

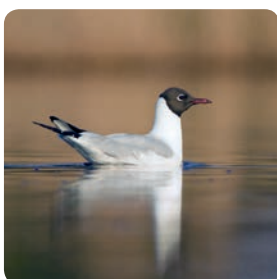
Dariusz Bukaciński - Monika Bukacińska

LES PRINCIPALES ESPÈCES DE CHARADRIIFORMES SUR LA VISTULE MOYENNE

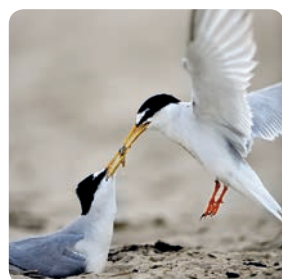
LA BIOLOGIE, L'ÉCOLOGIE, LA CONSERVATION ET L'OCCURRENCE



GOÉLAND CENDRÉ



MOUETTE RIEUSE



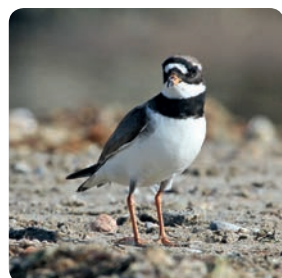
STERNE NAINÉ



STERNE PIERREGARIN



PETIT GRAVELOT



GRAND GRAVELOT

LES MONOGRAPHIES

Dariusz Bukaciński ▪ Monika Bukacińska

**LES PRINCIPALES ESPÈCES
DE CHARADRIIFORMES
SUR LA VISTULE MOYENNE**

**LA BIOLOGIE, L'ÉCOLOGIE, LA CONSERVATION
ET L'OCCURRENCE**

LES MONOGRAPHIES

Varsovie 2015

Titre original:

Kluczowe gatunki ptaków siewkowych na środkowej Wiśle: biologia, ekologia, ochrona i występowanie.
Monographie

La revue scientifique

dr hab. Patryk Rowiński

Texte, tableaux, graphiques

Dariusz Bukaciński, Monika Bukacińska

Institut de l'écologie et de bioéthique, Faculté de philosophie chrétienne

Université Cardinal Stefan Wyszyński de Varsovie

Rédacteur en chef

Ewa Kominek, Małgorzata Zygmunt

Rédaction, correction

Adam Chęć [Partie 1–4], Agnieszka Łobik-Przejsz [Partie 5–6], Małgorzata Zygmunt

Traduction

besttext.pl

Les photographies

sur la couverture: Dariusz Bukaciński – le paysage, Ewa Kominek – Goéland cendré, Mouette rieuse, Marcin Łukawski – Petit Gravelot, Maciej Szymański – Sterne pierregarin, Grand Gravelot, Artur Tabor – Sterne naine
dans le texte: Jakub Badełek – p. 95; Arkadiusz Buczyński – p. 8 en haut à gauche, 9 en bas, 10 en haut, 11 en bas à gauche, 25 à droite, 28 à droite, 29, 30 en bas, 31, 32 à droite, 50, 51, 52 au milieu, 55, 64 en bas, 65, 66, 67 en haut et en bas, 82 en haut, 84 à gauche, 85, 86, 90, 105, 107, 108, 109 en haut et en bas à droite; Dariusz Bukaciński – p. 8 en haut à droite et en bas, 9 en haut à gauche, 10 en bas, 11 en haut et au milieu à droite, 15, 28 à gauche, 52 en haut et en bas, 64 en haut, 67 au milieu, 82 au milieu et en bas, 84 à droite, 109 en bas à gauche; Leszek Iwanowski de la société Hydrolech – p. 73, 80, 93; Grzegorz Leńniewski – p. 11 au milieu à gauche, 87; Marcin Łukawski – p. 23, 37, 48, 49, 56, 62; Marek Sawicki – p. 9 en haut à droite, 11 en bas à droite, 22, 25 à gauche, 30 en haut, 32 à gauche, 35, 102 en bas, 103 à droite, 111, 113, 114; Maciej Szymański – p. 7, 103 à gauche; Artur Tabor – p. 6, 102 en haut

Cartes

Alina Gerlée

Conception graphique, mise en page, impression

Lotos Poligrafia Sp. z o.o., www.lotos-poligrafia.pl

© Copyright: Ville capitale de Varsovie. All rights reserved.

Varsovie 2015

ISBN 978-83-941734-2-5

La publication a été émise par l'Association de Varsovie pour la Protection des Oiseaux dans le cadre du projet « **Protection des habitats d'espèces clés d'oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l'agglomération de Varsovie** » (WislaWarszawska.pl), cofinancé de l'Instrument financier LIFE+ de la Communauté européenne et du Fonds national pour la Protection de l'Environnement et de la Gestion de l'Eau.

Les monographies en français sont une version abrégée des monographies en polonais.

Stowarzyszenie Stołeczne Towarzystwo Ochrony Ptaków**[STOP; L'Association de Varsovie pour la Protection des Oiseaux]**

Czeska 15a/5, 03-902 Varsovie, www.stop.eko.org.pl

La méthode recommandée pour citer l'ouvrage

Bukaciński D., Bukacińska M. 2015. *Les principales espèces de Charadriiformes sur la Vistule moyenne : la biologie, l'écologie, la conservation et l'occurrence. Les monographies.* L'Association de Varsovie pour la Protection des Oiseaux [STOP], Varsovie, 138 p.

TABLE DES MATIÈRES

PARTIE 1. GOÉLAND CENDRÉ *Larus canus*. MONOGRAPHIE

Goéland cendré <i>Larus canus</i>	6
Caractéristiques de l'espèce, mode de vie	6
Milieu de vie	7
Biologie de la reproduction	8
Modèles sociaux et comportements reproducteurs	12
Migration et hivernage	14
Nourriture	14
État de la population, menaces et protection	16
Repartition et abondance en Pologne	16
Menaces et protection en Pologne	17

PARTIE 2. MOUETTE RIEUSE *Chroicocephalus ridibundus*. MONOGRAPHIE

Mouette rieuse <i>Chroicocephalus ridibundus</i>	22
Caractéristiques de l'espèce, mode de vie	22
Milieu de vie	24
Biologie de la reproduction	25
Modèles sociaux et comportements reproducteurs	34
Migration et hivernage	40
Nourriture	41
État de la population, menaces et protection	42
Repartition et abondance en Pologne	43
Menaces et protection en Pologne	44

PARTIE 3. STERNE NAINE *Sternula albifrons*. MONOGRAPHIE

Sterne naine <i>Sternula albifrons</i>	48
Caractéristiques de l'espèce, mode de vie	48
Milieu de vie	49
Biologie de la reproduction	50
Modèles sociaux et comportements reproducteurs	53
Migration et hivernage	56
Nourriture	56
État de la population, menaces et protection	57
Repartition et abondance en Pologne	58
Menaces et protection en Pologne	58

PARTIE 4. STERNE PIERREGARIN *Sterna hirundo*. MONOGRAPHIE

Sterne pierregarin <i>Sterna hirundo</i>	62
Caractéristiques de l'espèce, mode de vie	62
Milieu de vie	63
Biologie de la reproduction.....	65
Modèles sociaux et comportements reproducteurs	68
Migration et hivernage.....	71
Nourriture.....	72
État de la population, menaces et protection	74
Repartition et abondance en Pologne.....	75
Menaces et protection en Pologne.....	76

PARTIE 5. PETIT GRAVELOT *Charadrius dubius*. MONOGRAPHIE

Petit Gravelot <i>Charadrius dubius</i>	80
Caractéristiques de l'espèce, mode de vie	81
Milieu de vie	82
Biologie de la reproduction.....	83
Modèles sociaux et comportements reproducteurs	88
Migration et hivernage.....	94
Nourriture.....	95
État de la population, menaces et protection	96
Repartition et abondance en Pologne.....	96
Menaces et protection en Pologne.....	98

PARTIE 6. GRAND GRAVELOT *Charadrius hiaticula*. MONOGRAPHIE

Grand Gravelot <i>Charadrius hiaticula</i>	102
Caractéristiques de l'espèce, mode de vie	103
Milieu de vie	105
Biologie de la reproduction.....	106
Modèles sociaux et comportements reproducteurs	111
Migration et hivernage.....	116
Nourriture.....	117
État de la population, menaces et protection	118
Repartition et abondance en Pologne.....	119
Menaces et protection en Pologne.....	120

CONCLUSION	122
-------------------------	-----

LITTÉRATURE DE RÉFÉRENCE	123
---------------------------------------	-----

GOÉLAND CENDRÉ

Larus canus



MONOGRAPHIE

GOÉLAND CENDRÉ *Larus canus*

Le Goéland cendré bénéficie d'une protection totale en vertu du Règlement du Ministre de l'Environnement du 6 Octobre 2014 sur la protection des espèces d'animaux [Dz.U. 2014 p. 1348].

Caractéristiques générales

Le Goéland cendré est un oiseau de taille moyenne, beaucoup plus petit que le Goéland argenté *Larus argentatus* et plus grand que la Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus*. Il atteint les dimensions suivantes : longueur du corps 40–46 cm, envergure 110–130 cm, poids 280–580 g. Les mâles sont en moyenne de 10 à 15 % plus grands que les femelles. Son cri est spécifique. Il ressemble à un « Glii-oo » nassaillard ou un strident « kaya-kaya ». Un oiseau préoccupé émet un rapide « kek-kek-kek ».

Le Goéland cendré restant debout a une apparence distinctive « élégante » en raison de son bec petit et mince, la tête arrondie et les pattes et les ailes relativement longues. Son vol est léger et fin. Les deux sexes sont de même couleur.

Le plumage des oiseaux est atteint habituellement dans le 3^e hiver de leur vie. En plumage nuptial [de Mars à Septembre/Octobre] la tête, le cou, le dessous du corps et la queue sont blancs et le dos et le dessus des ailes bleu gris. Les extrémités des ailes sont noires avec des taches ovales blanches sur les deux primaires pennes externes. Il possède un anneau rouge étroit autour de l'œil et son iris est marron foncé. Le bec est jaune ou jaune-vert, parfois avec la racine grisâtre et/ou avec une tache sombre peu visible à l'extrémité. Les pattes sont jaune pâle ou jaunes vertes [Grant 1985, Jonsson 1998, Svensson 2012].

La coloration finale des oiseaux en plumage éclipse [d'Août/Septembre à Mars/Avril] ressemble au plumage nuptial, sauf que l'arrière de la tête et du cou soit sombre tachetée, et le bec est jaune vert avec une teinte grise, avec une bande foncée plus épaisse à l'extrémité [Grant 1985, Jonsson 1998, Svensson 2012].



Un couple de Goélands cendrés en plumage nuptial. À gauche la femelle, à droite le mâle

CARACTÉRISTIQUES DE L'ESPÈCE, MODE DE VIE

Le Goéland cendré a une activité diurne. On l'observe seul, en groupes monospécifiques ou en groupes plurispécifiques. C'est une espèce à longue durée de vie (plus de 25 ans), mais avec un taux de mortalité relativement élevé des oiseaux immatures [première année, de 55 à 60 %, deuxième, de 25 à 30 %]. Il atteint la maturité sexuelle vers 3 à 4 ans, tandis que les mâles font leur première tentative de nidification plus tôt que les femelles. Le taux moyen de mortalité des oiseaux

nicheurs est de 20 à 25 % à 3 ans et de 10 à 20 % dans les années suivantes. Seulement 20 à 30 % de la population vit plus de huit saisons de reproduction. Cela est lié principalement à l'influence négative de divers facteurs externes (prédation, accidents etc.). Dans le groupe des oiseaux plus âgés (plus de 10 ans), le taux de survie moyen annuel des mâles (env. 85–90 %) est plus élevé que des femelles (env. 75–85 % ; Rattiste, Lilleleht 1986, 1995, Bukaciński, Bukacińska 2003, Seather et al. 2004).

Le Goéland cendré développe un lien d'attachement fort à son lieu de naissance (plus marqué chez les mâles que chez les femelles) et encore plus fort au site de nidification. Les oiseaux sont de retour habituellement dans le voisinage immédiat des sites de nidification de l'année précédente. Ils forment souvent des couples solides (Bukaciński, Bukacińska 2003, Seather et al. 2004). En observant les Goélands cendrés dans les colonies de la Vistule, nous avons constaté que, comme en Estonie, les oiseaux plus jeunes [expérience de reproduction de 1 à 4 ans] « divorcent » après un an d'être ensemble beaucoup plus souvent [de 17 à 23 % de tous les couples] que les oiseaux avec une longue expérience de reproduction [de 6 à 12 % des couples]. Plus le succès de reproduction est grand, plus la probabilité de maintenir le couple dans la prochaine saison (Rattiste, Lilleleht 1987, 1990, Bukaciński, Bukacińska 2003, mat. non publ., Seather et al. 2004).

MILIEU DE VIE

Période de nidification

Le Goéland cendré occupe pratiquement tous les types d'habitats de reproduction (à l'exception des déserts) mentionnés pour cette famille d'oiseaux. Il habite les semi-déserts et les steppes de la zone tempérée, boréale et subarctique ; il niche principalement dans les plaines. Il occupe moins fréquemment les îles dans la mer ouverte. Il se reproduit à la fois sur les rochers, les arêtes rocheuses, les marais salants, les dunes et les landes, ainsi que sur les étangs, les lacs, et parfois aussi sur les bâtiments. Au sein des unités géographiques plus petites, il occupe seulement des endroits sélectionnés, malgré la disponibilité de beaucoup d'autres utilisés dans d'autres parties de la zone. Et donc, en Pologne, il niche presque uniquement sur des îles dans le courant des fleuves non régulés, où il choisit principalement les endroits avec la végétation herbacée dense sur les buttes ; il niche moins fréquemment sur les plages de sable et dans les endroits avec les fiefs envahis par les herbes (Bukaciński, Bukacińska 2003, Wilk et al. 2010). Il préfère les endroits le long des rives des îles, où le territoire est bordé par l'eau (Bukaciński, Bukacińska 1994, Bukaciński 1998, Bukacińska 1999).



Un oiseau adulte en plumage éclipse (hivernal)

Période postnuptiale

En automne et en hiver, le Goéland cendré est beaucoup plus nombreux et plus fréquemment trouvé dans les villes, en particulier celles qui sont grandes, où il trouve une riche source de nourriture. Il est plus fréquent le long des côtes – dans les zones côtières ouvertes et les ports (Bukaciński, Bukacińska 2003, Bukacińska, Bukaciński 2004a).



De petites îles dans le courant, envahies par l'herbe, saule touffue et arbres isolés – l'environnement de nidification typique des colonies denses des Goélands cendrés



Des bancs de sable bas – l'habitat de nidification typique des Goélands cendrés dans le lit de la Vistule moyenne

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Les oiseaux arrivent sur les lieux de reproduction au début Avril. Sur les îles dans le creux de la Vistule, la ponte commence dans la troisième décennie d'Avril et dure jusqu'à la fin de Mai, avec le pic du 1 au 10 mai. Ce sont les femelles les plus âgées qui se reproduisent en premier lieu, les plus jeunes à la fin. Dans une colonie, le processus est assez synchronisé ; de 80 à 90 % de femelles se reproduisent dans 10 jours [Bukaciński, Bukacińska 1994, 2003, mat. non publ., Różycki 2014].

Densité des nids

La densité de nids est plus grande dans la partie centrale de la colonie et dans des endroits avec une végétation herbacée haute. Outre l'habitat et l'endroit, c'est aussi le nombre total d'espèces dans une zone qui l'affecte. En Russie et en Estonie, où le Goéland cendré niche en grand nombre, la densité des nids est de 15 à 32 nids/100 m², tandis que sur les landes en Écosse et sur les îles de la Vistule en Pologne, ces valeurs sont 10 fois plus faibles [de 0,3 à 3,6 nids/100 m²]. Les plus courtes distances entre les nids adjacents ont été enregistrées en Suède [moyenne de 2,8 m], et



Les zones couvertes d'herbe des champs basse – l'habitat de nidification typique des petits groupes voisins des Goélands cendrés



Le sable avec végétation herbacée et arbrisseaux de saules et de peupliers bas – un habitat de nidification typique des groupements lâches des Goélands cendrés dans le lit de la Vistule moyenne



L'environnement caractéristique de nidification des groupes individuels de Goélands cendrés dans le lit de la Vistule moyenne



Un nid du Goéland cendré avec des œufs sur un tronc d'arbre à une hauteur de 2 m, sur la rive de la Vistule

les plus longues – sur les îles de la Vistule [de 11 à 16 m ; Rattiste, Lilleht 1986, 1987, Bukaciński 1998, Bukaciński, Bukacińska 1994, 2003].

Nid, œuf, poussins

Le mâle choisit de 2 à 4 sites de nidification et creuse de petits trous dans le sol. Une fois la femelle accepte un d'entre eux, les oiseaux construisent un nid pendant 2–7 jours. Parfois les nids sont placés sur les arbres, les ponts, les toits, etc. [Bukaciński, Bukacińska 2003, 2007a, Bukacińska, Bukaciński 2004a]. Dans les années où la montée de la Vistule est assez élevée pour que l'eau couvre toutes les îles dans le lit du fleuve pour au moins une semaine, les goélands n'attendent pas jusqu'à ce que le niveau de l'eau leur permette de nicher sur le sol ; ils choisissent simplement les sites de nidification alternatifs, qui sont de grands arbres qui poussent à de 20 à 30 m du fleuve [parfois plus loin]. Il arrive que quelques-uns à plusieurs pour cent des couples nichent de cette manière. Ils ont également été trouvés dans le blé [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Le nid a la forme d'un trou jonché d'herbes sèches, avec le bord clairement marqué. Il est plus grand et plus profond que le nid de la Mouette rieuse et généralement aussi jonché de végétation abondante. Sur le sable, leurs nids sont plus grands, moins profonds et avec moins de rembour-



Un nid avec des œufs sur un élément de structure de l'embarcadère du ferry sur la Vistule



Un nid sur un saule arborescent à une hauteur d'env. 12-15 m, à une distance de 70 m de la rive du fleuve, construit pendant la grande montée de la Vistule

rages que sur un sol ferme. Ils sont plus grands dans des endroits humides, mais beaucoup plus hauts que dans des endroits secs [Bukaciński i Bukacińska 2003, mat. non publ.].

Les œufs sont hétéropolaires, de forme ovale et peu allongés. Son fond est essentiellement de couleur d'olive ou d'argile, avec une teinte distincte verte ou gris marron. Les taches sont de taille moyenne, de deux sortes : les taches profondes sont pâles, gris marron, et celles qui sont superficielles – marron olive et noires. Chaque œuf suivant dans la poussinée a de plus en plus de taches en forme de tirets, virgules et points aux contours clairement marqués [Nawrocki 1989, Bukaciński, Bukacińska mat. non publ.]. Sur les îles de la Vistule se trouvent également des œufs cyanistes [bleu, sans taches]. La coquille est terne ou d'éclat sombre, épaisse et légèrement rugueuse. La taille moyenne de l'œuf dans les colonies sur les îles de la Vistule moyenne est : longueur 57,1–57,4 mm, largeur 41,0–41,3 mm.

Les oiseaux nichent une fois par an. Après la perte, ils peuvent répéter la couvée même plusieurs fois ; c'est fréquent sur les îles de la Vistule moyenne [Bukaciński, Bukacińska 2003, mat. non publ., Różycki 2014]. La ponte complète compte le plus souvent 3 œufs, moins fréquemment, 2. S'il y a au moins 4 œufs dans un nid, cela signifie qu'ils ont été nichés par plus d'une femelle. Nous avons affaire à l'effet de parasitisme de reproduction ou de couvaison de deux femelles [les deux prennent soin du nid et y pondent des œufs]. Parfois, il y a des poussées mixtes avec d'autres espèces – le Goéland cendré est souvent le « hôte » plutôt que le « visiteur ». Dans les colonies de la Vistule, on a pu trouver des couvées mixtes avec la Mouette rieuse, la Sterne pierregarin *Sterna hirundo*, la Sterne naine *Sternula albifrons*, ainsi qu'avec le Canard colvert *Anas platyrhynchos*, le Canard chipeau *Mareca strepera* et le Canard souchet *Spatula clypeata* [Bukaciński 1993, Bukaciński, Bukacińska 2003]. Les œufs dans une couvée sont habituellement nichés tous les deux jours ; l'incubation commence habituellement après la ponte du dernier œuf par la



Un nid dans l'herbe lâche sur l'escarpement du de l'île – un emplacement typique du nid du Goéland cendré sur les îles



Le comportement reproducteur dans les colonies du Goéland cendré – une couvée de deux femelles dans un nid. Dans de telles situations, les soins de la couvée sont assurés le plus souvent par les deux femelles, exceptionnellement aussi par le mâle qui n'est pas toujours le père de tous les poussins



Le comportement reproducteur dans les colonies du Goéland cendré – le parasitisme reproducteur intraspécifique. Une femelle étrangère a abandonné un œuf dans le nid avec trois œufs d'un autre couple



Le comportement reproducteur dans les colonies du Goéland cendré – une couvée mixte [parasitisme interspécifique] du Goéland cendré [deux œufs] et de la Sterne pierregarin [un œuf], incubée par les goélands



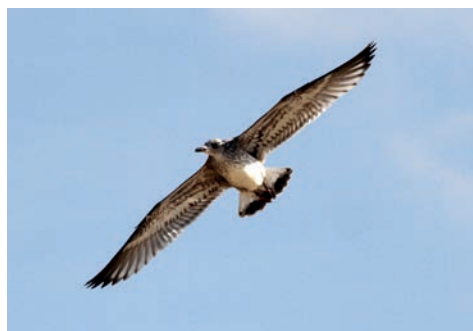
La couvée pendant l'éclosion des poussins



Des poussins de deux jours



Un poussin de deux semaines



Un Goéland cendré juvénile peu de temps après l'acquisition de la capacité à voler

femelle. Dans les années où il faisait très froid lors de l'initiation de la reproduction sur les îles de la Vistule moyenne, on a pu observer les goélands réchauffant leur premier œuf. L'incubation impliquant à la fois les femelles et les mâles dure de 24 à 27 jours [Bukaciński, Bukacińska 2003, mat. non publ.].

Les poussins sont couverts au-dessus de duvet jaune fauve ou crème gris, avec des taches marronnes et noires, et sur le ventre, de duvet blanc. Leur bec est gris, avec une teinte bleuâtre et blanc à l'extrémité. D'habitude, ils éclosent de manière asynchrone. Entre l'arrivée du premier et du dernier poussin dans une couvée, des colonies de la Vistule passe en moyenne 1.5 à 2.5 jours, mais les poussins de couvées dizygotiques éclosent de manière plus synchrone. Dans les couvées trizygotiques, deux premiers poussins éclosent en une journée, les derniers beaucoup plus tard [Bukacińska 1999, Bukaciński, Bukacińska 2003, Różycki 2014].

Le succès de l'éclosion des poussins sur les îles de la Vistule moyenne est lié au délai de ponte des œufs [plus elle a lieu tardivement, moins il est réussi], et la taille de la poussée et l'âge des oiseaux [plus de œufs dans la poussée et plus âgées sont les parents, plus grand le succès], ainsi que l'emplacement des nids. La plus grande quantité de poussins ont éclos dans les nids situés près de la rive de l'île [avec accès à l'eau] et/ou les champs d'herbe, tandis que la plus petite, sur le sable sans végétation et/ou à la périphérie de la colonie. Au milieu des années 90, avant l'apparition massive des moucheron et des mammifères prédateurs dans la vallée de la Vistule moyenne, des poussins ont éclos dans 65–70 % de nids, et après 2000, ce pourcentage ne dépasse pas 3–5 % [Bukaciński 1998, Bukacińska 1999, Bukacińska, Bukaciński 1999, Bukaciński, Bukacińska 2003, 2009, Bukaciński, Buczyński 2005, Bukaciński et al. 2012].

Après 30 à 40 jours à compter de la date d'éclosion, des poussins se couvrent entièrement de duvet et atteignent la capacité de voler. Généralement, les goélands qui nichent le plus tôt et sont les plus âgés et les plus expérimentés ont le plus grand nombre de poussins dans cet âge [Rattiste, Lilleht 1987, 1990, Bukacińska 1999, Bukaciński, Bukacińska 2003]. Bien que les juvéniles soient capables de voler et acquérir la nourriture, ils restent avec leurs parents pour les 2–4 semaines suivantes.

La plus grande perte de couvées parmi des prédateurs ailés est causée par de grandes espèces de goélands, essentiellement le Goéland argenté, le Goéland marin *Larus marinus*, le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* et les corvidés *Corvidae*, principalement la Corneille *Corvus coronix* et la Pie *Pica pica*. Parmi les prédateurs terrestres, le vison d'Amérique est actuellement le plus grand danger *Neovison vison*. Localement, la mortalité élevée des oiseaux adultes dans le lieu de reproduction et/ou la perte de la couvée peuvent également être associées à haute pression du blaireau *Meles meles*, de l'hermine *Mustela erminea*, du raton laveur *Procyon lotor* ou du chien viverrin *Nyctereutes procyonoides* et du renard *Vulpes vulpes* [Bukaciński, Bukacińska 2003, Bukacińska, Bukaciński 2004a].

