

La reproduction de l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), faits biologiques et comportements Synthèse bibliographique

Par **Patrick TRIPLET**

Contact : patrick.triplet1@orange.fr



Plan

1. Données introductives
 2. Les différents milieu de reproduction
 3. À la conquête de nouveaux territoires
 4. L'acquisition d'un territoire
 5. La défense d'un territoire
 6. La hiérarchie des territoires
 7. La fidélité au territoire
 8. La taille des territoires
 9. La densité des couples nicheurs
 10. Les accouplements
 11. Le nid
 12. La saison de reproduction
 13. Les œufs
 14. La taille des pontes
 15. L'incubation
 16. Les éclosions
 17. Les poussins
 18. Le régime alimentaire des jeunes
 19. La hiérarchie des jeunes
 20. L'adoption de poussins
 21. Les causes de mortalité des jeunes
 22. Le succès à l'envol
 23. Divorcer pour mieux assurer sa descendance
 24. Monogamie, polygamie
 25. Ne pas se reproduire chaque année
 26. Que conclure ?
- Références bibliographiques
Annexes : les différents tableaux

1. Données introductives

À l'origine espèce côtière (HEPPLESTON, 1972), l'Huîtrier pie niche tout aussi bien sur les littoraux qu'à l'intérieur des terres, parfois à plusieurs centaines de km de la mer. Cette plasticité, alliée à son opportunisme en période hivernale quand il peut tirer profit de nombreuses ressources, lui a permis de s'adapter à l'évolution des paysages agricoles et à en bénéficier pour, pendant une époque, augmenter son aire de répartition et ses effectifs, avant que d'autres pressions (réduction des ressources trophiques en zones intertidales, mécanisation de l'agriculture, prédation) réduisent ses effectifs. Cette capacité d'adaptation est certainement la meilleure réponse que l'espèce pouvait apporter à la faible productivité des couples reproducteurs.

Ce texte traite des aspects biologiques et comportementaux des oiseaux en période de reproduction. Ces deux éléments sont tellement imbriqués, et le comportement des reproducteurs et des non-reproducteurs situés à proximité des zones de reproduction a fait l'objet d'analyses tellement approfondies notamment aux Pays-Bas, qu'il est nécessaire d'en présenter une synthèse la plus complète possible pour mieux comprendre la complexité des relations sociales entre les oiseaux, relations qui déterminent en partie le succès de la reproduction. L'Huîtrier pie se révèle ainsi être un bon modèle pour présenter les nombreux cas de figure de la reproduction des limicoles et un exemple à suivre, même si de nombreux aspects semblent lui être spécifiques.



© Jean-François CORNUET

2. Les différents milieux de reproduction

La sélection des milieux de reproduction a été décrite en détail pour les zones nordiques de reproduction (HARRIS, 1967 ; SWENNEN & DE BRUIJN, 1980 ; SAFRIEL, 1985 ; STOCK et al., 1987a ; ENS et al., 1992). L'Huîtrier pie se reproduit sur des habitats côtiers, comme les estrans rocheux, les dunes, les zones de galets, les îlots de sable ou les marais salants et, en zones intérieures, le long des berges des lacs et des fleuves, dans les prairies, les champs labourés voire les parcs urbains (HEPPLESTON, 1972 ; SMITH, 1983 ; BRIGGS, 1981, 1982, 1984 ; ENS et al., 1992 ; HULSCHER et al., 1996 ; LEOPOLD et al., 1996 ; OPERMANIS, 1997 ; RUSTICALI et al., 1999 ; ENS & UNDERHILL, 2014).

GLUTZ et al. (1984), VAN DIJK & BAKKER (1980), DE ROOS (1981) et OPERMANIS (1997) indiquent qu'il établit son nid dans les communautés végétales des plages et des dunes primaires ainsi que dans les prés salés. Ceux-ci sont plus productifs en ressources alimentaires que les terres agricoles et les dunes (GÖTMARK et al., 1995 ; OLFF et al., 1997 ; BOCKELMANN et al., 2002), ce qui peut y expliquer l'installation préférentielle des oiseaux (DIJKSEN, 1980 ; HEG, 1999 ; HULSCHER & VERHULST, 2003). Sur le littoral letton, les sites de reproduction sont les habitats de sable et de graviers sans végétation et sans arbre à moins de 100 m (OPERMANIS, 1997). Le substrat privilégié est la rive rocheuse dans les îles Orkney où les rives vaseuses sont, a contrario, le substrat le moins apprécié (SUMMERS et al., 2002). Sur le Banc d'Arguin (Gironde), la majorité des nids se situent dans les zones couvertes par la végétation dunaire inaccessibles aux visiteurs, au niveau des zones les plus anciennes des bancs de sable (THARAN, 1996).

Pour la zone méditerranéenne, les connaissances sont plus fragmentaires. En Italie, dans le delta du Pô, les oiseaux se reproduisent sur les dunes ou les plages (SCARTON et al., 1993a et b ; VALLE et SCARTON, 1996 ; SCARTON et al., 1994). Les nids se situent dans des zones ouvertes où la végétation est absente dans 75 % des cas. Les végétaux autour du nid sont *Eryngium maritimum*, *Calystegia soldanella* et *Cakile maritima*. La comparaison entre l'environnement immédiat du nid et des sites pris au hasard montre que les Huîtriers pie sélectionnent activement les zones sableuses, avec une faible couverture végétale et une végétation basse qui leur permet de surveiller les alentours (VALLE & SCARTON, 1996). Les mêmes types de milieux sont également notés en Grèce (GOUTNER, 1986 ; GOUTNER & GOUTNER, 1987).

Dans le delta de l'Èbre, en Espagne, les couples nicheurs occupent les zones les plus tranquilles, composées de petites dunes et parsemées de végétation halophile où la présence d'eau est notable, en particulier sous forme de mares stagnantes qui sont utilisées par les adultes et les poussins pour le bain et pour l'alimentation. La distribution des nids est également conditionnée par le risque d'inondation (MARTINEZ et al., 1983).

3. À la conquête de nouveaux territoires

Les milieux agricoles

La reproduction à l'intérieur des terres est connue en Écosse depuis des temps immémoriaux (BUXTON, 1961), en Angleterre depuis les années 1700 (HULSCHER, 1997) ainsi que dans l'est de la Russie depuis les années 1840 (HOLLOWAY, 1996 ; DARE, 1966), et depuis la seconde moitié du XX^e siècle aux Pays-Bas (HULSCHER, 1970). La proportion d'oiseaux se reproduisant à l'intérieur des terres, dans le nord-ouest de l'Angleterre augmente à partir de 1968 (BRIGGS, 1982), en raison du meilleur succès de la reproduction (HEPPLESTON, 1972). La transformation des habitats côtiers, due à la présence humaine croissante (urbanisation et fréquentation), pourrait jouer un rôle dans cette conquête. La dégradation des conditions sur les côtes, incluant l'augmentation des dérangements et une plus grande vulnérabilité des nids et des jeunes à la prédation des goélands, serait également une cause explicative (DARE, 1966 ; SAFRIEL, 1981).

La colonisation des terres s'est faite en deux temps (BUXTON, 1961 ; DARE, 1966 ; BRIGGS, 1984). Les oiseaux ont d'abord investi les berges rocailleuses des cours d'eau pendant environ deux siècles. Puis ils ont profité du défrichement et de la mise en culture ou en pâture des terres pour conquérir de nouveaux territoires. HEPPLESTON (1972) avait constaté que les Huitriers pie installés dans les cultures des Îles Britanniques nichaient plus tôt que sur les côtes. Selon cet auteur, la limite à cette augmentation réside dans les pratiques agricoles, tout comme le succès sur les gravières est limité par leur taille et leur situation géographique (BRIGGS, 1981). Se reproduire dans des habitats plus stables, comme les pâtures et certaines cultures avec une nourriture composée de vers de

terre, ressource plus riche, plus accessible et/ou abondante que les ressources marines, permet une croissance plus rapide des jeunes et améliore la productivité exprimée en jeunes à l'envol par couple (HEPPLESTON, 1972). Les éléments importants pour la reproduction sont une grande ouverture des milieux avec une vision minimale à 600 m, des niveaux d'eau permettant le développement et l'accessibilité à la faune endogène, source de nourriture, une végétation de moins de 5 cm de hauteur, des zones de végétaux non coupés avant le 15 juin et une distance d'au minimum 300 m par rapport aux voies de circulation (TEUNISSEN *et al.*, 2012 in WOUDE, 2013, MILSON *et al.*, 2001 ; MADSEN *et al.*, 2019). La reproduction de couples dans des zones de coupes forestières récentes est également signalée (SHAW, 1996), indiquant la capacité de l'espèce à s'implanter dans des habitats terrestres nouveaux.

En Allemagne, dans le Bas-Rhin, les zones préférentielles d'installation des nids sont les champs de maïs et de betteraves à sucre (GLINKA & WOLF, 1994), le développement de ces cultures auraient favorisé l'augmentation des effectifs. La nidification dans des champs de maïs est également relatée dans le nord de la France (départements du Nord et de la Somme), selon ORNITHOMÉDIA (2019) et observations personnelles.

En Lettonie, 61 % des nids sont situés sur des labours non semés, 26 % sur des céréales, 10 % sur des cultures en sillons et 3 % sur des jachères (OPERMANIS, 1997). L'expansion dans ce pays s'est faite en deux phases :

- un déplacement vers les zones continentales en utilisant les lacs côtiers et les rives des fleuves ;
- une utilisation des exploitations agricoles le long des fleuves (OPERMANIS, 1997).

Ce même processus est également décrit pour la Lituanie (L. Raudonikis, comm. pers.).

Les toits

La nidification sur les toits est connue aux Pays-Bas, au Royaume-Uni, en Belgique, en Finlande, en Lettonie, en Allemagne et en Norvège (HAVERSCHMIDT, 1946 ; GOETHE, 1973 ; LEOPOLD *et al.*, 1996). Au Royaume-Uni, MUNRO (1984) décrit l'installation d'un couple sur le toit d'un hôpital. Les jeunes étaient nourris par un des adultes pendant que l'autre les surveillait. BOURNE (1975) relate également la reproduction sur un toit d'un immeuble médical et MILLS (1978) sur un immeuble d'enseignement. TEKKE (1978) rapporte des données annuelles sur des toits des Pays-Bas de 1950 à 1968 et TEIXEIRA (1979) décrit ce phénomène comme une « nouvelle mode » de l'espèce. Le nid est occasionnellement installé sur le toit d'immeubles depuis au moins 1916 à Texel (Pays-Bas), selon cet auteur. DUNCAN *et al.* (2001) estiment la présence de 205 couples en 1993 sur des toits à Aberdeen (Écosse) avec une production de 0,8 jeune à l'envol par couple, calculé sur 89 nichées. Cette valeur élevée s'explique par l'absence de prédateurs sur ces habitats artificiels. La présence sur des toits de cette localité avait déjà été signalée par BOURNE (1975) et FISK (1978).

Les oiseaux peuvent donc nicher à plus de 30 mètres du sol et cette reproduction n'est possible que s'il existe des zones alimentaires à proximité, milieux côtiers ou pelouses sur lesquels les adultes peuvent capturer des vers de terre. Un toit apparaît propice si sa surface fait au minimum 400 m², s'il est recouvert de galets, sa pente est inférieure à 10 degrés et sa hauteur est comprise entre 2 et 40 mètres (<https://www.arcgis.com/apps/MapJournal/index.html?appid=a7e36ec857c243aa8b92548f8843a6d2>) ; ENS *et al.*, 2009).

Le même phénomène a été noté en Floride, dans le New Jersey, en Caroline du Nord et en Caroline du Sud (FISK, 1978 ; DOUGLASS *et al.*, 2001 ; McCONNELL, 2018) chez l'Huîtrier pie américain *H. palliatus*. McCONNELL (2018) a calculé un succès à l'envol de 0,8 jeune par couple, alors que chez cette espèce, le succès à l'envol est généralement de 0,67 au maximum (NOL *et al.*, 2012). Cet auteur attribue ce meilleur succès au fait que, sur les toits, les nids ne sont soumis ni à l'inondation ni à la prédation par des prédateurs terrestres. La reproduction sur les toits peut être une réponse à l'augmentation des dérangements sur les zones habituelles de reproduction des oiseaux et serait également une réponse à la saturation des sites généralement utilisés par les oiseaux pour y établir leur nid (DOUGLASS *et al.*, 2001). Pour cet auteur, une autre adaptation à la reproduction en zone urbaine est l'augmentation de l'activité nocturne pour s'alimenter sur la zone intertidale trop dérangée pendant la période diurne. Les avantages à nicher sur les toits découlent du taux de succès très élevé car les deux causes principales d'échec des nids au sol sont leur submersion lors des fortes marées et la prédation, par des mammifères, mais également par les goélands (NOL *et al.*, 2012 ; VIRZI *et al.*, 2016).

Les pelouses des aéroports

Des Huîtriers pie s'installent sur les pelouses des aéroports qui leur offrent un environnement plus favorable au succès de la reproduction que les sites naturels car l'activité de l'aéroport tient les prédateurs éloignés des couples reproducteurs (LLOYD-PARKER, 2018). Pour cela, les oiseaux se sont adaptés aux dérangements et au bruit. L'auteur s'interroge sur le statut de l'espèce : Incroyablement intelligente ou complètement stupide (Incredibly smart

or utterly stupid ?) mais pour confirmer ensuite qu'avec l'expérience acquise au cours de leur longue vie, les Huîtriers pie deviennent de plus en plus conscients de ce qui constitue une menace pour leur succès de reproduction et il semblerait que cela devienne un aspect important de leur préférence. Cet auteur continue en expliquant qu'au fil des années, les Huîtriers pie choisissent de nicher dans des endroits qui paraissent inappropriés, mais qui en fait, s'avèrent permettre de réduire les menaces naturelles qui pèsent sur leurs œufs et leur progéniture. Cela peut les conduire à s'installer auprès de sentiers fréquentés ou sur les zones proches des routes et des autoroutes où le risque de prédation est faible et où les oiseaux estiment que pratiquement aucun humain ne cherchera à détruire leur nid.

4. L'acquisition d'un territoire

Chaque membre d'un couple vit séparément de l'autre après la période de reproduction. Les couples déjà formés se retrouvent, selon les lieux et leur âge, au cours de l'hiver, parfois dès le mois de décembre ou en toute fin d'hiver. S'ils hivernent à proximité de leur zone de reproduction, ils se séparent progressivement de l'effectif avec lequel ils passaient l'hiver. La formation des nouveaux couples s'effectue donc avant d'arriver sur les sites de reproduction. Les couples déjà formés tendent à reprendre chaque année le même territoire mais les mâles semblent plus fidèles au territoire que les femelles. Sur le Banc d'Arguin (France), les oiseaux sont présents tout au long de l'hiver et les couples se forment à partir de la deuxième quinzaine de février et délimitent des territoires ensuite (THARAN,

1996). Entre 76 et 97 % des couples se reforment d'une année à l'autre (HARRIS, 1967). La fidélité annuelle des oiseaux à un territoire et donc à un partenaire suggère que les oiseaux s'apparient à nouveau sur leur territoire et non sur le site d'hivernage (JUNGFER, 1954 ; HARRIS, 1967 ; DARE & MERCER, 1974). Les nouveaux couples peuvent se former quand un oiseau se positionne sur un territoire ou après des parades sur un reposoir commun proche les zones de reproduction. La parade avec cérémonie vocale est une première expression de l'agressivité territoriale, à la fois pour les oiseaux en reproduction et ceux s'alimentant en hiver (HEPPLESTON, 1970 ; DARE et MERCER, 1974).

Quand les oiseaux tentent de s'implanter pour la première fois, l'agressivité envers les autres vient des deux partenaires. La territorialité dans les semaines qui précèdent la ponte est importante et semble nécessaire pour sécuriser les ressources alimentaires pour les jeunes mais cela limite la taille des populations reproductrices (HARRIS, 1970). Les couples connaissent leur territoire mais également leurs voisins et semblent ainsi s'accepter, au point de chasser ensemble les intrus qui ne font pas partie du collectif local (HEPPLESTON, 1970).

La préparation de la reproduction n'est pas neutre sur le comportement et le fonctionnement physiologique des oiseaux. MERCER (1968) indique que, le mois précédant la ponte et jusqu'au démarrage de celle-ci, les femelles perdent 16 % de leur poids, probablement en résultat de la demande pour la défense du territoire et pour la formation des œufs puis ils perdent 6,5 à 7,5 % de leur poids pendant la première moitié de la période d'incubation. Se reproduire tôt est peut-être limité par la difficulté à trouver suffisamment de nourriture pour compenser ces pertes.

C'est ainsi qu'HARRIS (1970) considère que les Huîtriers pie synchronisent leur reproduction avec des changements dans la taille des proies plutôt qu'avec la densité de celles-ci afin d'être les plus performants possibles dans leur nourrissage des jeunes.

5. La défense du territoire

En raison de leur promiscuité, les oiseaux sont territoriaux et agressifs envers les intrus se posant à proximité des nids situés dans les zones à fortes densités de couples sur le littoral (ENS *et al.*, 2011). Les oiseaux se reproduisant à une densité élevée sont ainsi plus agressifs envers les intrus à la périphérie des territoires que sur les zones à faible densité. Dans les zones les plus peuplées, les territoires sont plus petits, le plus souvent contigus à d'autres territoires, l'installation est plus synchrone et la fréquence d'intrusion par des oiseaux apparemment non territoriaux est plus élevée, ce qui conduit le couple occupant le territoire à des réactions agressives envers les intrus (VINES, 1979). L'agressivité n'est généralement pas de longue durée et après un tel comportement, les oiseaux peuvent se mettre la tête sous l'aile, ce qui caractérise un comportement non agressif (TINBERGEN, 1975).

Pour un individu, décider quand s'installer (à quel âge) ne peut pas être séparé de la décision du lieu d'installation (quel habitat). ENS *et al.* (1995) ont traité ces deux interrogations en considérant qu'il s'agit d'une décision qui engage un chemin de vie avec des conséquences à long terme en raison des effets sur le statut social. Les couples sont en compétition pour les territoires et une proportion croissante est exclue ou se reproduit dans des habitats

de qualité moindre. Selon ENS *et al.* (2014a), les territoires de reproduction sont défendus par le couple dans lequel chacun se montre autant agressif envers les intrus. Ils se partagent également l'incubation et l'élevage des jeunes (MAKKING, 1942 ; CRAMP *et SIMMONS*, 1983).

Le nombre d'oiseaux à l'envol par couple diminue quand le nombre total de territoires occupés augmente, probablement à cause d'une réduction de la survie des poussins (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996). HARRIS (1970) a ainsi montré que le nombre de couples sur l'île de Skokholm était relativement stable sur plusieurs années, alors que de nombreux oiseaux apparemment matures au plan sexuel sont disponibles pour la reproduction. L'enlèvement d'adultes parmi les couples reproducteurs est rapidement compensé par l'arrivée d'oiseaux en attente qui remplacent les oiseaux manquants. Il ne se forme pas plus de couples et l'auteur en conclut que les couples ont besoin d'un territoire approprié pour élever leurs jeunes et qu'en l'absence de territoires favorables, ils ne s'installent pas.

6 La hiérarchie des territoires

Les densités de couples reproducteurs sont moindres en zones terrestres qu'en zones littorales ; de ce fait, les comportements sont complexes sur le littoral où les oiseaux doivent sans cesse veiller à leurs congénères et à leurs territoires. Tous les oiseaux ne peuvent avoir un territoire contigu au rivage, ce qui conduit à des différences entre ceux qui en possèdent un et ceux qui possèdent un territoire en retrait.

Sur l'île de Schiermonnikoog aux Pays-Bas, les territoires de nidification établis à proximité immédiate des zones intertidales

utilisées pour la recherche alimentaire sont dits occupés par des résidents. Les couples qui occupent les territoires situés à 200 à 500 mètres, voire plus, des zones alimentaires, doivent survoler les territoires des premiers pour gagner les zones alimentaires, ce qui augmente le temps et l'énergie nécessaire pour élever leur progéniture. Les ornithologues rédigeant les résultats de leurs recherches en langue anglaise les appellent les leapfrogs, c'est-à-dire, en français, les saute-moutons (ENS *et al.*, 1992 ; VAN DE POL *et al.*, 2006a). Cette traduction n'est pas la meilleure car elle désigne également les oiseaux d'une espèce qui se livrent à une migration au-dessus de zones déjà occupées par leurs congénères. Les résidents et les leapfrogs sont distingués par leurs caractéristiques sociales et par les chances limitées que les oiseaux changent de statut entre les saisons de reproduction. Il n'existe cependant pas de différence génétique entre les individus des deux catégories (VAN TREUREN *et al.*, 1999). Faute d'une meilleure traduction, l'appellation de résidents et de leapfrogs est conservée ici.

