.5751/ACE-00683-090202>
- Jourdain, E., 2006. Oiseaux sauvages et virus West Nile : étude éco-épidémiologique en Camargue. Thèse de Doctorat (Université J. Fourier, Grenoble)
- Lebarbenchon, C., Albespy, F., Brochet, A.L., Grandhomme, V., Renaud, F., Fritz, H., Green, A.J., Thomas, F., van der Werf, S., Aubry, P., Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., 2009. Spread of avian influenza viruses by Common Teal (*Anas crecca*) in Europe. PLoS ONE 4(10): e7289. doi:10.1371/journal.pone.0007289

- Le Bouquin, S., Huneau-Salaün, A., Hamon, M., Moisson, M.C., Scoizec, A., Niqueux, E., Shmitz, A., Briand, F.X., Van De Wiele, A., Bronner, A., 2016. L'épisode d'influenza aviaire en France en 2015-2016 – Situation épidémiologique au 30 juin 2016. Bulletin épidémiologique, santé animale et alimentation 75: 2-8.
- Newton, I., 2010. Bird Migration. Glasgow: Collins.
- Olsen, B., Munster, V.J., Wallensten, A., Waldenström, J., Osterhaus, A. D.M.E. Fouchier, R.A.M., 2006. Global patterns of influenza A virus in wild birds. Science 312: 384-388.
- Ridgill, S.C., Fox, A.D. 1990. Cold weather movements of waterfowl in Western Europe. IWRB Special Publication 13. Slimbridge: IWRB.
- Schmaltz, L., Quaintenne, G., Gaudard C., Dalloyau, S., 2019. Comptage des Oiseaux d'eau à la mi-janvier en France. Résultats 2019 du comptage Wetlands International. Rochefort : LPO BirdLife France - Service Connaissance, Wetlands International, Ministère de la Transition écologique et solidaire.
- Scott, D.A., R., Paul M., 1996. Atlas of Anatidae populations in Africa and Western Eurasia. Wageningen, The Netherlands: Wetlands International.
- Tamisier, A., Dehorter, O., 1999. Camargue, canards et foulques – fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver. Nîmes : Centre Ornithologique du Gard.
- Van De Wiele, A., Humeau, A., Bronner, A., Guillemain, M., Le Loc'h, G., Guérin, J.L., Cauchard, J., Mercier, A., Calavas, D., 2017. Episode H5N8 d'influenza aviaire en France en 2016-2017 : quel rôle pour la faune sauvage ? Bulletin épidémiologique, santé animale et alimentation 79 : 27-31.