MODÈLES SOCIAUX ET COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS

Le Goéland cendré est généralement monogame, bien que les deux sexes participent régulièrement à des copulations hors paires. Dans les colonies de la Vistule, dans jusqu'à près de 20 % de ces tentatives, ils mettent en contact leurs cloaques, mais généralement pas plus de la moitié d'entre eux conduit à la fécondation [Bukacińska et al. 1998, Bukaciński 1998, Bukacińska 1999].

Le Goéland cendré peut nicher seul, en petits groupes de plusieurs nids ou en colonies, comptant même des milliers de couples. Le pourcentage de couples qui nichent seuls est très variable selon l'endroit et l'année – ; au Canada et en Alaska de 80 à près de 100 %, tandis qu'en Écosse, seulement 2 % [Bukaciński, Bukacińska 2003]. Sur les îles du lit de la Vistule moyenne, les Goélands cendrés préfèrent nicher en petites colonies [de 3– à 40 couples], les colonies de moins de 20 paires représentent de 60 à 80 %. Les plus grandes colonies sur les îles de la Vistule, observées dans la seconde moitié du XXe siècle, ont compté de 200 à 500 couples. La part des couples qui

nichent seuls varie de 1,5 à 12,0 % [Bukaciński, Bukacińska 2003, mat. non publ., Seather et al. 2004, Kot et al. 2009].

La recherche que nous menons dans les colonies de la Vistule ont montré que les oiseaux étroitement liés les uns aux autres, forment des groupes voisins de parenté [Bukaciński et al. 2000]. Peut-être c'est parce que des comportements agressifs dans les colonies des Goélands cendrés sont plus rares et plus ritualisés que dans d'autres espèces de goélands [Bukaciński 1998, Bukaciński, Bukacińska 2003].

Comportement agressif et territoires

Les Goélands cendrés qui vivent dans les zones ouvertes et nichent dans le centre de la colonie présentent plus souvent un comportement agressif que ceux qui occupent des habitats isolés de type herbe haute ou ont des nids sur la périphérie de la colonie. Indépendamment de l'habitat, les oiseaux sont plus agressifs avant la ponte des œufs et après l'éclosion des poussins que pendant l'incubation. En général, les mâles sont plus agressifs que les femelles [Bukacińska, Bukaciński 1996, Bukaciński, Bukacińska 1996, 2003, Bukaciński 1998].

Sur les îles de la Vistule, les plus grands territoires sont occupés par des oiseaux qui nichent sur le sable sans végétation, ceux de taille moyenne habitent le sable avec une végétation buissonnante, et les plus petits – dans l'herbe de champ [Bukaciński 1998, Bukaciński, Bukacińska 2003].

Comportement au sein du couple

Immédiatement après leur arrivée des hivernage sur les sites de nidification, les oiseaux commencent la parade nuptiale. Ce qui est caractéristique dans leur comportement nuptial, ce sont des offrandes de nourriture aux femelles. Elles commencent 2-3 semaines avant la ponte et se terminent après l'achèvement de la couvée. Pendant l'offrande de nourriture ou immédiatement après, les mâles essaient de copuler avec leur partenaire. Dans les conditions de la Vistule moyenne, les copulations commencent dans la première décennie d'Avril, le plus souvent dans le territoire occupé par le couple. Les oiseaux ont la plus grande activité sexuelle le matin et entre 16.00 h et 19.00 h. La copulation dure de 25 à 120 s, mais il arrive que le mâle ne descend pas de la femelle jusqu'à 300 s. Les couples mettent en contact d'1 à 3 cloaques [Bukaciński 1998, Bukacińska 1999, Bukaciński, Bukacińska 2003, mat. non publ.].

Relations familiales au sein de la couvée

Pour les deux premiers jours après l'éclosion, des poussins restent le plus souvent dans le nid où ils sont régulièrement chauffés par leurs parents. Après la première semaine de vie, la mobilité des poussins augmente rapidement. Des familles n'ayant pas accès à l'eau se déplacent parfois à proximité des côtes insulaires. À cause de la grande mobilité des poussins, ils se perdent ou quittent leur territoire natal, en cherchant un endroit plus sûr pour vivre. Pendant l'observation des familles dans les colonies sur les îles de la Vistule moyenne, nous avons constaté que près de 25 % des poussins à l'âge de 3 à 13 jours, quittent leur territoire. Près de 50 % des parents observés ont adopté au moins une fois un poussin. Une analyse génétique a montré que le degré de similitude génétique entre les poussins adoptés et leurs parents adoptifs est élevé et significativement plus élevé qu'entre les poussins rejetés et les oiseaux adultes qui ne voulaient pas les adopter. Ce résultat indique que ce phénomène résulte de l'altruisme de parent. Un autre comportement intéressant dans les conditions du fleuve régulé, est la création des crèches par les oiseaux. Pendant les périodes d'une montée des eaux, et pendant la chaleur extrême, une famille de deux, et parfois de trois couples se joint ; chaque adulte défend la crèche et nourrit tous les poussins du groupe [Bukaciński 1998, Bukacińska 1999, Bukaciński et al. 2000, Bukaciński, Bukacińska 2003, mat. non publ.].

MIGRATION ET HIVERNAGE

Le Goéland cendré migre dans la journée, dans les troupeaux. Les individus plus jeunes commencent à migrer plus tard. Les oiseaux d'Europe centrale commencent à migrer immédiatement après le couvain (fin de Juillet), avec un pic des vols en Août et Septembre. Parfois, il arrive (de manière régulière dans la population de la Vistule), après plusieurs tentatives infructueuses de reproduction, ou en cas d'inondation dans la seconde moitié de la saison de reproduction, que les oiseaux commencent à partir dès la mi-juin. La migration se termine à la fin d'Octobre, moins fréquemment en Novembre [Bukaciński, Bukacińska 2003, mat. non publ.].

Les oiseaux se déplacent lentement le long de la côte de la mer Baltique, de la mer du Nord et de l'Atlantique ; de plus en plus souvent ils parcourent la terre, atteignant les rives de la Méditerranée. Une grande partie de la population danoise et britannique est sédentaire. Il arrive que les oiseaux nichant en Pologne hivernent dans le pays ; puis se déplacent vers les villes ou vers la côte [Bukaciński, Bukacińska 2003, Bukacińska, Bukaciński 2004a].

La migration printanière est beaucoup plus rapide qu'automnale et a lieu principalement en Mars, moins fréquemment dans la première décade d'Avril.

Le lieu de la plus grande concentration hivernale sont la mer du nord de l'Allemagne et le sud-ouest de la Norvège, le Skagerrak et la côte polonaise de la Baltique. Les Goélands cendrés sont aussi fréquemment rencontrés dans les Pays-Bas, le Danemark et le Royaume-Uni. Au cours des 30 dernières années, cette espèce hiverne de plus en plus sur les eaux intérieures de l'Europe centrale (Pologne, Autriche, Suisse), rarement en Belgique et en France [Bukaciński, Bukacińska 2003, Bukacińska, Bukaciński 2004a].

Les oiseaux nichant sur la Vistule moyenne hivernent principalement dans les Pays-Bas et l'Allemagne, dans un plus petit nombre au Royaume-Uni, en Suisse, en Belgique et en France [Bretagne]. Nous avons de plus en plus de nouvelles sur les oiseaux hivernant en Autriche et en Italie (Venise). Des informations sur les cas individuels arrivent également de la vallée de la Vistule. Les oiseaux hivernent là cependant à une grande distance de leurs sites de reproduction [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Des baguages des Goélands cendrés dans les îles de la Vistule moyenne ont révélé qu'ils sont aussi fortement liés aux zones d'hivernage qu'à leurs sites de reproduction. Plus de 90 % des messages de retour des oiseaux observés en hiver venait plus d'une fois du même endroit [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

NOURRITURE

Le Goéland cendré est omnivore, mais le plus souvent, il mange de la nourriture animale que végétale. Il se nourrit aussi volontairement à l'intérieur des terres, le long de la côte et dans la mer ouverte derrière des navires-usines et bateaux. Sur les eaux, il recherche des proies depuis l'air ou en nageant. Il peut plonger jusqu'à une profondeur d'1 m. Sur les bas-fonds, il cherche de la nourriture en marchant ou en nageant avec la tête submergée. Loin de l'eau, il se nourrit souvent sur les champs et les prairies ; il n'évite pas les décharges et les fermes avicoles et à fourrures. Localement, en Mai et en Juin, il est un visiteur fréquent des vergers et des champs, où il se nourrit de cerises et de fraises, moins fréquemment de concombres. Dans la vallée de la Vistule moyenne, à proximité des villages, le principal aliment offert aux poussins au cours de la première semaine de leur vie sont des vers de terre et des fruits. Il arrive que le Goéland cendré vole des œufs et des poussins, principalement d'autres espèces de goélands et de sternes. Parfois, il prend la nourriture à d'autres oiseaux (déchets, poisson), principalement aux goélands ou

corvines [Ostrowska 1995, Bukaciński, Bukacińska 2003].

Dans la saison de reproduction, le plus grand part du régime est constitué des invertébrés aquatiques et terrestres (mollusques, annélides, arthropodes), de petits poissons, de la nourriture d'origine anthropique (provenant des décharges, boucherie) et des petits mammifères, et localement des œufs d'oiseaux. La nourriture végétale est constituée des graines de céréales et des fruits. Dans le tableau 1, nous présentons la nourriture pendant la couvaison des goélands des colonies sur les îles de la Vistule moyenne.

Pendant la période après la couvaison, la part des poissons et de la nourriture d'origine anthropique augmente, tandis que la part de l'alimentation végétale diminue.



Une pelote de réjection du Goéland cendré des noyaux de cerises. Les cerises sont un aliment typique avec lequel les parents nourrissent les poussins, en leur fournissant ainsi de l'eau

Tableau 1. Le pourcentage des pelotes de réjection avec les différentes catégories de victimes des Goélands cendrés recueillies à côté des nids sur les îles de la Vistule moyenne ; n – nombre de pelotes de réjection, [+], [-] ou [0] – respectivement, l'augmentation, la diminution ou aucun changement au cours de la saison [entre les périodes: avant la ponte des œufs, l'incubation et l'éclosion des poussins ; d'après Bukaciński, Bukacińska 2003, modifié]

Type de victime	Pelotes de réjection n = 1075
INVERTÉBRÉS	
Escargots	1
Oligochètes [principalement des vers de terre]	47 [+ / 0]
Insectes	47 [-]
VERTÉBRÉS	
Poissons	9 [+]
Oiseaux	4 [0]
Coquilles d'œufs	2 [0]
Mammifères	7 [+]
Autre	2 [0]
MATÉRIEL VÉGÉTAL	
Herbe	50 [-]
Fruit [principalement des cerises]	42 [+]
Blé	9 [-]
NOURRITURE D'ORIGINE ANTHROPOGÉNIQUE [déchets]	12 [-]

ÉTAT DE LA POPULATION, MENACES ET PROTECTION

Au cours des deux derniers siècles, il y a eu une augmentation marquée du nombre de Goélands cendrés en Europe. Au XIXe siècle, cette espèce a colonisé les îles Féroé, et depuis le milieu du XXe siècle, a peuplé aussi la France, la Belgique, la République tchèque, la Slovaquie, la Hongrie et la Moldavie. Dans les années 90 du XXe siècle en Europe, le niveau de population était estimé de 450 000 à 550 000 couples, dont plus de 80 % nichaient en Scandinavie et en Russie [Heath, Evans 2000, BirdLife International 2004, 2015, Bukacińska, Bukaciński 2004a]. Mais au cours des trois dernières décennies, dans la plupart de la zone occupée, il y a eu [pas moins de 30 à 40 %] une baisse constante marquée. Elle est principalement liée à la prédation du vison d'Amérique et du renard [Allemagne, Pays-Bas, Écosse, Finlande, Pologne], à l'apparition massive de simulies [diptères *Simulidae* ; Pologne] et à la transformation [drainage, reboisement] des habitats propices à la reproduction [Danemark, Écosse ; Bukaciński, Bukacińska 2003, Bukacińska, Bukaciński 2004a].

Le nombre de sous-espèce nominative sur les aires d'hivernage en Europe et Afrique du Nord est estimé de 1 300 000 à 2 000 000 individus [BirdLife International 2004, 2015, Bukacińska, Bukaciński 2004a].

Bien que le Goéland cendré ne soit pas encore une espèce globalement menacée, c'est l'Europe qui est habitée par 80 à 90 % de la population mondiale, où il a le statut d'une espèce menacée en raison de la diminution de l'abondance. Dans les îles britanniques, il a été inclus dans la liste Amber List of Species, comprenant les espèces menacées ; il est également énumérés à l'annexe II de la directive 2009/147/WE sur la conservation des oiseaux sauvages, appelée la directive Oiseaux, et à l'annexe III de la Convention sur la protection des espèces de la flore et de la faune sauvages d'Europe et de leurs habitats, appelée la Convention de Berne [Bukaciński, Bukacińska 2003, BirdLife International 2004, 2015]. En 2009, l'Union européenne a également pris une tentative de protection active, en publiant un projet de programme international pour la protection de cette espèce [European Communities 2009].

REPARTITION ET ABONDANCE EN POLOGNE

Période de nidification

Pendant la période de nidification, le Goéland cendré habite principalement l'intérieur des terres, où il est surtout lié aux vallées fluviales. Là-bas, il occupe les îles dans le courant ; il est beaucoup moins fréquent dans les bras latéraux ou les bras morts. Son terreau clé pour la vallée de la Vistule, où il habite, est le plus souvent la partie centrale du fleuve. Au-delà de la vallée de la Vistule, il est rencontré très dispersé dans toutes les régions du pays [Bukaciński, Bukacińska 2007a, 2015, Bukaciński 2010, Wilk et al. 2010].

Au milieu des années 50, le Goéland cendré a niché en Pologne de façon sporadique, principalement en mer Baltique et dans la Région des lacs de la Mazurie. Ce n'est qu'après le peuplement de la Vistule que son abondance a commencé à s'élever. Dans le milieu des années 80, elle s'est stabilisée au niveau de 3200–3500 couples, dont env. 90 % est dans la vallée de la Vistule, le plus souvent dans la partie centrale du fleuve, entre l'estuaire de San et la ville de Płock [plus de 3 000 couples reproducteurs ; Luniak 1971, Wesołowski et al. 1984, Bukaciński et al. 1994, Chylarecki et al. 1995].

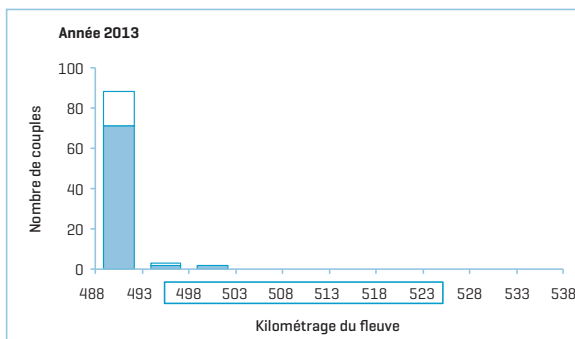
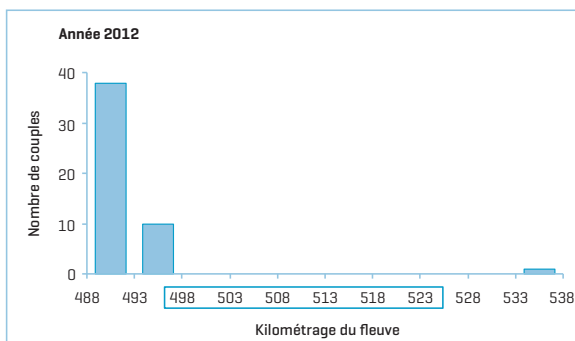
Depuis la seconde moitié des années 90, une baisse constante, en particulier dans les terreaux de la vallée de la Vistule, a lieu. Cela est associé à une très faible efficacité de reproduction et une forte mortalité des oiseaux adultes [Bukaciński, Bukacińska 2001, 2009, 2011, Bukaciński, Buczyński 2005]. Dans les années 1998–2004, l'abondance dans le pays n'excède pas 2 300–2 600 couples,

dont pas plus de 2 000 couples en 2004 habitaient la Vistule moyenne [Chylarecki et al. 1998a, b, Keller et al. 1998, 1999, Keller, Bukaciński 2000, Kot et al. 2009]. Il y a eu aussi une diminution dans la plupart des autres stations de reproduction dans le pays. Une croissance de la population reproductrice dans la première décennie de XXI^e siècle n'est observée que dans des colonies isolées et pas très nombreuses en Silésie et en Petite-Pologne. Ensuite, on a observé aussi les premières tentatives de nidification des Goélands cendrés dans l'est de la Pologne [Bukacińska, Bukaciński 2004a, Bukaciński, Bukacińska 2007a].

Actuellement (2011–2013), la dimension de la population nationale de cette espèce ne dépasse probablement pas 1 700–1 800 couples, dont 80 à 85 % habite des îles de la Vistule moyenne. Les oiseaux sont toujours les plus nombreux sur les îles du fleuve entre Zawichost et l'estuaire de Pilica et de l'estuaire de Narew jusqu'à Płock [Bukaciński 2008, Bukaciński, Bukacińska 2015, mat. non publ.].

La section de la Vistule entre les îles de Świder et Pieńków (488–538 km de la route maritime sur la Vistule), où la ville capitale de Varsovie et l'Association de Varsovie pour la Protection des Oiseaux (STDP) réalisent conjointement le projet LIFE+ « Protection des habitats d'espèces clés d'oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l'agglomération de Varsovie », a été en 2012 habitée par 49 couples, et en 2013 par 75–93 couples (fig. 1). Les oiseaux ont été distribués de façon extrêmement inégale, en habitant principalement les îles de la réserve de Świder entre 488e et 490e km de la voie navigable et dans une bien moindre mesure, les îles dans la réserve en bordure des îles de Świder, les îles de Zawadów entre 490e et 497e km de la voie navigable. À l'intérieur des frontières administratives de Varsovie, le Goéland cendré n'a niché dans la vallée de la Vistule qu'en 2013 [2 couples entre 299e et 500e km de la voie navigable du fleuve], et sur le tronçon sud extra-urbain un seul couple a été trouvé en 2012 dans réserve des îles de Kiełpin, sur les 336e km de fleuves (fig. 1).

*Fig. 1. L'abondance et la distribution du Goéland cendré *Larus canus* dans les années 2012–2013 dans la section de la Vistule entre 488e et 538e de la voie de navigation de la Vistule où le projet LIFE+ 09/NAT/PL/000264 intitulé « Protection des habitats d'espèces clés d'oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l'agglomération de Varsovie » est réalisé. La région de la Vistule à l'intérieur des frontières administratives de Varsovie (498e–528e km du fleuve) est marquée par une bordure. Les résultats sont exprimés comme l'abondance dans les sections de 5 km du fleuve, donnant sur la figure le premier kilomètre de chacune des sections. La partie remplie de la barre définit l'abondance minimale, non remplie, l'abondance maximale sur la section concernée du fleuve*



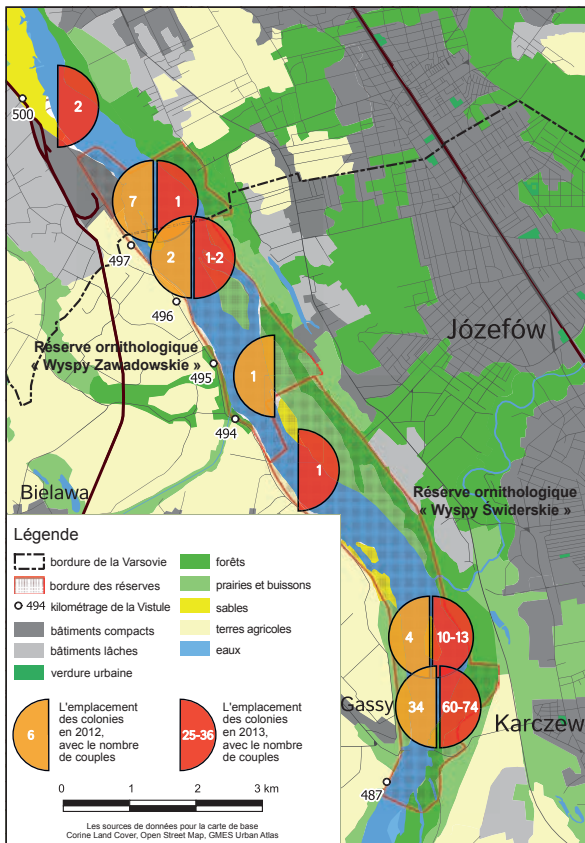
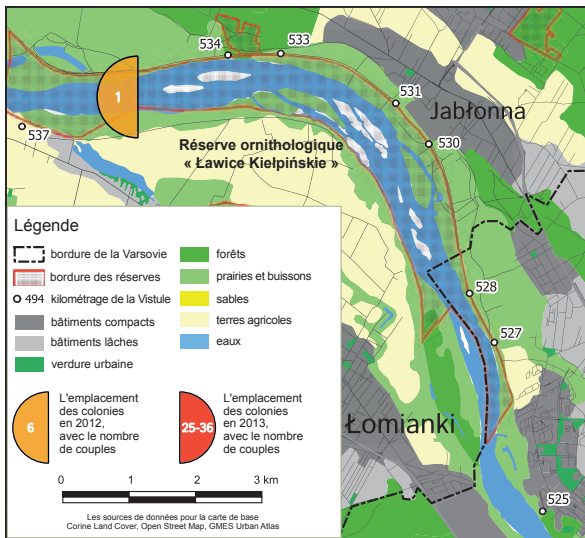


Fig. 2. La répartition des sites de reproduction du Goéland cendré *Larus canus* dans les années 2012–2013 dans la section entre 487e et 537e km de la voie navigable de la Vistule; voir aussi fig. 1

Période postnuptiale

En automne et en hiver, le Goéland cendré apparaît à travers le pays. Il peut ensuite créer de grandes concentrations. Le plus grand groupe, au nombre de 10 000 à 20 000 oiseaux est observé sur la côte [Hel, la baie de Gdańsk, la lagune de la Vistule]. À l'intérieur des terres, il hiverne régulièrement en nombre de quelques dizaines à milliers d'individus, le plus souvent sur de grands fleuves et dans de grandes villes [Bukacińska, Bukaciński 2004a, Wilk et al. 2010].

MENACES ET PROTECTION EN POLOGNE

Le résumé des menaces et les propositions concernant la gestion des terrains clés pour le Goéland cendré ont déjà été présentés dans le Guide de protection des habitats et des espèces Natura 2000 [Bukacińska, Bukaciński 2004a]. Bien que 10 années se soient écoulées, les principales menaces restent inchangées. Parmi les phénomènes les plus inquiétants et ayant des effets à long terme [faible nombre d'oiseaux atteignant la maturité sexuelle], on peut mentionner une très faible habileté de reproduction et la mortalité élevée des oiseaux adultes causée par les prédateurs quadrupèdes [Bukaciński, Bukacińska 2009, Bukaciński et al. 2012].

L'apparition massive de similies, pas si fréquente et intense que dans la première décennie du XXI^e siècle mais toujours critique pour les oiseaux dans le processus de reproduction, reste l'une des principales menaces [Bukaciński, Bukacińska 1997a, 2000, 2009, Bukaciński, Buczyński 2005, Bukaciński et al. 2012].

Tout le temps, une menace potentielle est la perte irrémédiable de l'habitat de nidification à la suite de la transformation de la nature tressée de l'estuaire de la Vistule moyenne [Chylarecki et al. 1995, Bukaciński et al. 2011, 2013]. Les changements dans l'agriculture, notamment la cessation de l'entretien général de petits troupeaux de vaches, moutons, chèvres et chevaux, ont réduit les menaces associées au pâturage incontrôlé sur les îles et à l'écrasement massif des nids et des poussins. Aujourd'hui, cependant, la présence de bétail sur les îles est dans de nombreux endroits même souhaitable. En mangeant l'herbe, les saules et les peupliers broussailleux, les animaux préparent efficacement des habitats pour les futures sites de reproduction [Bukaciński, Bukacińska 2004, 2009]. Au cours de la dernière décennie, la menace qui est le tourisme a augmenté de manière significative. Les gens apparaissent beaucoup plus fréquemment à proximité des lieux de nidification des goélands ; de plus, un inconvénient pour les oiseaux vivant sur les îles dans le lit du fleuve est surtout le développement rapide des sports mécaniques, empêchant la sortie des couvées dans un nombre croissant de lieux. Non seulement que les oiseaux sont effrayés par le bruit et la présence des gens, mais aussi leurs nids et les poussins sont écrasés par des véhicules. C'est un problème grave qui concerne aussi bien les goélands qui font sortir les couvées, que ceux qui en été et en automne se rassemblent en groupes sur les îles côtières et les plages pour se reposer. Cet impact est particulièrement dangereux en avant la soirée, quand les goélands se rassemblent sur le site de repos [Bukaciński, Bukacińska 1994, 2001, 2009, Bukaciński et al. 2011, 2012].