La supériorité des occupants de territoires de haute qualité leur permet d'éloigner

les oiseaux moins favorisés. Le fait de se reproduire, même sur des territoires peu riches, n'améliore pas la probabilité de s'établir ensuite sur un territoire de qualité. Il y a donc une file d'attente pour un territoire spécifique, ce qui réduit la possibilité pour un individu de s'établir ailleurs, et implique d'attendre et de différer la maturité sexuelle jusqu'à parvenir à acquérir le territoire souhaité (ENS, 1992 ; VAN DE POL *et al.*, 2007 ; ENS *et al.*, 1995, 2014b ; BRUINZEEL *et al.*, 2006).

Les couples résidents fournissent plus de jeunes en raison d'une plus forte mortalité des poussins leapfrogs qui manquent de ressources alimentaires (ENS *et al.*, 1995). En effet, leurs proies ne sont accessibles qu'à marée basse et les poussins ne suivent pas les adultes sur les vasières, mais attendent sur le territoire de nidification pour être nourris (HEG, 1999). Les adultes ne transportent qu'une proie à la fois, ce qui limite fortement les apports en comparaison des couples résidents accompagnés par leurs jeunes sur les zones alimentaires. ENS *et al.* (1995) ont calculé que les résidents produisaient 0,67 jeune par couple à l'envol alors que les leapfrogs n'en produisent que 0,19.



© Gilles et Thérèse DEGRYSE

Aux Pays-Bas, il a été avancé la théorie dite de la cuillère en argent pour un futur doré -*Silver spoon for a golden future*- (ENS et al., 1992 ; VAN DE POL et al., 2006b) qui énonce que les jeunes nés sur des territoires riches en ressources alimentaires ont un taux de survie 1,3 fois plus élevé au stade juvénile et 1,6 fois plus élevé au stade d'adulte pré-reproducteur (entre 3 et 11 ans). De plus la probabilité que des oiseaux nés dans des milieux riches se reproduisent également dans des milieux de haute qualité est de 44 % alors qu'elle n'est que de 6 % pour les oiseaux nés dans des milieux de moindre qualité, le succès de la reproduction chez les oiseaux de la première catégorie étant 2,2 fois plus élevé que ceux qui sont nés dans des milieux de moindre qualité.

De plus, les jeunes élevés dans des habitats de haute qualité sont en moyenne 10 % plus lourds que les jeunes élevés dans les zones de moindre qualité (ENS et al., 1992, Bruinzeel, 2004) et les œufs sont de plus grande taille dans les premiers types d'habitat que dans les seconds (HEG et VAN DER VELDE, 2001).

Quand un oiseau établi est enlevé de manière expérimentale, il est rapidement remplacé par un oiseau généralement non reproducteur (BRUINZEEL & VAN DE POL, 2004 ; HARRIS, 1970 ; HEG et al., 2000a ; ENS et al., 2014b). Des oiseaux non reproducteurs sont en effet toujours présents à proximité des territoires de reproduction et tentent régulièrement des intrusions sur ceux-ci, tout en s'alimentant sur des zones non défendues, se regroupant dans ce que Bruno Ens appelle des clubs, autrement dit des petits groupes positionnés sur une zone régulière où les oiseaux se reposent, font leur toilette et s'engagent dans des comportements sexuels. Ces non reproducteurs sont donc en position d'attente et leur attente est dépendante de la quantité d'oiseaux qui espèrent une

opportunité de s'accoupler (ENS et al., 1995).

Quand ils sont élevés dans des conditions similaires, les poussins originaires d'œufs pondus dans des zones de faible qualité survivent aussi bien que ceux issus d'habitats de haute qualité. Les poussins élevés dans des zones de haute qualité survivent deux fois mieux, indépendamment de l'habitat où ils ont été produits, ce qui suggère que les variations sont causées par la qualité de l'environnement et/ou des parents lors de l'élevage. HEG et al. (2000b) ont par ailleurs noté que les *leapfrogs* qui disposent de territoires adjacents à ceux de résidents ont de grandes chances de disposer d'un territoire de résidents dans le futur.

L'usage de GPS installés sur des oiseaux a conduit à revoir ce qui était considéré comme une règle largement appliquée et il a été montré que les oiseaux exploitaient différents sites et non pas une seule zone alimentaire (SCHWEMMER & GARTHE, 2011). SCHWEMMER et al. (2017) ont examiné le temps de vol et la distance parcourue par les oiseaux équipés de GPS miniaturisés. Leurs résultats confirment ceux de ENS et al., (1992) que les distances parcourues pour l'alimentation, mais non la durée de la période d'alimentation conditionnée par le rythme d'ingestion, augmentent avec la distance séparant le nid de la zone alimentaire. Ces auteurs montrent que les territoires alimentaires se chevauchent largement dans les zones où les ressources alimentaires sont abondantes et que les territoires de chaque couple ne sont pas statiques mais peuvent varier en fonction des ressources. Par contre, ces auteurs confirment que les *leap-frogs* éloignés ne disposent pas de territoires de qualité et ont prouvé que la distance maximale qu'un *leap-frog* doit effectuer entre son site de nidification et la zone alimentaire est de 6 km.

7. La fidélité au territoire

Les oiseaux semblent très fidèles à leur territoire de reproduction (MARTINEZ *et al.*, 1983) sur lequel ils reviennent chaque année avec le ou la même conjoint(e) jusqu'à six années successives (DARE, 1970). Cet auteur cite AMSTRONG (1947) qui a noté que le même oiseau avait utilisé la même cuvette 18 années successives. La fidélité des oiseaux à leur territoire peut les conduire à des formations de couples au sein de la même fratrie (RITTINGHAUS in GLUTZ *et al.*, 1984). SCARTON *et al.* (1994) ont indiqué que 19 des 32 couples qu'ils suivaient étaient trouvés sur le même site l'année suivante, ce qui est proche des 50 % mentionnés par MARTINEZ *et al.* (1983) en Espagne.

8. La tailles des territoires

Sur l'île de Mellum en Allemagne, les résidents ont des territoires compris entre $2\,967 \pm 1\,774 \text{ m}^2$ et $4\,266 \pm 1\,889 \text{ m}^2$ contre $457 \pm 116 \text{ m}^2$ à $1\,369 \pm 309 \text{ m}^2$ pour les leap-frogs. Ces valeurs sont très inférieures à celles notées sur les îles Féroé où elles sont comprises entre $4\,400 \text{ m}^2$ et $10\,000 \text{ m}^2$ (DANIELSEN, 2001). VINES (1979) indique des territoires de $7\,815 \pm 2\,737 \text{ m}^2$ dans les zones herbeuses et les dunes, $75\,650 \pm 19\,937 \text{ m}^2$ dans les zones insulaires et $31\,875 \pm 4\,419 \text{ m}^2$ dans des champs près d'un estuaire au Royaume-Uni.

Sur l'île de Béniguet, en France, les nids les plus proches sont situés à 15 – 16 m les uns des autres. Près d'un tiers sont situés entre 21 et 40 m l'un de l'autre (moyenne 29,4 ; $n = 21$; YÉSOU *et al.*, 1995).

En Italie, sur les zones les plus favorables, les

distances entre les nids varient de 96 à 300 m (moyenne $147,6 \pm 86,7$; $n = 5$; VALLE *et al.*, 1994) mais également entre 198 et 468 m (moyenne $338,4 \pm 89,53$ m) et la plus petite distance entre deux nids est 0,9 m (SCARTON *et al.*, 1993a).

9. La densité des couples nicheurs

Les densités sont exprimées en nombre de couples par km^2 ou par km linéaire (Tableau 1 en annexe). De grandes variations existent en fonction des sites, avec des densités élevées mais généralement sur de petites surfaces, ce qui peut conduire à des valeurs élevées lorsque ces données sont exprimées par km^2 .

10. Les accouplements

Le comportement sexuel des Huîtriers pie est facile à observer, d'autant que les oiseaux peuvent s'accoupler 700 fois avant que le premier œuf soit pondu (HEG *et al.*, 1993). Les premières copulations se produisent sur les territoires jusqu'au moment de la ponte (SELOUS, 1901 ; HUXLEY & MONTAGUE, 1925 ; DIRCKSON, 1932 ; PERRY, 1938 ; ARMSTRONG, 1947 ; MAKKINK, 1942). Les copulations précoces sont une partie du mécanisme comportemental dans lequel les couples s'établissent et se sécurisent (MAKING, 1942).

11. Le nid

Les Huîtriers pie nichent principalement dans des zones ouvertes où la visibilité est bonne (HEPPLESTON, 1971 ; BRUINZEEL, 2004),

généralement à proximité d'un repère sur le terrain (détritiques, touffe de végétation) qui servira aux adultes à repérer l'emplacement exact. Les couples tendent à utiliser le même type de repère et la même cuvette, ou une cuvette proche, que l'année précédente (HEPPLESTON, 1972 ; CAMPREDON, 1978). Ils sont installés par les deux membres du couple avant la ponte mais ensuite les adultes peuvent continuer à apporter des matériaux. Le nid se situe normalement sur un sol sableux peu végétalisé ou sur des galets (BUCKLEY et BUCKLEY, 1980 ; DUNCAN et al., 2001) ou sur du sable coquillier (VALLE & SCARTON, 1996), ainsi que dans les zones sablonneuses situées plus haut sur l'estran et avec un couvert végétal intermédiaire, ou sur un substrat en herbe, sans creuser de cuvette (HEPPLESTON, 1972). Le sable reste le substrat privilégié (RUSTICALI et al., 1999 ; VALLE & SCARTON, 1996). L'Huîtrier pie niche aussi sur le varech, ou sur de la spartine (*Spartina* sp.). Les nids sont garnis de ce que les oiseaux peuvent trouver autour (DIRCKSEN, 1932). Sur les hauts de plage, ils sont tapissés de coquilles et d'autres particules dures (GOUTNER & GOUTNER, 1987). Sur l'île de Béniguet, en Bretagne (**Tableau 2** en annexe), l'Huîtrier pie ne sélectionne pas un type de matériau mais intègre dans la cuvette tout ce qu'il peut trouver aux abords de son site de nidification (YÉSOU et al., 1995). Dans le delta de l'Évros, un nid a même été trouvé dans un pneu de voiture à demi enfoncé dans le sable (GOUTNER & GOUTNER, 1987).

BAILEY (2016) et BAILEY et al. (2019) ont noté que les Huîtriers pie installent leurs nids plus haut que la hauteur moyenne de leur territoire par rapport à la mer (5,7 cm) mais en dessous du maximum de hauteur du territoire (59,4 cm). Sur l'île de Skokholm (pays de Galles), les nids sont dans la végétation de bruyère ou de fougères, de 6 à plus de 30 m du niveau des vives eaux (BUXTON, 1939). Sur l'île de Béniguet (Bretagne, France), les nids sont situés sur l'estran, parfois à moins de 10 m du trait de

côte (moyenne, 3,5 m) et à des distances très variables à l'intérieur de l'île (moyenne 46 m et jusqu'à 110-120 m ; YÉSOU et al., 1995). Dans le delta du Pô, la distance moyenne par rapport à la mer est de 48 ± 27 m et aucun nid n'est trouvé à moins de 10 m de celle-ci. Leur localisation est significativement influencée par la disponibilité en sites de hauteur moyenne, supérieure à 25 cm par rapport au niveau de la mer (RUSTICALI et al., 1999 ; VALLE & SCARTON, 1996, 1999). Dans le delta de l'Évros, la plupart des nids relevés par ces auteurs se situaient à moins de 20 mètres de l'eau (GOUTNER & GOUTNER, 1987). D'après VALLE & SCARTON (1996), 50 %, 31 %, 13 % et 6 % des nids ont été trouvés sur des îlots respectivement inférieurs à 25 cm, 25 à 50 cm, 50 à 100 cm et plus de 100 cm au-dessus du niveau de l'eau, afin d'éviter leur inondation par les marées de vives eaux (MARTINEZ et al., 1983 ; HAUSMANN & HAUSMANN, 1972), ce qui est également noté chez l'Huîtrier de Moquin *Haematopus moquini* (HALL, 1959 ; RANKIN, 1979).

Les Huîtriers pie utilisent des substrats meubles pour établir leurs nids pour trois raisons (HEPPLESTON (1971, 1972) :

- Les œufs peuvent y être plus efficacement camouflés ;
- Il est plus facile d'y gratter une dépression ;
- Cela permet d'éviter les perturbations par le bétail et les moutons qui sont plus fréquents dans les prairies et évitent les substrats où ils peuvent s'enfoncer.

Le peu de données disponibles sur les dimensions des nids semble indiquer qu'elles sont relativement semblables. Le diamètre moyen de 26 nids dans l'estuaire du Pô est de $20,47 \pm 2,55$ cm, pour une profondeur de $4,11 \pm 0,94$ cm (SCARTON et al., 1994). Celui de 11 nids dans le delta de l'Èbre en Espagne est de $21,68 \pm 0,88$ cm et la profondeur est de $3,86 \pm 0,92$ cm (MARTINEZ et al., 1983).

L'élément le plus important semble être la

possibilité d'installer le nid dans des endroits où ils seront peu visibles. Les oiseaux évitent les prairies pâturées car dans un suivi sur ce type d'habitats, 61 % ont été détruits par le piétinement du bétail et 34 % ont été abandonnés après un contact non léthal avec un bovin (HEPPLESTON, 1971).

12. La saison de reproduction

La saison de reproduction varie en fonction de la latitude et des conditions locales. Elle est plus précoce autour de la Baltique et en Islande, plus tardive sur la côte de la mer de Barents. La différence entre ces deux grandes régions est de deux semaines. La période principale de ponte, de 30 à 40 jours, est identique dans le Nord de la Scandinavie et dans les Îles britanniques mais, du sud au nord, elle s'échelonne entre le 12 mai et le début du mois de juin (VÄISÄNEN, 1977).

Il existe une corrélation négative entre les dates d'arrivée et les températures moyennes du mois dans le Nord de la Norvège. Les premières arrivées se situent le 16 mars, avec le premier oiseau vu le 3 mars, mais la plupart des oiseaux n'arrivent en moyenne que le 25 mars, voire jusqu'au début du mois d'avril (ANDERSON & MINTON, 1978 ; BARRETT, 2002).

La période de reproduction peut varier de six semaines (VÄISÄNEN, 1977 ; ENS *et al.*, 1996 ; HEG, 1999 ; YÉSOU *et al.*, 2001). Les pontes seraient légèrement plus précoces chez les populations méditerranéennes que chez les autres populations mais la durée de reproduction serait similaire (**Tableau 3** en annexe).

La date de ponte est associée à la durée d'existence des couples et à l'expérience de reproduction des mâles (VAN DE POL *et al.*, 2006c, BRUINZEEL & VAN DE POL, 2004, BRUINZEEL

et al., 2006). Les couples les plus âgés pondent plus tôt que les nouveaux couples. Cependant, des couples formés depuis plus de 10 ans pondent très tardivement.

S'il existe des différences dans les dates d'arrivées sur les sites en fonction de la latitude, pour le moment, il n'y a pas clairement d'avancée de l'arrivée avec le changement climatique. C'est ainsi qu'en Norvège, l'Huîtrier pie arrive, dans le Nord, 1,7 jour plus tôt entre 1978 et 2000, mais cette différence n'est pas significative (BARRETT, 2002). L'Huîtrier pie figurerait, selon BEINTEMA *et al.* (1985), parmi les espèces de limicoles qui se reproduisent désormais une à deux semaines plus tôt qu'au début du XX^e siècle, même si les effets de ce changement, au niveau populationnel, ne sont pas encore appréhendés correctement. Cette affirmation n'est pas reprise par HULSCHER & VERHULST (2003) qui précisent que les Huîtriers pie n'ont pas changé leur calendrier de reproduction entre 1930 et 2000, alors que la période de fauche a avancé de 18 jours pendant cette période. L'augmentation du chevauchement entre la période de fauche et la reproduction serait, selon ces auteurs, en partie responsable du déclin observé dans la production de jeunes. En Norvège, l'Huîtrier pie arrive, dans le Nord, 1 à 7 jours plus tôt entre 1978 et 2000, bien que pour le moment cette tendance pour une arrivée plus précoce ne soit pas significative (BARRETT, 2002).

Aux Pays-Bas, tout comme en Écosse et en Angleterre, les oiseaux se reproduisent une à deux semaines plus tôt en zones terrestres chez les insulaires, trois à quatre semaines plus tôt chez les continentaux, que les oiseaux se reproduisant sur le littoral (HULSCHER & VERHULST, 2003 ; HEPPLESTON, 1972 ; BRIGGS, 1984). Les oiseaux des zones terrestres nichent plus tôt que les populations littorales à cause des disponibilités en ressources plus précoces pour les femelles (HEPPLESTON, 1972 ; GREENHALGH 1973 ; VÄISÄNEN, 1977 ; WILSON, 1978 ; BRIGGS, 1984 ; BEINTEMA *et al.*, 1985 ;

GOUTNER, 1986). Les reproducteurs terrestres ont une période de ponte plus courte que les autres car leur succès est plus élevé. Ils sont parfaitement adaptés à la recherche de nourriture car, historiquement, les Huîtres pie peuvent consommer des proies terrestres, notamment des vers de terre dans les champs côtiers (DARE, 1966).

Des pontes précoces conduisent à un succès de la reproduction plus élevé (HEG, 1999), tandis que la production de gros œufs serait essentiellement liée à la qualité des territoires (VAN DE POL *et al.*, 2006a).

HEG & HULSCHER (1999) et HEG (1999) ont mis en évidence que des femelles qui pondent tôt produisent de grandes pontes et plus de jeunes alors que celles qui pondent tardivement élèvent peu de jeunes. Les femelles tirent un avantage à pondre précocement car cela leur permet de produire, si nécessaire, une ponte de remplacement (jusqu'à trois pontes de remplacement). La date de première ponte avance de 0,53-0,74 jour par an au fur et à mesure de l'âge des femelles (HEG & HULSCHER, 1999 ; HEG, 1999 ; VAN DE POL & VERHULST, 2006).

13. Les œufs

Les œufs sont décrits comme fauve grisâtre ou jaunâtre, chamois ocre, décorés de filaments brun noir. Un œuf est pondu par jour. Il existe peu de différences dans les mesures que ce soit la longueur, la largeur ou le poids (**Tableau 4** en annexe).

VÄISÄNEN (1977) a synthétisé les valeurs relatives au volume des œufs sur 13 sites d'Europe de l'ouest (figure 52). On constate une variation de 11 % environ dans le volume qui augmente du sud vers

le nord et de la Baltique à l'Islande. Selon cet auteur, ces variations tendraient à prouver que les oiseaux de la Mer baltique diffèrent des populations de mers plus salées.

La variation dans la taille des œufs est très importante (JAGER *et al.*, 2008). Le ratio entre l'œuf le plus grand et l'œuf le plus petit est de 1,5 pour chacune des cinq années de l'étude de ce chercheur (1986 à 1990). 61 % de la variance est expliquée par les différences entre les femelles.

En Lettonie, le volume des œufs dans les zones agricoles est plus élevé que dans les zones côtières ou fluviales, mais la différence n'est pas significative (OPERMANIS, 1997). Une ponte de trois œufs pèse environ 120 g, ce qui correspond à 20 % du poids de la femelle (MERCER, 1968). Les femelles pondent des œufs similaires d'une année à l'autre, cependant leur volume diminue de 0,2 cm³ par an au fur et à mesure de l'âge des femelles. Les grands œufs contiennent plus de matière sèche maigre et de lipides que les petits œufs, mais leur proportion diminue avec la taille des œufs. Le contenu énergétique des œufs n'augmente pas dans les mêmes proportions que la taille des œufs. Le pourcentage d'éclosion est de 87 % et n'est pas corrélé avec le volume des œufs. Le poids des poussins à la naissance augmente avec la taille des œufs et représente environ 65 % du poids frais des œufs. La survie des poussins jusqu'à l'envol n'est pas liée au volume des œufs. Que les œufs soient grands ou petits, leur qualité est la même (JAGER *et al.*, 2008).

14. La taille des pontes

Théoriquement, les couples pourraient déposer 4 œufs, le maximum qui peut être couvé de manière appropriée (HEG & VAN TREUREN, 1998). Cependant, les parents ne peuvent pas nourrir quatre jeunes et la rivalité entre les poussins est largement décrite (GROVES, 1984 ; HEG & VAN DER VELDE, 2001 ; SAFRIEL, 1981). Les pontes de 3 œufs sont une garantie qu'il restera des jeunes à élever malgré la forte prédation sur les nids et les poussins (HEG & VAN DER VELDE, 2001). C'est ainsi, par exemple, que GLINKA & WOLF (1994) attribuent à la prédation la perte de 66,7 % des couvées. ENS *et al.* (1992) et KERSTEN (1996) considèrent que les adultes sont incapables ou peu disposés à investir leur propre énergie dans l'élevage de deux ou trois jeunes, ce qui sacrifierait leur longévité et leur succès reproducteur impliquant donc l'existence d'une réduction active de la taille des couvées (O'CONNOR, 1984).

La taille moyenne des pontes oscille donc autour de 3 œufs (**Tableau 5** en annexe), mais des nids peuvent contenir jusqu'à 4 œufs (voir GLUTZ *et al.*, 1984). En mer du Nord, les pontes de 3 œufs représentent 53,6 % des cas, celles de 2 œufs 22,6 % et celles de 1 œuf 23,8 % (DIRCKSEN, 1932). Un seul œuf dans un nid correspond généralement à une ponte non achevée ou réduite par la prédation sur un ou plusieurs œufs. OPERMANIS (1997) a montré que la taille moyenne des couvées est significativement plus faible dans les zones agricoles que sur le littoral ou le long des fleuves.

Le **Tableau 6** (en annexe) fournit différents paramètres de la reproduction et montre que peu d'œufs parviennent à fournir des poussins à l'envol.

Le nombre de nids à 4 œufs semble diminuer du Nord-Est au Sud-Ouest de l'Europe (GLUTZ *et al.* (1984). La taille de la ponte diminue également graduellement au cours de la saison. Elle est à son maximum entre le 20 et le 31 mai dans les Îles britanniques (HARRIS, 1969). Elle n'est pas dépendante, par contre, de l'âge des oiseaux et des couples se reproduisant pour la première fois peuvent également produire 4 œufs. CAMPREDON (1978) note une ponte de 5 œufs, mais il est possible qu'une telle ponte soit l'œuvre de deux femelles.

La moyenne de 3,2 œufs dans les deux dernières périodes de 5 jours d'avril tombe à 2,2 œufs lors de la dernière pentade de mai (HARRIS, 1967 ; RANKIN, 1979). Les pontes de remplacement sont plus petites que les premières ou que les premières pontes déposées à la même période. Elles se produisent 8 à 15 jours après l'échec de la première ponte. Quand ils ont perdu le premier œuf, les Huîtriers pie adoptent une nouvelle cuvette où ils pondent le reste de la couvée (HARRIS, 1967). Si la destruction est complète tôt en début de saison, ils peuvent changer de cuvette et pondre une couvée de remplacement (ENS *et al.*, 1996).

La taille de la ponte ne dépend pas du milieu (zones littorales ou zones terrestres, HEPPLESTON, 1972) ou de l'importance des dérangements (RUSTICALI *et al.*, 1999), ce qui veut dire que le type de milieu importe peu dans le nombre d'œufs pondus par femelle. Les couples peuvent pondre en moyenne entre 1,1 et 1,5 ponte par an, en raison des pontes de remplacement (**Tableau 6** en annexe).

15. L'incubation

Les œufs sont pondus au minimum toutes les 24 h mais le plus souvent l'intervalle est de 36 à 48h (KEIGHLEY & BUXTON, 1948). La couvaie commence après le dernier œuf (KEIGHLEY & BUXTON, 1948), ou plus vraisemblablement après le deuxième œuf (SAFRIEL, 1967). Les œufs sont couvés entre 24 et 28 jours (moyenne 26,5 jours) par les deux parents (NORTON-GRIFFITHS, 1969). Mâles et femelles couvent sensiblement la même quantité de temps. Quand celui qui ne couve pas ne se nourrit pas, il reste à côté du nid en vigilance ou en sommeil. De ce fait, les Huîtriers pie sont contingentés par le temps car ils ne peuvent consacrer que la moitié du temps disponible pour s'alimenter (VAN DE POL *et al.*, 2006b). En cas de conditions météorologiques difficiles, l'incubation peut durer jusqu'à 35 jours (HEINROTH, 1928 ; DIRCKSEN, 1932 ; KEIGHLEY & BUXTON, 1948 ; BIANKI, 1967 ; VISSER & BEINTEMA, 1991). De même, quand les oiseaux sont fréquemment dérangés, la période d'incubation peut dépasser 27 jours (KEIGHLEY & BUXTON, 1948 ; THARAN, 2016).

16. Les éclosions

Les jeunes naissent dans un intervalle de $1,59 \pm 0,42$ à $4,4 \pm 0,5$ jours (moyenne = 2,9). Ils quittent le nid dans les douze heures qui suivent leur naissance, quand ils sont entièrement secs (KEIGHLEY et BUXTON, 1948). La probabilité qu'un nid aille à l'éclosion varie entre 5 % et 95 % (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996). Le succès à l'envol est variable, de 23 % à 79 %, avec la plupart des valeurs comprises entre 28 % et 54 %.

Sur l'île de Skokholm, les jeunes éclosent lorsque la biomasse de *Tipula paludosa* est la plus élevée. Par contre, HEPPLESTON (1972) a montré que les oiseaux continentaux en Écosse

se reproduisaient plus tôt mais n'avaient pas synchronisé les éclosions avec le maximum de ressources alimentaires (SAFRIEL, 1967).

17. Les poussins

Comme chez toutes les espèces d'oiseaux, les poussins doivent casser la coquille pour sortir de l'œuf au moment de la naissance. Une pointe dure, appelée la dent du bec, aide à casser la coquille et tombe entre 5 et 13 jours après l'éclosion (DEWAR, 1920 ; RANKIN, 1979), ce qui est proche des 7 à 12 jours attribués au poussin de l'Huîtrier noir *Haematopus bachmani* (WEBSTER, 1941 ; 1943). Si les ressources le permettent, les jeunes restent jusqu'à l'envol dans les 100 m autour de la zone de naissance (RANKIN, 1979). Le développement des soins parentaux commence avec les interactions auditives et tactiles entre les parents en incubation et les œufs à l'éclosion. Les poussins apprennent à répondre aux cris des adultes alors qu'ils sont encore dans les œufs (NORTON-GRIFFITHS, 1969).

Les Huîtriers pie figurent parmi les rares espèces de limicoles qui nourrissent leurs jeunes dans les premiers stades de leur vie (DEWAR, 1913, 1920 ; DIRCKSEN, 1932 ; BUXTON, 1939 ; TINBERGEN & NORTON-GRIFFITHS, 1964 ; LIND, 1965 ; NORTON-GRIFFITHS, 1969), comme la Bécassine des marais (*Gallinago gallinago*), l'Oedicnème criard (*Burhinus oedicanus*), la Glaréole à collier (*Glareola pratincola*) et leur dépendance se prolonge après l'envol, voire même alors que les oiseaux ont entamé leur migration automnale. Pendant la phase d'élevage, la recherche de nourriture par les adultes pour leurs jeunes est l'activité dominante (31 %) devant les 24 % de temps d'alimentation pour eux-mêmes (DANIELSEN, 2001). Pour cela, la surface du territoire est

un compromis entre la zone nécessaire pour collecter les proies et la surface que les adultes sont capables de défendre. L'avantage d'un grand territoire est qu'il permet d'avoir des proies disponibles en abondance suffisante, mais le coût de sa défense est également plus grand que pour un petit territoire. Les jeunes qui ne peuvent pas suivre leurs parents lors de leur recherche alimentaire jusqu'à l'étranger se développent moins vite et présentent une probabilité moindre d'aller jusqu'à l'envol que les oiseaux nourris exclusivement de proies terrestres (SAFRIEL, 1967 ; HARRIS, 1970 ; DIRCKSEN, 1932).

La première proie est apportée aux jeunes avant la fin de leur premier jour (DEWAR, 1920). Les jeunes attendent que les parents leur apportent de la nourriture ou les accompagnent et récupèrent les proies au fur et à mesure qu'elles leur sont présentées par l'un des deux parents. Ceux-ci les appellent par des cris spécifiques et attendent que la proie soit consommée avant d'en chercher une nouvelle (NORTON-GRIFFITHS, 1969). Une fois que la nourriture a été présentée, le comportement des parents dépend de la vitesse avec laquelle les jeunes prennent et avalent la proie. S'ils la prennent rapidement, les parents vont immédiatement en chercher une nouvelle et continuent aussi longtemps que les jeunes les ingèrent. Après une ou deux heures d'activité, les jeunes ne quémandent plus et les adultes cessent de rapporter des proies. Les poussins ne commencent pas à rechercher des proies avant 4 ou 5 jours (LIND, 1965 ; NORTON-GRIFFITHS, 1969 ; RANKIN, 1979).

À l'âge de 15 jours, ils peuvent être laissés à eux-mêmes pendant un moment. Quand les jeunes grandissent, les parents effectuent moins d'apports de proies et ils commencent à les laisser ouvrir les coquillages et en enlever la chair. Ce

changement de contrôle au profit des jeunes peut conduire à l'arrêt du nourrissage par les parents quand les jeunes apprennent à se nourrir d'eux-mêmes. Là où les jeunes ont à apprendre comment capturer des vers, les apports parentaux s'arrêtent à 6 ou 7 semaines et la diminution de la présentation des proies commence à l'âge de 21 jours (NORTON-GRIFFITHS, 1969). La fin du nourrissage dépend à la fois de la diminution des apports par les parents, voire de leur agressivité pour éloigner les jeunes, et de l'aptitude de ces derniers à capturer d'eux-mêmes les proies qui leur sont nécessaires. Le fait de nourrir des jeunes permet aux oiseaux de s'installer là où ils trouveront des proies qui sont inaccessibles aux jeunes. De plus, en cas de disette, cela leur permet de nourrir un des jeunes et de le mener à l'envol, ce qui n'est pas possible pour les autres espèces de limicoles (NORTON-GRIFFITHS, 1969). Les oiseaux apprennent de leurs parents la méthode pour consommer un type de proies particulier. À l'origine, seules les côtes offraient cet avantage avec des invertébrés intertidaux disponibles.

Dans les zones où les jeunes doivent apprendre à consommer des mollusques et des crustacés, les soins parentaux peuvent aller jusqu'à 12 à 20 semaines (KERSTEN & BRENNINKMEIJER, 1995 ; NORTON-GRIFFITHS, 1969), voire jusqu'à 43 semaines pour des jeunes élevés avec des crabes *Carcinus maenas* (NORTON-GRIFFITHS, 1969 ; SAFRIEL et al., 1996). Cette différence vient du fait que les proies sont dures et que le bec du jeune oiseau n'a pas les dimensions ni la solidité de celui des adultes.

Le nombre de jeunes est limité par le taux maximum de captures de proies que les adultes peuvent assurer au cours d'une période de temps déterminée et non par la disponibilité des proies sur leur territoire (NOL, 1984). Leur croissance n'est

pas entièrement dépendante du type de proies que les parents apportent mais est fortement dépendante de la tactique utilisée par les parents quand ils apportent leurs proies. Si les jeunes sont cachés et que les parents doivent leur apporter leurs proies, la croissance sera plus lente que chez les oiseaux qui suivent leurs parents pendant les phases alimentaires (SAFRIEL *et al.*, 1996). Cette même différence concerne les oiseaux élevés sur des habitats de haute qualité par rapport à des oiseaux élevés sur des territoires de basse qualité que les adultes doivent quitter pour aller chercher leurs proies sur d'autres sites (ENS *et al.*, 2014b.) Le succès de la reproduction est donc conditionné par l'abondance des proies à proximité de la zone de présence des poussins afin de compenser l'éventuel déplacement très coûteux en énergie des parents (ENS *et al.*, 1992). HARRIS (1970) avait par ailleurs noté que la taille des territoires, et donc la quantité de nourriture disponible facilement pour les jeunes, limitait la taille de la population sur l'île de Skokholm. La disponibilité en nourriture et la qualité des territoires influencent non seulement la survie des parents mais également celle de leur progéniture avant la période d'envol (TJØRVE & TJØRVE, 2010 ; ENS *et al.*, 1996, TJØRVE *et al.*, 2007).

La croissance est de 10,2 g/j pour les leapfrogs, et de 11,2 g/j pour les résidents (Safriel *et al.*, 1996). Elle peut atteindre 13,9 g/jour (VISSER & BEINTEMA, 1991). Une faible croissance réduit la probabilité des poussins d'aller jusqu'à l'envol mais par contre il n'y a pas d'impact irréversible qui pourrait expliquer une différence de mortalité entre les poussins ayant eu une croissance rapide et ceux ayant eu une croissance lente (KERSTEN et BRENNINKMEIJER, 1995). La croissance des poussins a également été étudiée dans le delta de l'Èbre. Les poussins passent de 32 g à

la naissance à 340 g au moment où ils commencent à être prêts pour leur premier vol (MARTINEZ *et al.*, 1982). Les poussins peuvent voler à l'âge de 34 à 37 jours, voire 52 jours (BEINTEMA, 1995).

18. Le régime alimentaire des jeunes

En zones littorales, les proies peuvent être des *Nereis diversicolor*, des *Pygospio* spp., des *Corophium*, mais également des bivalves. La chair des moules est généralement extraite de la coquille mais dans certains cas, les moules sont présentées entières et les adultes doivent les ouvrir devant les jeunes qui ne sont pas capables de le faire eux-mêmes (TINBERGEN & NORTON-GRIFFITHS, 1964).

Sur le Banc d'Arguin (France), les jeunes sont nourris avec des Talictres *Talitrus saltator* (CAMPREDON, 1978). Les adultes doivent parfois effectuer de nombreux déplacements pour alimenter leurs jeunes et NORTON-GRIFFITHS (1969) indique que des oiseaux volent près de 100 km par jour pour nourrir leurs jeunes. Les parents apportent des proies quand eux-mêmes ont satisfait leurs besoins énergétiques. La sélection pour des moules de grande taille nécessiterait de rester plus longtemps loin des jeunes ce qui augmente le risque de prédation. Seuls les oiseaux transportant des moules sur de longues distances sélectionnent des moules légèrement plus grandes s'ils disposent d'une gamme de taille qui le permet et les petites sont consommées par les adultes. Il est en effet coûteux d'apporter des proies trop petites (LIND, 1965).

L'Huïtrier pie nourrit ses jeunes avec des larves de tipulidés dans les zones

terrestres (DEWAR, 1920 ; HEPPELSTON, 1972 ; SAFRIEL, 1967 ; BEINTEMA, 1991, 1995). La consommation des vers de terre pendant la phase d'élevage des jeunes est de $2,54 \pm 1,25$ par minute sur l'île de Skokholm (SAFRIEL *et al.*, 1996) et de $1,94 \pm 0,95$ dans les îles Féroé (DANIELSEN, 2001). Adultes et jeunes picorent les bouses de vache pour en consommer les diptères et les coléoptères coprophages (BRIGGS, 1984). HEPPELSTON (1972) a fourni des informations sur les apports caloriques des proies en fonction de l'âge des jeunes (Tableau 7 en annexe).

Sur l'île de Skokholm, en 1965 et 1966, 28 % des oiseaux nourrissaient leurs jeunes avec des patelles et 72 % avec des arthropodes terrestres et des vers de terre (SAFRIEL, 1967 ; 1985). Les consommateurs de proies terrestres fournissent un succès à l'envol trois fois supérieur à celui des consommateurs de patelles. Quand les parents nourrissent avec des proies terrestres, l'un recherche les proies, tandis que l'autre surveille son territoire, alors que dans le cas des patelles, les parents doivent partir loin et ne voient plus les jeunes, ce qui rejoint les conclusions de HEPPELSTON (1972) puis de BRIGGS (1984). La vigilance des parents est moins élevée chez les oiseaux se nourrissant de patelles et les jeunes sont plus capturés par les goélands. L'augmentation des goélands nichant sur le littoral aurait conduit à un changement comportemental des Huîtriers pie qui auraient colonisé l'intérieur des terres et exploité les ressources terrestres. La sélection agissant pour eux aurait conduit à leur augmentation car le succès de la reproduction est plus élevé que celui des oiseaux littoraux, ce qui aurait conduit à la diminution de ces derniers (SAFRIEL, 1985).

VAN DE POL *et al.* (2010a) ont constaté par modélisation démographique que les variations annuelles de la fécondité des

Huîtriers pie sur l'île de Schiermonnikoog aux Pays-Bas, au cours des années 1983-2007, étaient corrélées à l'abondance des nereis, principale source de nourriture des Huîtriers pie pendant la période d'alimentation des poussins (BUNSKOEKE *et al.*, 1966).

19. La hiérarchie des jeunes

Bien que les poussins éclosent dans l'intervalle d'une journée, de légères différences de masse entre eux, consécutives à la masse des œufs, peuvent permettre au poussin le plus lourd de devenir dominant (SAFRIEL, 1981 ; HEG & VAN DER VELDE, 2001). De nombreuses études attestent de la compétition entre les jeunes d'une même couvée pour la nourriture apportée par les parents, qui peut conduire à des retards de croissance et une diminution de la survie chez les jeunes dominés (GROVES, 1984 ; HEG & VAN DER VELDE, 2001 ; SAFRIEL, 1981 ; TJØRVE & UNDERHILL, 2009).

Les différences de masse à la naissance peuvent expliquer la hiérarchie car les reproducteurs produisent de plus petits œufs au fur et à mesure de la ponte. Les différences sont plus prononcées chez les leapfrogs et dans les grandes couvées les années de faible disponibilité en nourriture. Les jeunes nés tardivement ont une probabilité faible d'aller à l'envol et avec des masses corporelles plus basses comparativement aux jeunes nés plus tôt dans toutes les situations. Les leapfrogs produisent de plus petites pontes et les éclosions sont plus asynchrones les années de faible disponibilité en ressources que les années d'abondance ; la même chose est notée chez les résidents se reproduisant à

la fois les bonnes et les mauvaises années. L'ordre d'éclosion affecte également le succès à l'envol chez les résidents. De plus, de grandes couvées permettent une grande survie des poussins les bonnes années, particulièrement chez les résidents. Si les grandes couvées ont des pertes liées à la compétition certaines années, elles produisent cependant plus de jeunes, que ce soit chez les résidents que les leapfrogs. Ceci est lié à la qualité des soins parentaux en lien avec la taille initiale des couvées. Au mieux, les leapfrogs élèvent un jeune par an et la taille des couvées est réduite plus rapidement que chez les résidents. Ceci suggère que les reproducteurs pondent et couvent des œufs en guise d'assurance afin de compenser les pertes imprévisibles dues à une forte prédation à la fois sur les nids (50 %) et sur les poussins (environ 90 %).

Quand les jeunes ne sont pas affectés par la maladie, la hiérarchie sociale, généralement stable, suit la hiérarchie corporelle (SAFRIEL, 1982). De l'éclosion à l'envol, les oiseaux dominants sont plus lourds que les oiseaux dominés. Les différences vont de 1 % le jour de la naissance à 38 % au 5^e jour, mais la différence s'estompe ensuite. SAFRIEL (1981) pense que les Huîtriers pie adultes effectuent une réduction passive des couvées en contrôlant les différences de poids et l'ordre d'éclosion et en acceptant une hiérarchie sociale non agressive. Lorsque les ressources alimentaires sont limitées, la croissance des poussins secondaires est diminuée ; leur grande faim et leur manque de repos les met plus à risque de prédation que les poussins dominants (GROVES, 1984 ; SAFRIEL, 1981 ; Tjørve & Tjørve, 2007). La hiérarchie sociale chez les poussins n'est pas agressive, la simple sortie du poussin dominant de son abri quand les parents arrivent avec de la nourriture est suffisante pour conduire les

oiseaux dominés à attendre leur tour. Une fois que la hiérarchie est établie, les oiseaux de rang inférieur reçoivent moins de nourriture que les poussins dominants et, en cas de ressources limitées, ils peuvent ne pas obtenir la quantité qui leur est nécessaire et accusent une baisse de poids et un ralentissement de leur croissance, allant jusqu'à leur mort.

20. L'adoption de poussins

CAMPREDON (1978) relate le cas d'un jeune adopté par un autre couple dont les poussins avaient une dizaine de jours de plus que lui. L'Huîtrier pie peut par ailleurs élever des jeunes n'appartenant pas à son espèce. TRIPLET (1987) et TRIPLET & SUEUR (1981) relatent le cas d'une jeune Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*) élevée par un couple d'Huîtriers pie, famille reconstituée dans laquelle l'oiseau paraissant le plus faible, le poussin d'Avocette élégante, s'est avéré le plus apte à récupérer les proies apportées par les adultes. Ce poussin a bouleversé la structure sociale de la couvée décrite par SAFRIEL (1981, 1982). Dans le schéma classique, le dominant prend la nourriture donnée par les parents en premier, puis le subdominant peut être nourri et s'il reste suffisamment de proies, le troisième de la couvée peut à son tour être nourri. Dans le cas présent, la jeune Avocette élégante est née d'un œuf qui avait été pondu dans une cuvette où une femelle d'Huîtrier pie a pondu ses trois œufs et a donc couvé l'ensemble. À la naissance, elle s'est montrée plus mobile que les deux poussins d'Huîtriers pie parvenus à l'éclosion pour récupérer des proies et a été nourrie comme un poussin de sa famille

d'adoption. Elle a ainsi, malgré son poids plus faible, pris le rôle de dominant ce qui a conduit rapidement à la disparition du poussin dominé. Le poussin d'Huîtrier pie qui aurait dû être le dominant était donc en compétition avec un poussin d'une autre espèce, pourtant plus petit, et n'avait pas plus de chance que ce dernier de récupérer les proies. Ce poussin disparut à l'âge de 18 jours tandis que le poussin d'Avocette élégante parvenait à l'envol, montrant que la structure hiérarchique était bien à l'avantage de cette dernière, reconnue par les parents adoptifs comme un de leurs poussins (TRIPLET, 1987).