MOUETTE RIEUSE

Chroicocephalus ridibundus



MONOGRAPHIE

MOUETTE RIEUSE *Chroicocephalus ridibundus*

La Mouette rieuse bénéficie d'une protection totale en vertu du règlement du Ministre de l'Environnement du 6 Octobre 2014 sur la protection des espèces d'animaux [Dz.U. 2014 p. 1348].

Caractéristiques générales

La Mouette rieuse est la plus petite des espèces communes de laridés du Paléarctique occidental, très semblable au Goéland railleur *Chroicocephalus genei*, à la Mouette de Bonaparte *Chroicocephalus philadelphia* et à la Mouette à tête grise *Chroicocephalus cirrocephalus*. Les deux derniers ont également des capuchons foncés en plumage nuptial. La Mouette rieuse est plus gracieuse et d'env. 10-15 % plus petite que la Mouette mélanocéphale *Larus melanocephalus* et d'env. 25 % plus petite que le Goéland cendré *Larus canus*.

Les dimensions de la Mouette rieuse : longueur du corps 34-40 cm, envergure 85-110 cm, poids 190-400 g. Les deux sexes sont de couleur identique ; les mâles sont environ 3-5 % plus grands et 10-20 % plus lourds que les femelles. Malgré des différences significatives dans toutes les dimensions structurelles de base, seules la longueur de la tête avec le bec et la hauteur du bec permettent de faire une certaine distinction entre les sexes [Palomeras et al. 1997]. La longueur moyenne des ailes repliées chez les oiseaux examinés dans les colonies et sur les aires d'hivernage en Belgique, aux Pays-Bas et en Espagne était pour les mâles de 306 à 316 mm [la gamme comprise entre 282 et 337 mm], pour les femelles de 295 à 302 mm [de 271 à 325 mm], la longueur moyenne de la queue, respectivement 117 mm [de 109 à 124 mm] et 113 mm [de 109 à 120 mm], la longueur moyenne de la tête avec le bec 84,85 mm [de 79,5 à 91,0 mm] et 78,92 mm [de 74,3 à 84,0 mm], la longueur moyenne du bec 44,7 mm [de 40,7 à 48,5 mm] et 41,5 mm [de 37,6 à 47,2 mm], la hauteur moyenne du bec 8,6 mm [de 7,7 à 9,7 mm] et 7,7 mm [de 6,7 à 8,5 mm], et la longueur moyenne du saut variait entre 44,6 et 46,7 mm [de 40,0 à 51,6 mm] et entre 43,4 et 43,5 mm [de 38,9 à 49,8 mm]. Le poids moyen des mâles était de 277 à 300 g [la gamme comprise entre 220 et 400 g], des femelles entre 254 et 280 g [la gamme comprise entre 195 et 374 g]. Les oiseaux adultes sont en moyenne plus grands et plus lourds que les juvéniles [Cramp, Perrins 1977-1994, Palomeras et al. 1997].

La Mouette rieuse est plus bruyante dans les colonies et les aires d'alimentation dans les troupeaux. Le plus souvent, elle émet un « karr » croassant, nasal, unique ou répété ou un « kreeay » perçant et haut-perché dans de nombreuses variétés ; son cri d'alarme est « kek-kek ».



Un oiseau adulte en plumage nuptial

CARACTÉRISTIQUES DE L'ESPÈCE, MODE DE VIE

La Mouette rieuse est une espèce typiquement grégaire. Elle a une activité diurne, bien qu'elle soit également active dans la nuit, plus souvent que d'autres mouettes. Généralement, pendant

la période de reproduction, elle forme des colonies compactes et nombreuses, pendant la période postnuptiale, elle est rencontrée dans différents groupes d'âge ayant un nombre variable dans les aires d'alimentation et sur les sites de repos (Helbig, Neumann 1964, Vernon 1970a, b, Isenmann 1978). Elle migre également en groupes. Les messages de retour des oiseaux bagués montrent que les couples, les frères et sœurs, et probablement aussi des groupes voisins dans la colonie de reproduction peuvent rester ensemble pendant la migration et dans les aires d'hivernage, et c'est pendant de nombreuses saisons (Makatsch 1952, Černý 1956, Cramp, Perrins 1977-1994). La Mouette rieuse n'est pas si fortement liée à l'endroit (site de nidification, d'hivernage, etc.) comme le Goéland cendré (Bukaciński, Bukacińska 2003), bien que récemment van Dijk ait raconté l'histoire de deux individus de la Mouette rieuse, dont l'un, au cours de 18 années consécutives entre juillet et octobre, a toujours mué dans le même parc de ville de Groningen (Pays-Bas), et l'autre au cours de 14 saisons consécutives a mué en automne dans le port de Lauwersoog, puis il s'est déplacé à 30 km, au sud, à Groningen, pour y passer l'hiver. Outre ceux-ci, l'auteur a observé parfois des oiseaux qui au cours de 2-3 années consécutives sont régulièrement retournés sur leurs sites de mue et/ou d'hivernage (van Dijk 2011). Cela conduit à examiner de plus près le degré d'attachement au site de nidification de la Mouette rieuse.

Probablement moins de la moitié des oiseaux juvéniles (presque uniquement les femelles) revenant des aires d'hivernage atteignent la maturité sexuelle et commencent à nicher dans la deuxième année de vie. La plupart des jeunes oiseaux effectuent leur première reproduction à l'âge de 3 ans, quelques-uns dans la quatrième année de vie (Patterson 1965, Viksne 1968).

Les liens dans le couple sont probablement saisonniers ; ils peuvent être renouvelés chaque année ce qui est plutôt associé à l'attachement à l'endroit (et au retour de deux oiseaux des aires d'hivernage dans ce même endroit) qu'au partenaire (Fjeldså 1978). D'habitude, les nouveaux se forment chaque année généralement sur les sites de reproduction, mais il arrive que certains oiseaux viennent à la colonie de reproduction déjà en couples (Tinbergen, Moynihan 1952, Moynihan 1955, Spillner 1968, Stamm 1974) qu'ils forment pendant la migration printanière (Černý 1956).

La mortalité des oiseaux juvéniles dans les 6 premiers mois de la vie est élevée mais très variable. Au Royaume-Uni et en Irlande, dans les années 1908-1924, elle était en moyenne d'env. 60 %, tandis que dans les années 1945-1972 d'env. 38,3 % (Cramp, Perrins 1977-1994). Dans la deuxième année calendaire de vie, la mortalité des oiseaux a diminué à 27,5 % en moyenne, dans les années suivantes est restée à un niveau d'env. 24 % (Flegg, Cox 1975). Au cours de l'expansion et l'exploitation de nouvelles sources de nourriture en hiver [p. ex. les ordures dans les villes], la mortalité annuelle moyenne des oiseaux adultes en Camargue dans le sud de la France a diminué à un niveau de 16 % (Lebreton, Isenmann 1976). À son tour, l'étude à long terme (1976-1993) de la démographie dans la colonie dans le centre de France a montré que la survie moyenne annuelle des oiseaux dans la première année de vie était de 59 %, puis elle a rapidement augmenté à 90 % dans les années suivantes (Prevot-Julliard et al. 1998).



Une Mouette rieuse adulte en plumage éclipse

La Mouette rieuse est une espèce d'une grande longévité. On a constaté que 30 de 109 individus bagués de Londres avait plus de 20 ans, et 28 au moins 15 ans (Gibson 2008). En fait, ils pouvaient être plus âgés [certains – beaucoup plus] parce que tous ont été bagués à l'âge adulte. Jusqu'à récemment, les oiseaux les plus anciens bagués et trouvés morts ou lus étaient âgés de : 32 ans et 1 mois [un oiseau trouvé mort, Pologne ; Rydzewski 1978], 30 ans et 7 mois [un oiseau trouvé mort, Finlande] et 29 ans et 6 mois [la bague lue sur un oiseau vivant, Royaume-Uni ; Fransson et al. 2010]. Des études publiées récemment ont complété nos connaissances. Les oiseaux plus vieux, bagués, comme les poussins ou les juvéniles dans l'âge connu, ont été observés à nouveau à 32 ans et 10 mois, 31 ans et 11 mois [bagues lues sur des oiseaux vivants, Pays-Bas] et 31 ans [trouvé mort, Pays-Bas ; van Dijk et al. 2012].

MILIEU DE VIE

Période de nidification

La Mouette rieuse habite à la fois la côte de la mer et l'intérieur des terres dans un large éventail de climat. Elle niche aussi volontiers sur les steppes et dans les zones méditerranéennes, ainsi que dans la zone boréale et le long de la région subarctique. Elle occupe principalement les zones de plaine ; au Royaume-Uni, elle est rencontrée à une altitude d'env. 700 m (Sharrock 1976), mais dans le Massif Central (France) jusqu'à 1000 m (Bukacińska, Bukaciński 2004b), et dans l'ex-URSS jusqu'à 2000 m (Dementiev, Gladkov 1951).

Elle s'installe presque toujours près de l'eau peu profonde et saumâtre ou salée. Elle préfère les réservoirs eutrophes (principalement les étangs et les lacs), envahis par la végétation aquatique, émergente et flottant à la surface. Elle n'évite pas de gravières, carrières d'argile, barrages-réservoirs inondées et même d'usines de traitement des eaux usées, polders anti-inondation et canaux. Parfois, elle niche dans les prairies humides et mouillées dans les vallées des fleuves à courant lent. Sur les côtes, elle occupe volontiers des endroits près des lagons, dans les deltas et les estuaires, ainsi que les dunes, les zones supérieures des marais salants et les îlots rocheux. Elle utilise les marais, les tourbières et les parties humides des landes [*Calluna*, *Erica*]. Elle s'installe volontiers dans le voisinage des terres agricoles (les prairies de fauche, les pâtures, les terres arables), qui sont ses aires d'alimentation primaires au cours de la période de reproduction. Bien qu'il arrive qu'elle habite les mêmes endroits et habitats pendant des années, elle tolère de grandes changements environnementaux et peut être très flexible. Les inondations printanières tardives dans l'est de l'Angleterre et de l'Écosse ont conduit la Mouette rieuse à nicher sur les arbres et arbustes (Vine, Sergeant 1948, Baxter, Rintoul 1953). L'expansion de l'espèce au nord, au cours de la seconde moitié du XXe siècle, a également entraîné la colonisation de nouveaux habitats, principalement à l'intérieur des terres, et ceux qui sont associés à la présence de l'homme (p.ex. les réservoirs urbains, les toits, les îles à divers stades de la succession végétale dans l'estuaire des fleuves de plaine ; Harrison 1975, Cramp, Perrins 1977–1994, Bukaciński, Bukacińska 1993a, b, Bukaciński, Bukacińska 1994, Bukaciński et al. 1994).

Les aires de reproduction en Pologne sont assez uniformément réparties. Dans les années 60 du XXe siècle, la Mouette rieuse a colonisé la Vistule ; c'est aujourd'hui l'une des plus grandes concentrations de l'espèce en Pologne (le Réservoir de Goczałkowice, les îles à la hauteur de Zastów Karczmiski, entre Łoje et Tarnów et près d'Otwock, le Réservoir de Włocławek). Elle y occupe aussi bien les zones d'herbe de champs que les endroits avec une végétation buissonnante herbacée ou sur les sables sans végétation, souvent sèches et lointaines, voire quelques centaines de mètres de l'eau (Bukaciński, Bukacińska 1993b, 1994, 1995). Dans le reste du pays, elle est principalement associée à des habitats plus humides (lacs et étangs eutrophes, carrières d'argile, gravières, clarificateurs, etc., rarement tourbières et prairies humides dans les vallées



Des îles plates et hautes dans le courant du fleuve recouvertes d'herbe des champs bas – l'habitat de nidification typique sur la Vistule moyenne préféré par la Mouette rieuse



Le sable sans végétation sur les bancs de sable bas – l'habitat de nidification typique sur les îles de la Vistule moyenne préféré par la Mouette rieuse

fluviales ; Bukacińska, Bukaciński 2004b, Bukaciński et al. 2007]. Dans la Poméranie occidentale, l'espèce est la plus nombreuse dans la vallée de l'Oder inférieure à proximité de la Lagune de Szczecin et à l'embouchure de Świna ; dans la Poméranie centrale au Pays des Lacs de Bytów et localement dans la Couyavie ; dans le nord-est de la Pologne dans les vallées de la Narew et de la Biebrza, près des marais de Wizna ; dans la Grande-Pologne dans les marigots de Warta près de Słońsk, sur le réservoir de Jeziorsko et le réservoir de Kostrzyń, et en Silésie, dans la vallée de la Barycz, principalement sur les Étangs de Milicz et les Étangs de Przygodzice [Bukacińska, Bukaciński 2004b, Bukaciński et al. 2007]. Elle n'est pas trouvée dans les zones pauvres en réservoirs d'eau et zones humides [Bukacińska et al. 1995] et dans les régions montagneuses ou situées au pied des montagnes. Czerwiński a signalé que dans les Carpates elle niche à une altitude de 300 m [Walasz, Mielczarek 1992].

Période postnuptiale

Dans la période postnuptiale, outre l'intérieur des terres, elle utilise dans une plus grande mesure les bords de mer. Elle préfère les îles, les estuaires, les détroits, les baies et les estuaires avec des vastes plages de sable ou boueuses. Elle évite les endroits rocaillieux et/ou exposés. Elle est commune dans les villes et les ports. Souvent, dans la recherche de nourriture, elle suit des bateaux de pêche, des navires-usines et des navires de tourisme.

Aussi en Pologne après la fin de la saison de reproduction, elle se rapproche de bords de mer, où elle est alors aussi nombreuse qu'à l'intérieur des terres. Elle est beaucoup plus fréquente dans les grandes villes. Pendant les migrations, elle était le plus souvent enregistrée à l'embouchure de la Vistule et sur le lac de Nysa [de 15 000 à 25 000 individus ; Bukacińska, Bukaciński 2004b].

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

En Europe occidentale et centrale, les oiseaux arrivent sur les lieux de reproduction dans la seconde moitié de mars, le plus souvent dans la dernière décade, plus rarement dans la première décade d'avril. Dans les pays riverains de la mer du Nord la ponte commence au début d'avril et dure jusqu'à la mi-juin, avec le pic du milieu à la fin d'avril. En Europe orientale et sur la mer Méditerranée la saison de reproduction commence jusqu'à deux semaines plus tard ; en Islande les premières couvées apparaissent uniquement à la fin mai et début juin [Cramp, Perrins 1977-1994].

Sur les îles du centre de la Vistule, la ponte dure de la deuxième décennie d'avril à la fin du mois de mai, avec le pic entre la troisième décennie d'avril et la deuxième décennie de mai [Bukaciński 1988, Bukaciński, Bukacińska 1993a, b, 1994]. Dans les années où la montée de la Vistule est assez élevée à la fin mai [p.ex. 2010 et 2014], une partie importante d'oiseaux répète les couvées. Le pic des pontes répétées tombe sur les deux premières décennies de juin, et les nids avec des œufs peuvent être trouvés même dans la seconde moitié de juillet [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Densité des nids et la taille du territoire

La Mouette rieuse s'installe généralement en colonies denses jusqu'à plusieurs milliers de couples [p.ex. Dementiev, Gladkov 1951, Flint 1975, Isenmann 1977], bien qu'elle puisse également nicher seule [p.ex. Makatsch 1952, Bocheński 1962, Creutz 1965, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Les meilleurs endroits (habituellement, le futur centre de colonies) sont occupés au début de la saison de reproduction par les couples les plus vieux et/ou les plus expérimentés. Celles qui arrivent un peu plus tard, éventuellement moins expérimentés et/ou plus jeunes s'installent autour [Kharitonov 1975, Hutson 1977, Fjeldså 1978, Samorodov 1979 d'après Cramp, Perrins 1977–1994]. Les nids dans la colonie sont répartis plus ou moins uniformément ou (plus souvent) créent des groupes ou des sous-colonies qui diffèrent par la phénologie de la nidification et la densité de nids [Kirkman 1940, Ytreberg 1956, Kharitonov 1981a, Bukaciński 1988].

Dans un très grand groupe de la Mouette rieuse [jusqu'à 10 000 couples] en Ukraine la densité de nids était de 200 à 500 nids/100 m², tandis que dans les plus petites colonies en moyenne de 8 à 10 nids/100 m² [Bulakhov, Myasoedova 1975 d'après Cramp, Perrins 1977–1994]. Elles peuvent être affectées par des facteurs de population (la taille de la colonie, le centre par rapport au bord de la colonie, la structure d'âge des oiseaux, etc.) et le type et le degré de variation de l'habitat. À Ravenglass [Angleterre] dans une colonie de 12 000 couples, la plus forte densité de nids a été enregistrée dans l'herbe de l'oyat *Ammophila arenaria* (43 nids/100 m², la distance entre les nids de 0,75 à 1,25 m ; Patterson 1965), tandis qu'en Amérique du Nord, dans les orties *Urtica dioica* 28 nids/100 m² [Burger 1976]. Dans les colonies en Allemagne, la distance moyenne entre les nids était le plus souvent de 0,5 à 0,75 m [Steinbacher 1941 d'après Cramp, Perrins 1977–1994], dans deux petites colonies (env. 100 couples) dans le sud de France de 0,82 m [la gamme entre 0,5 et 1,26 m] et 0,87 m [de 0,54 à 1,32 m ; Isenmann 1977], dans trois colonies 0,77 m, 0,94 m et 1,22 m [Svårdsson 1958 d'après Cramp, Perrins 1977–1994], et à Ravenglass env. 1,0 m [Patterson 1965].

Sur les îles du centre de la Vistule, la densité des nids, et la distance entre eux variaient selon l'habitat. Les plus fortes densités ont été enregistrées dans les colonies de plusieurs milliers d'individus, dans les endroits envahis par l'herbe de champ [la densité moyenne des nids était de 30 à 63 nids/100 m², la distance entre les nids de 0,68 à 1,12 m ; sur les surfaces plus petites à l'intérieur de la colonie, la densité de nids était de 19 à 89 nids/100 m², la distance entre les nids de 0,34 à 4,2 m]. La densité indirecte a été enregistrée dans les zones avec la végétation herbacée buissonnante, lâche [de 20 à 34 nids/100 m², la distance entre les nids 0,75–2,2 m], et la plus petite dans l'habitat en plein air fortement humide et assez boueux [de 6 à 24 nids/100 m²] et surtout sur les sables sans végétation [de 2 à 10 nids/100 m²]. Dans le même temps, la corrélation positive entre le temps de la reproduction et la densité de nids a été observée [là où les oiseaux ont commencé plus tôt la saison de reproduction, la densité des nids était plus élevée ; Bukaciński 1988, Bukacińska, Bukaciński 1993, Bukaciński, Bukacińska 1993b]. Une grande abondance de la Mouette rieuse sur les îles affecte radicalement l'habitat. En enrichissant le sol en azote et en phosphore par ses excréments, les mouettes accélèrent fortement la succession végétale. Cela peut limiter indirectement les aires de nidification des espèces qui choisissent des zones non envahies, notamment la Sterne naine *Sternula albifrons* [Bukaciński, Rutkowska, Bukacińska 1994].

Aussi sur les étangs piscicoles, la densité de nids de la Mouette rieuse dépend du type d'habitat. La plus faible a été trouvée dans les eaux peu profondes, entre les roseaux lâches *Phragmites australis* et la massette à feuilles étroites *Typha angustifolia* [10 nids/100 m²], intermédiaire sur la terre ferme (île), envahie de roseaux [20 nids/100 m²], et la plus élevée dans l'habitat préféré, aussi densément couvert de roseaux, comme les précédentes, mais beaucoup plus humide [43 nids/100 m² ; Bukacińska, Bukaciński 1993].

Dans le territoire de nidification de la Mouette rieuse, trois zones peuvent être distinguées : la zone immédiatement autour du nid [zone centrale] avec un diamètre d'environ 32–47 cm, fortement défendue contre les intrus ; la zone tampon sur laquelle le couple se déplace facilement ; la zone des conflits frontaliers. La surface de deux zones extérieures. et donc de l'ensemble du territoire, varie considérablement en fonction de la densité des nids [Kharitonov 1978, 1981b]. Dans des colonies très compactes, le rayon du territoire peut être à une distance de becquetage [environ la longueur du cou de l'oiseau], mais est généralement plus grand [le diamètre du territoire est de plusieurs, voire d'une dizaine de mètres ; Tinbergen 1956, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Certains oiseaux essaient de garder plus d'un territoire de la colonie. Beer a rapporté qu'un mâle non apparié s'est déplacé entre deux endroits éloignés d'environ 2 m [Beer 1963a]. Dans les colonies de la Vistule, nous avons vu plusieurs fois non seulement les mâles non appariés, mais aussi des couples qui encore pendant la ponte ont défendu deux endroits : le territoire de nidification pertinent et « de réserve », situé à plusieurs mètres [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Lorsque les poussins ont plus de 10–14 jours, il arrive que deux couples utilisent le même territoire pour nourrir leur progéniture ; le titulaire original est dominant [Kharitonov 1981b]. Le changement du territoire après l'éclosion des poussins a généralement lieu lorsque le territoire actuel offre peu de possibilité de se cacher [Manley 1960]. Lorsque les poussins ont env. 10 jours, les familles changent souvent leur lieu de résidence. Elles défendent le territoire « mobile » avec un diamètre non inférieur à 2 m autour des poussins [Tinbergen 1956, R. Weidmann 1956, Kharitonov 1981a].

La dimension du territoire des oiseaux dans les colonies de la Vistule dépend du stade de la saison de reproduction, de la densité des nids et dans une moindre mesure, de l'habitat de nidification. La plus grande zone est défendue par les mouettes au cours de la formation du territoire, même avant la ponte des œufs [environ 8,8 m²]. Ensuite, elle diminue au moins deux fois [en moyenne 3,94–4,23 m²] et reste inchangée jusqu'à la fin de la saison de reproduction [Bukacińska, Bukaciński 1994]. Avec une densité moyenne de 17 à 20 nids/100 m², la dimension du territoire pendant l'incubation était de 1,91 à 2,98 m², et avec une densité de 4 nids/100 m² – quelquefois de plus [10,75 m² ; Bukacińska, Bukaciński 1993].

Dans les années 1993–2009 sur les îles du centre de la Vistule [entre Puławy et Płock, 371e–632e km de la voie navigable] la répartition de la Mouette rieuse était fortement concentrée. Dans les parties avec de grandes colonies [p.ex. entre Dęblin et la Centrale électrique de Kozienice, Góra Kalwaria et Varsovie-Siekierki et Kępa Polska et Płock] une haute densité a été enregistrée [de 800 à 2 600 nids/10 km du cours du fleuve], tandis que dans la plupart des autres parties, elle n'a pas dépassé 300 couples/10 km [Bukaciński et al. 1994, Kot et al. 2009].

Nid, œuf, poussins

Le lieu du futur territoire de nidification est déterminée par les deux oiseaux ou seulement par le mâle [Patterson 1965, Cramp, Perrins 1977–1994]. Avant la construction du nid, les parades nuptiales de « nest-site luring » [l'attraction au nid] ont lieu. Elles sont initiées par le mâle – il nage ou se dirige vers l'endroit où le nid pourrait être construit, et adopte l'une des variantes de posture de « choking » [le nez touche presque le sol et dans le même temps il soulève l'arrière du corps avec la queue en éventail ; dans la version classique, exprimant un degré élevé d'agression, les ailes sont déployées et le plus souvent abaissées]. Pendant les parades nuptiales intenses, l'oiseau a des

ailles pliées et élevées, et s'accroupit très rarement [Cramp, Perrins 1977–1994], en émettant le son de « choking-call » et « mew-call ». En réponse, la femelle s'approche, généralement dans la posture de « forward », et regarde le lieu choisi par le mâle [la description des postures et des voix, entre autres, Moynihan 1955, 1958, Manley 1960, aussi Cramp, Perrins 1977–1994, Bukaciński, Bukacińska 1996, Bukacińska, Bukaciński 1996]. Ce rituel peut être répété une dizaine de fois en un ou plusieurs endroits du territoire. L'absence de réponse de la femelle peut même conduire à la séparation du couple. Des comportements tels que : la cérémonie d'accueil, les vols alternants encerclants et l'attraction au nid, lient le couple et préparent les oiseaux pour les activités liées à la parentalité. La première consiste à construire un nid. Le mâle recueille et apporte la plupart de la matière, creuse un trou et développe le nid [Beer 1963a, Moynihan 1953, Ytreberg 1956]. La femelle le rejoint plus tard. Au cours de l'incubation, et même au cours des premiers jours après l'éclosion des poussins, le nid est développé par les partenaires.