Les Huîtriers pie sont également capables d'adopter des poussins d'autres espèces comme le Grand Gravelot *Charadrius hiaticula* (DICKSON, 2003), de couvrir et d'élever un Vanneau huppé *Vanellus vanellus* (HAMPSHIRE & RUSSELL, 1993 ; DOUGALL, 1998), oiseau qui, contrairement au cas de l'avocette, se nourrissait seul tandis que les jeunes Huîtriers pie étaient nourris par les parents. À une seule reprise le jeune Vanneau huppé a accepté une proie apportée par un de ses parents adoptifs alors que cela était systématique dans le cas de l'Avocette élégante. Sur une des couvées, des trois poussins à l'éclosion, un était encore vivant à l'âge de 12 jours (DOUGALL, 1998). SUTTIES (2001) relate le cas d'un Huîtrier pie qui couvait un œuf de Goéland argenté (*Larus argentatus*) puis qui l'élève comme s'il était un de leurs jeunes et SANDISON et OKILL (2012) relatent le même type d'observation avec un Goéland cendré (*Larus canus*). Enfin, VISSER (1983) décrit l'adoption d'une couvée de Barge à queue noire *Limosa limosa* par un couple d'Huîtriers pie. Des observations concernent également le partage ou l'appropriation de nids de Barge à queue noire *Limosa limosa*, de Chevalier gambette *Tringa totanus*, de Mouette

rieuse *Chroicocephalus ridibundus*, et de Canard colvert *Anas platyrhynchos*, ce qui se produirait notamment quand les couples ont échoué leur nidification, selon JAN HULSCHER in VISSER (1983). LOPEZ & MURUJO (2012) ont également décrit le nourrissage d'un jeune Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*), et une tentative infructueuse l'année suivante.

21. Les causes de la mortalité des jeunes

L'Huîtrier pie est une espèce agressive (GOCHFELD, 1984) et les reproducteurs se rassemblent pour chasser les prédateurs ailés pendant toute la période d'incubation et d'élevage des jeunes. Le succès à l'éclosion peut cependant être impacté par les inondations (BRIGGS, 1984 ; LAURO et BURGER, 1989), mais aussi par la prédation (RANKIN, 1979 ; BRIGGS, 1984, 1985 ; BEINTEMA & MUSKENS, 1987) qui est responsable de la mortalité de 42,5 % des poussins en zone continentale des Îles britanniques (HEPPLESTON, 1972), valeur similaire à celle de 42,1 % de pertes de nids mentionnée par BEINTEMA pour les Pays-Bas (1991). La présence des adultes au nid diminue avec l'augmentation de la densité de reproducteurs. Lorsqu'un adulte s'absente pour se nourrir, une compétition intraspécifique territoriale s'installe et permet aux prédateurs d'avoir accès aux œufs ou aux jeunes (BRIGGS, 1984).

La mortalité quotidienne est plus importante pendant la période de ponte que pendant la couaison. Elle est de $0,0708 \pm 0,0258$ par jour pendant la ponte et de $0,0225 \pm 0,0052$ pendant l'incubation (VERBOVEN et al., 2001). En Lettonie, le taux d'éclosion est de 19 % sur le littoral, 47,2 % le long des eaux continentales et

6,2 % dans les terres agricoles (OPERMANIS, 1997).

Pour comprendre et quantifier les causes de mortalité, MASLO *et al.* (2016) ont utilisé des nids artificiels suivis par des caméras. Sur 132 nids, 45 ont survécu à la période, 35 ont été submergés par les flots, 32 ont été prédatés, 9 ensevelis par le sable, 7 détruits par les humains, deux ont disparu pour une raison inconnue et 1 a été détruit par un chien. L'exposition topographique est la principale cause de disparition des nids en raison du risque de submersion par la mer. Dans une autre étude expérimentale, le piétinement avait un effet sur la mortalité au stade œufs, mais en même temps, il s'avère nécessaire pour maintenir des zones de végétation rase et la mise en herbe des animaux au printemps est également d'importance économique pour les éleveurs (SABATIER *et al.*, 2015). Les auteurs considèrent qu'un pâturage important à l'automne permet de maintenir une végétation rase au printemps et donc de lever la première contrainte. Ils préconisent d'ajuster le chargement (nombre d'unités de bétail à l'ha) à la situation locale afin de minimiser les risques de piétinement des nids, en utilisant un coefficient de piétinement à définir avant de mettre en place des mesures de gestion. Une végétation courte ne pose pas de problème quand les prédateurs sont peu abondants mais les oiseaux ne peuvent défendre efficacement leur progéniture si la végétation est basse et que le nombre de prédateurs est important. Tous les oiseaux prairiaux, dont l'Huîtrier pie, gardent une distance d'environ 300 m entre leur nid et un perchoir d'un prédateur aérien. Les Huîtriers pie semblent être les plus tolérants, malgré le risque qu'un prédateur utilise ce haut perchoir pour repérer le nid ou les jeunes (VAN DER VLIET *et al.*, 2008).

GOSS-CUSTARD *et al.* (1995) ont analysé 13 publications qui mettent en évidence que la prédation par les laridés est la plus importante sur les zones littorales, celle des corvidés étant la cause majeure de la perte d'œufs dans les zones intérieures. Plusieurs études présentent la prédation comme la cause principale de mortalité (RANKIN, 1979 ; BRIGGS, 1984, 1985 ; BEINTEMA & MUSKENS, 1987). Les œufs sont noyés dans 5 études, le piétinement par le bétail et les machines agricoles dans 5 autres. Les œufs sont abandonnés ou perdus pour des raisons inconnues dans respectivement 3 et 6 études. Les causes de mortalité des poussins sont dominées par la prédation et, comme le signalent SAFRIEL (1985) et ENS *et al.* (1992), les poussins sont d'autant plus vulnérables qu'ils sont en manque de nourriture (SAFRIEL, 1985 ; ENS *et al.*, 1992). La mortalité par famine est une cause directe de mortalité sur les territoires de mauvaise qualité (ENS *et al.*, 1992) et quelques oiseaux meurent également de maladies (SAFRIEL, 1981, 1982). Dans le bassin d'Arcachon, le pourcentage de nids disparus avec une cause indéterminée est de 24 %. Cependant, 46 % des nids d'Huîtrier pie ont au moins eu un œuf éclos, 22 % ont subi une prédation, 2 % ont disparu à cause de conditions météorologiques défavorables et 5 % ont été abandonnés par le couple. On considère un nid comme éclos si au moins un des œufs donne un poussin vivant (THARAN, 2016).

Le piétinement par le bétail ou les activités agricoles peuvent être à l'origine d'un échec de la reproduction comme cela a également été montré chez l'Huîtrier de Finsch *Haematopus finschi* (SAGAR *et al.*, 2000). Les adultes peuvent parvenir à dissuader le bétail d'écraser le nid. Le piétinement par les chevaux est rare. Sur 20 échecs de nids d'Huîtrier américain

documentés par SABINE *et al.* (2006), un seul avait été écrasé par un cheval. Les pertes par piétinement sont comprises entre 33,5 % (BEINTEMA, 1991) et 61 % (HEPPLESTON, 1971, 1972). Outre le piétinement, les animaux peuvent écraser les œufs avec leur museau et en consommer l'intérieur (SAGAR *et al.*, 2000). Aux Pays-Bas, les engins agricoles sont responsables de 8,9 % des pertes, les abandons de nid de 9,1 % et enfin la cause d'échec n'est pas connue dans 6,5 % des cas (BEINTEMA, 1991). Au Royaume-Uni, 34 % des nids sont désertés en conséquence d'interactions non fatales, et donc seuls 5 % des œufs vont à l'éclosion (HEPPLESTON, 1971, 1972). Le pourcentage de nids détruits par le bétail est élevé jusqu'à ce que des dispositifs de protection des nids diminuent les écrasements à 7,5 % (HEPPLESTON, 1971, 1972).

La survie des nids n'était cependant pas reliée à la densité de bétail ou à la hauteur de la végétation autour des nids (OTTVAL, 2005). La productivité est la plus élevée dans les zones pâturées par les moutons en hiver car des engrais sont épandus en avril assurant la récolte de foin. La croissance de la végétation cache les nids et permet d'éviter la prédation. À l'inverse, la végétation a un rôle important car elle peut permettre aux prédateurs de se dissimuler et WILSON (2005) a montré l'avantage qu'il y avait à supprimer la végétation pour augmenter le nombre de couples nicheurs.

Le succès de la reproduction a décliné en Europe entre 1963 et 2005, en particulier avec une hausse de la prédation de 40 % (ROODBERGEN *et al.*, 2011). Dans 32 études, 56,3 % des nids ont été détruits par un prédateur (McDONALD & BOLTON, 2008). La prédation est accentuée par les dérangements qui facilitent la localisation des couvées par les prédateurs. Sur la

partie danoise de la mer des Wadden, la prédation est comprise entre 39-77 % alors que l'inondation est de 4 % une année et 16 % l'autre (BREGNBALLE *et al.*, 2015). Sur la côte de Vénétie, les causes d'échec sont l'inondation par des marées hautes et la prédation (SCARTON & VALLE, 1998).

Les oiseaux passent plus de temps avec leurs jeunes en zones continentales que sur les zones littorales, ce qui permet une meilleure vigilance contre les prédateurs (HEPPLESTON, 1972). Les nids sont cependant pillés par les corvidés, les mustélidés, les laridés, (BRIGGS, 1984). La prédation est d'autant plus forte que les parents s'alimentent loin de leurs jeunes et le choix de la zone d'alimentation, plutôt que de l'habitat de reproduction, affecte indirectement le succès de la reproduction (SAFRIEL, 1967). La prédation est moins forte sur les zones non pâturées que sur les zones pâturées (BEINTEMA, 1991). La présence rapprochée de couples nicheurs est également importante. Les couples isolés à plus de 50 m d'un voisin ont plus de 50 % de chances d'être prédatés pendant la période d'incubation que les couples avec des voisins (0,91 contre 0,62), selon BAILEY (2016).

En Bulgarie, les causes de mortalité sont l'inondation des îles de reproduction sur les fleuves Maritsa et Danube, le dérangement pendant l'incubation et la prédation par des chiens et des chats errants, ainsi que par d'autres prédateurs (GOLEMANSKI, 2011).

La prédation est essentiellement attribuable aux laridés sur les zones littorales (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1995) notamment au Goéland cendré *Larus canus* et au Goéland argenté *Larus argentatus* (HARRIS, 1967 ; HEPPLESTON, 1972 ; BRIGGS, 1984 ; BEINTEMA & MÜSKENS, 1987 ; YÉSOU *et al.*, 1995 ; HARRIS & WANLESS, 1997 ; VERBORN *et al.*, 2001 ; FONTENEAU *et al.*, 2018).

Aux Pays-Bas, sur l'île de Schiermonnikoog, en raison de la prédation par le Goéland argenté *Larus argentatus* et le Goéland cendré *Larus canus*, le pourcentage d'œufs à l'éclosion est égal à 69 % (VERBOVEN *et al.*, 2001) et la disparition des œufs est plus forte pendant la période de ponte que pendant celle de la couvaison.

Pour VAN DER WAL & PALMER (2008), la territorialité de l'Huîtrier pie est liée à la prédation sur les œufs par le Goéland cendré et la Mouette rieuse et par la prédation par le grand Labbe *Stercorarius skua* sur les poussins et sur des œufs aux îles Féroé et sur des oiseaux volants en Islande et aux Shetlands (FURNESS, 1979). Sur l'île de Skokholm, le Goéland brun *Larus fuscus* est responsable de la perte d'œufs et de poussins (HARRIS, 1967). Sur le Banc d'Arguin (Gironde), 25,7 % des nids ont été détruits par les goélands dans les zones d'accès interdit contre 11,1 % à l'extérieur (THARAN, 2016), indiquant que la présence humaine les dissuade bien qu'elle induise des dérangements qui peuvent également être préjudiciables.

La prédation, principalement par la Mouette rieuse, est la cause majeure de perte d'œufs sur les îles Féroés (DANIELSEN, 2001). La faible mortalité des œufs y serait due au fait que les nids sont proches les uns des autres (46 couples/km²) ce qui provoque un comportement défensif de la part de plusieurs Huîtriers pie de manière simultanée (DANIELSEN, 2001). Sur l'île de Béniguet (France), Goélands argentés, bruns et marins sont responsables de l'échec de 23,5 % des œufs (YÉSOU *et al.*, 2001), alors que, pendant la période de ponte, les parents passent 78 % de leur temps sur leurs œufs (VERBOVEN *et al.*, 2001). Sur cette île, les poussins disparaissent dans les 8 à 10 jours qui suivent l'éclosion, généralement capturés par les trois espèces de goélands qui s'y reproduisent (YÉSOU *et*

al., 2001). BALLOT (1991) indique que, sur l'île de Balaneg, au large de la Bretagne, l'augmentation des effectifs nicheurs de goélands bruns et argentés n'a pas conduit à une diminution des couples nicheurs d'Huîtriers pie, mais à une redistribution dans les zones peu peuplées de laridés. Par contre il relate le cas d'une autre île proche (Banna) qui, une fois désertée par les humains, a été conquise par les oiseaux.

Sur des îles du delta du Pô, la prédation par les goélands est la cause principale des échecs. Elle est la plus importante sur les couvées tardives. La prédation par les corvidés se fait sur les couples qui se reproduisent parmi les goélands, indiquant que ceux-ci n'ont pas d'effet protecteur (RUSTICALI *et al.*, 1999). L'association de l'Huîtrier pie avec des Goélands leucophées tient au fait que les deux espèces exploitent les mêmes types d'habitats (RUSTICALI *et al.*, 1999). Les goélands peuvent par contre tirer profit de la présence d'œufs et de jeunes (FASOLA & CANOVA, 1991).

Avant le début du contrôle des Goélands argentés et bruns, il y avait une petite population d'Huîtriers pie sur l'île de May dont la croissance était diminuée par la prédation sur les œufs et les poussins. Après le contrôle, le nombre de territoires de reproduction a augmenté mais le succès de la reproduction n'a pas augmenté pour autant, les goélands étant toujours responsables de la prédation sur les œufs et les nids. La diminution des effectifs de goélands rend donc l'île attractive pour des couples venus d'autres sites, mais cela n'augmente pas le succès de la reproduction, ce qui indique que la présence massive de laridés empêche la reproduction, mais qu'il suffit de quelques laridés pour impacter le succès de la reproduction (HARRIS, 1967 ; HARRIS *et* WANLESS, 1997).

TINBERGEN & NORTON-GRIFFITHS (1964) ne relatent pas de prédation des Mouettes rieuses sur les poussins d'Huîtriers pie, mais plutôt des vols de proies par les jeunes mouettes qui chargent les Huîtriers pie adultes quand ceux-ci reviennent avec de la nourriture pour les jeunes. De même, TINBERGEN (1975) indique que bien que le Goéland argenté *Larus argentatus* puisse consommer les œufs lorsque les parents ne sont pas sur les nids, des Huîtriers pie peuvent s'installer au sein de colonies de ce laridé et y élever leurs jeunes, profitant de l'effet dissuasif de la colonie envers des prédateurs. Ainsi, en Norvège, la reproduction à proximité de goélands ne semble pas influencer le succès à l'envol (TJØRVE et TJØRVE, 2016).

Sur le Banc d'Arguin, où la prédation par la Corneille noire et les dérangements sont responsables de l'échec des couvées (SEPANSO, 2011), plusieurs cas de prédation par le Milan noir *Milvus migrans* ont également été constatés (Tharan, 2016).

L'augmentation des effectifs de Renard roux *Vulpes Vulpes* est responsable du déclin de nombre de couples reproducteurs dans les zones terrestres des Pays-Bas (WILLEMS et al., 2005).

Aucune perte causée par des mammifères nocturnes n'a été constatée sur l'île d'Oland où tous les événements de prédation des couvées enregistrés se sont produits pendant la journée (LUTZ, 2008), ce qui veut dire que les goélands ou les rapaces sont les prédateurs les plus probables. Les Huîtriers pie pourraient contrer le risque de prédation diurne en étant présents sur le territoire de reproduction plus longtemps pendant la journée. Cela pourrait être la raison pour laquelle la distance maximale parcourue depuis le nid est significativement plus faible pendant la journée que la nuit. NORDSTRÖM

et al. (2003) notent que supprimer le Vison américain (*Neovison vison*) des petites îles n'est pas le facteur contributif essentiel pour augmenter le nombre de couples d'Huîtriers pie. Le Hérisson d'Europe *Erinaceus europaeus* est responsable de 11 % des échecs de nids de limicoles dans le South Uise (JACKSON et al., 2004) mais il est probablement tenu en échec par l'Huîtrier pie capable de lui résister et les œufs sont peut-être trop gros pour lui. Cependant, les auteurs pensent qu'une vigilance particulière doit être établie. En effet, les chats, les rats et les Hérissons d'Europe sont considérés comme des prédateurs (VAN DER ENDE et al., 2017).

Les oiseaux quittent le nid lorsque le premier œuf est prédaté, le reste de la ponte est déposé dans un nouveau nid sans l'ajout d'un œuf supplémentaire (HARRIS, 1967). Il a montré également que sur l'île de Skokholm (sud du pays de Galles), le pourcentage de jeunes survivant après 30 jours est de 60-70 % pour les couvées précoces mais seulement de 5 à 20 % pour les couvées tardives, du fait de la plus faible taille des couvées tardives. Après l'envol, la survie est la même pour les oiseaux précoces ou tardifs, ce qui peut être lié à l'alimentation sur des moules ou des coques une fois que les oiseaux ont quitté l'île (HARRIS, 1969).

La mortalité liée à l'intervention d'un autre Huîtrier pie est rare. TOMLINSON (1993) relate le cas d'un poussin tué par un adulte, tout comme le font YÉSOU et al. (2001) pour la mise à mort d'un jeune de 15 à 20 jours au cours d'un conflit territorial. À noter qu'une étude sur les causes de réussite et d'échec du Vanneau huppé et de la Barge à queue noire met en évidence la prédation occasionnelle de l'Huîtrier pie sur les œufs de ces deux espèces (AARHUS UNIVERSITY, 2009).

22. Le succès à l'envol

Le succès à l'envol est conditionné par une forte mortalité se situant entre 31 et 80 % dans les 8 premiers jours de vie des poussins, (HEPPLESTON, 1972) et 66 % dans les 11 premiers jours (KERSTEN et BRENNINKMEIJER, 1995). Selon HARRIS (1969), seuls 16 % des oiseaux sont vivants un mois après l'éclosion, indépendamment de la date de ponte. Le succès à l'envol augmente fortement avec le taux de croissance, passant de 0 chez les poussins qui ne grossissent que de 6 gr par jour à 85 % chez ceux qui prennent plus de 10 g par jour. Les oiseaux qui prennent leur envol tôt ont eu une croissance plus rapide. Le succès est plus élevé chez les couvées précoces que chez les couvées tardives (HARRIS, 1967 ; RANKIN, 1979). Bien qu'une faible croissance réduise le succès à l'envol, cela ne conduit pas à une probabilité plus élevée de mortalité après l'envol (KERSTEN et BRENNINKMEIJER, 1995).

HARRIS (1967) a étudié une population reproductrice d'environ 50 couples sur l'île de Skokholm (sud du Pays de Galles) entre 1963 et 1965. Le succès à l'envol est de 36,7 à 59 % et la mortalité annuelle moyenne entre l'envol et la reproduction est de 40 %.

HEPPLESTON (1972) a montré qu'en Écosse, les Huîtriers pie avaient un succès de la reproduction plus élevé dans des zones nouvellement colonisées, généralement agricoles et à l'intérieur des terres que dans leur environnement littoral ancestral. Ceci tiendrait au fait que la densité de reproducteurs conduirait à des disputes territoriales plus fréquentes, ce qui expose les jeunes à la prédation pendant de plus longues périodes que lorsque la densité de couples est basse.

Le nombre de jeunes à l'envol est de 1,8 par couple sur le littoral arctique, valeur particulièrement élevée et qui n'est peut-être que ponctuelle (BIANKI, 1967). GRISHCHENKO *et al.* (2012) avancent la production de $2,3 \pm 0,2$ oiseaux à l'envol ce qui semble également élevé et peu probable sur plusieurs années. Sur les îles Britanniques, il est de 0,9 à 1,5 (HARRIS, 1967) ou de 1,3 (BRIGGS, 1984). Il est de 0,36 sur le littoral de l'Écosse (HEPPLESTON, 1972), de 0,4 sur les zones littorales, de 0,42 sur les zones fluviales et de 1,03 sur les zones agricoles dans le Lancashire (BRIGGS, 1984), de 0,2 sur l'île de Skokholm (Safriel, 1985) , de 0 à 1,3 aux Pays-Bas (ENS *et al.*, 1992 ; KERSTEN et BRENNINKMEIJER, 1995), et en particulier de 0,1 à 0,45 sur l'île de Schiermonnikoog aux Pays-Bas (HEG & VAN DER VELDE, 1999). Cela n'explique pas si ce faible taux de succès est la cause de la diminution des populations ou la conséquence de ressources alimentaires peu abondantes et d'une forte densité de reproducteurs sur l'île, augmentant la compétition entre les couples pour les ressources (ENS, 1992 ; HEG, 1999). Dans la mer des Wadden, en 2007, le taux d'éclosion de nids est compris entre 15 et 85 % et le nombre de jeunes par couple est de 0 à 0,05, alors qu'en 2008, il est compris entre 41 et 89 % et le nombre de jeunes par couple est compris entre 0 et 0,56 (KLEUNEN *et al.*, 2010).