Le nid est construit principalement sur le sol, parfois nu, mais généralement dans la végétation basse, exceptionnellement aussi sur les arbres bas, les arbustes ou les bâtiments [Witherby et al. 1941]. Sur les réservoirs d'eau sans îles, ou les habitats appropriés sur la rive, la Mouette rieuse construit des nids en eau peu profonde, entre la végétation aquatique lâche, éventuellement sur la moisissure flottante ou les monticules de joncs de l'année précédente. L'aspect du nid dépend de la localisation. Dans les endroits secs, c'est un trou peu profond fait d'un amas des parties molles de végétaux ayant les dimensions : diamètre extérieur : de 22 à 25 cm, diamètre intérieur : de 15 à 20 cm, hauteur de 4 à 14 cm et profondeur de 2 à 6 cm ; dans des endroits humides – monticule expansé ayant un diamètre extérieur maximum de 35 à 50 cm, diamètre intérieur de 15 à 20 cm, hauteur jusqu'à 20–30 cm et profondeur jusqu'à 5–8 cm [Dementiev, Gladkov 1951, Gotzman, Jabłoński 1972].

L'analyse de la variabilité des dimensions des nids sur les îles de la Vistule a montré l'adaptation de leur aspect et de la structure à l'habitat [Bukaciński 1988]. Le diamètre intérieur était le moins variable [tab. 1]. Les plus grands nids (le plus grand diamètre extérieur) ont été construits par les mouettes sur le sable sans végétation, principalement sous la forme de trous (dans 76,7 % la hauteur était égale à la profondeur ou inférieure), et sur un terrain boueux, sous la forme de monticules (dans 71,8 % leur hauteur était supérieure à la profondeur). La part des nids dans la forme de trous a augmenté selon l'habitat : le limon [6,5 %], l'herbe [32,0 %], le sable avec végétation buissonnante herbacée [55,1 %] et le sable sans végétation [69,2 %].



La diversité d'aspect des œufs et des nids de la Mouette rieuse dans des habitats différents – un nid sur le sable avec végétation herbacée et jeunes arbres basses de peupliers...



...et sur le sable sans végétation

Tab. 1. Les dimensions des nids de la Mouette rieuse dans divers habitats sur les îles de la Vistule moyenne [Bukaciński 1988, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. H - herbe, S+V - sable avec végétation buissonnante herbacée, S - sable sans végétation, L - limon humide, N - nombre de nids, DS - déviation standard

Habitat de nidification	N	Dimensions des nids (en cm, moyenne ± DS)			
		diamètre extérieur	diamètre intérieur	hauteur du nid	profondeur du nid
H	55	23,4 ± 2,6	12,8 ± 1,3	4,9 ± 1,6	4,0 ± 1,4
S+V	84	24,9 ± 3,5	13,3 ± 1,4	4,3 ± 1,8	4,9 ± 1,7
S	29	27,8 ± 4,9	14,0 ± 1,8	4,2 ± 1,7	5,7 ± 2,1
L	57	29,3 ± 4,6	14,1 ± 1,5	7,7 ± 2,0	3,8 ± 0,9

Les œufs de la Mouette rieuse sont hétéropolaires, de forme ovale à elliptique, peu allongés, avec un pôle plus étroit émoussé. Ils ont une surface lisse et non brillante avec la couleur fortement variables, du bleu blanchâtre (dits œufs cyan) à brun foncé et fauve ou même brunâtre, mais généralement olive clair, verdâtre, fauve ou brun cannelle. La coquille est presque toujours tachetée [les taches superficielles et profondes - noires, brunes noirâtres, brun olive ou olive], généralement assez abondamment et uniformément. Parfois les taches sont rares et irrégulières [comme un capuchon ou un anneau plus large autour du pôle de l'œuf] ou elles sont absentes [Gotzman, Jabłoński 1972, Harrison 1975, Cramp, Perrins 1977-1994].

La variabilité de la coloration du fond et des taches d'œufs de la Mouette rieuse sur les îles de la Vistule était similaire dans tous les habitats précédemment mis en évidence [essai de 230 à 900 nids dans chacun des habitats, Bukaciński 1988]. Le fond était le plus souvent vert sale, kaki [54,4 %] ou vert brunâtre [44,2 %], et dans 1,4 % d'œuf, bleu et blanc. Parmi les couleurs des taches, le brun a dominé [86,9 %], le noir ou le vert a été beaucoup moins enregistré [Bukaciński 1988]. L'intensité du fond et le type de taches différaient significativement entre les habitats. Les œufs les plus clairs ont été pon-



La diversité d'aspect des œufs et des nids de la Mouette rieuse dans des habitats différents - un nid dans l'herbe...



... et un nid à une hauteur de 0,5 m, sur le matériel végétal sec porté par la montée

dus par les mouettes sur le sable, plus foncés dans l'herbe de champ et les plus foncés dans le limon humide. Les œufs pondus dans des nids sur le sable avaient souvent des taches (en forme de virgules et de filaments fins) regroupées autour d'un pôle émoussé [aussi souvent sous la forme d'un capuchon que d'un anneau], alors que les œufs des nids dans l'herbe et le limon étaient le plus souvent uniformément couverts de taches [taches assez grandes, floues] sur toute la surface [Bukaciński 1988]. C'est un excellent exemple d'adaptation aux conditions actuelles, qui témoigne de la grande plasticité de l'espèce. La coquille de coloration sombre et de grandes taches floues sur des œufs dans des nids dans l'herbe masquent très bien la présence de la couvée, et l'humidité relative élevée du lieu et les herbes protègent les œufs contre la chaleur rayonnante [les œufs ne doivent pas être clairs]. Sur le sable, où les nids sont exposés, la couleur claire des œufs empêche la surchauffe [absorption plus lente de la chaleur]. La concentration des taches de la chambre à air [à l'extrémité émoussée de l'œuf] provoque le réchauffement plus fort de l'œuf dans la zone la moins dangereuse pour le fœtus. Un rôle important du motif de la pigmentation dans le développement de l'embryon a été confirmé plus tôt dans les recherches de Montevecchi [1976]. En outre, les œufs clairs dans le sable se distinguent moins du sol, et parce qu'ils diffèrent de « l'image d'exploration » des prédateurs, ils cessent d'être traités comme la nourriture [Croze 1970, Mueller 1971, Krebs 1973, Paulson 1973]. On peut conclure avec une forte probabilité que l'intensité du fond et le type des taches des œufs des Mouettes rieuses qui nichent dans le sable sont un compromis constamment perfectionné, dans un environnement nouveau pour cet espèce, entre les avantages de camouflage et le risque de surchauffe.

Dans les colonies de la Vistule de la Mouette rieuse, la présence des couvées avec les œufs dits erytristiques, extrêmement rares chez les oiseaux sauvages a également été constatée [Bukaciński, Bukacińska 1997b – le quatrième cas documenté d'occurrence de ces œufs chez la Mouette rieuse ; Bates et al. 1976, Hays, Par-



Une couvée d'œufs cyanistiques



Un œuf erytristique de la Mouette rieuse



Le comportement de reproduction dans les colonies de la Mouette rieuse – une couvée de deux femelles dans un nid. D'habitude, ce sont deux femelles qui prennent soins du nid, sans la participation du mâle



Le comportement de reproduction dans les colonies de la Mouette rieuse – le parasitisme reproducteur intrasécifique. Une femelle étrangère a abandonné un œuf dans le nid avec trois œufs



Le comportement de reproduction dans les colonies des laridés – le parasitisme reproducteur intersécifique [couverte mixte]. Une femelle de la Mouette rieuse a abandonné deux œufs dans le nid du Goéland cendré avec un œuf

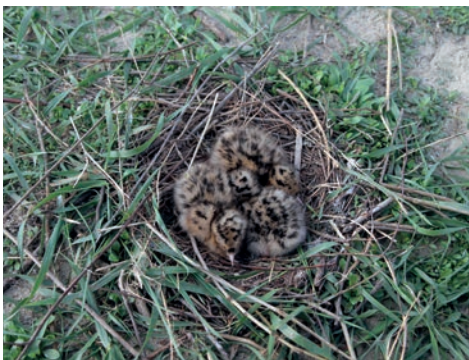
kes 1993]. Le fond d'œufs a changé du jaune fauve et crème au rose pâle, toujours avec une teinte rouge distincte. De nombreuses taches noires ou brunes [souvent encadrées en violet ou rose], concentrées généralement sur l'extrémité émousée de l'œuf sous la forme d'anneaux ou de capuchons, atteignant parfois la moitié de l'œuf, étaient très caractéristiques. La deuxième moitié a été dépourvue de taches ou avait une tache gris foncé ou mauve. Certains œufs avaient une coquille mince. De telles pondaisons étaient étonnamment nombreuses. Nous en avons trouvé 55 ; elles représentaient, en fonction de colonies de 1 à 6 % de couvées que nous avons observées dans les années 1986–1990. Dans près de 56 % des cas, tous les œufs dans une couvée étaient erytristiques, dans d'autres généralement un [Bukaciński, Bukacińska 1997b]. Les raisons de pondre ce type d'œufs ne sont pas entièrement connues. Compte tenu du fait que seulement 2 sur 7 femelles marquées par nous ont déposé dans deux années consécutives des couvées erytristiques, tandis que d'autres dans la saison suivante ont pondu des œufs typiques, cette tendance ne peut être conditionnée seulement génétiquement. Les maladies virales et/ou bactériennes sont considérées comme l'une des causes possibles. Un nombre plus faible d'œufs dans les couvées erytristiques [bien que la majorité aient été pondue au début de la saison de reproduction] et le succès d'éclosion nettement inférieur [même après avoir exclu de l'analyse les œufs avec des coquilles molles] que dans les nids avec des œufs typiquement colorés peuvent indiquer le pire état de santé des femelles.

Les dimensions moyennes de l'œuf [longueur x largeur] : 52 x 37 mm [la gamme de 36 à 58 mm x de 34 à 40 mm], sans variation géographique claire [Witherby et al. 1941, Dementiev, Gladkov 1951, Gotzman, Jabłoński 1972, Cramp, Perrins 1977–1994]. Le poids frais moyen 34–42 g. La couvée contient généralement de 2 à 3 œufs, les couvées plus grandes [de 4 à 7 œufs ; Cramp, Perrins 1977–1994, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.] proviennent de deux femelles. Les jeunes oiseaux qui commencent à se reproduire pour la pre-

mière fois, pondent plus souvent de 1 à 2 que 3 œufs [Dementiev, Gladkov 1951, U. Weidmann 1956]. Une couvée par an est produite ; dans le cas de perte, elle peut être répétée 1-2 fois. Une couvée répétée apparaît 13-18 jours après avoir perdu la première [U. Weidmann 1956]. Les œufs dans la couvée sont pondus tous les 1,5-2 jours. La taille moyenne de la couvée dans les colonies en Angleterre était de 2,54 œufs/couvée [U. Weidmann 1956], en Écosse de 2,27 à 2,86 [Goodbody 1955], en Finlande de 2,81 à 2,84 [Lundberg, Väisänen 1979], en Allemagne de 2,4 à 2,8 [Thyen, Becker 2006], en Norvège 2,89 [Ytreberg 1956], en Lituanie de 2,69 à 2,75 [Malickiene 1999], et en Pologne sur les îles de la Vistule de 2,37 à 2,42 œufs/couvée [Bukaciński 1988]. Le volume moyen des œufs dans la couvée diminue avec l'ordre de la couvée [Lundberg, Vaisanen 1979, Ležalová et al. 2005, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. L'incubation, qui commence par le premier, le deuxième ou le dernier œuf dans la couvée, dure de 21 à 27 jours [Goodbody 1955, Gotzman, Jabłoński 1972, Harrison 1975, Cramp, Perrins 1977-1994]. Les deux parents couvent. Les poussins éclosent de manière assez synchrone [pendant un ou deux jours]. Le sexe-ratio est normalement proche de 1 : 1, Ležalová et al. [2005] rapportant que parmi les premiers poussins les mâles étaient significativement plus fréquents, et parmi les derniers - les femelles.

Comme pour les autres espèces de goélands, sternes et pluviers sur les îles de la Vistule, les couvées mixtes avec d'autres espèces, généralement avec le Goéland cendré et la Sterne pierregarin, ou moins fréquemment avec la Sterne naine et les canards sont rencontrées, la Mouette rieuse étant plus souvent un invité qu'un hôte des pontes [Bukaciński 1993, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Les poussins sont couverts avec de long duvet. Le dessus du corps est gris sable ou fauve foncé avec des taches foncées, brunes noirâtres qui forment un motif de lignes cassantes, le dessous jaune fauve clair, légèrement tacheté, la gorge rousse et jaune fauve, le bec rose avec extrémité foncée, les pattes rose charnue. Les poussins de la Mouette rieuse, comme des autres mouettes, sont nidifuges. Immédiatement après l'éclosion, ils sont couverts de duvet, ils voient, et après quelques heures ils se déplacent autour du nid. Cependant, ils doivent rester pendant une longue période avec leurs parents. Pour les premiers jours, ils passent la plupart du temps dans le nid, où ils sont souvent chauffés [Makatsch 1952, Beer 1966]. Après 6-7 jours, ils ne sont chauffés que brièvement dans la nuit ou pas du tout [R. Weidmann 1956]. Pendant les 5-7 premiers jours de vie des poussins, l'un des parents est presque tout le temps sur le territoire, alertant l'autre [et d'autres oiseaux dans la colonie] en cas de danger [Fjeldså 1978, Bukacińska 1990]. Ensuite, il arrive que les deux parents nourrissent et/ou reposent en dehors de la colonie de nidification,



Les poussins de la Mouette rieuse peu après l'éclosion. Un motif caractéristique de taches sur le dessus du corps est bien visible sur la photo



Le poussins de plusieurs jours de la Mouette rieuse

laissant leur progéniture [le plus souvent cachée dans la végétation] sur le site de nidification. Les poussins se couvrent à l'âge de 35 à 42 jours. Peu de temps après, ils deviennent indépendants et les parents cessent de les nourrir [Klima 1964, Fjeldsâ 1978] ; parfois ils le font peu de temps avant la migration [Barnes 1945, R. Weidmann 1956].

Le succès de la reproduction est très diversifié, tant au sein du même espace, qu'entre les colonies. En Écosse où trois colonies ont été surveillées, les poussins ont éclos de 68,1 à 78,3 % d'œufs pondus [dans une colonie avec le plus faible succès 1,62 poussin/couple, dans une colonie avec le plus grand succès 2,24 poussins/couple ; Goodbody 1955]. Dans le nord de l'Angleterre, dans une très grande colonie, le succès de reproduction était beaucoup plus faible. Au cours de trois années de recherche, les poussins se sont couverts de duvet seulement de 5,5 à 15,2 % des œufs pondus [Patterson 1965] ; dans le centre de la colonie, le succès a été plus élevé que sur la périphérie. Les oiseaux nichant dans les groupes ont généralement eu un succès plus élevé [9,2 % de poussins emplumés] que ceux nichant seuls [0 % de poussins emplumés ; Patterson 1965]. De meilleurs indicateurs ont été enregistrés sur la côte de la Finlande en colonies de plusieurs centaines de couples. Dans les deux années consécutives, les poussins ont éclos de 89,9 à 91,7 % d'œufs pondus, et de 72,9 à 75,9 % ont survécu au moins une semaine [Lundberg, Väisänen 1979]. Les poussins des œufs plus petits et/ou éclos comme les derniers de la couvée avaient la moindre chance de survivre la première semaine [Lundberg, Väisänen 1979]. Les valeurs intermédiaires du succès de reproduction ont été enregistrées dans les colonies sur la côte de la mer des Wadden. Dans la colonie hollandaise sur Griend, le succès de reproduction était de 0,75 à 1,4 [moyenne de 1,0 poussin/couple [van Dijk et Oosterhuis 2010]. Sur la partie allemande de la côte de la mer des Wadden, au cours des cinq années de recherches les poussins ont éclos de 52,3 à 71,8 % d'œufs [le succès d'éclosion de 1,2 à 1,9 poussins/couple], et de 31,2 à 58,8 % poussins ont acquis du plumage [le succès de plumage de 0,6 à 0,8 poussin/couple ; Thyen, Becker 2006]. La limitation du succès de reproduction dans la colonie a été causée principalement par les conditions météorologiques, principalement la pluie [Thyen et Becker 2006], et en outre la prédation des mouettes et/ou des corvidés et la destruction des couvées par les hommes [la prise des œufs] ; également au niveau local, la pollution de l'environnement par des métaux lourds et/ou des produits phyto-pharmaceutiques [Møller 1978, del Hoyo et al. 1996]. L'augmentation de la mortalité des oiseaux adultes est due à la forte sensibilité de la Mouette rieuse aux maladies, en particulier la grippe aviaire et le botulisme [l'intoxication à la toxine du bacille *Clostridium botulinum* – le botulisme ; Hubalek et al. 2005, Melville, Shortridge 2006], et la contamination par les substances pétrolières [Górski et al. 1977].

Entre milieu des années 80 et 90, dans les colonies de la Vistule, le succès d'éclosion des poussins était de 0,42 à 1,73 poussin/couple [de 27 à 87 % de nids avec au moins un jeune éclos], et le succès de plumage [sauf pour les années d'inondation] de 0,51 à 1,23 poussin/couple [de 21–48 % d'œufs pondus ; Bukaciński 1988, Bukaciński, Bukacińska 1993b, 1995]. Dans un environnement instable comme les îles dans la partie centrale de la Vistule, le facteur déterminant le succès d'éclosion et la survie des poussins était l'état de l'eau dans le fleuve en mai et juin [Bukaciński 1988, Bukaciński, Bukacińska 1995]. À un niveau d'eau élevé le succès de reproduction, indépendamment de l'habitat et de sites de nidification des oiseaux, était proche ou égal à zéro ; à un niveau moyen, lorsque la principale cause des pertes des couvées était la prédation du corbeau et de la pie, il était lié à des préférences d'habitat. Le plus élevé a été trouvé dans des habitats occupés en premier lieu, c'est-à-dire dans l'herbe de champ [le succès d'éclosion et de plumage, respectivement 1,70 et 1,23 poussin/couple], et le plus bas – dans les habitats occupés comme les derniers, c'est-à-dire sur le sable et en particulier dans le limon humide [respectivement 1,05 et 0,08 poussin/couple pour le succès d'éclosion et 0,55 et 0,0 poussin/couple pour le succès de plumage]. Dans les années avec un niveau d'eau très bas, la cause principale de la perte de la couvée était le pâturage du bétail [principalement des vaches et des moutons] ; le plus de poussins ont éclos dans les nids

sur le sable [1,73 poussin/couple], et le moins dans l'herbe de champ où le bétail a piétiné les nids [0,51 poussin/couple ; Bukaciński, Bukacińska 1993b, 1995].

Dans les conditions de la Vistule, en plus de la prédation par les corvidés, des montées d'eau, et localement du pâturage du bétail sur les îles, le succès de la reproduction est désormais limité principalement par la prédation par les mammifères [surtout le vison d'Amérique, le renard et le chien viverrin] et la pression des hommes [l'augmentation de l'intensité de la fréquentation touristique, la destruction des nids ; Bukacińska, Bukaciński 2004, Bukaciński, Bukacińska 2001, 2004b, 2009, 2011].

MODÈLES SOCIAUX ET COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS

La Mouette rieuse est une espèce monogame ; les relations dans le couple dure généralement pendant la saison de reproduction, mais elles sont renouvelées pour deux ans ou plus. Il n'y a aucune information sur le séjour du couple pendant la période postnuptiale. Les oiseaux maintenus en captivité ont des liens lâches en hiver et ne forment le couple qu'au printemps [Moynihan 1955]. La Mouette rieuse forme le plus souvent des colonies très compactes de quelques centaines à quelques milliers de couples. Au milieu des années 80, les colonies de plus de 1 000 couples représentaient 20 % de toutes les colonies connues alors en Silésie [la plus grande – sur le Réservoir de Goczałkowice – plus de 9 000 couples ; Bukaciński et al. 2007]. Contrairement à la croyance populaire, la Mouette rieuse n'évite pas de nicher seule. En Suède, un tel modèle a été observé pour 10 % de sites connus, principalement ceux nouvellement colonisés par les oiseaux juvéniles ou matures, mais à un jeune âge [Fredriksson 1979]. Aussi en Angleterre, outre de nombreuses et denses colonies, des oiseaux se sont souvent installés dans des groupes de plusieurs individus ou individuellement, et souvent à plusieurs centaines de mètres d'un groupe beaucoup plus grand [Patterson 1965]. Les grandes colonies, en particulier dans la partie centrale, sont généralement monospécifiques ; en périphérie, souvent des groupes mixtes de reproduction sont créés, aux Pays-Bas le plus souvent avec l'avocette *Recurvirostra avocetta*, la Sterne pierregarin et la Sterne arctique *Sterna paradisaea*, et en Scandinavie, en Allemagne et en Pologne avec la Sterne pierregarin et la Sterne caugek *Sterna sandvicensis*, le Goéland cendré, le Grèbe à cou noir *Podiceps nigricollis* et la Foulque macroule *Fulica atra* [Makatsch 1952, Ytreberg 1956, Rooth 1958, 1965, Bannerman 1959, Bocheński 1962, Fuchs 1977].

L'abondance de la Mouette rieuse dans le lit de la rivière a eu un grand impact sur les structures sociales de sa distribution sur les îles de la Vistule moyenne. Dans les années 1981–1983, avant l'expansion de l'espèce [Bukaciński, Bukacińska 1993a], dans la partie entre Zawichost et Włocławek [288e–675e km de la voie navigable] la présence de 47 colonies de quelques dizaines à 1 500 couples a été constatée [Wesołowski et al. 1985]. 53 % était inférieure à 100 couples, mais ils ont réunis seulement 7 % de tous les oiseaux nichant sur la Vistule. Les colonies de 101 à 500 couples ont représenté 32 %, et de plus de 500 couples – 15 % de groupes, mais elles représentaient 55 % de tous les oiseaux de la Vistule [Wesołowski et al. 1985]. Dans la première décennie du XXIe siècle, la répartition de la Mouette rieuse était beaucoup plus concentrée. En 2009, 18 postes, y compris 3 où des couples individuels ont niché, ont été enregistrés ; le plus grand [de 5 500 à 6 500 couples] a concentré 50 % de tous les oiseaux nichant dans la section de Dęblin–Płock [371e–632e km de la voie ; Kot et al. 2009]. Outre ceux-ci, plus de 1000 couples ont niché dans trois endroits, dans six autres de 200 à 600 couples, dans trois une douzaine et quelques couples dans deux endroits [Kot et al. 2009]. La Mouette mélanocéphale, le Goéland cendré, la Sterne pierregarin, le Canard colvert *Anas platyrhynchos*, moins fréquemment la Fuligule morillon *Aythya fuligula*, le Vanneau huppé *Vanellus vanellus* et le Chevalier gambette *Tringa totanus* nichent volontiers sur la périphérie des colonies de la Mouette rieuse [habituellement individuellement ou dans les groupes ; Bukaciński, Buka-



Le comportement agressif dans les colonies de la Mouette rieuse - l'attaque dans l'air



Le combat de deux mâles dans l'air

cińska, mat. non publ.]. La Mouette rieuse peut aussi créer de petites colonies mélangées avec la Sterne pierregarin, et sur la périphérie avec la Sterne naine, rarement avec le Goéland cendré, et nicher seule dans les groupes d'autres espèces [généralement en périphérie de petites colonies], le plus souvent la Sterne pierregarin et le Goéland cendré [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Comportements antagonistes

La Mouette rieuse est parfois caractérisée comme une espèce « naturellement combative » [Bannerman 1962]. Hors période de reproduction, l'agression contre la charogne *Corvus corone* sur les aires d'alimentation et, ce qui est peu commun, les luttes contre le Faucon pèlerin *Falco peregrinus* [Warnke 1955, Bannerman 1962, Jakubiec 1972] a été observée. En réponse à l'apparition de l'homme, en dehors de la saison de reproduction, la Mouette rieuse s'éloigne à une distance de 20 à 30 m [Krauss 1965]. Pendant la saison de reproduction, les comportements antagonistes concernent principalement la concurrence pour le territoire, et parfois la défense du partenaire ou de la nourriture ; beaucoup d'entre eux sont strictement ritualisés sous la forme de postures avec différents éléments d'agression [Bukacińska, Bukaciński 1996, Bukaciński, Bukacińska 1996, Bukaciński 1998]. Une description détaillée, des croquis et une documentation photographique sont inclus dans les travaux de Moynihan [1955], Manley [1960] et van Rhijn [1981].

Dans l'air on observe souvent des vols cheillards et des spectacles de « swoop-and-soar » [chute et glissement], généralement de deux individus – après une bataille, la chasse de l'intrus du territoire ou la tentative de viol [c'est la proie potentielle qui chasse]. Les oiseaux à haute vitesse changent la direction dans l'air en émettant le cri de « long-call » [principalement poursuivant] dans une posture similaire à « oblique », avec le cou tendu vers le haut (!) et vers l'avant. Les poursuites durent généralement au moins plusieurs secondes. Lorsque le poursuivant rattrape presque l'intrus, il fait d'habitude un « swoop-and-soar » – il commence soudainement à monter en flèche avec

des ailes soulevées, pour descendre en flèche après un moment, en frappant violemment ses ailes et émettant un « long-call » et « attack-call ». Il plonge derrière le poursuivi ou juste en face de lui. Les oiseaux changent souvent des rôles ; la totalité de la séquence peut être répétée plusieurs ou même une douzaine de fois. Les batailles aériennes après les vols de poursuite sont rares, et même si la lutte a lieu, elle est courte et ne cause pas de dommages ou de blessures. Les oiseaux se frappent par les becs ou les pattes, en émettant un « long-call » et « vibrato-call » expressifs.