GOSS-CUSTARD *et al.* (1995) ont établi une prédiction sur la taille des couvées, le succès à l'éclosion et le succès à l'envol sur des sites littoraux et intérieurs, pour les populations atlantique (ensemble des oiseaux des Îles britanniques, de l'Islande et des Féroé) et continentale, en partant des équations les plus pertinentes issues de la synthèse des données existantes (**Tableau 8** en annexe). Globalement, la population atlantique fournit un succès à l'envol supérieur à la

population continentale, quelle que soit la sous-population concernée, littorale ou intérieure.

La production de jeunes à l'envol est de 0,68 à l'intérieur des terres et de 0,36 en zone littorale, la différence se faisant essentiellement au stade des poussins (HEPPLESTON, 1972). CAMPREDON (1978) donnait 1,6 jeune par couple pour le Banc d'Arguin (Gironde). Les couples se reproduisant à l'intérieur de l'île de Béniguet en Bretagne fournissent plus de jeunes à l'envol par couple que les couples se reproduisant sur le littoral de cette île (respectivement 0,58 contre 0,31 à 0,37), selon YÉSOU *et al.* (2001). GLINKA et WOLF (1994) considèrent qu'il n'y a que 0,1 à 0,9 jeune à l'envol par couple en Basse Rhénanie. Sur l'île de May, le succès de la reproduction est de $0,33 \pm 0,04$ jeune, soit à 0,44 - 0,62 sur la zone littorale et à 0,44 en intérieur des terres, mais seulement à 0,16 là où le nombre de goélands était le plus élevé (HARRIS, 1970 ; SAFRIEL, 1985). Les Huîtriers pie de la partie danoise de la mer des Wadden produisent 0,26 jeune par couple en 2010 et 0,01 en 2011. Cette différence est principalement due à une plus grande perte de ponte en 2011 (BREGNBALLE *et al.*, 2015). Sur la côte de Vénétie en Italie, le succès à l'envol est de 0,66 poussin par couple (SCARTON et VALLE, 1998). RITTINGHAUS (1963) indique qu'un couple n'a jamais eu un jeune à l'envol en 13 ans.

HARRIS (1969) calcule que les couples produisent 0,7 à 0,9 jeune par saison, mais les valeurs ne sont pas uniformes selon les sites et les années (**Tableau 9** en annexe). Elles sont de 1,7 jeune en début de saison et de 0,2 jeune en fin de saison. Cette diminution est due à une taille de ponte moyenne plus basse et à un taux d'éclosion également plus faible. SAFRIEL (1967) a montré que le taux de succès plus élevé des jeunes en début de saison

est lié au fait que les jeunes sont nourris avec des proies terrestres comme les chenilles et les tipules dont les densités sont moindres plus tard au printemps. Les patelles, également proies des jeunes, sont de moindre qualité nutritionnelle pour les jeunes.

Une dépendance entre le succès des couvées et la date de ponte a été mise en évidence avec une diminution progressive au fil du printemps (SAFRIEL, 1967 ; HARRIS, 1969). La probabilité d'envol des jeunes est fonction de l'ordre de naissance, de la taille de la couvée, de la qualité des territoires et de la disponibilité en ressources alimentaires (HEG & VAN DER VELDE, 2001).

Si le succès à l'éclosion est le même, le succès à l'envol est plus élevé chez les oiseaux continentaux. Les poussins sur le littoral sont à 52 % de la quantité que les poussins continentaux. De plus, les oiseaux côtiers consacrent moins de temps que les continentaux à protéger les œufs et les poussins.

Sur l'île Mellum, en Mer du Nord, le succès à l'éclosion par couple à l'envol et par an est de 35 à 41 % et 0,36 jeune (PLEINES, 1990). Pour DIRCKSEN qui a travaillé sur cette île (1932), sur 253 œufs, 79,1 % ont éclos. 15,8 % des œufs donnent des jeunes à l'envol.

Sur l'île de May, sur 717 œufs suivis en sept années, 494 (soit 68,9 %) ont été perdus tout comme l'ont été 164 (73,5 %) des poussins qui ont éclos. Les Goélands argentés et bruns sont les principaux prédateurs des œufs et de la plupart des jeunes (HARRIS & WANLESS, 1997). Ces auteurs indiquent toutefois, à la suite de SAFRIEL (1985), que la prédation est plus importante sur des oiseaux affamés que sur des oiseaux repus et il ne peut être exclu que même sans prédation les premiers

n'auraient pas disparu. Dans le delta de l'Èbre, la mortalité des poussins se produit essentiellement quand ils sont presque à l'envol (MARTINEZ *et al.*, 1983) probablement parce qu'ils sont plus repérables à cette période.

Le succès à l'éclosion, en Allemagne, est meilleur avec une pression de pâturage de 0,5 bovin à l'ha plutôt qu'avec 2,2 bovins à l'ha (THYEN, 2005), cependant à 0,5 bovin à l'ha, le taux d'éclosion est réduit de 10 % (THYEN, 2005). Sur le Banc d'Arguin (Gironde, France), pour 2,34 jeunes par couple (RIBEREAU-GAYON, 1979), 70 à 75 % disparaissent avant l'envol.

Le recrutement doit être de 0,4 jeune par couple et par an pour assurer la stabilité d'une population (ENS *et al.*, 2011). Ces auteurs se sont appuyés sur les travaux de KLOK *et al.* (2009) qui définissaient une population en augmentation avec 0,36 jeune par couple à l'envol. Les autres estimations sont de 0,45 jeune par couple avec une survie de 92 % (HULSCHER & VERHULST 2003), mais également 0,4 jeune par couple pour une survie annuelle moyenne adulte de 94 % (OOSTERBEEK *et al.* 2006 ; VAN DE POL, 2006). VAN DE POL *et al.* (2010b) indiquent 0,35 jeune sur la base de nombreuses études menées à Schiermonnikoog. Cependant, ENS & UNDERHILL (2014) indiquent que la globalité des études fournit une estimation de 0,33 jeune, ce qui peut constituer une valeur limite inférieure et montre le risque à terme d'un succès à l'envol insuffisant pour assurer le renouvellement des populations.

23. Divorcer pour mieux assurer sa descendance

Les Huîtriers pie sont très fidèles à leur site de reproduction, et socialement et génétiquement monogames (HEG *et al.*, 1993, 2000a, 2003 ; VAN DE POL *et al.*, 2006b). Les relations sociales et donc les positions sociales sont maintenues au fil des années à la fois sur les zones d'hivernage et de reproduction (ENS & CAYFORD, 1996 ; ENS *et al.*, 1996). Normalement, à la fin de l'hiver, mâles et femelles, qui étaient en dehors de leur territoire, tendent à retrouver leur congénère de l'année précédente sur le même territoire. Ils sont donc considérés comme fidèles au cours de la saison et fidèles d'une saison à l'autre, et Rittinghaus (1963) relate un mariage qui a duré 20 ans mais de nombreuses observations ont conduit à reconsidérer cette stabilité. Le divorce concerne une minorité d'oiseaux et se produit généralement avant le début de la ponte (ENS *et al.*, 1993). Sa fréquence est de 6,3 à 12,1 % par an, pour une moyenne de 8 % (HARRIS *et al.*, 1987 ; HEG *et al.*, 2003).

Le divorce peut être lié à l'incapacité d'un des partenaires à se reproduire (4,4 %), occasionnellement à la délocalisation d'un des membres du couple (0,3 %) et à d'autres causes (1,6 %). Mais ces raisons ne sont pas les seules. Il semble que la fidélité des oiseaux s'accompagne d'une baisse de leur production de jeunes, et donc d'une moindre probabilité à assurer sa descendance. Des couples formés depuis plus de 12 ans produisent moins de jeunes chaque année que de jeunes couples. Par ailleurs, un oiseau qui a une date constante de ponte pendant les 4 années avant un divorce commence à avancer sa date de ponte quand il change de partenaire, indépendamment de son sexe. De plus, la

survie des œufs est basse pour les couples nouvellement formés, plus élevée pour des couples qui sont ensemble depuis 5 à 7 ans et décline ensuite pour les couples qui sont ensemble plus longtemps (VAN DE POL *et al.*, 2006). Le **Tableau 10** (en annexe) fournit le détail d'une population bien étudiée, celle de l'île de Schiermonnikoog. HEG *et al.* (2003) distinguent deux types de divorce. Dans la désertion, un des deux membres quitte l'autre tandis que dans l'usurpation, un nouvel oiseau s'immisce dans le couple. Le taux annuel de désertion est de 3,8 % et le taux annuel d'usurpation est de 4,1 % (HEG *et al.*, 2003) et, à titre de comparaison, le veuvage est de 7 % par an (Bruinzeel, 2004 ; VAN DE POL *et al.*, 2006b). La survie et les possibilités de reproduction sont grandement déterminées par le statut social des oiseaux. Ceux qui prennent l'initiative de quitter leur partenaire augmentent leur capacité adaptative (fitness) par rapport aux oiseaux qui sont obligés de quitter leur partenaire à la suite d'une usurpation, cependant cela ne se produit que chez les oiseaux occupant des territoires de faible qualité, car sur les territoires de haute qualité, les oiseaux qui divorcent n'améliorent pas leur fitness. Le statut des oiseaux qui restent sur le territoire après le divorce n'est pas affecté si leur partenaire a été évincé, mais diminue si leur partenaire a déserté. La survie après un divorce est significativement plus basse chez les oiseaux qui ont été évincés que chez ceux qui ont déserté. Les taux de divorce, et notamment de désertion, sont plus élevés chez les occupants de territoires de faible qualité que chez ceux de territoires de haute qualité. En général, les taux de divorce sont plus élevés après une période de mortalité élevée : Les résidents survivant à un hiver rigoureux sont affaiblis au printemps et les non reproducteurs

peuvent en tirer profit. Sur les territoires de haute qualité, les usurpations augmentent avec l'augmentation de la mortalité des reproducteurs, et cette relation ne se retrouve pas chez les couples occupant des territoires de faible qualité. Les taux de désertion sont similaires selon la mortalité, dans chaque type de territoire. La diminution du succès de la reproduction des déserteurs les années précédentes plaide pour le fait qu'ils divorcent pour quitter une situation improductive qui conduirait à un succès inférieur au succès moyen de la reproduction.

Dans la majorité des cas, les femelles sont les initiatrices des divorces. Généralement, les participants à un divorce se reproduisent dans l'année. Après une reconstitution expérimentale de couples, les couples nouvellement formés ont avancé leur période de reproduction de deux semaines au cours des quatre années suivantes, ce qui a également été observé dans des cas naturels de divorce (HEG *et al.*, 2003).

Il semble donc avantageux pour les oiseaux de divorcer mais les vieux couples ne le font pas (VAN DE POL *et al.*, 2006b). La probabilité de divorce est donc la plus élevée pour les oiseaux âgés de 5 ans, l'âge médian de première reproduction (**Tableau 11** en annexe ; HARRIS *et al.*, 1987). Il est possible que les vieux couples ne divorcent pas plus souvent car le nombre de vacants est limité dans les situations naturelles et un divorce peut signifier devenir un non reproducteur.

HEG *et al.* (2003) ont montré une forte corrélation positive entre le taux de divorce et celui de mortalité. Les usurpations sont une des façons de divorcer à cause d'oiseaux qui sont chassés de leur territoire par un autre couple ou un oiseau plus fort. Les femelles qui changent de partenaire sont

également plus susceptibles de changer de territoire que les mâles (ENS *et al.*, 1993). La compétition pour de bons partenaires ou pour de bons territoires apparaît être une contrainte sur les options de changement pour les mâles et pour les femelles.

Selon HEG *et al.* (2003), enlever un partenaire d'un couple montre que le coût du divorce pour la reproduction dépend du nombre d'années d'existence du couple. De plus, après s'être apparié, le nouveau couple s'améliore, indépendamment de l'âge et de l'expérience de reproduction des couples reconstitués. L'augmentation initiale de la production semble être le résultat d'une avancée dans le moment de la ponte et d'une augmentation de la survie des œufs pendant la durée du couple.

24. Monogamie, polygynie

Des cas de polygynie (deux femelles pour un mâle) peuvent être notés (HEG *et VAN TREUREN*, 1998). La polygynie se présente sous deux formes avec une fréquence sensiblement identique (HEG *et VAN TREUREN*, 1998). Dans la polygynie agressive, les deux femelles sont agressives l'une envers l'autre et défendent leur partie de territoire avec le mâle. Dans ce type de relation, le mâle n'aide que la première femelle qui pond à couvrir et à élever les jeunes, la deuxième femelle étant délaissée et souffrant d'un risque accru de prédation. À Schiermonnikoog, 28 territoires polygynes ont été notés en 14 ans d'observations (HEG *et VAN TREUREN* 1998). HEG *et VAN TREUREN* (1998) considèrent que la polygynie résulte de la saturation des territoires.

Les Huîtriers pie ont également des comportements particuliers avec la

coopération de deux femelles, voire l'adoption d'un même nid (HEG & VAN TREUREN, 1998). Seulement $1,85 \pm 0,52$ % des mâles reproducteurs et $2,70 \pm 0,67$ % des femelles reproductrices sont poly-partenaires. Dans 57 % des trios, les femelles polygynes restent agressives entre elles sur le territoire du mâle et défendent leur moitié de territoire de manière coopérative. Les femelles restent dans une situation de polygynie car cela est une avancée pour l'acquisition d'un territoire.

Dans la polygynie coopérative, les deux femelles ne sont pas agressives l'une envers l'autre et défendent leur territoire en trio avec le mâle. Les deux femelles pondent également dans le même nid, de manière synchrone et les trois parents se partagent le soin de l'incubation et de l'élevage des jeunes. Les deux pontes occupent un volume supérieur aux quatre œufs que les oiseaux sont capables de couvrir et les trios ont des difficultés à réchauffer l'ensemble des pontes. Le coût de cette reproduction, en particulier pour la femelle qui dépose la seconde ponte, inclut une réduction du succès de l'éclosion, qui est due soit à une incubation inefficace, ou à un arrêt précoce de l'incubation. Les femelles polygynes, mais également les mâles qui sont impliqués ont donc un succès de reproduction plus faible que les femelles et les mâles monogames (ENS *et al.*, 2014b ; HEG & VAN TREUREN, 1998), quel que soit le type de polygynie rencontré.

La réduction du succès à l'envol peut aussi résulter de la différence d'âge entre les deux couvées et le fait que les plus grands poussins reçoivent plus de nourriture (SAFRIEL, 1981 ; GROVES, 1984). Les jeunes peuvent cependant bénéficier des soins de trois adultes s'ils sont tous du même âge dont une protection additionnelle quand un ou deux adultes sont partis chercher des proies.

La polyandrie n'a été signalée que par HARRIS *et al.* (1987), alors que la polygynie est assez régulière (BRIGGS, 1984 ; HARRIS, 1967 ; HEG & VAN TREUREN, 1998).

Dans le même temps, sans qu'il y ait divorce, des copulations extra conjugales sont possibles, mais elles ne comptent que pour 5 % des copulations du couple (HEG *et al.*, 1993). Elles sont couronnées de 7 % de succès chez les mâles et de 5,1 % chez les femelles (HEG *et al.*, 1999). De nombreux couples commencent à copuler plus de deux mois avant la ponte du premier œuf et le nombre de copulations hors couple est le plus élevé dans le mois qui précède la ponte. Le nombre de copulations atteint 1 par heure pendant la période de marée basse. Et les mâles tentent de copuler de plus en plus jusqu'à la période de ponte. Dès que celle-ci est déposée, le nombre de copulations est proche de 0. Ce comportement de copulation hors couple est plus important chez les nouveaux couples que chez les anciens. Sur 65 poussins chez lesquels l'empreinte ADN a été relevée, 1 seul avait pour père le mâle du couple voisin. La paternité hors couple ne s'élève qu'à 1,5 % de l'ensemble des poussins. Les copulations extra-couples ne sont pas un moyen pour les oiseaux d'améliorer leur probabilité de descendance.

25. Ne pas se reproduire chaque année

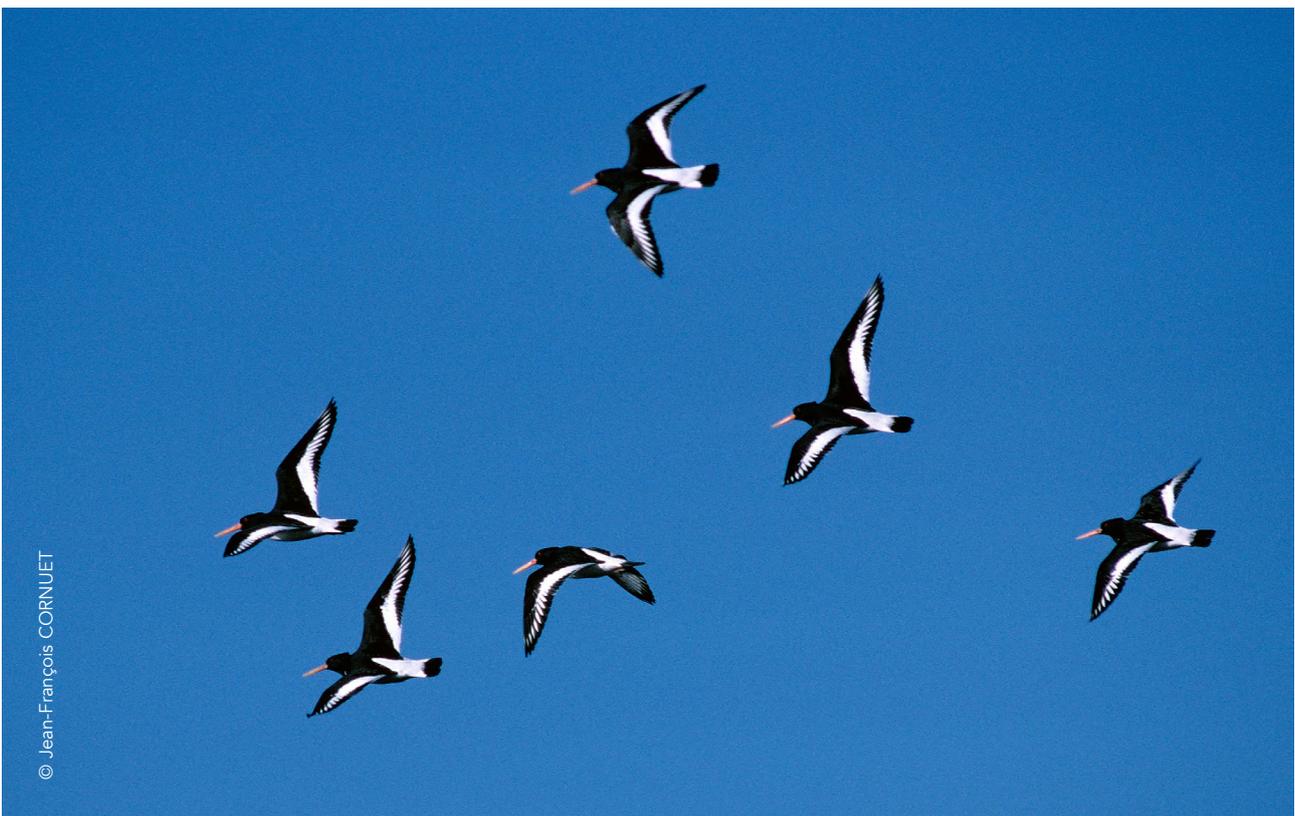
La reproduction intermittente, faisant l'impasse sur une année, peut résulter d'une décision prise par un individu contrebalançant le succès actuel de la reproduction avec le futur succès espéré. Un individu peut aussi être forcé par ses conspécifiques à abandonner un site familial de reproduction et à ne pas se reproduire en raison d'un manque de sites de reproduction alternatifs ou d'un manque de partenaire (BRUINZEEL, 2007). Cet auteur a étudié 86 cas de reproduction intermittente et a montré qu'elle se produisait dans les zones de haute et de basse qualité. Le facteur déclencheur dans les zones de haute qualité est la mort du partenaire et le divorce dans les zones de basse qualité. Dans 93 % des cas, les oiseaux ont été contraints de cesser de se reproduire en raison de la pression de conspécifiques. Il n'y avait pas d'association entre l'élevage intermittent et l'occupation d'un territoire de meilleure qualité. Au lieu de cela, les Huîtriers pie sont retournés dans un habitat de reproduction de qualité similaire et à une distance très proche (distance médiane de 128 m) du lieu de reproduction précédent. Les absences pour la reproduction ont duré en moyenne 2,4 ans, avec un maximum de 9 ans, et la qualité du territoire obtenu après l'absence variait avec la durée de celle-ci. Les oiseaux qui se sont reproduits dans un territoire de haute qualité l'ont acquis en moyenne plus rapidement que ceux qui se sont reproduits dans un territoire de faible qualité, ce qui indique que les oiseaux des sites de haute qualité sont de meilleurs concurrents (BRUINZEEL, 2007).