Au cours de l'interaction sur la terre et/ou dans l'eau, les oiseaux représentent un très riche répertoire de postures, montrant à l'adversaire le degré d'implication émotionnelle et le niveau d'agressivité. Chacune des postures est le résultat de deux états : la peur et l'agression, et la part de chacune d'elles se manifeste par le type de posture présentée [Bukacińska, Bukaciński 1996, Bukaciński, Bukacińska 1996]. L'une des postures souvent présentées, est « forward », avec un niveau moyen de l'agression. La tête est tirée vers l'avant au même niveau que le reste du corps, la nuque penchée, les articulations du poignet tenues à l'écart du corps, la queue parfois déployée, le bec généralement ouvert. Habituellement, l'oiseau dans cette posture court vers son adversaire, qui s'approche dans l'air ou sur le sol ou dans l'eau. Une autre posture – « head-flagging » ou « facing away » – est généralement présentée pendant les « débats » sur les frontières des territoires. C'est comme si deux oiseaux affrontés face à face regardaient en arrière, ou si chacun nettoyait ses plumes sur les épaules. Souvent, cette présentation [qui semble un repos ou une cosmétique du plumage] passe rapidement en attaque.

Pendant les actes d'agression sur la terre, l'oiseau se déplace dans la direction de l'adversaire, généralement mi-courant, mi-volant, avec le cou tendu vers le haut et vers l'avant. En même temps, il peut effectuer des attaques de plongée peu profondes, en claquant ses pattes. Le combat réel ne conduit pas normalement à la blessure, mais contrairement à ceux dans l'air est très rapide. Les oiseaux tentent de s'approcher l'un vers l'autre pour becqueter plus facilement son adversaire. Souvent, ils se rattrapent par le cou, les ailes ou la poitrine et frappent fortement avec ses ailes [Manley 1960]. Des combats durent généralement plusieurs secondes, mais parfois nous avons observé des escarmouches extrêmement intenses de quelques minutes, après lesquelles les oiseaux étaient si fatigués qu'ils avaient un problème avec le départ sur site.

Les comportements territoriaux sont les plus intenses au cours des cinq semaines avant la ponte des œufs. Après la ponte, à la fois la fréquence et la dimension de la zone protégée diminuent significativement [Bukacińska, Bukaciński 1994, Malickiene 1999]. Les tests de niveaux de testostérone dans le sang chez les mouettes mâles et femelles dans les colonies en Lituanie [on croit que cette hormone est responsable du comportement agressif chez les animaux ; p.r. Wingfield 1985, ce qui provoque une augmentation de la fréquence des postures menaçantes ; Grootuis, Meeuwissen 1992] ont montré que dans les deux sexes la concentration de testostérone était la plus élevée au début de la saison, puis a progressivement diminué [Malickiene 1999]. La première réaction du propriétaire du territoire à l'apparition d'un intrus consiste généralement à prendre une posture « oblique », « aggressive upright » ou « forward » [Moynihan 1955]. Lorsque les deux propriétaires sont présents, le mâle jette habituellement du territoire des mâles étrangers, et la femelle – des femelles étrangères. La réponse de l'hôte à l'intrus du sexe opposé est parfois ambivalente. Un couple cherchant le territoire peut être arrêté avant l'atterrissage si les propriétaires prétendent une attaque directe, ou éventuellement prennent des postures très agressives [Patterson 1966 d'après Cramp, Perrins 1977-1994]. La femelle qui rejoint un mâle non apparié participe rarement à des conflits avec les voisins. Les couples voisins qui semblent se reconnaître mutuellement, définissent des limites assez strictes des territoires, et n'y entrent pas même en l'absence des hôtes [Patterson 1965, 1966 d'après Cramp, Perrins 1977-1994]. Selon R. A. Stamm [d'après Cramp, Perrins 1977-1994] les zones défendues contre les étrangers peuvent comprendre les territoires adjacents, malgré le pillage mutuel des nids par les voisins. Après le début de l'incubation, les voisins sont plus tolérants. Les oiseaux sont réticents à quitter le nid. Dans le cas de la présence d'un intrus,

l'oiseau incubant se met habituellement sur le nid aux ailes déployées et émet un « long call » ou « vibrato-call » ou [le plus souvent] un « threat-call » agressif. Ce n'est que l'absence de réaction à ce comportement [mais pas toujours] qui fait quitter le nid et chasser l'intrus [R. Weidmann 1956]. Après l'éclosion des poussins, l'agressivité augmente de nouveau : une part plus importante de postures avec un élément d'agression plus élevé et l'augmentation de la fréquence des contacts directs.

En dehors de la saison de reproduction, les oiseaux se reposant dans les groupes sont généralement calmes, mais gardent leur espace personnel. Dans les groupes de recherche de nourriture, les comportements menaçants sont plus fréquents. Souvent, des querelles sur les aires de repos préférées ont lieu. Les oiseaux adultes dominent les juvéniles et/ou matures, mais plus jeunes. Parfois, les mouettes défendent les semi-territoires temporaires « mobiles » sur les aires d'alimentation et de repos [Franck 1959, Källander 1977].

Comportements anti-prédateurs des poussins

Dans les deux premiers jours après l'éclosion, en réponse au comportement d'alarme des oiseaux adultes, les poussins s'accroupissent dans le nid ou se cachent sous son bord. Quand ils sont plus âgés, ils se cachent dans la végétation environnant le nid ; chaque poussin a une préférence pour une ou plusieurs cachettes [Makatsch 1952, Tinbergen et al. 1962]. Après la première semaine de vie, les poussins réagissent à tout signal de préoccupation par une fuite. S'ils sont près de l'eau, souvent, ils tentent de s'éloigner de la rive, escortés [ou pas!] par leurs parents battant à proximité [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Comportements anti-prédateurs des adultes

La défense des adultes contre les prédateurs peut être passive ou active [Beer 1966]. Dans les colonies à l'intérieur des terres, près de l'eau douce, les oiseaux circulent au-dessus de la source de préoccupation, et suivent le comportement, y compris le déplacement des poussins [Makatsch 1952].

Pendant la défense active, l'oiseau adulte attaque le prédateur dans la zone plus vaste que le territoire, ce qui provoque le harcèlement par quelques, et même plusieurs couples [Tinbergen 1967]. À l'arrivée à proximité de la colonie de reproduction d'un oiseau prédateur de l'ordre des accipitiformes *Accipitiformes*, des falconiformes *Falconiformes* ou des hiboux *Strigiformes* les mouettes réagissent en se dressant ou formant un groupe très serré ; ils volent rapidement et bas, souvent en zigzag et loin du danger. Si un prédateur approche du groupe de mouettes volant à haute altitude, d'habitude elles se séparent et plonge dans sa direction, et parfois le pourchassent en groupe [Tinbergen et al. 1962, Kruuk 1964]. La première réaction à la présence de la colonie de grands goélands [habituellement du Goéland argenté *Larus argentatus*] est la vocalisation de la majorité des oiseaux [« vibrato-calls »], suivie d'attaque mais moins « combative » et persistante qu'en réponse aux corbeaux. L'apparition de corbeaux près d'un nid conduit à la chasse, aux attaques aériennes du haut et de l'arrière associées à la défécation dans la direction de l'intrus et au picotage. Souvent, les corbeaux sont forcés d'atterrir sur le sol ou sur l'eau [Kruuk 1964, Fjeldså 1978] ; ils ont tendance à être becquetés à mort ou inondés [le plus souvent les jeunes individus ; Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. À la fin de l'incubation, les Mouettes rieuses qui couvent ne parti-



Le comportement de reproduction dans les colonies de la Mouette rieuse - une tentative de copulation

cipent pas à chasser de grands goélands et des corvidés, le laissant aux oiseaux absents sur les nids et aux oiseaux d'un an non reproducteurs [Ytreberg 1956]. Une défense active contre l'homme est déterminée dans une large mesure par son comportement et le stade de la saison de reproduction. Pendant la journée, les Mouettes rieuses inquiétées circulent dans un groupe au-dessus de l'intrus, souvent en criant. Au début de la saison de reproduction et après l'éclosion des poussins, les attaques de plongée sont plus fréquentes, parfois avec la défécation et les battements d'ailes et/ou de pattes. Les comportements ayant pour but de détourner l'attention du nid (p.ex. feignant d'être blessé) ne sont qu'occasionnels [Kruuk 1964, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. La nuit, la réaction des mouettes consiste habituellement à former un groupe et circuler au-dessus de l'intrus, avec des cris moins intenses que pendant la journée.

La réaction aux carnivores est aussi violente et bruyante, mais moins agressive qu'aux prédateurs aviaires. Le renard *Vulpes vulpes* pendant la journée est effrayé avec la plongée ondulatoire du groupe des mouettes qui circule au-dessus de lui et parfois avec la défécation ; les oiseaux maintiennent une distance de sécurité. La nuit, ils sont concentrés dans les groupes à une hauteur de 4 à 12 m au-dessus de l'intrus et crient bruyamment [Tinbergen et al. 1962]. La réaction à l'hermine *Mustela erminea* est similaire. Le hérisson *Erinaceus europaeus* est attaqué plus souvent et plus vigoureusement, y compris, les frappements avec les pattes et le bec, de l'air et du sol [Kruuk 1964, Fjeldsâ 1978].

Comportement au sein du couple (hétérosexuel)

La formation du couple a généralement lieu sur les territoires temporaires formés principalement dans la colonie (généralement sur sa périphérie), aussi souvent dans les « clubs » près des aires de reproduction, sur des îles, dans l'eau peu profonde ou les pâturages inondés. Le territoire temporaire a généralement de 10 à 12 m² et peut s'étendre radialement vers l'eau [Moynihan 1955]. Si le site d'accouplement est situé à l'intérieur de la colonie (en particulier à proximité du centre de l'aire de reproduction), il peut être utilisé comme partie du futur territoire de nidification [Moynihan 1955]. Il semble que ces territoires spécifiques soient créés principalement par les oiseaux qui forment un couple pour la première fois ou après la perte du partenaire ou de la couvée [Tinbergen 1956]. Le mâle qui a créé le territoire dans le but de trouver une partenaire commence les parades « de publicité » [surtout les postures « oblique » avec « long-call » et « forward »], ce qui attire les femelles célibataires. Les oiseaux qui ont formé un couple dans la saison passée, peuvent très rapidement se lier à nouveau, mais les femelles jeunes ou non liées avec le partenaire de l'année dernière visitent habituellement plusieurs « célibataires ». Immédiatement après l'atterrissage de la femelle sur le territoire temporaire commence la cérémonie d'accueil. Malgré quelques postures rigides, le rituel est diversifié en termes de séquence, du nombre de répétitions et du type de réponse au comportement d'un partenaire potentiel. La cérémonie ne garantit pas la formation du couple (il arrive que même après, le mâle attaque et chasse la femelle), mais si elle a lieu, est effectuée tout au long de la saison de reproduction, à chaque réunion du couple [après la ponte des œufs – moins complexe et ritualisée]. L'interchangeabilité régulière dans la surveillance du territoire et « nest-site-luring » [l'attraction au site de nidification] signifient la durabilité des relations dans le couple.

Il arrive que le mâle nourrit la femelle, souvent après « nest-site-luring » et généralement déjà après la formation du couple. Certains auteurs considèrent ce comportement comme un signe des liens entre les partenaires [Fjeldsâ 1978]. La femelle mendie de la nourriture avec un « begging-call » caractéristique, émis de manière synchronisée avec un hochement de la tête (posture de « head-tossing » ou « hunched »). En réponse, le mâle esquivé et si la femelle continue à mendier, il commence à régurgiter la nourriture qui est mangée par la femelle. Ces types d'alimentation sont les plus fréquents avant et pendant la ponte, pendant l'incubation et seulement occasionnellement après l'éclosion des poussins [Makatsch 1952, Vodolozhskaya 1979].

Les premières copulations peuvent avoir lieu sur le territoire de la formation du couple ou dans le « club ». Cependant, la plupart a lieu sur le territoire de nidification, généralement après la nuptiale répétée. Le mâle se met sur le dos de la femelle et en agitant vigoureusement ses ailes ; après quelques secondes, il se calme et commence à remuer la queue. Il abaisse la partie arrière du corps et dès que les queues des oiseaux se touchent, la femelle soulève l'arrière du corps. La copulation dure environ 5 s. De nouveaux actes ont lieu chaque 10 s. Durant la copulation la femelle tourne la tête vers le haut, de sorte qu'elle touche la poitrine du mâle avec son bec et parfois la picore. Parfois le mâle picore la femelle dans la tête [Moynihan 1955, Spillner 1968]. Parmi les comportements les plus communs sont : une version non-agressive de « head-flagging », le rituel de nettoyage de plumes et/ou la posture dormante [Stamm 1969 d'après Cramp, Perrins 1977-1994, Fjeldsâ 1978]. Les copulations cessent après le début de l'incubation, bien qu'il existe des rapports de tentatives ultérieures [Ytreberg 1956, Beer 1963b].

Jusqu'à récemment, on pensait que les tentatives de copulation hors du couple, fréquemment observées, sont inefficaces. La recherche dans une colonie de plusieurs milliers des mouettes dans la République tchèque, où 30 couvées avec 79 poussins ont été vérifiées pour la présence de l'EPP [*extra-pair paternity* – fécondation hors couple] et ISBP [*intraspecific brood parasitism* – parasitisme de reproduction], ont montré, cependant, qu'elles sont souvent couronnées de succès [Ležalová-Piálková 2011]. On a constaté que dans 10 nids [33 %] et chez 16 poussins [20 %] le père n'était pas le mâle du couple social. En outre, 7 poussins [9 %] de 5 nids [17 %] n'étaient pas descendants de l'un des membres du couple, ce qui indique clairement l'ISBP [Ležalová-Piálková 2011]. Les valeurs obtenues sont modérées dans le cas de parasitisme de reproduction et élevées pour la fécondation hors couple en comparaison avec les espèces apparentées.

La construction du nid est initiée par le mâle. Lorsque l'ossature du nid est prête, les deux partenaires apportent du matériel de nidification, même à quelques jours après l'éclosion des poussins. Après le début de l'incubation, l'oiseau qui ne couve pas, est de plus en plus réticent à rester à proximité du nid [R. Weidmann 1956, Beer 1963b]. Le partage des responsabilités dans le soin des œufs est plus ou moins égal ; parfois dans la première phase d'incubation, c'est le mâle qui couve plus souvent, à la fin, la femelle [Vodolozhskaya 1979, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Si l'oiseau qui couve ne veut pas quitter le nid, son partenaire peut le forcer avec la voix et même donner un coup de bec et/ou pousser hors du nid [Makatsch 1952].

Relations familiales au sein de la couvée

La plupart des parents après l'éclosion du premier poussin continue à couvrir. La première alimentation a lieu une heure ou deux après l'éclosion. Les poussins affamés dans leurs premiers jours de vie mendient de la nourriture dans la posture de « head-bobbing » et « hunched », les mêmes que chez les adultes [R. Weidmann 1956, Moynihan 1955], et suivent leur parent en le picorant sur la pointe du bec. Les parents nourrissent les jeunes, comme les autres goélands [p.ex. les comportements parentaux du Goélands cendré ; Bukacińska 1999]. L'adulte immédiatement après son arrivée de l'aire d'alimentation [ainsi que plus tard, quand il surveille le territoire et est harcelé par sa progéniture mendiant] « appelle » les poussins. Ceux-ci s'approchent au parent en attendant pour la régurgitation de la nourriture sur le sol [généralement partiellement digérée], qu'ils déchirent les uns les autres (« scramble competition » ; Weidmann, Weidmann 1958, Bukacińska 1999).

Des études récentes montrent que la croissance des poussins est associée à leur sexe. Dans une étude menée entre autres par Müller, les poussins-mâles étaient de 15 % plus grands que leurs sœurs, mais aussi leur taux de mortalité était plus élevé [Müller et al. 2005], peut-être en raison de la pénurie de nourriture, mais d'autre part, les poussins plus grands doivent avoir un avantage dans la concurrence pour la nourriture. Afin de l'expliquer, le comportement des poussins pendant les repas dans les couvées créées expérimentalement constituées de deux des poussins, 1 pour chaque sexe, a été observé. Les poussins-femelles étaient plus vigilantes quand les parents sont rentrés

avec de la nourriture et plus persistantes dans le comportement mendiant. Le plus souvent, ils ont pris la première partie de la nourriture, mais ils n'en mangeaient pas plus, probablement en raison de la domination des poussins-mâles pour obtenir de la nourriture régurgitée [Müller et al. 2007]. Par conséquent, ce ne sont pas les différences dans la concurrence entre les sexes qui ont un impact significatif sur la mortalité plus élevée des poussins-mâles dans une période de croissance, mais probablement une plus grande sensibilité des embryons mâles sur l'impact environnemental ; c'est pourquoi le poussin-mâle éclos du dernier œuf dans la couvée, qui est en général de qualité inférieure, a moins de chance de survivre [Müller 2005, Nager et al. 1999].

Si après l'alarme dans la colonie, les poussins divergeant dans la recherche d'abris arrivent sur d'autres territoires que celui natif, ils y sont souvent attaqués et tués par les oiseaux adultes [Klima 1964, Fjeldså 1978, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Parfois, les jeunes plus âgés rejoignent ces actes d'agression, mais dans de petites colonies (sous-colonies, groupes), ils défendent souvent des poussins étrangers plus jeunes. L'adoption chez la Mouette rieuse est possible, bien que rare, presque exclusivement quand le poussin apparaît en l'absence du propriétaire/propriétaires du territoire [Ytreberg 1956, Beer 1966, Fjeldså 1978]. Dans tous les autres cas, l'intrus provoque généralement une réaction agressive [Dementiev, Gladkov 1951, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Il arrive que les poussins qui s'éloignent du territoire, sont attaqués par leurs parents quand ils essaient de revenir [Makatsch 1952, Weidmann 1956a]. Les poussins plus âgés [de plus de 14 jours] chassent des adultes étrangers qui viennent sur leur territoire natif, en prenant une posture de « choking ». Lorsque les poussins ont de 16 à 21 jours, il arrive que la famille se déplace à un autre endroit, habituellement près de l'eau, ou à des zones plus ouvertes [Kharitonov 1981a, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Le territoire (mobile) est alors la zone autour des poussins.

La nourriture principale des poussins pendant la croissance sont des invertébrés, en particulier les insectes. L'analyse de 203 échantillons provenant de colliers cervicaux et de 74 vomissures des poussins de la Mouette en Allemagne a montré qu'entre 1er-5e et 30e-35e jours d'âge, le nombre de repas contenant des vers de terre et des poissons augmente principalement au détriment des coléoptères et des larves de tenthrèdes *Tenthredinidae* et des tipules *Tipulidae* [Creutz 1963]. Sur les étangs piscicoles en Hongrie, les poussins ont été nourris principalement avec des coléoptères, des larves de papillons *Agrostis sp.*, de petits escargots et [régulièrement] des cerises. 30 échantillons de nourriture jetée par des juvéniles contenaient env. 140 coléoptères, 11 criquets *Gryllus sp.*, 28 fourmis *Camponotus sp.*, 4 mouches *Asilidae*, 4 phryganidés *Phryganeidae*, 10 bogues [principalement *Pentatomidae*], 4 petits poissons et 1 campagnol *Microtus arvalis* [Keve 1962]. En Tchéquie, les jabots examinés de 22 poussins contenaient 462 insectes, 21 vers de terre et 5 poissons [les goujons *Gobio gobio* et les ablettes *Alburnus alburnus* ; Jirsik 1936].

Les poussins commencent à voler à l'âge de 35 à 42 jours. Après l'acquisition du plumage, ils se réunissent en groupes près de la colonie, souvent près de l'eau, où ils sont nourris par les parents pendant une semaine ou deux. Ils accèdent à l'indépendance avant de commencer la migration.

MIGRATION ET HIVERNAGE

La plupart des oiseaux migrent ; d'autres se déplacent sur de courtes distances à la recherche de la base d'alimentation prospère autant que possible [grandes villes, près des boucheries, des fermes, des dépôts de déchets, des rejets d'eau chaude, etc.]. Ils migrent toute la journée, généralement dans les grandes volées. La migration automnale commence en juillet ou en août, le printemps dure de début mars à la mi-avril. Les populations scandinaves et baltes migrent le long de la côte de la mer du Nord et des Îles Britanniques, le plus loin à la côte nord-ouest de l'Afrique et à travers le continent le long des principales vallées fluviales, sur les côtes de la Méditerranée.

Les aires d'hivernage européennes s'étendent du sud de l'Islande, des Iles Féroé à travers le sud de la Norvège, l'ouest de la mer Baltique, les Balkans et le sud de la Russie vers le sud. La Mouette rieuse est commune en hiver dans la péninsule ibérique et la mer Méditerranée, fréquente au Sénégal, en Gambie, dans la zone d'inondation du Niger au Mali, rarement enregistrée dans le golfe de Guinée, à l'est du Nigéria, en Mauritanie, sur les lacs du nord du Nigéria et du Nil supérieur au Soudan [Morel, Roux 1966, Walsh 1968 d'après Cramp, Perrins 1977-1994, Lamarche 1980, Gore 1981, Bukacińska, Bukaciński 2004b].

Après l'invasion dans les années 70 du XXe siècle, elle hiverne régulièrement sur la côte du Kenya et de la Tanzanie [les aires d'hivernage de cette espèce plus méridionales ; Mann 1976]. Elle migre également plus à l'est – hiverne habituellement sur la côte de la mer Rouge [Smith 1957], ainsi que sur les terres humides et les côtes dans le Moyen-Orient, y compris le golfe Persique et la mer d'Oman [Cramp, Perrins 1977-1994].

Il arrive que les mouettes migrent à travers l'Atlantique et visitent en hiver la côte orientale de l'Amérique du Nord, en particulier Terre-Neuve et la Nouvelle-Écosse, et dans un nombre plus petit la Nouvelle-Angleterre. Probablement, la plupart d'entre eux sont des oiseaux qui nichent en Islande. Cependant, les migrations transatlantiques sont aussi fréquentes pour les mouettes de latitudes plus basses.

Les Mouettes rieuses annelées dans les colonies de reproduction en Pologne, en hiver sont rencontrées dans tous les pays européens à l'ouest, au sud et au sud-est de la Pologne et en Afrique du Nord [Maroc, Algérie et Tunisie], très rarement également en Scandinavie. Elles hivernent aussi souvent sur les côtes, ainsi qu'à l'intérieur des terres. Une partie des oiseaux restent dans le pays, principalement dans les grandes villes et les ports. Les aires d'hivernages des Mouettes rieuses « polonaises » plus septentrionales incluent le sud de la Suède, le Jutland au Danemark, à l'ouest – la côte ouest de l'Irlande, au sud – le Malte, et le sud-est de la Grèce et le Danube à la frontière entre la Bulgarie et la Roumanie.

NOURRITURE

La Mouette rieuse est omnivore. Sa régime alimentaire varie de manière significative selon un certain nombre de facteurs, notamment le lieu, la saison et la disponibilité de nourriture. Elle s'adapte rapidement aux conditions changeantes. Elle se nourrit à tout moment de la journée, même à minuit, à la lumière des feux de port [Cramp, Perrins 1977-1994]. Dans la saison de reproduction, elle cherche de la nourriture le plus souvent dans un rayon de 3 km de la colonie ; bien souvent, elle pénètre la zone dans un rayon de 12 à 30 km [Creutz 1963, Viksne 1970, Isenmann 1977], mois fréquemment jusqu'à 24-30 km, et exceptionnellement [dans le cas des aires d'alimentation très attractives] jusqu'à 30-40 km [Isenmann 1977]. Habituellement, elle se nourrit d'aliments d'origine animale (en particulier les insectes et les vers de terre), souvent d'origine anthropique, fréquemment la charogne. Elle vole également de la nourriture à d'autres oiseaux [le piratage alimentaire]. Parmi les méthodes d'alimentation « classique », on observe le plus souvent :

- 1] la marche, principalement sur les champs [souvent derrière une charrue] et sur les pâturages, principalement dans la végétation, qui ne parvient pas au cou des oiseaux, fréquemment dans l'eau peu profonde et le limon ouvert, où l'oiseau pagaie souvent à la recherche de larves et de l'imago des invertébrés aquatiques [Vernon 1972, Eggers 1974, King 1977 d'après Cramp, Perrins 1977-1994] ;
- 2] la capture à basse altitude, 1-2 m au-dessus du sol [au-dessus des champs labourés ou semés après la récolte] ou de l'eau [eaux stagnantes intérieures, zone de marée, ligne d'impact, sorties d'eaux usées] à une vitesse constante, pas trop grande ; parfois l'oiseau vole

sur place pendant un moment ou freine brusquement et descend pour picorer ; il cueille aussi de la nourriture de la surface de l'eau, comme les bec-en-ciseaux *Rynchops* [Buckley, Hailman 1970] ;

- 3) la capture à moyenne altitude ; pour chasser un insecte ou prendre des fruits, l'oiseau plane dans l'air au-dessus des haies, des cimes des arbres ou s'assied brièvement sur une branche [Beretz 1962b, Vernon 1972] ; de même, il recueille le pain de la main, du sol ou de l'eau ;
- 4) la capture à haute altitude ; l'oiseau utilise des courants d'air, en circulant et effectuant des virages rapides au cours de la chasse aux insectes, principalement aux fourmis *Formicidae* et coléoptères *Melolontha sp.* [Borodulina 1960, Vernon 1972] ;
- 5) l'immersion juste en dessous de la surface de l'eau pour recueillir de la nourriture flottante ; l'oiseau le fait pendant le vol ou en planant dans l'air (à une hauteur allant jusqu'à 2 m au-dessus de l'eau) ; exceptionnellement il peut s'immerger entièrement [p.ex. Vernon 1972] ; dans le nord de l'Italie, l'efficacité de la recherche de nourriture des oiseaux adultes a été deux fois plus élevée que ceux d'un an [1,6 versus 0,8 proie/min ; Frugis 1975] ;
- 6) la recueille des proies de la surface de l'eau en nageant, parfois avec l'immersion de la tête et du cou [Vernon 1972, Frugis 1975] ;
- 7) la récolte de la nourriture dans le bec de l'oiseau qui nage ou court avec sa tête submergée ; commune chez les oiseaux qui se nourrissent dans les marais salants [Crook 1953], ou dans le cas de la recherche de nourriture près des canards et/ou des grèbes [Gatenby 1968, Vinicombe 1976].

Parmi les autres méthodes communes, on peut énumérer le piratage intra et interspécifiques, la recherche dans les sites d'enfouissement, les parcs, les jardins et les sorties d'eaux usées, particulièrement important en hiver [Vernon 1970b, Isenmann 1978], ainsi que la recherche de la nourriture dans les ports et en mer, où les mouettes suivent navires-usines [Bukacińska, Bukaciński 2004b].

Dans la saison de reproduction, le régime alimentaire est généralement dominé par les vers de terre [env. 70–80 % du poids total de la nourriture] et les insectes [jusqu'à 15 % du poids, 80–90 % du nombre total de proies]. En été et en automne, lorsque la végétation est haute et le sol dur, les vers de terre et les coléoptères sont consommés moins souvent, en augmentant la part des fruits, de la nourriture d'origine anthropique et des poissons, qui sont également un aliment important en hiver.

ÉTAT DE LA POPULATION, MENACES ET PROTECTION

Depuis le début du XIXe siècle, la Mouette rieuse étend sa portée en Europe. Dans la seconde moitié du XIXe siècle, elle a commencé à nicher dans les Îles Féroé [depuis 1848, sans interruption depuis 1869], en Finlande et en Norvège [1867]. Au début du XXe siècle, elle a colonisé l'Islande [la première nidification – 1911], dans les années 30 du XXe siècle, l'Allemagne [la côte de la mer du Nord depuis 1931], dans les années 60 du XXe siècle, l'Espagne [1960] et l'Italie [Sardaigne, 1965]. Aussi dehors de l'Europe, l'extension de la portée a été observée. Au tournant des années 60 et 70 du XXe siècle, la Mouette rieuse a colonisé le Groenland [les premières couvées – 1969 et 1973] et Terre-Neuve [1977 ; Cramp, Perrins 1977–1994]. Dans la seconde moitié du XXe siècle, quand il y avait une explosion de son abondance en Europe, les oiseaux ont commencé à occuper de nouveaux habitats de nidification [p.ex. les îles dans les grands fleuves de plaine] dans l'aire de reproduction actuelle [Wesołowski et al. 1984, Bukaciński, Bukacińska 1993a, b, Bukacińska et al. 1995, Bukaciński, Bukacińska 1994, Bukaciński et al. 1994]. L'expansion a été la conséquence de l'introduction dans de nombreux pays de la protection des espèces [la cessation du ramassage

d'œufs et de la destruction de nids]. Le réchauffement du climat [l'effet : l'extension de la portée au nord], la création de nouveaux réservoirs fournissant les aires de repos étendues et sécurisées et l'eutrophisation progressive [la nourriture et les aires de reproduction] et de nouvelles ressources de nourriture [décharges, parcs, fermes, etc.] ont également joué un rôle important. Dans les trois dernières décennies, il y a eu une tendance inégale de variations de l'abondance. Sur la partie de la zone [y compris la Lettonie, le Danemark, la Pologne, la République tchèque, la Suisse, une partie des grandes colonies en Grande-Bretagne et les Länder de l'Est en Allemagne] il y a eu une baisse importante, principalement due à une augmentation de la prédation par les mammifères [principalement le vison d'Amérique et le chien viverrin], et la chaleur de la fin du printemps et de l'été ainsi que la sécheresse [baisse de la disponibilité de nourriture pour les poussins] et le séchage des aires de reproduction et l'augmentation, surtout récemment, de la perturbation par l'homme. Dans d'autres pays, l'abondance est stable [y compris la Russie, la Biélorussie, la Belgique, la plupart des Länder en Allemagne de l'Ouest] ou augmente [y compris les Pays-Bas, la France, une partie des colonies au Royaume-Uni ; Cramp, Perrins 1977-1994, Bukacińska, Bukaciński 2004b, van Dijk, Oosterhuis 2010].

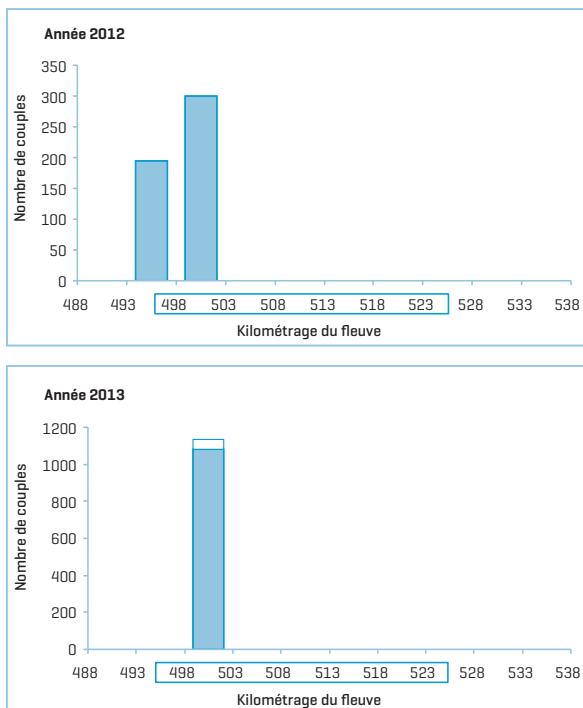
Dans les années 90 du XXe siècle, la population reproductrice européenne a été estimée à 2 300 000-3 000 000 couples. La population de la Mouette rieuse est la plus nombreuse en Russie (400 000-500 000 couples), Allemagne (280 000-350 000 couples), en Pologne, aux Pays-Bas (225 000-275 000 couples), en Biélorussie (180 000-220 000 couples), au Royaume-Uni (190 000 couples), au Danemark, en Suède et République Tchèque [jusqu'à 150 000 couples dans chacun de ces pays], en Finlande (80 000-130 000 couples) et en Ukraine et en Estonie (100 000-110 000 couples). L'abondance des Mouettes rieuses hivernantes en Europe occidentale et méridionale a été estimée à 5 600 000-7 300 000 individus, et autour de la Méditerranée et de l'Afrique du nord-ouest à 1 300 000-1 700 000 [Wetlands International 2002, BirdLife International 2004, Bukacińska, Bukaciński 2004b].

REPARTITION ET ABONDANCE EN POLOGNE

Période de nidification

Dans les années 20 et 30 du XXe siècle, les frontières de la Pologne ont été habitées par 30 000 couples de la Mouette rieuse, principalement en Silésie et dans la région des lacs de Mazurie [Tomiałojć 1990]. Après une forte augmentation de l'abondance dans les années 1970-1980, au début des années 90 du XXe siècle son abondance a été estimée à env. 200 000-300 000 couples [Wesołowski et al. 1984, Tomiałojć, Stawarczyk 2003, Bukacińska, Bukaciński 2004b, Bukaciński et al. 2007]. Plus tard, il y avait localement de très fortes fluctuations de l'abondance, avec une tendance à la baisse globale claire. Actuellement, pas plus de 110 000-120 000 couples nichent en Pologne, soit au moins 20 % de moins que 15-20 ans plus tôt. Sur la section centrale de la Vistule, l'abondance de la Mouette rieuse dans les années 1993-2003 a diminué, en fonction de l'endroit, d'environ 40-100 %. Beaucoup de grandes colonies connues depuis des années dans la Poméranie et la Mazurie [Lac Družno, Łebsko et Oswin et le bassin de la Vistule], la Mazovie [les étangs près de Siedlce] et la Silésie ont cessé d'exister [Bukacińska, Bukaciński 2004b, Bukaciński et al. 2007]. Au début du XXI e siècle, les endroits de la plus grande concentration de l'espèce au cours de la saison de reproduction comprenaient : les îles du lit du cours moyen de la Vistule [10 000-11 000 couples ; Kot et al. 2009], la vallée de la Vistule supérieure [jusqu'à 9 700 couples], la vallée de la Barycz avec les étangs de Przygodzice [8 000-9 500 couples], la vallée de la Skawa inférieure [jusqu'à 6 200 couples], la vallée de la Biebrza avec le marais de Wizna [plus de 4 000 couples] et Gorge de Vistule de la Petite-Pologne, le lac de Trzebielsk et la bouche de Ner dans la Warta [env. 3 500 couples chacune ; Bukacińska, Bukaciński 2004b, Bukaciński et al. 2007].

Sur la section de la Vistule entre les îles de Świder et Pieńków [488e–538e km de la voie navigable] dans les années 2012–2013 la Mouette rieuse n’a habité que la partie sud du fleuve (fig. 1). De grandes fluctuations dans l’abondance et la distribution, caractéristiques de nombreux endroits dans le pays étaient également visibles ici. En 2012, seulement 490–500 couples ont niché : dans trois colonies avec un total d’environ 40–50 couples [496e–497e km], dans un autre endroit – env. 150 couples [497e–498e km] et un autre – 300 couples [499e–500e km]. Un an plus tard, l’abondance a plus que doublé, grâce à la colonie de 1 080 à 1 130 couples (fig. 1).



*Fig. 1. L’abondance et la distribution de la Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus* dans les années 2012–2013 dans la section de la Vistule entre 488e et 538e de la voie de navigation de la Vistule où le projet LIFE+ 09/NAT/PL/000264 intitulé « Protection des habitats d’espèces clés d’oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l’agglomération de Varsovie » est réalisé. La région de la Vistule à l’intérieur des frontières administratives de Varsovie [498e–528e km du fleuve] est marquée par une bordure. Les résultats sont exprimés comme l’abondance dans les sections de 5 km du fleuve, donnant sur la figure le premier kilomètre de chacune des sections. La partie remplie de la barre définit l’abondance minimale, non remplie, l’abondance maximale sur la section concernée du fleuve*

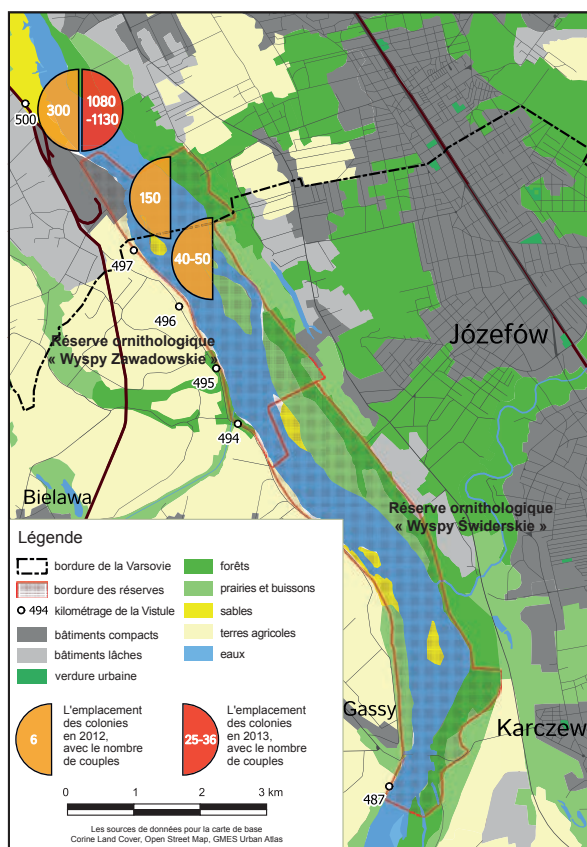
Période postnuptiale

Dans les années 1985–1990 19 000–48 000 oiseaux ont hiverné dans le pays, dont seulement dans le golfe de Gdańsk à la fin des années 80 du XXe siècle, l’abondance a augmenté de 11 000 à 12 500. Elle dépendait de la sévérité de l’hiver. Dans la première décennie du XXIe siècle, des concentrations élevées (jusqu’à 7 000 individus) sur les aires de repos ont été enregistrées sur le réservoir de Dzierżno Duże, près de Gliwice. De très grands troupeaux peuvent être observées dans les grandes villes ou à leur périphérie dans les décharges [Bukacińska, Bukaciński 2004b].

MENACES ET PROTECTION EN POLOGNE

La gamme de menaces pour la Mouette rieuse est assez vaste, mais habituellement spécifique à la région, à l’environnement ou à une colonie particulière, éventuellement à la période analysée. Dans la Vistule moyenne, dans les années 90 du XXe siècle, le problème majeur était le pâturage du bétail

Fig. 2. La répartition des sites de reproduction de la Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus* dans les années 2012–2013 dans la section entre 487e et 500e km de la voie navigable de la Vistule; voir aussi fig. 1



incontrôlé sur les îles, la prédation par les corbeaux et les pies et les inondations. Dans la première décennie du XXI^e siècle, le facteur le plus important limitant le succès de reproduction et causant la mortalité des adultes sur les aires de reproduction était la prédation du vison d'Amérique, du renard et, localement, du chien viverrin. Dans certaines années, des pertes importantes sont toujours causées par la montée des eaux dans la Vistule, tandis que le pâturage du bétail, dont la population dans la vallée de la Vistule a visiblement diminué, a perdu sa pertinence [Bukaciński, Bukacińska 1995, 2001, 2004, 2009]. Une forte prédation des mammifères est la cause de la disparition de nombreuses colonies dans d'autres parties du pays [la Poméranie, la Mazurie, la Polésie, la Silésie]. Dans la vallée de la Bzura certaines colonies ont disparu par suite du séchage des tourbières. La réduction du nombre de colonies sur la section centrale de la Warta a été causée par un changement dans les relations aquatiques dans le bassin [Bukaciński et al. 2007]. Localement, dans les étangs de reproduction, la destruction des colonies et éventuellement le drainage des réservoirs avec une colonie de reproduction peut constituer un problème [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. L'augmentation de l'intensité du tourisme devient un problème croissant, causant l'effarouchement notoire des oiseaux pendant la période de reproduction. Des actes de vandalisme sont aussi constatés : l'écrasement ou la destruction intentionnelle des nids et/ou des œufs des oiseaux.

STERNE NAINES
Sternula albifrons



MONOGRAPHIE

STERNE NAINÉ *Sternula albifrons*

La Sterne naine bénéficie d'une protection totale en Pologne, il est donc interdit de la photographier, filmer pour ne pas perturber des oiseaux, et elle requiert une protection active [Règlement du Ministre de l'Environnement du 6 Octobre 2014 sur la protection des espèces d'animaux – Dz.U. 2014 p. 1348].

Caractéristiques générales

La Sterne naine est la plus petite des sternes nationales, à 1/3 de taille de la Sterne pierregarin *Sterna hirundo*, avec des ailes plus courtes d'env. 40 % et une queue plus courte d'env. 50 %. Les dimensions : longueur du corps de 22 à 25 cm, envergure de 48 à 55 cm, poids de 46 à 72 g. Les mâles sont en moyenne légèrement plus grands et plus lourds que les femelles [de 3 à 5 %]. C'est une espèce bruyante. Elle émet un « kik-kik » aigu et répété mais aussi un « kirrikikki, kirrikikki » et un « kyik » râpeux.

La Sterne naine a un bec proportionnellement plus long et une tête plus grande que les sternes du genre *Chlidonias* [Jonsson 1998, Svensson 2012]. Dans le plumage nuptial, il y a une tache blanche triangulaire sur le front, contrastant avec le chapeau noir sur la tête ; son long bec est jaune avec le bout noir tandis que ses pattes sont jaune foncé. Les deux sexes sont de même couleur. En vol, l'oiseau se distingue par ses coups rapides et énergiques des ailes étroites. En chassant, elle survole souvent dans l'air, puis pique dans l'eau et plonge. Généralement, cette manœuvre est répétée à plusieurs reprises ce qui ressemble un peu à la chasse du Faucon crécerelle *Falco tinnunculus*.

Le duvet des poussins est plus court que chez les autres sternes, avec des extrémités fines, semblables aux cheveux, assez difficile et « épineux » au toucher. Au-dessus, il est de couleur sable chamois à crème pâle, avec de petites taches et des spots noirs sur la tête et le dos, parfois disposées en un motif. Le dessous du corps – uniformément blanc ou crème, sans couleur sombre sur la gorge, presque toujours présente chez les poussins de la Sterne pierregarin et la Sterne arctique *Sterna paradisica* [Fjeldsâ 1977]. Son iris est brun foncé, son bec gris beige avec l'extrémité brun foncé ou noire. Ses pieds sont de couleur beige-rose pâle.



Un oiseau adulte sur l'aire de reproduction

CARACTÉRISTIQUES DE L'ESPÈCE, MODE DE VIE

La Sterne naine a une activité diurne. Elle constitue généralement une espèce sociale, surtout pendant la période de reproduction et sur les lieux de couchage. Mais elle ne crée pas, contrairement à d'autres *Sternidae*, de groupes très nombreux recherchant de nourriture. Pendant la reproduction, il s'agit généralement de 2 à 4 individus, et souvent les oiseaux cherchent de nourriture seuls.

Les groupes migrateurs printaniers et automnaux comptent plusieurs oiseaux (moyenne 3-4). Parfois, la Sterne naine se déplace dans les troupes avec d'autres espèces de sternes, moins fréquemment avec les goélands.

Une faible abondance, un manque d'attachement au lieu de naissance et de nidification, et une grande mobilité des oiseaux, même au sein d'une même saison de reproduction, entravent grandement la collecte d'informations détaillées sur la démographie, les migrations et l'hivernage. Dans les années 1935-2008, 2407 Sternes naines ont été baguées en Pologne (dont 1789 après 1980), dont seulement 556 adultes (346 après 1980). Après 1980, au moins la moitié des oiseaux ont été bagués dans des colonies de reproduction sur les îles de la Vistule moyenne entre Puławy et l'estuaire de la Pilica [371e-457e km du cours de la rivière]. À la fin de 2008, nous n'avons reçu de tous les Sternes naines baguées en Pologne que 89 messages de retour (nombre d'oiseaux capturés au moins une fois après le baguage), y compris 42 messages provenant des oiseaux annuels. 66 % d'entre eux provenaient de notre pays, 19 % de l'Allemagne, et les autres étaient des oiseaux individuels [1-3] capturés à nouveau en France, en Danemark, en Espagne et aux Pays-Bas. Parmi les messages de retour de 47 oiseaux plus âgés d'un an, plus de 87 % provenaient de Pologne [41 observations], trois oiseaux ont été capturés en Allemagne, deux en France et un aux Pays-Bas [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ. sur la base de messages de retour de la Station ornithologique de Górki Wschodnie].



Un oiseau adulte pendant la chasse aux poissons

Bien que les données à long terme soient résiduelles, on peut conclure que l'espèce est à long terme. Le plus âgé oiseau bagué et repris a plus de 21 ans [Fasola, Guzman, Roselaar 2011]. Par contre, nous n'avons trouvé aucune information sur la mortalité des oiseaux dans différentes classes d'âge. Les Sternes acquièrent la maturité sexuelle à 2 ou plus fréquemment à 3 ans.

MILIEU DE VIE

Période de nidification

Dans le Paléarctique occidental, la Sterne naine niche aussi facilement à l'intérieur du continent, ainsi que sur les côtes de l'océan, aussi bien dans un climat tempéré frais, que sur les steppes et dans la zone méditerranéenne. Généralement, elle habite les plaines, mais a également été vue à la hauteur d'env. 2000 m sur un lac de montagne en Arménie [Dementiev, Gladkov 1951]. Elle habite plus souvent le continent que des îles. Dans des conditions favorables, elle occupe les lits de plus grandes rivières et les lacs. Elle préfère fortement des ceintures de petites pierres et des ceintures basses ainsi que des plages de sable coquilleuse près de l'eau claire et peu profonde salée ou fraîche, qui est un bon terrain pour la nourriture de cette espèce. Au Royaume-Uni et en Irlande, 72 % des colonies de reproduction se trouvaient dans les zones avec une hauteur de moins de 1,5 m au-dessus du niveau d'eau élevée et 63 % - de moins de 18 m du bord de la mer [Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

Seulement dans des circonstances exceptionnelles, les oiseaux nichent à l'intérieur des terres dans l'herbe et la boue sur les îles de réservoirs ou dans les champs de céréales. En Italie, elles choisissent des endroits où la couverture végétale est inférieure à 10 %, une moyenne de 16 cm au-dessus du niveau d'eau et jusqu'à 250 cm du bord de la mer [Fasola, Canova 1991, 1992]. Dans le delta de l'Évros en Grèce, la plupart des nids ont été construits par les sternes sur le sable [45 %],

le sable avec boue [27 %], ou sur le sol avec des coquilles [18 %], la couverture végétale dans ces régions se situant entre 1,5 % et 46 %, en prenant la valeur moyenne de 15 % [Goutner 1990].

En Pologne, cette espèce habite les sections en circulation de grands fleuves, où elle niche sur les îles sablonneuses, les pâturages inondables et les dunes riveraines [Winięcki 2004, Wilk et al. 2010]. Sur la côte de la Baltique, elle préfère de vastes plages sablonneuses, en particulier sur les bancs de sable des lacs côtiers. Dans la Vistule moyenne, elle occupe presque exclusivement des îles basses sablonneuses sans végétation ou avec sa part très faible [10 %]. Ces endroits constituent de 80 à 95 % de l'ensemble habité par cette espèce [Wesołowski et al. 1985, Bukaciński, Bukacińska 1994, mat. non publ.]. En outre, on observe, quoique rarement, les tentatives de coloniser des habitats anthropiques, y compris les réservoirs sur les rivières, les étangs, les sablières et les gravières, les mines de charbon abandonnées et les décanteurs d'eaux usées.

Période postnuptiale

En dehors de la saison de reproduction, la Sterne naine peut être trouvée principalement pendant la nourriture [parfois avec la Sterne pierregarin] sur les côtes de la mer et des estuaires de grands fleuves. Les oiseaux n'évitent pas des ports, des chenaux de marée, des lagunes côtières et des marais salants [Heath, Evans 2000, Winięcki 2004, Wilk et al. 2010, Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

En Pologne, la Sterne naine arrive dans les lieux de reproduction d'habitude au début de Mai, rarement plus tôt. Sur les îles de la Vistule moyenne, la saison de reproduction dure de la mi-Mai à la fin de Juin, avec le pic de ponte de la fin Mai à la mi-Juin [Bukaciński, Bukacińska 1994, mat. non publ.]. Dans la phénologie de reproduction entre les saisons, de grandes différences liées principalement à la dynamique du niveau d'eau du fleuve [fréquence et quantité d'engins], et des conditions météorologiques dans la seconde moitié du mois de Mai [température et précipitations] sont caractéristiques.

Densité des nids

Au milieu des années 90, sur les îles de la Vistule moyenne, au-dessus de Varsovie [entre Puławy et Varsovie-Siekierki] la densité des nids a changé en moyenne de 10 à 11 couples/10 km du cours du fleuve à 76–79 couple/10 km et au-dessous de Varsovie [entre Varsovie-Żerań et Płock] – de 10 à 12 couples/10 km à 20 couples/10 km [Bukaciński et al. 1994, Chylarecki et al 1995, Keller et al. 1999, Keller, Bukaciński 2000]. En 2009, dans les mêmes parties du fleuve, nous avons observé une densité de 16 couples/10 km à 36 couples/10 km au-dessus et de 10 à 11 couples/10 km à 30–31 couples/10 km au-dessous de Varsovie [Kot et al. 2009]. Les distances entre les nids les plus proches dans les colonies sont très diversifiées, au cours de l'année et dans un seul environnement. Les plus petites s'élèvent à environ 0,5–0,6 m [mais généralement plus de 2–3 m], et les plus grandes – jusqu'à 35 m [Russie, Allemagne, Italie, Pologne – la Vistule moyenne]. La distance moyenne entre les nids voisins dans les colonies varie de 1,14 m à l'ouest de l'Allemagne, de 1,3 m sur la mer Noire et de 2,8 à 4,0 m dans



Les bancs de sable bas sans végétation, parfois avec des gravats portés par l'eau sont les habitats de reproduction de la Sterne naine sur les îles de la Vistule moyenne. Les oiseaux établissent des colonies le plus souvent assez près de l'eau



Le comportement de reproduction dans les colonies de la Sterne naine – une couvée de deux femelles. L'aspect des œufs indique clairement que chaque femelle a pondu deux œufs. Le plus souvent, ce sont les deux femelles qui prennent soins du nid, moins fréquemment un couple hétérosexuel ou trois oiseaux: un couple hétérosexuel et l'autre femelle



Le comportement de reproduction dans les colonies de la Sterne naine – le parasitisme reproducteur interspécifique. Le Petit Gravelot a abandonné deux œufs dans la couvée de la Sterne naine avec deux œufs

certaines colonies en Italie et sur la Vistule, à 8,0–9,5 m dans les autres colonies en Italie et sur la Vistule et 13,0–19,0 m en Angleterre et en Allemagne [Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

Nid, œuf, poussins

Sur les îles de la Vistule moyenne, comme dans les vallées d'autres grands fleuves non régulés de l'Europe, les nids sont placés uniquement sur un sol solide, dans un espace ouvert, habituellement sur les îles très basses. Les deux partenaires construisent d'habitude 2–3 nids à l'intérieur du territoire. La femelle pond des œufs dans l'un de ces nids, celui qu'est le meilleur dans le moment.