26. Que conclure ?

La grande connaissance de la biologie de reproduction de l'Huîtrier pie permet d'améliorer celle de nombreuses espèces prairiales et, de ce fait, permet la prise de mesures appropriées pour garantir du mieux possible la reproduction. On a vu à travers ces lignes que la reproduction de l'Huîtrier pie était sous la dépendance de nombreux facteurs qui expliquent, au moins en partie, le faible succès à l'envol.

Pour la majorité des espèces prairiales, une meilleure conservation des habitats de reproduction est nécessaire. Celle-ci peut être apportée par des moyens légaux mais également par une amélioration de la sensibilisation des gestionnaires de l'espace rural. Depuis quelques décennies, en application des politiques agricoles, ou, au sein de l'Union européenne, de l'application des directives européennes Oiseaux et Habitats, faune, flore, la prise en charge financière de mesures agri-environnementales est assurée

pour maintenir ou restaurer des prairies saccagées par une mise en culture. Ces mesures n'ont, pour l'heure, pas montré leur efficacité pour redresser les effectifs nicheurs (VERHULST *et al.*, 2007 ; KAHLERT *et al.*, 2007) ; peut-être ne maîtrise-t-on pas encore l'ensemble des paramètres écologiques déterminants pour l'espèce ? Les études de la reproduction se poursuivent un peu partout en Europe et les suivis à très long terme permettent d'améliorer la connaissance des facteurs limitants, ce qui devrait donc permettre d'expérimenter des mesures afin d'appliquer ensuite celles qui permettent le meilleur succès à l'envol possible. L'Huîtrier pie constitue une parfaite espèce ombrelle pour laquelle des mesures positives seront également favorables à d'autres espèces de limicoles. Que ce soit sur les littoraux ou dans les zones agricoles, la reproduction de cette espèce reste fragile et menacée ; ces mesures devraient permettre de garantir un avenir aussi prospère que possible à l'ensemble des espèces de limicoles.



© Jean-François CORNUET

Bibliographie

AARHUS UNIVERSITY (2009) *Breeding waders in the Baltic region - lessons learned and future challenges*. Seminar Restoration of Meadow Bird Habitats (REHAB), 27-28 April 2009.

ANDERSON K. R. & MINTON C. D. T. (1978) Origins and movements of Oystercatchers on the Wash. *Brit. Birds* 71: 439-447.

ARTS F. A., MEININGER P. L. & ZEKHUIS M. (1997) *Ekologisch profiel van de Skoelster Haematopus ostralegus*. Bureau Waardenburg rapport 97.25 Werkdocument RIKZ OS-97.862X. 85 p

AMSTRONG E.A (1947) *Bird display and behaviour*. Lindsay Drummond, London.

BAILEY L. D. (2016) *Between the devil and the deep blue sea: Consequences of extreme climatic events in the Eurasian Oystercatcher (Haematopus ostralegus)*. Ph. D. Thesis. The Australian National University. 170 p.

BAILEY L. D., ENS B. J., BOTH C., HEG D., OOSTERBEEK K. & VAN DE POL M. (2019) Habitat selection can reduce effects of extreme climatic events in a long-live shorebird. *J. Anim. Ecology* 88: 1474-1485.

BALLOT J.-N. (1991) Evolution d'une population d'Huîtriers pie (*Haematopus ostralegus*) : exemple de l'île de Banneg. *Ar Vran* 2 : 21-32.

BARRETT R. T. (2002) The phenology of spring migration to north Norway. *Bird Study* 49: 270-277.

BEINTEMA A. J. (1991) *Breeding ecology of meadow birds (charadriiformes); implications for conservation and management*. Ph. D Thesis. Rijkuniversiteit Groningen. 137 p.

BEINTEMA A. J. (1995) Fledging success of wader chicks, estimated from ringing data. *Ringling & Migration* 16: 129-139.

BEINTEMA A. J. & MÜSKENS G. J. D. M. (1987) Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grasslands. *J. Appl. Ecol.* 24: 743-758.

BEINTEMA A. J., BEINTEMA-HIETBRINK R. J. & MÜSKENS G. J. D. M. (1985) A shift in the timing of breeding in meadow birds. *Ardea* 73: 83-89.

BIANKI V. (1977) *Gulls, shorebirds, and alcids of Kandalaksha Bay*. Proceedings of the Kandalaksha State Reserve. 250 p.

BLONDEL J. & ISENMANN P. (1981) *Guide des oiseaux de Camargue*. Delachaux et Niestlé.

BOCKELMANN A. C., BAKKER J. P., NEUHAUS R. & LAGE J. (2002) The relation between vegetation zonation, elevation and inundation frequency in a Wadden Sea salt marsh. *Aquatic Botany* 73: 211-221.

BOEKEMA E. F., GLAS P. & HULSCHER J. B. (1983) *De Vogels van de provincie Groningen*. Wolters – Nordhoff/Bouma's Boekhuis bv, Groningen.

BOEV Z. (1991) Distribution and status of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L., 1758) (Haematopodidae — aves) in Bulgaria. *Historia Naturalis Bulgarica* 3: 75-91.

BOURNE W. R. P. (1975) Oystercatchers on the roof. *Brit. Birds* 68: 302.

- BREGNBALLE T., THORUP O. JENSEN P. E., NIELSEN R. D., PEDERSEN K. T. & LAURSEN K. (2015)** *Breeding success of Oystercatcher, terns and gulls in the Danish Wadden Sea*. Aarhus University, DCE – Danish Centre for Environment and Energy, 84 pp. Technical Report from DCE – Danish Centre for Environment and Energy No. 60. <http://dce2.au.dk/pub/TR60.pdf>.
- BRIGGS K. B. (1981)** Nest-selection in river-side-nesting Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Wader Study Group Bull.* 31: 8.
- BRIGGS K. B. (1982)** The breeding population of Oystercatchers in North-West England. *Naturalist* 107: 61-65.
- BRIGGS K. B. (1984)** The breeding ecology of coastal and inland Oystercatchers in north Lancashire. *Bird Study* 31: 141–147.
- BRUINZEEL L. W. (2004)** *Search, settle, reside & resign*, PhD dissertation, University of Groningen. 123 p.
- BRUINZEEL L. W. (2007)** Intermittent breeding as a cost of site fidelity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:551–556.
- BRUINZEEL L.W. & VAN DE POL M. (2004)** Site attachment of floaters predicts success in territory acquisition. *Behav. Ecology* 50: 290–296.
- BRUINZEEL L. W., VAN DE POL M. & TRIE-RWEILER C. (2006)** Competitive abilities of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) occupying territories of different quality. *J. Orn.* 147: 457–463.
- BUCKLEY F. G. & BUCKLEY P. A. (1980)** *Habitat selection and marine birds. Behavior of marine animals* (pp. 69-112). Springer, Boston, MA.
- BUNSKOEKE E. J., ENS B. J., HULSCHER J. B. & DE VLAS S. J. (1996)** Why do Oystercatchers *Haematopus ostralegus* switch from feeding on Baltic Tellin *Macoma balthica* to feeding on the Ragworm *Nereis diversicolor* during the breeding season? *Ardea* 84A: 91–104.
- BUXTON E. J. M. (1939)** The breeding of the Oystercatcher. *Brit. Birds* 33: 184–193.
- BUXTON E. J. M. (1961)** The inland breeding of the Oystercatcher in Great Britain, 1958-1959. *Bird Study* 8: 194-209.
- CAMPBELL B. (1947)** Clutch size of Oystercatcher. *Brit. Birds* 40: 126.
- CAMPREDON P. (1978)** Quelques aspects de la reproduction de l’Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* sur la réserve naturelle du Banc d’Arguin (Gironde). *Le Courbageot* 5 : 4-7.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. (EDS) (1983)** *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic* Vol. III. Oxford University Press, Oxford, UK.
- DANIELSEN J. (2001)** *Reproductive performance in a population of individually marked Oystercatchers (Haematopus ostralegus) on the Faroe Islands*. Degree thesis in Animal Ecology, University of Lund, 20 p.
- DARE P. J. (1966)** *The Breeding and Wintering Populations of the Oystercatcher (Haematopus ostralegus L.) in the British Isles*. M.A.A.F. Fishery Investigations, London (Series 2) 25(5).
- DARE P. J. & MERCER A. J. (1974)** The white collar of the Oystercatcher. *Bird Study* 21: 180–184.

- DEVOS K. (2008)** Numbers and population trends of waders along the Belgian North Sea coast. pp. 5–11. In **BURTON N. H. K., REHFISCH M. M., STROUD D. A. & SPRAY C. J.** (eds). *The European Non-Estuarine Coastal Waterbird Survey*. International Wader Studies 18. International Wader Study Group, Thetford, UK.
- DE ROOS G. T. (1981)** The impact of tourism upon some breeding wader species on the Isle of Vlieland in the Netherlands' Wadden Sea. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 81: 1–131.
- DEWAR J. M. (1913)** Further observations on the feeding habits of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). *Zoologist*, Ser. 4. 17: 41-56.
- DEWAR J. M. (1920)** The Oystercatcher's progress toward maturity. *British Birds* 13: 207-213.
- DICKSON R. C. (2003)** Eurasian Oystercatcher apparently brooding young of Ringed Plovers. *Scottish Birds* 24: 40-41.
- DIJKSEN L. (1980)** Enige gegevens over broedseizoen en broedsukses bij scholeksters (*Haematopus ostralegus* L.) in de duinen. *Watervogels* 5: 3–7.
- DIRCKSEN R. (1932)** Die Biologie des Austernfischers, des Brandseeschwalbe und der Küstenseeschwalbe nach Beobachtungen und Untersuchungen auf Noorderoog. *J. Orn. Lpz.* 80: 427-521.
- DOUGALL T. (1998)** Oystercatcher incubating Lapwing clutch. *Scottish Birds* 19: 180.
- DOUGLASS N. J., GORE J. A. & PAUL R. T. (2001)** American Oystercatcher nest on gravel-covered roofs in Florida. *Florida Field Naturalist* 29: 75-80.
- DUNCAN A., DUNCAN R., RAE E., REBECCA G. W. & STEWART B. J. (2001)** Roof and ground nesting Eurasian Oystercatchers in Aberdeen. *Scott. Birds* 22: 1-8.
- ENS B. J. (1992)** *The Social Prisoner. Causes of Natural Variation in Reproductive Success of the Oystercatcher*. PhD thesis, Universiteit Groningen, Groningen, Netherlands.
- ENS B. J. & UNDERHILL L. G. (2014)** Synthesis of Oystercatcher conservation assessments: general lessons and recommendations. *International Wader Studies* 20: 5-22.
- ENS B. J., KERSTEN M., BENNINKMEIJER A. & HULSCHER J. B. (1992)** Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *J. Anim. Ecol.* 61: 703–715.
- ENS B. J., SAFRIEL U. N. & HARRIS M. P. (1993)** Divorce in the long-lived and monogamous Oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing a better option? *Anim. Behav.* 45: 1199–1217.
- ENS B. J., WEISSING F. J. & DRENT R. H. (1995)** The despotic distribution and deferred maturity: two sides of the same coin. *American Naturalist* 146: 625-650.
- ENS B. J., BRIGGS K. B., SAFRIEL U. N. & SMIT C. J. (1996)** *Life history decisions during the breeding season*. Pages 186-218 in **GOSS-CUSTARD J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher, from individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.
- ENS B. J., AARTS B., OOSTERBEEK K., ROODBERGEN M., SIERDSEMA H, SLATERUS R. & TEUNISSEN W. (2009)** Studies into the causes of the dramatic decline of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* in the Netherlands. *Limosa* 89: 83 – 92. (résumé en anglais).

ENS B. J., AARTS B., HALLMANN C., OOSTERBEEK K., SIERDSEMA H., SLATERUS R., TROOST G., VAN TURNHOUT C., WIERSMA P., NIENHUIS J. & VAN WINDEN E. (2011) *Scholeksters in de knel: onderzoek naar de oorzaken van de dramatische achteruitgang van de Scholekster in Nederland*. Report 2011/13. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen, The Netherlands.

ENS B. J., BOM R., DOKTER A. M., OOSTERBEEK K., DE JONG J. & BOUTEN W. (2014A) Using the UvA Bird Tracking System (UvA-BiTS) in Oystercatcher *Haematopus ostralegus* research. *Limosa* 87: 117-128. (résumé en anglais).

ENS B. J., VAN DE POL M. & GOSS-CUSTARD J. D. (2014B) The Study of Career Decisions: Oystercatchers as Social Prisoners. In **NAGUIB B. M.** *Advances in the Study of Behavior* pp. 343-420. Academic Press.

FASOLA M. & CANOVA L. (1991) Colony site selection by eight species of gulls and terns breeding in the «Valli di Comacchio» (Italy). *Bollettino di Zoologia* 58: 261-266.

FISK E. J. (1978) The growing use of roofs by nesting birds. *Bird Banding* 49: 134-141.

FOG A. M. (1982) Om fuglelivet på Mågeøerne ved Bogense 1967-1980. *Flora og Fauna* 88: 51-60.

FONTENEAU F., MAILLARD W. & MONTFORT D. (2018) Nidification de l'Huîtrier pie, *Haematopus ostralegus*, en Loire-Atlantique : synthèse des données historiques et récentes. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* (N.S.) 40 : 126-132

FURNESS R. W. (1979) Foods of Great Skuas *Catharacta skua* at north atlantic breeding localities. *Ibis* 121: 87-88.

GALBRAITH H & FURNESS R. W. (1983) Breeding waders on agricultural land. *Scott. Birds* 12: 148-193.

GLINKA A. & WOLF C. (1994) Zur Brutbiologie des Austernfischers *Haematopus ostralegus* am Unteren Niederrhein. *Charadrius* 30: 141-151.

GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N., BAUER K. M. & BEZZEL E. (EDS.) (1984) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 6., Charadriiformes (1. Teil)*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

GOCHFELD M. (1984) Antipredator behaviour: aggressive and distraction displays of shorebirds. In: *Behaviour of marine animals*, vol. 5. Shorebirds. In **BURGER J. & OLLA B. J.** (Eds.) pp. 289-377. Plenum, New York.

GOETHE F. (1973) Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) brütet auf Hausdächern. [Oystercatcher breeding on the roof tops of houses]. *Vogelkdl. Ber. Niedersachsen* 5: 13-15.

GOLEMANSKI V. et al. (eds) (2011) *Red data Book of the Republic of Bulgaria*. Volume 2. Animals. IBEI - BAS & MOEW, Sofia.

GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CALDOW R. W. G., ENS B. J. (1995) Population Consequences of Winter Habitat Loss in a Migratory Shorebird. II. Model Predictions. *J. Appl. Ecol.* 32: 337-351.

GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CLARKE R. T., BEINTEMA A. J., CALDOW R. W. G., MEININGER P. L. & SMIT C. J. (1996) Population dynamics: predicting the consequences of habitat change at the continental scale. Pages 352-383. in **Goss-Custard J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, New York.

GÖTMARK F., BLOMQUIST D., JOHANSSON O. C. & BERGKVIST J. (1995) Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology* 26: 305-312.

- GOUTNER V. (1986)** Timing of laying of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* in the Evros Delta. *Vogelwelt* 107: 187-188.
- GOUTNER V. & GOUTNER C. (1987)** Nest site selection of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* in the Evros delta. *Riv. ital. Ornitol.* 57: 187-192.
- GREENHALGH M. E. (1969)** The breeding of Oystercatcher in north-west England. *Naturalist, Hull* 43: 7.
- GREENHALGH M. E. (1973)** A comparison of breeding success of the Oystercatcher between inland and coastal in North-west England. *Naturalist* 926: 87-88.
- GRISHCHENKO V. N., GAVRILYUK M. N. & ATAMAS N. S. (2012)** Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) in the Middle Dnieper area]. *Berkut* 21(1-2): 82-92. (In Russian with English summary).
- GROVES S. (1984)** Chick growth, sibling rivalry, and chick production in American Black Oystercatchers. *Auk* 101: 525-531.
- HALL K. R. L. (1959)** Observations on the nest-sites and nesting behavior of the Black Oystercatcher *Haematopus moquini* in the Cape Peninsula. *Ostrich* 30: 143-159.
- HAMPSHIRE J. S. & RUSSELL F. (1993)** Oystercatchers rearing Northern Lapwing chick. *British Birds* 86: 17-19.
- HARRIS M. P. (1967)** The biology of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on Skokholm Island, S. Wales. *Ibis* 109: 180-193.
- HARRIS M. P. (1969)** Effect of laying date on chick production in Oystercatchers and Herring Gulls. *Brit. Birds* 62: 70-75.
- HARRIS M. P. (1970)** Territory limiting the size of the breeding population of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) - a removal experiment. *J. Anim. Ecol.* 39: 707-713.
- HARRIS M. P. & WANLESS S. (1997)** The effect of removing large numbers of gull *Larus* spp. on an island population of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: implications for management. *Biol. Cons.* 82: 167-171.
- HARRIS M. P., SAFRIEL U. N., BROOKK M. DE L. & BRITTON C. K. (1987)** The pair bond and divorce among Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on Skokholm Island, Wales. *Ibis* 129: 45-57.
- HAUSMANN A. & HAUSMANN K. (1972)** Die Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) der Insel Mellum 1971. *Orn. Mitt.* 24: 87-95.
- HAVERSCHMIDT F. (1946)** Notes on the nest-sites of the Oystercatcher and the Long-eared Owl as a hole breeder. *Brit. Birds* 49: 334-340.
- HEG D. (1999)** *Life-history decisions in Oystercatchers*. University of Groningen, Groningen, The Netherlands. 319 p.
- HEG D. & HULSCHER J. B. (1999)** Oystercatchers "queuing" for high quality nesting territories. In **HEG D. (1999)** *Life-history decisions in Oystercatchers*. University of Groningen, Groningen, The Netherlands. Pp 69-84.
- HEG D. & VAN DER VELDE M. (2001)** Effects of territory quality and sibling competition on the fledging success of Oystercatchers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 157-169.
- HEG D., ENS B. J., BURKE T., JENKINS L. & KRUIJT J. P. (1993)** Why does the typically monogamous Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) engage in extra-pair copulations? *Behaviour* 126:247-89.
- HEG D. & VAN TREUREN R. (1998)** Female-female cooperation in polygynous Oystercatchers. *Nature* 391: 687-691.

HEG D., ENS B. J., VAN DER JEUGD H. P. & BRUINZEEL L. W. (2000a) Local dominance and territorial settlement of nonbreeding Oystercatchers. *Behaviour* 137: 473–530.

HEG D., DINGEMANSE D. J., LESSELLS C. M. & MATEMAN A. C. (2000b) Parental correlates of offspring sex ratio in Eurasian Oystercatchers. *Auk* 117: 980–986.

HEG D., BRUINZEEL L. W. & ENS B. J. (2003) Fitness consequences of divorce in the Oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Anim. Behav.* 66: 175–84.

HEPPLESTON P. B. (1970) The function of Oystercatcher piping behaviour. *Brit. Birds* 63: 133–135.

HEPPLESTON P. B. (1971) Nest site selection by Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the Netherlands and Scotland. *Neth. J. Zool.* 21: 208–211.

HEPPLESTON P. B. (1972) The Comparative Breeding Ecology of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus* L.) in Inland and Coastal Habitats. *Journal of Animal Ecology* 41: 23–51.

HOLLOWAY S. (1996) *The Historical Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland: 1875–1900*. London: Poyser.

HULSCHER J. B. (1970) De broedstand van Kievit, Grutto, Tureluur en Scholekster in Frieslans in 1966–1969. *De Levende Natuur* 73: 269–274.

HULSCHER J. B. (1997) Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. Pages 246–247 in **HAGEMEIJER W. & BLAIR M. J.** (Eds.) *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: their distribution and abundance*. Poyser, London.

HULSCHER J. B. & VERHULST S. (2003) The rise and fall of the breeding population of Oystercatchers in Friesland 1966–2000 (In Dutch with English summary). *Limosa* 76: 11–22.

HULSCHER J. B., EXO K.-M. & CLARK N. A. (1996) Why do Oystercatchers migrate? Pages 155–185 in **GOSS-CUSTARD J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.

HUXLEY J. S. & MONTAGU F. A. (1925) Studies on the courtship and sexual life of birds. V. The Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.). *Ibis* 12: 868–897.

JACKSON D. B., FULLER R. J. & CAMPBELL S. T. (2004) Long-term population changes among breeding shorebirds in the Outer Hebrides, Scotland, in relation to introduced Hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Biol. Cons.* 117: 151–166.