Le nid a une forme d'un trou régulier creusé dans le sable, le gravier ou la boue craquelée, généralement loin de l'eau. Le revêtement, le cas échéant, est très clairsemé, généralement composé de plusieurs graminées. Les dimensions du nid : trou d'un diamètre externe de 10 à 13 cm, profondeur 2,5–3,5 cm, hauteur 0,0–1,5 cm.



Le comportement de reproduction de la Sterne naine – le parasitisme reproducteur interspécifique. Le femelle de la Sterne pierregarin a abandonné un œuf dans le nid de la Sterne naine



La couvée de la Sterne naine – le parasitisme reproducteur interspécifique. Le nid est en forme d'un trou peu profond dans le sable sans revêtement et matériel végétal sur les bords de la coupe

Les œufs sont généralement hétéropolyaires, presque elliptiques, allongés. Parfois, il y a des œufs homopolyaires, ovales, avec deux pôles francs. Ils n'ont jamais de forme de poire, ce qui les distingue des œufs des pluviers *Charadrius spp.* et du Chevalier guignette *Actitis hypoleucos*. La croûte est douce, lisse et non brillante. Leur couleur est très claire, de crème pâle à chamois jaune, jaune-vert ou bleu crème. Les taches doubles sont gris clair ou gris foncé, petites, de forme irrégulière, et les taches superficielles sont marronnes foncées et marronnes, irrégulières, généralement sous la forme de blots et de virgules. La taille moyenne des œufs [longueur x largeur] : 32 mm x 24 mm [29-37 mm x 21-26 mm], poids moyen 10 g [8-13 g ; Harrison 1975, Fasola, Guzman, Roselaar 2011, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. La femelle pond une fois par année. Après la perte, la couvaison peut être répétée. Cependant, contrairement à la plupart des espèces de goélands et de sternes, elle a parfois lieu non pas à proximité, mais des centaines de kilomètres de la première ponte. L'un des couples qui a perdu sa couvée au début de Juin sur les îles de la Vistule, a été attrapé déjà trois semaines plus tard dans le nid en Italie (!). Toutefois, si les oiseaux répètent la ponte sur les îles de la Vistule, parfois, ils peuvent être trouvés même dans la seconde moitié de Juillet. La couvaison complète se compose principalement de trois, moins fréquemment d'un à deux, dans des cas exceptionnels de quatre à cinq œufs [les couvaisons de 2 femelles ou le parasitisme de reproduction]. La taille moyenne de la couvée dans différentes colonies varie de 2,0 à 2,1 [Angleterre, Écosse] de 2,43 à 2,56 œufs [Angleterre, Irlande, Crimée], et la part des couvées de 3 œufs est de 65 à 75 %. Les couvaisons répétées ont souvent moins d'œufs. La femelle pond ses œufs à des intervalles de 1 à 2 jours ; la couvaison de 3 œufs est généralement complète dans 4-5 jours [Fasola, Guzman, Roselaar 2011, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. On peut rencontrer des couvaisons mixtes de la Sterne naine avec d'autres espèces, le plus souvent avec la Sterne pierregarin, moins fréquemment avec les pluviers, très rarement avec le Goéland cendré *Larus canus* et la Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus* [Bukaciński 1993].

L'incubation qui dure de 18 à 23 jours commence habituellement après la ponte du premier (moins fréquemment deuxième) œuf. L'incubation implique à la fois les femelles et les mâles, habituellement à une part légèrement plus grande de la femelle. Les poussins éclosent habituellement presque de manière synchrone.



Le poussin de la Sterne naine peu après l'éclosion



Un poussin dans la deuxième semaine de vie



Un poussin dans la troisième semaine de vie, peu de temps avant l'acquisition de la capacité à voler

Les poussins sont nidifuges. Pendant une longue période, ils ont besoin d'être nourris et gardés par les deux parents ; dans la première semaine de vie, ils sont souvent encore chauffés. Ils quittent leur nid à l'âge de quelques jours et se cachent dans les environs de coquillages, de galets ou de végétation basse. Ils grandissent assez lentement en atteignant leur poids maximum dans le 10-12 jour de leur vie. La capacité de voler est le plus souvent atteinte dans l'âge de 19 à 23 jours. L'âge de l'indépendance est incertain. Nous savons seulement qu'au moment de la migration, qui a lieu peu de temps après la couvaison, les oiseaux forment souvent des groupes familiaux [Soikkeli 1962].

Le succès de reproduction de la Sterne naine est très variable et étroitement lié au degré de perturbation des lieux de reproduction par l'homme, aux marées ou aux montées des eaux, aux vents forts et à l'intensité de la prédation. En Angleterre, par sept années consécutives, le succès d'éclosion des poussins dans une colonie était de 15 à 76 %, le succès de plumage des poussins, de 5 à 46 %, et le nombre moyen des poussins emplumés par couple variait de 0,03 à 0,4. En Irlande, les différences étaient encore plus grandes. Dans les trois ans, le succès de plumage des poussins dans une colonie était de 0 à 1,21 juvénile/couple [Fasola, Guzman, Roselaar 2011]. Une situation similaire peut être observée dans les colonies sur les îles de la Vistule moyenne. Dans certaines années le succès de reproduction est égal ou proche de zéro, dans d'autres années les oiseaux élèvent les poussins. Mais ce n'est jamais une valeur élevée ; elle ne dépasse généralement pas 0,20-0,25 de juvénile emplumé par couple [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

En Angleterre, les montées des eaux et la prédation de l'Huître *Haematopus ostralegus* sont pour la plupart responsables de la perte des couvées. Au pays de Galles, le problème principal sont les renards *Vulpes vulpes*, les rats *Rattus spp.*, les chiens *Canis familiaris*, les chats *Felis catus* et la Pie *Pica pica*. En Italie, la prédation du Goéland pontique *Larus cachinnans* sur les œufs et les poussins peut conduire à une perte de 100 % de couvées ; localement, les pertes sont également causées par le Faucon crécerelle *Falco tinnunculus*, le Busard cendré *Circus pygargus*, le Goéland railleur *Chroicocephalus genei* et la Sterne hansel *Gelochelidon nilotica* [Thomas, Richards 1977, Fasola 1986, Fasola, Canova 1996, Volponi et al. 1998]. Sur le Hiddensee en Allemagne, la plupart des pertes d'œufs et de poussins sont causées par les renards et les goélands, et au delta de l'Evros en Grèce, par les rats, les renards, les corvidés *Corvidae*, les mouettes et les inondations [Schmidt, Siefke 1981, Goutner 1990].

Dans des colonies sur les îles de la Vistule, les facteurs responsables de la destruction des couvées sont similaires à ceux qui sont trouvés dans les colonies sur la mer du Nord en Allemagne. En plus des montées des eaux, qui provoquent les plus grandes pertes, ce sont les renards, les corbeaux (principalement les pies et les corneilles *Corvus cornix*) et les goélands (surtout le Goéland argenté *Larus argentatus*, le Goéland pontique, moins fréquemment le Goéland cendré ; Bukaciński, Bukacińska 1994, 2001, 2009, Bukaciński, Bukacińska, Buczyński 2012, 2013)

). Les dommages sont également causés par le vent qui couvre les nids, et ces dernières années de plus en plus souvent, par le développement du tourisme et la perturbation humaine des oiseaux (quads, jeeps, motocross), qui conduisent parfois à un abandon des colonies entières [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

MODÈLES SOCIAUX ET COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS

La Sterne naine est une espèce généralement monogame, les changements de partenaires, sont enregistrés plus souvent que dans d'autres espèces de sternes et de goélands *Laridae*. Elle niche dans de petites colonies lâches ou isolées. Elle forme habituellement des colonies monospécifiques, avec une population de plusieurs couples. Toutefois, elle n'évite pas de nicher dans des colonies mixtes avec d'autres espèces de sternes, mouettes, huîtres, avocette *Recurvirostra avocetta* et chevalier gambette *Tringa totanus*. Sur le littoral de la mer du Nord, 60 % des colonies monospécifiques avaient une population de moins de 10 nids, dont 42 % - moins de 5 nids. Aussi en Irlande

et en Angleterre, la Sterne naine niche le plus souvent en groupes de moins de 10 nids, et 50 % de la colonie ne dépasse pas le nombre de 4 nids. Les plus grandes colonies ont été enregistrées à ce jour en Italie [de 970 à 2440 couples dans le delta du Pô].

Sur les îles de la Vistule, les colonies sont toujours petites, généralement jusqu'à 10 nids [Wesołowski et al. 1985]. En 2009, ces groupements représentaient 65 % de tous les groupes, et les plus grands avaient de 25 à 32 nids [Kot et al. 2009]. Plus souvent qu'ailleurs, on rencontre ici des colonies mixtes [généralement plus de 50 % de toutes les colonies enregistrées dans une année donnée]. D'habitude, la Sterne naine niche sur la périphérie de la colonie de la Sterne pierregarin, souvent en compagnie du Petit Gravelot *Charadrius dubius* et/ou du Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*. Elle est moins commune à la périphérie de petites colonies du Goéland cendré ou de la Mouette rieuse [Wesołowski et al. 1985, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Comportements antagonistes

Les comportements antagonistes sont exprimés à la fois par les attaques, les courses et les combats, ainsi que sous la forme de poses et de cris. Ni le mâle, ni la femelle ne passent beaucoup de temps à la défense du territoire. L'intensité de comportements agressifs par rapport aux intrus [principalement des oiseaux adultes qui nichent à proximité, éventuellement des oiseaux étrangers sans couple ou après la perte de couvée] est similaire dans les deux sexes et augmente après l'éclosion de poussins. La plupart des batailles ont lieu à la volée. Des attaques sur la terre sont rarement observées plus fréquemment dans les lieux d'alimentation que de nidification. Les poussins errants sont souvent ignorés en dehors de leur propre territoire, mais le plus souvent sont attaqués par d'autres couples [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Comportements anti-prédateurs

L'oiseau dans la colonie, qui est le premier à détecter le danger inconnu, se lève au vol, et émet un appel d'avertissement. En réponse au vol, tous les oiseaux dans le voisinage s'élèvent – d'abord ceux non assis sur des œufs, puis les autres, volent bas, à une hauteur de 2 à 5 m, en émettant un appel d'avertissement jusqu'à ce qu'ils identifient la menace. Si le prédateur est un oiseau qui était assis sur le sol dans la colonie [p.ex. mouettes, faucons *Accipitrinae*, hiboux *Strigiformes*, corbeaux], les sternes se blottissent en petits groupes, puis plongent successivement dans sa direction, tout en émettant un cri d'avertissement ; elles frappent souvent les jambes de l'intrus. Une stratégie similaire est adoptée pour décourager les mammifères [renards, chiens, mustélidés *Mustelidae*]. En cas d'attaque de l'homme, elles descendent en piqué et le malmènent, en volant juste au-dessus de sa tête et émettant le cri aigu. Moins fréquemment, elles frappent leurs pieds, mais le plus souvent si elles repoussent des oiseaux et des mammifères, elles déféquent dans sa direction. Les poussins, en entendant le cri d'avertissement de leurs parents, adhèrent au sol et restent immobiles [Bukacińska, Bukaciński 1996, Bukaciński, Bukacińska 1996, Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

Comportement au sein du couple (hétérosexuel)

Les couples se forment peu après l'arrivée des lieux d'hivernage. Ils sont précédés par la parade nuptiale qui a lieu à la fois dans l'air et sur le sol. Le rituel se poursuit pendant toute la saison de reproduction, même après la ponte, qui survient



La réaction la plus courante de petits poussins de la Sterne naine au cri d'alarme des parents consiste à trouver un abri et rester immobiles jusqu'à ce que le danger soit passé

après 2–3 semaines de l'arrivée. D'habitude, elle commence dans l'air. D'abord, les mâles attirent l'attention des femelles avec des courses aériennes auxquelles participent de 2 à 8 oiseaux. Le premier porte un poisson dans son bec, l'autre volent derrière lui, en émettant un trille, un « advertising call ». La poursuite peut prendre jusqu'à 10–15 minutes. Plus tard, un mâle portant un poisson et une femelle le pourchassant, rarement deux, participent aux vols nuptiaux. Le mâle émet un « advertising call » et la femelle qui le suit, s'élève avec des battements rapides des ailes à une hauteur d'une grande spirale même au-dessus de 100 m, et le mâle s'envole et commence à monter en flèche, les ailes repliées, et la femelle l'imité. Ce vol peut être entrecoupées de vol actif, pendant lequel les oiseaux frappent les ailes de manière trop lente et profonde. Le couple vole vers le bas en zigzag, en se liant et séparant en alternance ; il émet un « advertising call » [Fasola, Guzman, Roselaar 2011, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].



Bien que déjà dans les premières heures de vie les poussins sont capables de migrer seuls, d'habitude ils ne quittent pas leur territoire; ils sont souvent chauffés par leurs parents

La parade nuptiale sur le terrain a lieu habituellement après un vol, mais parfois c'est la première étape du rituel de l'accouplement. Leur partie intégrante est l'alimentation nuptiale. Le mâle atterri près de son élué avec un poisson dans son bec, en émettant un « advertising call ». Ensuite, il commence à « danser » autour de la femelle, en prenant des poses rituelles, et si elle accepte son prétendant, assume une posture caractéristique et parle de la voix suppliante. Dans la période précédant la ponte des œufs, l'effet final d'alimentation nuptiale est souvent la copulation. Le mâle monte sur la femelle par derrière et s'assoit sur ses jambes pliées, tout en tenant un poisson dans son bec. Parfois la femelle prend le poisson et jette le mâle. Après un accouplement réussi, le mâle reste souvent sur le territoire et copule plusieurs fois. Parfois, la partenaire peut être couverte par un mâle sans poisson, mais il semble que ce cadeau est une condition préalable à la copulation réussie [Fasola, Guzman, Roselaar 2011, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Le comportement alimentaire n'est pas lié uniquement à l'accouplement. Sa fréquence augmente jusqu'à la phase d'incubation initiale, quand il a lieu même tous les 5 à 10 minutes. Après six jours de la couvaison complète, quand le mâle commence à incuber les œufs plus souvent, le nombre de nourriture diminue. Parfois (bien que rarement) le mâle continue ce rituel après l'éclosion des poussins [Fasola, Guzman, Roselaar 2011, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Relations familiales au sein de la couvée

La vocalisation dans la coque, comme chez d'autres *Lari*, commence quelques jours avant l'éclosion. C'est le signal pour les parents de changer le comportement de l'incubation à l'acceptation et la nourriture des poussins [Saino, Fasola 1996]. Déjà des poussins de quelques heures stimulent leurs parents à nourrir, en tapant sur la fin du bec et en émettant la voix plaidante. Le mâle parfois après avoir arrivé du lieu d'alimentation, passe la nourriture à la femelle qui la donne aux juvéniles. Les parents commencent à reconnaître leurs juvéniles généralement au troisième jour de leur vie. Les poussins apprennent la voix des parents dans le premier, et au plus tard le deuxième jour de leur vie. Le deuxième jour, ils sont déjà très mobiles et s'éloignent souvent à une petite distance du nid. Après quelques jours, les poussins d'une couvée se dispersent et résident seuls sur le territoire de nidification. La nuit, les parents restent avec les enfants ; la première semaine ils font des trous pour les chauffer. Dans le mauvais temps, les juvéniles peuvent être chauffés par les parents jusqu'à l'âge de 20 jours.

Les mâles fournissent environ deux fois plus de victimes que les femmes, et celles-ci consacrent beaucoup plus de temps pour chauffer leurs poussins. Le nombre total de victimes apportés par les parents augmente de l'éclosion à 5-6 jours d'âge des poussins ; puis il diminue. La diminution du nombre de victimes est largement compensée par leur plus grande taille [Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

Il arrive que les poussins mal nourris par leurs parents quittent leur territoire à la recherche de possibilités pour adoption. En Italie, jusqu'à 20 % de poussins éclos ont été à la recherche d'un meilleur soin ; 62 % de poussins adoptés sont restés. Cette tactique des poussins est active mais risquée, parce que sur les territoires étrangers leur taux de mortalité [40 %] est plus élevé que la mortalité des poussins résidents [23 %]. Les adoptions sont un comportement inadapté pour un couple qui adopte un poussin étranger, car elles augmentent le risque de mort de leurs petits, ils reçoivent des soins pires [fréquence inférieure de nourriture, concurrence accrue pour la nourriture entre les poussins, etc.]. Malgré cela, les oiseaux s'engagent à adopter, car ils évitent de cette manière toute confusion et l'agressivité envers leurs propres poussins [Saino et al. 1994].

Environ 20 jours d'âge, les juvéniles commencent pour la première fois à voler ; après 23 jours, ils pratiquent déjà la plongée de l'air, mais toujours sans aucun rapport avec la nourriture. Dans la quatrième semaine de la vie, ils suivent leurs parents vers les aires d'alimentation, où ils sont encore alimentés [Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

MIGRATION ET HIVERNAGE

La Sterne naine est une espèce hautement migratoire, bien que dans la Pologne son vol soit invisible. La dispersion des familles après la reproduction peut commencer dans la première moitié de Juillet, mais le plus souvent a lieu à la fin du mois. Le vol dure jusqu'au début d'Octobre, et son pic a lieu en Août. Les juvéniles commencent leur voyage probablement plus tôt que les oiseaux plus âgés. Dans son cours, souvent des chambres communes, au nombre de plusieurs dizaines d'oiseaux se créent. Elles se réunissent ensuite dans des espaces ouverts ; elles préfèrent les cailloux, le sable, la terre inondée par les marées près de la ligne des hautes eaux et les marais salants [Winięcki 2004, Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

Les oiseaux des populations d'Europe occidentale migrent vers le sud principalement le long de la mer Baltique, la mer du Nord et les côtes Atlantiques. On observe moins fréquemment le vol à travers l'intérieur des terres, le long des vallées des fleuves et lacs, vers la Méditerranée. La Sterne naine est en Septembre et Octobre un migrateur commun dans la péninsule des Balkans, à Gibraltar, en Tunisie et au Maroc. Elle hiverne en Mauritanie et au sud de celle-ci, jusqu'au Golfe de Guinée. Elle est fréquente au Sénégal, et est également rencontrée au Ghana [Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

Le vol printanier en Avril et Mai est clairement plus rapide et plus compact que celui automnal ; il se fait presque entièrement le long des côtes. Les oiseaux à la 1ère année de vie peuvent rester sur les lieux d'hivernage, ceux de 2 ans visitent souvent d'autres régions que leur lieu d'éclosion. Il y a un fort manque d'attachement pour le lieu de naissance. Les sternes de la population d'Europe orientale [habitant les zones à l'est de la Pologne] sont trouvées sur les vols sur le Bosphore, la Turquie et le Chypre ; elles pénètrent aussi le Nil et la mer Rouge. Elles paraissent souvent en Egypte, hivernent au sud de l'Egypte jusqu'à la Somalie [Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

NOURRITURE

La nourriture principale des Sternes naines sont de petits poissons et des invertébrés, principalement des crustacés et des insectes. Habituellement, les oiseaux se nourrissent seuls, rarement en petits groupes, souvent distribués. Parfois, elles sont trouvées dans les troupeaux mixtes avec d'autres sternes du genre *Sterna*.

À la recherche de nourriture dans l'eau, la Sterne naine vole à une hauteur de 5 à 7 m. Avant l'attaque, elle flotte dans l'air pendant quelques secondes (en général 3–8), puis plonge presque verticalement, avec immersion partielle ou totale. Parfois, en voyant la victime, elle descend lentement presque à la surface de l'eau et finit son attaque avec piquage vertical sous l'eau. Elle attrape un poisson à la fois. Succès de la chasse des sternes qui se nourrissent dans la mer du Nord au cours de la saison de reproduction était de 17 à 60 % (en moyenne 40 %).

En attrapant des insectes, l'oiseau les cueille depuis le sol et l'eau ; il peut aussi les enlever de plantes. Il chasse souvent sa victime dans l'air, ou vole en zigzaguant juste au-dessus de l'eau et le cueille par son bec, comme les sternes du genre *Chlidonias*. Dans la période de reproduction, la sterne nourrit près des lieux de reproduction, généralement pas plus de 3 km de la colonie, et n'atteint jamais la mer de plus de 1,5 km du littoral (Fasola, Guzman, Roselaar 2011).

La fréquence d'alimentation des poussins est plus élevée le matin et l'après-midi, moins dans le milieu de la journée. Elle augmente avec l'âge de 1,85 à 2,7 d'alimentation/h pour les poussins de 1 à 5 jours, par 4–5 alimentations/h pour les poussins de 6 à 10 jour, à 9,0–10,5 alimentations/h pour les poussins de 20 à 11 jours d'âge. La longueur des victimes données aux poussins ne dépend que légèrement de leur âge et est de 1 à 9 cm (5–6 cm en moyenne).

La présence de la victime principale dans le régime alimentaire varie considérablement. Dans le delta du Pô et la zone lagunaire de Venise, 81–90 % de la nourriture des sternes étaient des poissons marins, 4–19 % des crustacés, seulement 3 % des poissons d'eau douce. Au Royaume-Uni, 97 % des colonies isolées de sternes ont été nourri de crustacés, 2 % de poisson et 1 % de coquillages, en Écosse 95 % de poissons de la mer, et à seulement 5 % de crustacés. Le régime alimentaire des sternes colonisant l'intérieur des terres de l'Ukraine a été basé sur les poissons – plus de 90 % (principalement carpe *Cyprinidae*, ablette *Alburnus alburnus* et brochet *Esox lucius*) – et complété par des insectes, principalement les fourmis, les larves de libellules *Odonata* et les crustacés. En Crimée, en un seul endroit, 91 % des estomacs et des pelotes de réjection contenaient les poissons et 27 % des pelotes de réjection les crevettes et les crabes, tandis que dans un autre endroit, sur les marais salants, 99 % des pelotes de réjection des insectes, 54 % des poissons, et seulement 2 % les crustacés (Fasola, Guzman, Roselaar 2011).

ÉTAT DE LA POPULATION, MENACES ET PROTECTION

Sur les côtes, on peut observer de petits changements dans la distribution de la portée de reproduction des Sternes naines, contrairement à l'intérieur des terres de l'Europe centrale, où au cours des XIXe et XXe siècles, la portée a diminué en raison de la régulation des rivières. Actuellement, env. 70 % des nids de la population mondiale se trouvent dans la région méditerranéenne. L'abondance de la population européenne est estimée à 28 000–50 000 couples. La sterne est la plus nombreuse en Turquie (5 000 à 15 000 couples), en Russie (5 000–9 000 couples), en Italie (3 000–6 000 couples), en Espagne (2 500–3 000 couples), en Grèce et en France (1 000–2 000 couples), ainsi qu'en Pologne et en Biélorussie (800–1 000 couples). En Afrique de l'ouest et du sud-ouest, où hivernent les oiseaux de lieux de reproduction de l'Europe occidentale, du Nord de l'Europe et l'Afrique du Nord, chaque année env. 31 000 à 37 000 individus y séjournent. À son tour, sur la mer Rouge, dans la péninsule arabique et en Afrique de l'Est, où viennent des sternes de l'Europe du sud-ouest et de la partie orientale de la mer Méditerranée et Noire, hivernent env. 64 000 à 127 000 individus (BirdLife International 2004, 2015, Winięcki 2004, Fasola, Guzman, Roselaar 2011).