JUNGFER W. (1954) Über Paartreue, Nistplatztreue und Alter der Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) auf Mellum. *Vogelwarte* 17: 6–15.

KAHLERT J., CLAUSEN P., HOUNISEN J. P. & PETERSEN I. K. (2007) Response of breeding waders to agrienvironmental schemes may be obscured by effects of existing hydrology and farming history. *J. Ornith.* 148: 287–293.

KEIGHLEY J. (1949) Oystercatchers. *Skokholm Bird Obs. Rep.* 1948: 6–9.

KEIGHLEY J. & E. BUXTON J. M. (1948) The incubation period of the Oystercatcher. *Brit. Birds* 41: 261–266.

KERSTEN M. (1996) Time and energy budgets of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* occupying territories of different quality. *Ardea* 84A: 291–310.

KERSTEN M. & BRENNINKMEIJER A. (1995) Growth, fledging success and post-fledging survival of juvenile Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 137: 396–404.

- KLEUNEN A. VAN, KOFFIJBERG K., DE BOER P., NIENHUIS J., CAMPHUYSEN C. J., SCHEKKERMAN H., OOSTERBEEK K., DE JONG M., ENS B. & SMIT C. (2010)** Broedsucces van kustbroedvogels in de Waddenzee in 2007 en 2008. SOVON-monitoringrapport 2010/04, IMARES-rapport C169/10. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen, IMARES, Texel. WOt-werkdocument 227. WOT Natuur & Milieu, Wageningen.
- KLOK C., ROODBERGEN M. & HEMERIK L. (2009)** Diagnosing declining grassland wader populations using simple matrix models. *Animal Biology* 50: 127-144.
- LAMBECK R. H. D. & WESSEL E. G. J. (1991)** Seasonal variation in mortality of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. In HEIP C. H. R. & DE BRUIJN E. S. (Eds) Progress report: Delta institute for hydrobiological Research: 22-24. Amsterdam, Koninklijke Nederlands Akademie van Wetenschappen.
- LAURO B. & BURGER J. (1989)** Nest-site selection of American Oystercatchers *Haematopus palliatus* in salt marshes. *Auk* 106: 185-192.
- LEOPOLD M. F., VAN ELK J. F. & VAN HEEZIK Y. M. (1996)**. Central place foraging in Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: can parents that transport mussels *Mytilus edulis* to their young profit from size selection? *Ardea* 84: 311-326.
- LIND H. (1965)** Parental feeding in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Dan. Orn. Foren. Tidssk.* 59: 1-31.
- LLOYD-PARKER M. (2018)** Avian Bird Control. The Oystercatcher. <https://insideecology.com/2018/03/21/aviation-bird-control>. 6 p.
- LÓPEZ F. & MORUJO S. (2012)** Eurasian Oystercatcher feeding Common Shelduck chick. *Dutch Birding* 34: 313-314.
- LUTZ K. (2008)** Brutvogeluntersuchungen auf der Hallig Oland 2008. Untersuchungen im Auftrage des Landesbetriebes für Küstenschutz, Nationalpark und Meeresschutz, Husum. Unpublished Report.
- MADSEN J., MARCUSSEN L. K., KNUDSEN N., BALSBY T. J. S. & CLAUSEN K. K. (2019)** Does intensive goose grazing affect breeding waders? *Ecology and Evolution*. December 2019 : 12 p. DOI: 10.1002/ece3.5923.
- MAKKINK G. F. (1942)** Contribution to the knowledge of the behaviour of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.). *Ardea* 31: 23-74.
- MARTINEZ A., MOTIS A., MATHEU E. & LLIMOSA F. (1983)** Data on the breeding biology of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* L. in the Ebro Delta. *Ardea* 71: 229-234.
- MASLO B., SCHLACHER T. A., WESTON M. A., HUIJBERS C. M., ANDERSON C., GILBY B. L., OLDS A. D. (2016)** Regional drivers of clutch loss reveal important trade-offs for beach-nesting birds. *PeerJ* 4: e2460; DOI 10.7717/peerj.2460
- MCCONNELL S. (2018)** Roof-Nesting American Oystercatchers on Absecon Island, New Jersey. *Wader Study Group* 125: 60-62.
- MCDONALD M. A. & BOLTON M. (2008)** Predation on wader nests in Europe. *Ibis* 150 (suppl. 1): 54-73.
- MERCER A. J. (1968)** Individual weight change in breeding Oystercatchers. *Bird Study* 15: 93-98.
- MILLS P. R. (1978)** Oystercatchers nesting on roofs. *Brit. Birds* 71: 308.
- MILSOM T. P., LANGTON S. D., PARKIN W. K., PEEL S., BISHOP J. D., HART J. D. & MOORE N. P. (2001)**. Habitat models of bird species' distribution: An aid to the management of coastal grazing marshes. *Journal of Applied Ecology* 37: 706-727.

- MØLLER A. P. (1978)** Yngletidspunkt, Kolonistørrelse, Kuldstørrelse of ungeproduktion hos vade-mage-fugle på Laesø. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskrift*. 72: 41-50.
- MUNRO C. A. (1984)** Roof nesting Oystercatchers. *Bird Study* 31: 148.
- NOL E. (1984)** *Reproductive strategies in the Oystercatchers (Aves: Haematopodidae)*. Ph. D. thesis, university of Toronto, 219 p.
- NOL E., MURPHY S. P. & CADMAN M. D. (2012)** A Historical Estimate of Apparent Survival of American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) in Virginia. *Waterbirds* 35: 631-635.
- NORDBERG S. (1950)** Researches on the bird fauna of the marine zone in the Åland Archipelago. *Acta Zool. Fenn.* 63: 1-62.
- NORDSTRÖM M., HÖGMANDER J., LAINE J., NUMMELIN J., LAANETU N. & KORPIMÄKI E. (2003)** Effects of feral mink removal on seabirds, waders and passerines on small islands in the Baltic Sea. *Biol. Cons.* 109: 359-368.
- NORTON-GRIFFITHS M. (1969)** The organization, control and development of parental feeding in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Behaviour* 34: 55-114.
- NUMERS M. (1995)** Distribution, numbers and ecological gradients of birds breeding on small islands in the Åland Sea, SW Finland. *Acta Zool. Fenn.* 197: 1-127.
- O'CONNOR R. J. (1984)** *The growth and development of birds*. Wiley, Chichester.
- OLFF H. D., LEEUW J. DE BAKKER J. P., PLATERINK R. J. & VAN WIJNEN H. J. (1997)** Vegetation succession and herbivory in a salt marsh: changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevational gradient. *Journal of Ecology* 85: 799-814.
- OOSTERBEEK K. H., VAN DE POL M., DE JONG M. L., SMIT C. J. & ENS B. J. (2006)** *Scholekster populatie studies. Bijdrage aan de zoektocht naar de oorzaken van de sterke achteruitgang van de Scholekster in het Waddengebied*. Alterra-rapport 1344/ SOVONonderzoeksrapport 2006/05: 1-62.
- OPERMANIS O. (1997)** Distribution and breeding biology of Oystercatcher *Haematopus ostralegus* in Latvia: differences between habitats. *Acta Zoologica Lituanica, Ornithologia*, vol. 6.
- OTTVALL R. (2005)** Boöverlevnad hos strandängshäckande vadare: den relativa betydelsen av predation och trampsador av betesdjur [Nest survival among waders breeding on coastal meadows: the relative importance of predation and trampling damages by livestock]. *Orn. Svecica* 15: 89-96. (résumé en anglais).
- PERRY R. (1938)** *At the turn of the tide; a book of wild birds*. London, Lindsay Drummond. 206 pp.
- RANKIN G. D. (1979)** *Aspects of the breeding biology of wading birds (charadrii) on a saltmarsh*. Durham theses, Durham University. 374 p. Available at Durham E-Theses Online: <http://etheses.dur.ac.uk/6324/>
- RIBEREAU-GAYON R. (1979)** Reproduction de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* L. sur le Banc d'Arguin (Gironde). SEPANSO, 52.
- RITTINGHAUS H. (1963)** Sonderbare Nistplätze des Austernfischers. *Natur und Museum* 93: 155-164
- ROODBERGEN M., VAN DER WERF B. & HÖTKER H. (2011)** Revealing the contributions of reproduction and survival to the Europe-wide decline in meadow birds: review and meta-analysis. *J. Orn.* 153: 53-74.

RUSTICALI R., SCARTON F. & VALLE R. (1999) Habitat selection and hatching success of Eurasian Oystercatchers in relation to nesting Yellow-legged Gulls and human presence. *Waterbirds* 22: 367-375.

SABATIER R., DURANT D., FERCHICHI S., HARANNE K., LÉGER F. & TICHIT M. (2015) Effect of cattle trampling on ground nesting birds on pastures: an experiment with artificial nests. *European Journal of Ecology* 1: 5-11.

SABINE J. B., SCHWEITZER S. H. & MEYERS J. M. (2006) Nest Fate and Productivity of American Oystercatchers, Cumberland Island National Seashore, Georgia. *Waterbirds* 29: 308-314.

SAFRIEL U.N. (1967) *Population and Food Study of the Oystercatcher*. Ph. D. thesis, Oxford University, Oxford.

SAFRIEL U.N. (1981) Social hierarchy among siblings in broods of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Beh. Ecol. and Socio-Biol.* 9: 59-63.

SAFRIEL U.N. (1982) Effect of disease on social hierarchy of young Oystercatchers. *Brit. Birds* 75: 365-369.

SAFRIEL U.N. (1985) Diet 'dimorphism' within an Oystercatcher *Haematopus ostralegus* population adaptive significance and effects on recent distribution dynamics. *Ibis* 127: 287-305.

SAFRIEL U. N., ENS B. J. & KAISER A. (1996) Rearing to independence. Pages 219-250 in **GOSS-CUSTARD J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher: From individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.

SAGAR P. M., GEDDES D., BANKS J. & HOWDEN P. (2000) Breeding of South Island pied Oystercatchers (*Haematopus ostralegus finschi*) on farmland in mid-Canterbury, New Zealand. *Notornis* 47: 71-81.

SANDISON I. & OKILL J. D. (2012) Oystercatchers feeding a Common Gull chick. *Brit. Birds* 105: 101-102.

SCARTON F. & VALLE R. (1998) New settlements of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* along Veneto coastline and assesment of its breeding population at a Mediterranean scale. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia*. 48: 86-89.

SCARTON F., VALLE R., BORELLA S., VETTOREL M. & UTMAR P. (1993a) Distribuzione e biologia riproduttiva della Beccaccia di mare *Haematopus ostralegus* nel nord Adriatico. *Riv. Ital. Orn.* 63: 17-24.

SCARTON F., VALLE R., BORELLA S., VETTOREL M. & UTMAR P. (1993b) Breeding population and distribution of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) in Italy. *Avocetta* 17: 15-17.

SCARTON F., VALLE R. & BORELLA S. (1994) Nesting parameters of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* in the Po Delta (Italy). *Le Gerfaut* 84: 3-6.

SCHEIFFARTH G. & EXO K.-M. (1991) Territorialität des Austernfischers (*Haematopus ostralegus*): dichteabhängige Brutbestandsregulation auf einer Nordseeinsel. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 84: 325-326.

SCHNAKENWINKEL G. (1970) Studien an der population des Austernfischers auf Mellum. *Vogelwarte* 25: 337-355.

SCHWEMMER P. & GARTHE S. (2011) Spatial and temporal patterns of habitat use by Eurasian Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the eastern Wadden Sea revealed using GPS data loggers. *Mar. Biol.* 158: 541-550.

SCHWEMMER P., WEIEL S. & GARTHE S. (2017) A fundamental study revisited: Quantitative evidence for territory quality in Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) using GPS data loggers. *Ecology and Evolution* 7: 285-294.

SELOUS E. (1901) *Bird watching*. London, J. M. Dent. 347 pp

SEPANSO (2011) *Synthèse simplifiée des activités pour l'année 2010*. Réserve Naturelle du Banc d'Arguin, 33 p.

SHAW G. (1996) Oystercatchers nesting in clear cut forestry plantations. *Scottish Birds* 18: 183.

SHIMMINGS P. & ØIEN I. J. (2015) *Population estimates for breeding birds in Norway*. NOF-report 2015-2. 268 pp.

SKARPHÉDINSSON K. H., KATRÍNARDÓTTIR B., GUDMUNDSSON G. A. & AUHAGE S. N. V. (2016) *Mikilvæg Fuglasvæði á Íslandi*. Náttúrufræðistofnun Íslands. 297 p.

SMITH K. W. (1983) The status and distribution of waders breeding on wet lowland grasslands in England and Wales. *Bird Study* 30: 177-192

STOCK M., STROTMANN J., WITTE H. & NEHLS G. (1987a) Jungvögel sterben im harten Winter zuerst: Winterverluste beim Austernfischer, *Haematopus ostralegus*. *J. Ornith.* 128: 325-331.

STOCK M., LEOPOLD M. F. & SWENNEN C. (1987b) Rastverhalten, Revierbesetzung und Siedlungsdichte des Austernfischers *Haematopus ostralegus* auf der Hallig Langeness (Schlewig-Holstein, BRD). *Ökol. Vögel* 9: 31-45.

SUMMERS R. W., UNDERHILL L. G. & SIMPSON A. (2002) Habitat preferences of waders (Charadrii) on the coast of the Orkney Islands. *Bird Study* 49, 60-66.

SUTTIES I. S. (2001) Oystercatcher incubating egg and rearing young of Herring Gull. *British Birds* 94: 88-90.

SWENNEN C. & DE BRUYN L. L. M. (1980) De dichtheid van broedterritoria van de Scholekster (*Haematopus ostralegus*) op Vlieland. *Limosa* 53: 85-90.

TEIXEIRA R. M. (1979) *Atlas van de Nederlandse Broedvogels.'s-Graveland, Netherlands*. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland.

TEKKE M. (1978) Oystercatchers nesting on roofs. *Brit. Birds* 71: 308.

THARAN M. (2016) *Suivi de la reproduction de l'Huîtrier pie (Haematopus ostralegus) et du Gravelot à collier interrompu (Charadrius alexandrinus) dans la Réserve Naturelle Nationale du banc d'Arguin. Succès reproducteur et impact du dérangement humain*. Master 2 Gestion de l'Environnement et Ecologie Littorale. Université de La Rochelle. 65 p.

THYEN S. (2005) *Reproduction of Coastal Birds Breeding in the Wadden Sea: Variation, Influencing Factors and Monitoring*. PhD Thesis, University of Oldenburg.

TINBERGEN N. (1975) *L'univers du goéland argenté*. Elsevier Savoir, Paris. Traduction, 224 p.

TINBERGEN N. & NORTON GRIFFITHS M. (1964) Oystercatchers and mussels. *Brit. Birds* 57: 64-70.

TJØRVE K. M. C. & TJØRVE E. (2010) Food of Eurasian Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) chicks raised on rocky shores in southern Norway. *Ornis Norvegica* 33: 56-62.

TJØRVE K. M. C. & UNDERHILL L. G. (2009) Growth and its relationship to fledging success of African black Oystercatcher *Haematopus moquini* chicks. *Zoology* 112: 27-37

TJØRVE K.M.C. & TJØRVE E. (2007) Is brood reduction an adaptive strategy in African Black Oystercatchers?. *Wader Study Group Bull.* 114: 66-68.

- TJØRVE K.M.C. & TJØRVE E. (2016)** The influence of human activity on the breeding success of Eurasian Oystercatcher. *Wader Study Group Bull.* 123: 21-28.
- TJØRVE K. M. C., UNDERHILL L. G. & VISSER G. H. (2007)** Energetics of growth in semi-precocial shorebird chicks in a warm environment: the African Black Oystercatcher, *Haematopus moquini*. *Zoology* 110: 176-188.
- TOMLINSON D. (1993)** Oystercatcher chick probably killed by rival adult. *Brit. Birds* 86: 223-224.
- TRIPLET P. (1987)** Note sur un cas de perturbation sociale dans une couvée d'Huîtriers pie. *Alauda* 55 : 230-231.
- TRIPLET P. & SUEUR F. (1983)** Élevage d'une jeune Avocette *Recurvirostra avosetta* par un couple d'Huîtriers pies *Haematopus ostralegus* dans le Marquenterre (Somme). *Oiseau et R. f. O.* 53 : 251-260.
- VÄISÄNEN R. A. (1977)** Geographic variation in the timing of breeding and egg size in eight European species of waders. *Ann. Zool. Fenn.* 14: 1-25.
- VALLE R. & SCARTON E. (1996)** Nest-site selection and interspecific relationships of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on the Adriatic coast of Italy. *Vogelwelt* 117: 75-81.
- VALLE R. & SCARTON E. (1999)** Habitat selection and nesting association in four species of Charadriiformes in the Po Delta (Italy). *Ardeola* 46: 1-12.
- VALLE R., SCARTON F., BORELLA S. & VETTOREL M. (1994)** Notes on the breeding biology of Oystercatcher *Haematopus ostralegus* in the Po Delta (NE Italy). *Wader Study Group Bull.* 72: 29-30.
- VAN DE POL M. & VERHULST S. (2006)** Age-dependent traits: A new statistical model to separate within- and between-individual effects. *American Naturalist* 167: 766-773.
- VAN DE POL M., BAKKER T., SAALTINK D.-J. & VERHULST S. (2006a)** Rearing conditions determine offspring survival independent of egg quality: a cross-foster experiment with Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 148: 203-210.
- VAN DE POL M., BRUINZEEL L. W., HEG D., VAN DER JEUGD H. P. & VERHULST S. (2006b)** A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of Oystercatchers. *Journal of Animal Ecology* 75: 616-626.
- VAN DE POL M., HEG D., BRUINZEEL L. W., KUIJPER B. & VERHULST S. (2006c)** Experimental evidence for a causal effect of pair-bond duration on reproductive performance in Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behav. Ecology* 17: 982-991.
- VAN DE POL M., PEN I., HEG D. & WEISSING F. J. (2007)** Variation in habitat choice and delayed reproduction: adaptive queuing strategies or individual quality differences? *American Naturalist* 170: 530-541.
- VAN DE POL M., BROUWER L., ENS B. J., OOSTERBEEK K. & TINBERGEN J. M. (2010a)** Fluctuating selection and the maintenance of individual and sex-specific diet specialization in free-living Oystercatchers. *Evolution* 64: 836-851.
- VAN DE POL M., ENS B. J., HEG D., BROUWER L., KROL J., MAIER M., EXO K.-M., OOSTERBEEK K., LOK T., EISING C. M. & KOFFIJBERG K. (2010b)** Do changes in the frequency, magnitude and timing of extreme climatic events threaten the population viability of coastal birds? *J. Appl. Ecol.* 47: 720-730.
- VAN DER ENDE M., STRIJKSTRA A. M., DIAS E., SMIT C. (2017)** Spatial ecology and prey choice of tagged feral cats on Schiermonnikoog. *Lutra* 60: 73-91.

- VAN DER VLIET R. E., SCHULLER E. & WASSEN M. J. (2008)** Avian predators in a meadow landscape: consequences of their occurrence for breeding open-area birds. *J. Avian Biol.* 39: 523–529.
- VAN DER WAL R. & PALMER S. C. F. (2008)** Is breeding of farmland wading birds depressed by a combination of predator abundance and grazing? *Biol. Lett.* 4: 256–258.
- VAN DIJK A. J. & BAKKER J. (1980)** Beweiding en broedvogels in de Oosterkwelder van Schiermonnikoog. *Waddenbulletin* 15: 134-140.
- VAN DIJK A. J. & VAN OS B. L. J. (1982)** *Vogels van Drenthe*. Van Gorcum, Assen.
- VAN TREUREN R., BIJLSMA R., TINBERGEN J. M., HEG D. & VAN DE ZANDE L. (1999)**. Genetic analysis of the population structure of socially organized Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) using microsatellites. *Molecular Ecology* 8: 181-187.
- VERBOVEN N., ENS B. J. & DECHESNE S. (2001)** Effect of Investigator Disturbance on Nest Attendance and Egg Predation in Eurasian Oystercatchers. *The Auk* 118: 503-508.
- VERHULST J., KLEIJN D. & BERENDSE F. (2007)** Direct and indirect effects of the most widely implemented Dutch agri-environment schemes on breeding waders. *J. Appl. Ecol.* 44: 70–80.
- VINES G. (1976)** *Spacing behaviour of Oystercatchers Haematopus ostralegus L. in coastal and inland habitats*. Unpubl. Ph D. thesis. University of Aberdeen.
- VINES G. (1979)** Spatial distributions of territorial aggressiveness in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus* L. *Animal Behaviour* 27: 300-308.
- VIRZI T., LOCKWOOD J. L., DRAKE D., GRODSKY S. M. & POVER T. (2016)** Conservation implications of reproductive success of American Oystercatchers in an urbanized barrier island complex. *Wader Study Group Bull* 123: 202-212.
- VISSER G. H. & BEINTEMA A. J. (1991)** Reproductive characteristics of meadow birds and other European waders. *Wader Study Group Bull.* 61 (suppl.): 6-11.
- VISSER K. J. (1983)** De annexatie door Scholeksters van een gruttolegsel. *Vanellus* 36: 26-28.
- WEBSTER J. D. (1941)** The breeding of the Black Oystercatcher. *The Wilson Bulletin* 53: 141-156.
- WEBSTER J. D. (1943)** The downy young of Oystercatchers. *The Wilson Bulletin* 55: 40-46.
- WILLEMS F., OOSTERHUIS R., DIJKSEN L. J., KATS R. & ENS B. J. (2005)** *Broedsucces van kustbroedvogels in de Waddenzee*. SOVON report 2005/07, SOVON, Beek-Ubergen.
- WILSON J. R. (1978)** Agricultural influences on waders nesting on the South Uist machair. *Bird Study* 25: 198-206.
- WILSON J. R. (2005)** Removal of grass by scraping to enhance nesting areas for breeding waders at Leighton Moss RSPB Reserve, Lancashire, England. *Conservation Evidence* 2: 60–61.
- WILSON A., PENDLEBURY C. & VICKERY J. (2005a)** *Changes in lowland wet grassland breeding wader number: the influence of site designation*. BTO Research Report 365, 56 p.

WILSON A. M., VICKERY J. A., BROWN A., LANGSTON R. H. W., SMALLSHIRE D., WOTTON S. & VANHINSBERGH D. (2005b) Changes in the numbers of breeding waders on lowland wet grasslands in England and Wales between 1982 and 2002. *Bird Study* 52: 55–69.

WOUD T. (2013) *Impact of increasing landscape openness on waders and avian predators in the Netherlands*. Master thesis, master programme Environmental Biology, track Ecology & Natural Resource Management at Utrecht University. 33 p.

YESOU P., BERNARD F., MARQUIS J., NISSER J. & TRIPLET P. (2001) Reproduction de l’Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* sur l’île de Béniguet, Finistère. *Alauda* 69 : 503–512.

YESOU P., NISSER J. & MARQUIS J. (1995) Biologie de la reproduction de l’Huîtrier pie en Bretagne. *Bull. Mens. ONC* 200: 4-13.

Pour citer cet article :

TRIPLET, P. 2023. La reproduction de l’Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), faits biologiques et comportements. Synthèse bibliographique *Plume de Naturalistes* 7 : 1-à venir.

Pour télécharger tous les articles de *Plume de Naturalistes*:
<http://www.plume-de-naturalistes.fr/>

ISSN 2607-0510

Les différents tableaux

Tableau 1.

Densités de couples nicheurs par site. La plus forte densité sur l'île de Mellum s'explique par la faible superficie de l'île (3 km²) et un nombre de couples particulièrement élevé. Les densités de reproducteurs sont exprimées selon différentes unités de surface. Ici, nous avons préféré tout présenter en nombre de couples par km² ou par km linéaire selon les références bibliographiques.

Site	N couples/km ²	N couples/km	Références
Mer des Wadden	3-29		Glutz <i>et al.</i> , 1984
Friesland (Allemagne)	230-300		Glutz <i>et al.</i> , 1984
Mellum (Allemagne)	150-180		Scheiffarth & Exo, 1991
Schleswig-Holstein (Allemagne)	101		Stock <i>et al.</i> , 1987b
Basse-Rhénanie (Allemagne)	0,4		Glinka & Wolf, 1994
Norvège (zone côtière)		0,5 - 1	Shimmings & Øien, 2015
Norvège		2,3	Lambeck & Wessel, 1993
Norvège (îles)	7,2 – 48,6		Numers, 1995
Belgique (zone côtière)		21,2 – 22,5	Devos, 2008
Pays-Bas	8 0,2-5 0,7 20 - 30	1,6	Hulscher, 1970 Van Dijk & Van Os, 1982 Boekema <i>et al.</i> , 1983 Swennen & de Bruijn, 1980
Pays-Bas : Prés salés Zones dunaires Milieux prairiaux Zones arables	450 10-30 14 – 22 0,15		Hulscher, 1997; Hulscher & Verhulst, 1996
Pays-Bas : Zones dunaires Zones arables	104 -205 73 -266		De Roos, 1981
Tipperne (Pays-Bas)	60-70		Lind, 1965
Îles Britanniques : Littoral Zones fluviales Zones agricoles	8-14 94-200 0,17-3		Briggs, 1982, 1984
Îles Britanniques (Aberdeenshire) : Zones herbeuses et dunes de sable fixées Prairies Champs à 9 km de la côte	15 - 15,8 1,7 3,5 - 4		Vines, 1976
Îles Britanniques (Cumbria)	4		Rankin, 1979
Îles Britanniques (Skokholm)	46-50		Harris, 1967
Iles Britanniques Ythan (Écosse) Littoral Zones agricoles	1,7 4		Heppleston, 1972
Îles Britanniques Écosse : Zones agricoles	15		Galbraith et Furness, 1993
Îles Britanniques, Shetlands	12,4 - 15,8		Van der Val & Palmer, 2008
Angleterre (1982-2002)	0,06-8,45		Wilson <i>et al.</i> , 2005a et b
Pays de Galles (1982-2002)	0,07		Wilson <i>et al.</i> , 2005a et b
Allemagne, basse Rhénanie	0,4		Glinka & Wolf, 1994
Îles Féroé	5		Danielsen, 2001
Islande	2 -3,1		Skarphéðinsson <i>et al.</i> , 2016
Lettonie (zones agricoles)	10	0,6	Opermanis, 1997
Italie		0,4 – 5,3 (moyenne 1,9 ± 1,7)	Valle <i>et al.</i> , 1994
Italie		8-20 sur le continent 1 – 4 sur les îles	Rusticali <i>et al.</i> , 1999
Italie		1,84-1,92	Scarton <i>et al.</i> , 1993b
Espagne	6		Martinez <i>et al.</i> , 1983
France (bassin d'Arcachon)	10 - 71		SEPANSO, 2011 Tharan, 2016

Tableau 2.

Matériaux apportés par les Huîtres pie dans leurs nids, n = 75 nids étudiés (d'après Yésou et al., 1995).

	n	%
Minéraux		
Graviers, petits cailloux	35	47
Morceaux d'argile	1	
Galet	1	
Lithotame	1	
Fragment d'ardoise	1	
Végétaux		
Algues sèches	32	43
Végétation terrestre dont :	63	84
<i>Senecio jacobea</i> (tige)	10	
<i>Silene</i> sp. (tige)	9	
<i>Silene</i> sp. (feuilles, fleurs)	1	
<i>Pteridium aquilinum</i> (racine)	4	
<i>Pteridium aquilinum</i> (tige)	2	
<i>Armeria maritima</i> (racine)	3	
<i>Armeria maritima</i> (fleurs)	2	
<i>Sedum acre</i>	3	
<i>Juncus acutus</i> (tige)	1	
<i>Glaucium flavum</i> (tige)	1	
<i>Carex arenaria</i>	1	
Lichens non identifiés	4	
Vestiges animaux		
Fragments coquillages (patelles et littorines)	30	40
Coquilles entières :	9	
<i>Patella</i> sp.	15	
<i>Littorina</i> sp	2	
<i>Globula</i> sp	11	
<i>Helicidae</i>	2	
<i>Nucella</i> sp.	1	
<i>Mytilus edulis.</i>	6	
Fragments de crustacés	12	
Os de lapins	2	
Os d'oiseaux	5	
Cartilage de poissons	1	
Œufs de Roussette	2	
Plumes	6	

Tableau 3.

Période de ponte de l'Huîtrier pie dans différentes localités.

Localité	Période de ponte	Référence
Pays-Bas	Dernière semaine d'avril à dernière semaine de mai	Hulscher, 1977
Îles Britanniques	Pic fin avril ou début mai Dernières entre le 15 et le 20 mai	Mercer, 1968 Harris, 1969
Îles Britanniques (Cumbria)	26 avril au 3 mai – 10 au 22 juin	Rankin, 1979
Écosse	Début 11 – 17 avril en zones continentales et 29 avril – 7 mai en zones littorales	Heppleston, 1972
Écosse (outer Hebrides) Hébrides extérieures	Les couples sur les zones agricoles pondent en moyenne dix jours avant les couples côtiers	Wilson, 1978
Russie (mer Blanche)	Début entre le 16 et 26 mai	Glutz <i>et al.</i> , 1984
Russie (bassin du Dniepr)	Entre troisième décade d'avril et les dix premiers jours de mai	Grishchenko <i>et al.</i> , 2012
Lettonie	Début des pontes le 13 mai	Opermanis, 1997
Îles Féroé	Début des pontes le 25 avril	Danielsen, 2001
Pays-Bas	Début le 20 avril	Visser & Beintema, 1991
France (Bretagne)	Première décade de mai à première décade de juillet	Yésou <i>et al.</i> , 2001
France (bassin d'Arcachon)	20 mars à fin juin, pic en mai	Campredon, 1978 ; Ribereau-Gayon, 1979, 1980 ; Tharan, 2016
Italie (delta du Pô)	Mi-avril à mi-mai	Valle <i>et al.</i> , 1994 ; Valle et Scarton, 1996
Espagne (delta de l'Ebre)	De première semaine d'avril au 20 avril	Martinez <i>et al.</i> , 1983
Bulgarie	25 avril – 15 juillet pour un élevage des jeunes entre le 18 mai et le 27 juillet (<i>Longipes</i>)	Boev, 1991
Grèce (Evros delta)	Mi-avril puis entre le 15 et 20 mai jusqu'à 20-25 juin	Goutner, 1986

Tableau 4.

Mesures des œufs d'Huître pie, d'après différents auteurs.

N	Lieu	Mesures moyennes (mm)	Poids frais	Volume	Références
332	Îles britanniques	56,7 x 40,9	46,5		Glutz <i>et al.</i> , 1984
		56,1 x 49,9			Glutz <i>et al.</i> , 1984
296	Friesland	56 x 39,6			Glutz <i>et al.</i> , 1984
		60,1 x 42,4			Glutz <i>et al.</i> , 1984
100	Pays-Bas	56,3 x 39,8			Glutz <i>et al.</i> , 1984
132	North Friesland	56,6 x 39,7			Glutz <i>et al.</i> , 1984
75	Norvège	56,1 x 39,3			Glutz <i>et al.</i> , 1984
29	Norvège	56,2 ± 2,1 x 39,7 ± 1,0			Lambeck & Wessel, 1993
375	Mer blanche	56 x 40,1	43,4 (41-49,6)	42,69	Bianki, 1967
51	Bassin du Dniepr	53,5 ± 0,26 x 38,27 ± 0,20			Grishchenko <i>et al.</i> , 2012
	Allemagne		46,6 (38,1-53,1)		Dircksen, 1932
38 (1990) 55 (1991) 64 (1992) 88 (1993)	Allemagne (basse Rhénanie). Première ponte	56,19 ± 1,83 x 39,28 ± 0,97 55,55 ± 2,13 x 39,19 ± 0,98 55,60 ± 1,79 x 39,46 ± 1,10 55,42 ± 1,74 x 39,39 ± 1,52			Glinka et Wolf, 1994
3 (1990) 14 (1991) 18 (1992) 19 (1993)	Allemagne (basse Rhénanie). Ponte de remplacement	57,48 ± 0,48 x 41,43 ± 0,38 55,96 ± 2,59 x 38,82 ± 1,02 55,64 ± 2,25 x 38,83 ± 0,99 54,30 ± 2,29 x 38,74 ± 0,77			Glinka et Wolf, 1994
	Lettonie	Zones littorales Zones fluviales Zones agraires		38,56 38,54 38,95	Opermanis, 1997
938	Nord-Ouest Europe			41,19 ± 2,986	Väisänen, 1977
38	Delta de l'Ebre	56,8 x 40,07	47,42 ± 3,32	43,99 ± 3,07	Martinez <i>et al.</i> , 1982
71	Estuaire du Po (Italie)	55,49 x 39,95			Scarton <i>et al.</i> (1994)
200	France (Île de Béniguet)	57,2 ± 2,3 x 40,1 ± 2			Yésou <i>et al.</i> , 1995

Tableau 5.

Taille des pontes, survie des œufs et des poussins dans différentes localités.

Localité	Année	Taille moyenne de la ponte ± écart-type	n	% d'œufs éclos (succès à l'éclosion)	% de poussins à l'envol (succès à l'envol)	% d'œufs fournissant des poussins à l'envol	Nombre de jeunes par couple	Référence
Littoral arctique							1,8	Bianki, 1967
Îles Britanniques (Forvie, Écosse)	1966/68	2,56 ± 0,16 (zones littorales)	52	47	27	12,7	0,36	Heppleston, 1972
Îles Britanniques (Ythan Valley, Écosse)	1966/1968	2,58 ± 0,13 – 2,93 ± 0,12	143	50	46	22,4	0,68	Heppleston, 1972
Écosse	1921-1929	2,49		65				Campbell, 1947
Angleterre (North Lancashire)	1978-1980	Littoral : 2,6 Zones rivulaires : 2,7 Zones agraires : 2,8	89 142 29	18,8 16,6 41,5	67 67 77	12,5 11,2 31,9	0,4 0,42 1	Briggs, 1984
Îles Britanniques (nord de l'Angleterre)				58	69	40		Greenhalgh, 1969
Nord Angleterre : Littoral				68	65			Greenhalgh, 1973
Continent				38	53			Rankin, 1979
				30	47			Rankin, 1979
				53	61			Greenhalgh, 1973
Îles Britanniques (Pembrokeshire)	1939, 1946, 1947	2,52 – 2,76	135					Campbell, 1947
Îles Britanniques (Argyllshire)	1921-1929	2,59	65					Campbell, 1947
Îles Britanniques (Anglesey, Pays de Galles)				59	28	16,2		Mercer <i>in</i> Heppleston, 1972
Îles Britanniques (Skokholm, Pays de Galles)	1939/1965 1963/1964	2,78	635 98	61 24	47 31	28,7 0,9		Buxton, 1939 Harris, 1967
Skokholm (Pays de Galles)	1949	2,7	46	66	75	49,5		Keighley, 1949
Aberdeen, toits	1988-1993		89	69		32	0,8	Duncan <i>et al.</i> (2001)
Kolfjaradalur, Féroé	2001	3	9	78	52	11		Danielsen, 2001
Pays-Bas		2,77		70				Haverschmidt, 1946
Schiermonnikoog, Pays-Bas	1990	2,6 ± 0,2	38					Verboven <i>et al.</i> , 2001
Allemagne (Norderoog)	1931	3,01	84	79	20	15,8		Dircksen, 1932
Allemagne, (Mellum)	1930 1989	3,13 3 ± 0,6	16					Dircksen, 1932
Allemagne Littoral				35-41	22-26			Schnakenwinkel, 1970
Allemagne (Basse Rhénanie)		2,95 ± 0,63						Glinka <i>et Wolf</i> , 1994
Allemagne		2,85	3 234					Glutz <i>et al.</i> , 1984
Finlande (Aland)	1950			92	78	71,7		Nordberg, 1950
Danemark	1971/76	3,11 ± 0,45	30					Møller, 1978
Danemark, Bogensee		2,80	185					Fog, 1982
Lettonie	Littoral Zones fluviales Zones agraires	2,79 2,73 2,42						Opermanis, 1997
Bassin du Dniepr		3,2 ± 01	32		61,1			Grishchenko <i>et al.</i> , 2012

Tableau 5 suite.

Taille des pontes, survie des œufs et des poussins dans différentes localités.

France (île de Béniguet)	1994-2000	2,9	208	53,7	40	15		Yésou <i>et al.</i> , 2001
France (bassin d'Arcachon)	1978-2016	2,58-3,08	297-310	45-77	11 - 36	25		Campredon, 1978 ; Ribereau-Gayon, 1979 ; SEPANSO, 2011 ; Tharan, 2016
France (Camargue)		3,3	13					Blondel & Isenmann, 1981
Espagne (Ebre)	1970/1980	3,09 ± 0,76	21	84	48	37,5		Martinez <i>et al.</i> , 1983
Italie	1990	3,38 ± 0,52						Valle <i>et al.</i> , 1994
Italie (Pô)	1991 et 1992	3,44 ± 0,65	25					Scarton <i>et al.</i> , 1994
Italie (Pô)	1994	3,5 ± 0,58 (îles avec dérangements) 3,41 ± 0,60 (îles sans dérangements)	4 55	68				Rusticali <i>et al.</i> , 1999

Tableau 6.Nombre de pontes par couple par saison de reproduction d'après Arts *et al.* (1997)

Site	Année	Nombre de pontes	Ecart-type
L'île de Mellum	1948-60	1,21	0,19
	1986-88	1,20	0,20
Sites de Texel 1+2	1983-91	1,13	0,10
Site de Texel 4	1985-91	1,10	0,11
Schiermonnikoog	1984-90	1,11	0,10
Skokholm	1963-77	1,22	0,50
Lune Valley	1978-80	1,49	0,23

Tableau 7.

Calcul des apports nutritionnels aux jeunes en fonction du type de milieu et de l'âge des oiseaux (Heppleston, 1972)

	N heures observation	N couples observés	N heures de recherche de nourriture par jour	Kcal/h/poussin/ha avant âge de 17 jours	Kcal/h/poussin/ha près âge de 17 jours	Kcal/h/poussin/jour avant âge de 17 jours	Kcal/h/poussin/jour après âge de 17 jours
Zone continentale*	39,2	6	20	2,50 ± 2,16	4,05 ± 0,27	50,1	81
Zone littorale**	55,7	8	14	1,54 ± 0,44	2,59 ± 1,0	22,4	37,5

* les proies sont des vers de terre et des larves de tipules

** les proies sont essentiellement des moules.

Tableau 8.

Valeurs prédictives pour la taille des pontes, le succès d'éclosion et le succès d'envol en 1990 dans les sites intérieurs et côtiers des régions Atlantique et Continentale (Goss-CUSTARD *et al.*, 1995)

	Atlantique		Continentale	
	Côtiers	Intérieurs	Côtiers	Intérieurs
Taille des couvées	2,60	2,75	2,84	2,99
Succès à éclosion	31,8	40,2	48,2	56,5
Succès à l'envol	55,5	55,5	20,2	20,4

Tableau 9.

Succès de la reproduction sur différents sites

Localité	Nombre de nids	% d'œufs éclos	% d'œufs produisant des jeunes à l'envol	Nombre de jeunes par couple	Années considérées	Référence
Skokholm (Pays de Galles)	98	24	31	0,9	1963 - 1964	Harris, 1967
Nord-Est de l'Ecosse						
Littoral	52	47	13	0,4	1966 - 1968	Heppleston, 1972
Intérieur	139	50	23	0,7	1966 - 1968	
Nord-Ouest de l'Angleterre						
Littoral	112	19	13	0,4	1978 - 1980	Briggs, 1984
Rivulaire	202	17	11	0,4		
Agraire	34	42	32	1		
Littoral		66 64 64	75 37 60			Keighley, 1949 Harris, 1967 Harris, 1967
Intérieur		53	61			Greenhalgh, 1973
Aberdeen, toits	89	69	32	0,8	1988-1993	Duncan <i>et al.</i> (2001)
Norvège (côte sud)		47-49	16-35	0,52-1	2006-2007	Tjørve et Tjørve, 2016
Finlande (littoral)		92	78			Nordberg, 1950
Allemagne (littoral)		79 35-41	5 22-26			Dircksen, 1932 Schnakenwinkel, 1970

Tableau 10.

Nouveau statut de reproduction pour les mâles (M) et les femelles (F) divorcés et veufs sur Schiermonnikoog et Stockholm. D'après Ens et al. (1993)

Statut d'élevage de l'oiseau divorcé après le divorce	Schiermonnikoog				Stockholm			
	Divorcé		Veuve		Divorcé		Veuve	
	M	F	M	F	M	F	M	F
Accouplé à la veuve	2	5	6	6	15	24	5	5
Accouplé au divorcé	5	6	4	5	15	16	23	14
Accouplé à un non-reproducteur*	7	4	8	6	21	25	31	23
Territoire, pas de compagnon	2	0	0	0	11	2	5	3
Pas de territoire de nidification	14	16	2	3	17	14	3	3
% Pas de reproduction†	53%	52%	10%	15%	35%	20%	12%	13%

*Cela signifie que le nouveau compagnon était un non-reproducteur de l'année précédente.

Tableau 11.

Âge des Huîtres pie au moment de leur divorce (d'après Harris et al., 1987). L'âge moyen des mâles divorcés est 1,2 an plus élevé que celui des femelles, mais la différence n'est pas significative au plan statistique.

	Mâles			Femelles		
	Age	Age la conjointe		Age	Age du conjoint	
	Avant divorce (n)	Avant divorce (n)	Après le divorce (n)	Avant divorce (n)	Avant divorce (n)	Après le divorce (n)
Nombre de cas	37	29	29	34	42	36
Age moyen \pm erreur-standard	8,1 \pm 0,5	6,9 \pm 0,6	6,7 \pm 0,6	6,9 \pm 0,6	8,1 \pm 0,5	8,1 \pm 0,7
Age médian	7	6	6	6	7	7
Intervalle	4-15	3-14	4-15	3-14	4-15	4-16