En Europe, on observe une diminution à long terme dans la population reproductrice. Au cours des 150 dernières années, de nombreux sites à l'intérieur des terres ont disparu. La Sterne naine ne niche plus en Hongrie, en Autriche, à Chypre, et également hors d'Europe en Géorgie, en Syrie et au Liban. Dans de nombreux endroits, où elles sont restées, la baisse d'abondance est observée

aussi dans les régions littorales, y compris le Royaume-Uni, l'Irlande, la France, le Belgique, les Pays-Bas, l'Allemagne de l'Ouest, l'Espagne et l'Italie [BirdLife International 2004, 2015, Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

Les facteurs les plus importants qui influent sur la régression de la population des espèces sont : l'augmentation de la pression humaine sur les plages, les perturbations et les changements d'habitat qui détruisent définitivement les zones de reproduction clés [en raison de la disparition de pâturage, le boisement de friches, et notamment la régulation ; Chylarecki et al. 1995, BirdLife International 2004, 2015, Winięcki 2004, Bukaciński, Bukacińska 2001, 2004, Bukaciński, Bukacińska, Buczyński 2011, Fasola, Guzman, Roselaar 2011].

REPARTITION ET ABONDANCE EN POLOGNE

Période de nidification

La population de l'intérieur des terres de la Sterne naine habite principalement le lit de la Vistule, en particulier son cours moyen, entre l'estuaire de San et Płock. Elle habite également la Bug inférieure et la Narew supérieure, la partie inférieure de l'Oder et le milieu et l'embouchure de la Warta. Des postes dispersés sont également connus dans la vallée de la Pilica, la Noteć et la San inférieure et dans les réservoirs dans le centre et le sud du pays [réservoirs : Sulejów, Jeziorsko, Mietków et Nysa]. Au cours des dernières années, certains postes isolés ont été trouvés dans les habitats anthropiques [réservoirs d'eaux usées, colons, gravier] en Poméranie occidentale et dans la Grande Pologne. Sur la côte, l'espèce est très faible ; le seul lieu de reproduction majeur (40-45 couples), est situé à l'estuaire de la Vistule [Keller et al. 1999, Keller, Bukaciński 2000, Antczak 2007a, Bukaciński 2008, Kot et al. 2009].

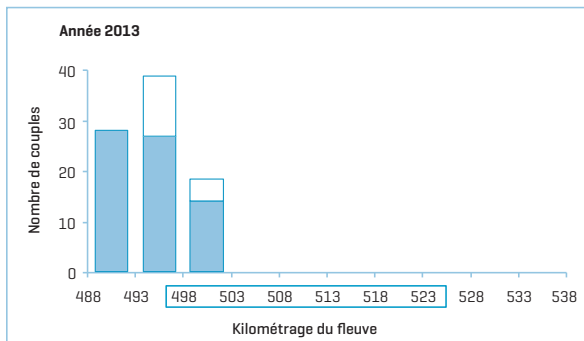
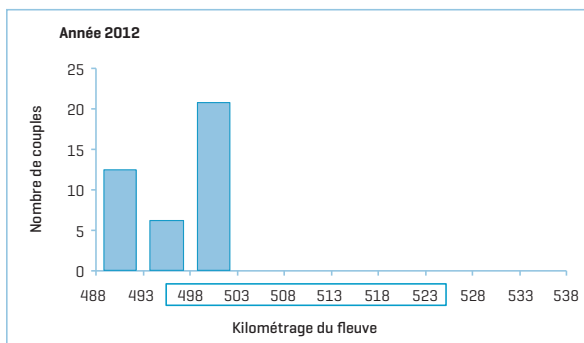
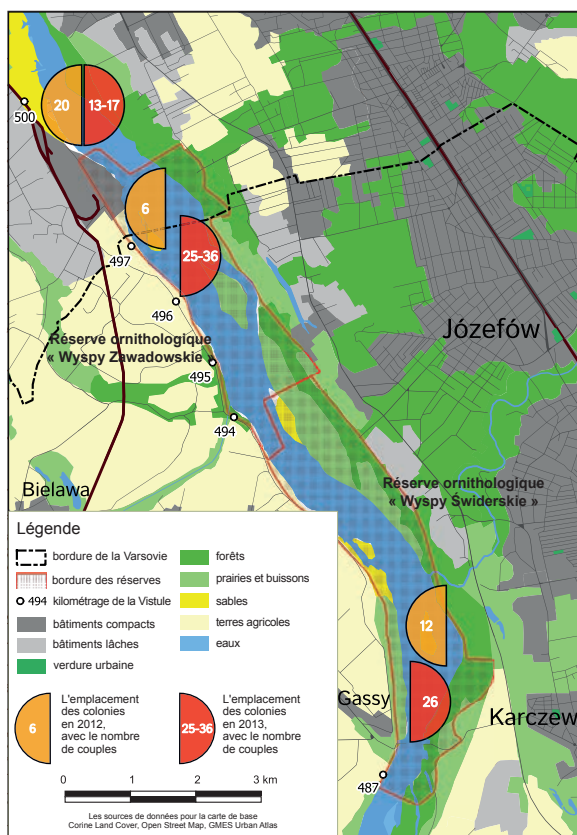


Fig. 1. L'abondance et la distribution de la Sterne naine *Sternula albifrons* dans les années 2012-2013 dans la section de la Vistule entre 488e et 538e km de la voie de navigation de la Vistule où le projet LIFE+ 09/NAT/PL/000264 intitulé « Protection des habitats d'espèces clés d'oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l'agglomération de Varsovie » est réalisé. La région de la Vistule à l'intérieur des frontières administratives de Varsovie (498e-528e km du fleuve) est marquée par une bordure. Les résultats sont exprimés comme l'abondance dans les sections de 5 km du fleuve, donnant sur l'axe OX le premier kilomètre de chacune des sections. La partie remplie de la barre définit l'abondance minimale, non remplie, l'abondance maximale sur la section concernée du fleuve

Fig. 2. La répartition des sites de reproduction de la Sterne naine *Sternula albifrons* dans les années 2012–2013 dans la section entre 487e et 500e km de la voie navigable de la Vistule; voir aussi fig. 1



L'abondance de la Sterne naine en Pologne au cours des 50 dernières années fluctue fortement, avec une tendance baissière. Au tournant des années 80 et 90, toute la population a été estimée sur les 1 100 à 1 300 couples, à la fin des années 90, seulement sur 900 à 1 000 couples, et maintenant elle ne dépasse probablement pas de 800 à 900 couples [Winięcki 2004, Antczak 2007a]. Son état dépend essentiellement de l'état de l'espèce sur le lieu de reproduction clé, qu'est la Vistule moyenne. Dans les années 1993–1999, 690–730 couples y nichaient, alors qu'en 2009, seulement 480 à 540 couples [Keller et al. 1999, Keller, Bukaciński 2000, Bukaciński 2008, Kot et al. 2009]. Une baisse encore plus significative a été enregistrée dans la côte centrale, où, dans les années 70, jusqu'à 40 couples nichaient, et en 2003–2004, seulement 3–5 couples [Antczak 2007a]. Le nombre d'espèces dans le cours inférieur de l'estuaire de l'Oder et de la Warta est caractérisée par de fortes fluctuations, liées principalement à différentes conditions d'habitat dans les lits des rivières et dans les postes anthropogéniques. Récemment, dans le bassin versant de la Vistule, il y a une tendance baissière notable de l'abondance. L'inventaire réalisé tout au long de Poméranie occidentale, en contournant l'estuaire de la Warta, a révélé la présence de 13 couples reproducteurs sur quatre positions dans la vallée de l'Oder [Antczak 2007a].

La Vistule entre les îles de Świder et Pieńków [488–538 km de la route maritime sur la Vistule], où la ville capitale de Varsovie et l'Association Capitale pour la Protection des Oiseaux (STOP) réalisent conjointement le projet LIFE+ « Protection des habitats d'espèces clés d'oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l'agglomération de Varsovie », a été habitée par la Sterne naine uniquement dans la partie sud du fleuve (fig. 1). En 2012 entre

488e et 500e km, il y avait 38 couples qui y ont niché, et en 2013 – 64–79 couples. Ils n’habitaient que les Îles de Świder [12–26 couples, respectivement en 2012 et 2013] et les Îles de Zawadów [6 et 25–36 couples, respectivement en 2012 et 2013]. À l’intérieur des frontières administratives de Varsovie les oiseaux ont niché dans le courant du fleuve sur des sables bas entre 499e et 500e km, où en 2012, la colonie se composait de 20 couples, et en 2013, de 13 à 17 couples.

MENACES ET PROTECTION EN POLOGNE

Compte tenu du fait que la grande majorité de la population nationale vit dans les vallées fluviales, les menaces intervenant dans ces régions sont essentielles à la santé de l’espèce. Le plus grand danger est la perte de l’habitat de nidification en raison de changements dans le régime hydrologique dus aux activités hydrotechniques. Cela s’applique non seulement à des changements à grande échelle dans la vallée à la suite de la régulation complète du fleuve (construction de barrages, réservoirs, etc.), mais aussi l’aménagement local du creux (éperons, endiguement, etc.) qui par la modification du débit d’eau du fleuve détruisent la plupart des îles basses sablonneuses [Chylarecki et al. 1995, Keller, Bukaciński 2000, Bukaciński, Bukacińska 2001, Winięcki 2004, Bukaciński, Bukacińska, Buczyński 2011]. La perte d’habitat de nidification est également une menace majeure à l’extérieur du lit de la rivière. À la suite de la réduction du pâturage du bétail, les pâturages sont de plus en plus envahis de végétation haute, ou sont destinés au développement, tandis que les jachères dans les vallées fluviales sont boisées [Bukaciński, Bukacińska 2004, Winięcki 2004].

La seconde menace est l’habileté de reproduction extrêmement faible. Dans la dernière décennie, les carnivores [vison d’Amérique *Neovison vison*, renard, raton laveur *Nyctereutes procyonoides*] ont rejoint les prédateurs ailés [principalement les corbeaux et les goélands]. Les touristes motorisés [quads, jeeps, motos motocross] qui passent beaucoup de temps sur les rives sablonneuses et les bancs de sable dérangent les oiseaux et détruisent leurs nids. Le danger est causé par la simple présence de gens à proximité des colonies de reproduction, ce qui gêne l’incubation et le soin des poussins, ainsi que par le bruit supplémentaire et la destruction physique des nids par des véhicules circulants aggrave des pertes répétées de reproduction [Bukaciński, Bukacińska 2001, 2011, Winięcki 2004].

Hors période de reproduction, les principales menaces sont : diminution de la surface des plaines d’inondation naturelles dans les vallées [lieu de nourriture], le harcèlement et la perturbation des troupes d’oiseaux qui se rassemblent sur les plages et les îles côtières pour se reposer [Winięcki 2004].

STERNE PIERREGARIN

Sterna hirundo



MONOGRAPHIE

STERNE PIERREGARIN *Sterna hirundo*

La Sterne pierregarin bénéficie d'une protection totale en Pologne, il est donc interdit de la photographier, filmer, pour ne pas perturber des oiseaux, et elle requiert une protection active [Règlement du Ministre de l'Environnement du 6 Octobre 2014 sur la protection des espèces d'animaux - Dz.U. 2014 p. 1348].

Caractéristiques générales

La Sterne pierregarin est un oiseau de taille moyenne, doté d'une silhouette mince, son plumage est blanc-gris, le dessus de sa tête est noir et sa queue fourchue est gris-blanc. Elle est similaire en taille à la Sterne arctique *Sterna paradisaea*, nettement plus petite de la Sterne caugek *Sterna sandvicensis* (avec le bec sensiblement plus court et les ailes plus courtes d'env. 15 %, mais la queue proportionnellement plus longue) et légèrement plus petite que la Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus*. Les dimensions : longueur du corps de 31 à 35 cm, envergure de 77 à 98 cm, poids de 107 à 158 g. Les deux sexes sont de la même couleur et presque de la même taille, mais la longueur de la tête des mâles mesurée à partir du bec est supérieure de 4-6 %, et la longueur du saut de 1-2 % [Becker, Wink 2002, Fletcher, Hamer 2003]. Le poids moyen des oiseaux ne diffère pas entre les sexes et varie de 126 g à 133 g pour les mâles [115-149 g] et de 125 g à 136 g pour les femelles [107-158 g ; Wendeln et al. 1997, Wendeln, Becker 1996].

La Sterne pierregarin est un oiseau bruyant. Sa voix est rugueuse, gringante. Elle émet un « kit » strident, un « kit-kit-kit-kit » répété, mais le plus souvent un « kirri-kirri-kirri-kirri ». Son appel d'avertissement est un « ki-arr » prolongé, strident et perçant, ou un court « ti-ri ». Elle vole assez lentement, battant profondément les ailes. En chassant les poissons, elle survole souvent au-dessus de l'eau et plonge.



La Sterne pierregarin - un oiseau adulte en plumage nuptial reposant sur le tronc après la couvaison

CARACTÉRISTIQUES DE L'ESPÈCE, MODE DE VIE

La Sterne pierregarin a une activité diurne. C'est un oiseau grégaire pendant toute l'année, même si parfois elle niche et se nourrit seule. Après la période de reproduction, on peut habituellement rencontrer des groupes de famille ou de petits troupes d'adultes et de jeunes pendant la migration - parfois, des groupes homogènes d'oiseaux juvéniles. Sur les aires d'hivernage, elle réside habituellement en compagnie d'autres espèces de sternes, principalement dans les troupes mélangés avec la Sterne caugek, la Sterne de Dougall *Sterna dougallii*, la Guifette moustac *Chlidonias hybrida* et la Guifette noire *Chlidonias niger*.

Les oiseaux juvéniles arrivent de leurs aires d'hivernage sur les aires de reproduction généralement déjà dans la deuxième année de vie, bien qu'ils commencent à nicher pour la première fois dans la troisième, moins fréquemment dans la deuxième et parfois plus tard à la troisième année de vie. En Allemagne, le temps moyen de recrutement était de 3,6 ans chez les mâles et de 3,2 ans chez les femelles. 12 % de femelles ont commencé leur première tentative de nidification à l'âge de 2 ans, et seulement 11 % à l'âge de 5 ans [Neubauer 1997, Ludwigs, Becker 2002].

L'âge médian des oiseaux nicheurs en Europe et en Amérique du Nord est similaire et est de 9 à 10 ans [Wendeln, Becker 1998, Nisbet, Cam 2002]. Les spécimens les plus anciens connus, qui reproduisaient avec succès, avaient de 21 à 28 ans. Les messages de retour des oiseaux plus âgés bagués en Europe proviennent des oiseaux de 30 et de 33 ans [Foken 1997, Ward 2000].

Le taux de survie annuel des oiseaux européens adultes (à partir de 3 ans) est de 0,88 à 0,93, des juvéniles depuis l'acquisition du plumage à l'âge de 2 ans de 0,39 à 0,47, env. 0,85 en deuxième année de vie. Dans les études de survie des sternes juvéniles d'Amérique du Nord, les estimations étaient significativement plus faibles qu'en Europe et se situaient entre 0,12 et 0,37, avec une moyenne de 0,27 [Becker, Ludwigs 2011]. Le taux de survie des oiseaux entre l'acquisition du plumage et la première tentative de nidification est corrélé (positivement) au poids des poussins emplumés [Ludwigs, Becker 2006].

La Sterne pierregarin a un fort attachement à son lieu d'éclosion (au moins 65 % des poussins retournent sur leurs lieux de reproduction maternels) et sur leurs sites de nidification [Wendeln, Becker 1998, Gonzales-Solis et al. 1999a, Nisbet, Cam 2002]. Si les oiseaux se déplacent vers un nouvel endroit, par exemple à cause de la prédation ou tout autre échec de la reproduction, ce sont souvent les groupes voisins [McNicholl 1975, Gochfeld 1979].

Les oiseaux forment des couples sélectifs par rapport à l'âge, l'état et la longueur du bec (mesure de la taille structurelle) et sont fidèles dans leur relation. Des copulations hors couple et la paternité « illégitime » sont rares [Becker, Ludwigs 2011]. En Allemagne, 66 % de relations demeurent d'année en année, 18 % sont interrompues par le décès d'un partenaire, et seulement 15 % à la suite de « divorce », principalement en raison du retour trop tard du partenaire de l'hivernage [Gonzales-Solis et al. 1999a]. La répétition d'une tentative de reproduction survient toujours avec le même partenaire. Les relations les plus longues documentées des Sternes pierregarins ont duré 12 ans (en Allemagne) et 14 ans (aux États-Unis ; Nisbet 2002, Becker, Ludwigs 2011).

MILIEU DE VIE

Période de nidification

La Sterne pierregarin occupe divers habitats des endroits entièrement ouverts jusqu'aux sites à végétation dense (même boisés). Elle niche aussi fréquemment dans les zones marines et côtières qu'à l'intérieur des terres – sur les lacs, les étangs halieutiques, les réservoirs d'eau artificiels, les gravières et les vallées, les fleuves, les îles et les péninsules (la plus large gamme d'environnements habités par les sternes). Elle peut être trouvée principalement dans les basses terres. Les sites de reproduction les plus élevés ont été trouvés dans les Alpes à une altitude de 600 à 700 m au dessus du niveau de la mer [Dvorak et al. 1993, Schmid et al. 1998].

Elle préfère les plages plates, de sable et de galets avec une végétation basse et pas très dense ou avec beaucoup de coquillages, où les poussins peuvent se cacher. Elle ne s'abstient pas de pâturages, marais salants, landes et îles rocheuses. Elle évite des eaux froides, les endroits abrupts ou exposés à des vents forts et des précipitations et à végétation dense qui empêchent le déplacement des poussins. À la suite de l'élimination de sites de nidification naturels, pratiques (les îles sur les lacs et les fleuves) à l'intérieur des terres de l'Europe occidentale, les oiseaux sont obligés de nicher dans les endroits artificiels : principalement sur les structures de béton, les pilotis de bois,



Un des habitats les plus fréquemment choisis par la Sterne pierregarin pour construire le nid est le sable recouvert d'une végétation herbacée basse sur les îles de la Vistule moyenne



Une couche de limon dans le sable, déposée par la montée du fleuve, est le deuxième principal habitat de nidification de la Sterne pierregarin dans les bancs de sable bas dans le lit de la Vistule

les graviers et avant tout sur les radeaux [Becker, Sudmann 1998, Boschert, Dronneau 1998, Beaud 2001, Sudmann et al. 2003], et même dans des nids abandonnés de grèbes [Neubauer 1998]. Aux Pays-Bas et en Lettonie, on a observé de grandes colonies sur les toits des bâtiments [Stienen 2002, Strazds 2002].

En Pologne, la Sterne pierregarin est une espèce typique des basses terres [dans les montagnes, des couples individuels ont été enregistrés dans les Carpates occidentales, sur le Dunajec]. Elle peut être trouvée assez régulièrement à travers le pays, un peu plus souvent dans l'est, le centre et le nord de la Pologne [Bukaciński, Bukacińska 2007b]. Elle est principalement liée à de grands fleuves, surtout des vallées de la Vistule, Bug, Narew et Warta [plus de 60 % de la population reproductrice]. Elle apparaît le plus souvent dans la section centrale de la Vistule, entre l'estuaire du San et Włocławek [30-40 % de la population nationale], où elle habite des îles basses dans le lit du



Le sable sans aucune végétation n'est pas l'habitat de nidification préféré de la Sterne pierregarin. Les nids dans de tels lieux, dans des groupes de pas plus de quelques-uns, sont rares



Les Sternes pierregains forment volontiers des grandes colonies de reproduction sur le sable avec un grand nombre d'éléments qui peuvent constituer un support au nid [brindilles sèches, branches, pierres, souches, etc.]

fleuve aux premiers stades [Wesołowski et al. 1985, Bukaciński et al. 1994, Bukacińska, Bukaciński 2004c, Bukaciński, Bukacińska 1994, 2007b]. Dans le sud et le sud-ouest de la Pologne, où les cours sont rares et réglementés, elle est liée principalement avec des étangs et des lacs artificiels, avec des groupes distincts dans la vallée de Barycz [les Étangs de Milicz] et dans la vallée de la haute Vistule [le Réservoir de Goczałkowice].

Période postnuptiale

Lors de la migration, elle peut être trouvée principalement sur le littoral et le long des grands fleuves, dans les aires d'hivernage – principalement dans les deltas et les lagunes, mais elle n'évite pas la recherche de nourriture dans la mer ouverte.

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Elle arrive sur les lieux de reproduction en Europe centrale. Les oiseaux plus âgés commencent à se reproduire plus tôt que plus jeunes. Il y a une grande variabilité inter-saisonnière dans le début de la reproduction, liée principalement à la disponibilité de la nourriture à proximité des aires de reproduction. Les sternes nichant sur la côte de la mer des Wadden [Wadensee] et se nourrissant presque exclusivement d'aliments marins commencent à se reproduire en moyenne plus tard que les oiseaux qui habitent l'intérieur des terres [Becker et al. 1985].

Sur les îles de la Vistule moyenne, la saison de reproduction commence dans la dernière décennie d'Avril, le pic de ponte est dans la seconde moitié du mois de Mai, et la dernière ponte [répétée après le début de la première], a lieu à la fin Juin et début Juillet [Bukaciński, Bukacińska 1994, mat. non publ.]. Des grandes montées de la Vistule et des conditions météorologiques défavorables en Mai peuvent retarder considérablement la saison de reproduction ; alors, des poussins non volatils peuvent être observés même au début d'Août.



Dans les conditions de la Vistule moyenne, les colonies de la Sterne pierregarin sont souvent établies au bord des colonies de la Mouette rieuse, surtout si la colonie est située sur le sable sans végétation ou avec une basse végétation herbacée lâche

Densité des nids

La Sterne pierregarin niche aussi bien seule qu'en groupe de quelques-uns à plusieurs milliers de couples. La densité moyenne de nids en Angleterre est de 0,06 à 0,13 nid/m², dans l'est de l'Allemagne de 0,03 à 5,2 nids/m², dans l'ouest de l'Allemagne de 0,3 à 2,1 nids/m², et en Amérique du Nord de 0,06 à 0,5 nid/m². Dans les colonies denses sur des radeaux, les distances entre les nids sont très petites [de 20 à 135 cm, de 40 à 50 cm en moyenne], et dans les conditions naturelles en Allemagne significativement plus grandes [de 380 à 970 cm] ; de même, aux États-Unis, [de 87 à 514 cm, 350 cm en moyenne ; Becker, Anlauf 1988, Nisbet 2002, Becker, Ludwigs 2011].

Dans les années 1993–2009, la densité des nids sur la plupart des sections de la Vistule moyenne variait, en fonction de l'endroit et de l'année, entre 37 et 48 couples/10 km du fleuve ; localement elle était de 66 à 96 couples/10 km, jusqu'à 132–146 couples/10 km [Bukaciński et al. 1994, Kot et al. 2009].

Nid, œuf, poussins

Les deux partenaires creusent plusieurs trous, dont l'un est choisi pour le nid. Des trous abandonnés ou inutilisés peuvent être occupés par d'autres couples [Gonzales-Solis et al. 1999b]. Le nid est généralement construit sur terre, le sable ou le gravier, à l'air libre, souvent près de la végétation [qui plus tard pourra servir de cachette pour les poussins], et parfois dans des touffes d'herbe ou même sur des écumes et des trains de bois flottants [Bocheński 1966, observations propres]. Il est n'utilisé qu'une seule fois ; les couvées potentielles répétées sont déposées dans un nouvel endroit.

Le nid est un trou peu profond, non revêtu ou revêtu sur le fond et les bords d'un matériau doux [fragments de végétation herbacée, plumes, ordures, cailloux et coquillages]. Pendant la période d'incubation, il est constamment amélioré et élargie. Les dimensions : diamètre externe de 11,5 à 24 cm [15 cm en moyenne], diamètre intérieur de 8 à 13 cm [10 cm en moyenne], profondeur de 2 à 4 cm.

Les œufs sont presque elliptiques, lisses, mais pas brillants, de couleur crème ou jaune pâle, verdâtre, d'olive ou chamois. La tacheure est noire, grise et brune noirâtre, très variable, généralement distribuée uniformément sur la surface de l'œuf, parfois centrée autour de l'extrémité émoussée. La taille moyenne de l'œuf [longueur x largeur] 41 x 31 mm [31-50 x 27-35 mm], moyenne de 20 g de poids frais. Une couvée contient généralement 2-3 œufs, parfois 1 ou 4, pondus en moyenne chaque 1,5-1,9 jour. Les pontes comptant plus de quatre œufs sont déposées par deux femelles. La taille moyenne de la ponte dans des colonies en Angleterre est de 2,55 à 2,65 œufs, en Allemagne de 2,7 à 2,84 œufs, en Russie 2,88 œufs. Les Sternes pierregarins font une couvée par année, qui peut être renouvelée une fois, notamment à deux reprises dans la période de 9 à 14 jours après la perte [Becker, Ludwigs 2011]. Le premier œuf dans la couvée est généralement légèrement plus grand que le deuxième, et les deux sont considérablement plus grands que le troisième. Si la couvée est



Le comportement de reproduction des sternes - une couvée de la Sterne pierregarin avec un œuf cyanistique [bleu]. Le mécanisme de la ponte de tels œufs n'est pas entièrement compris. Tout porte à croire qu'il est déterminé hormonalement, peut-être aussi génétiquement; l'état et la santé des oiseaux est également important



Le comportement de reproduction des sternes - le parasitisme reproducteur interspécifique. Les femelles des sternes abandonnent parfois ses œufs dans les nids des autres. Sur la photo, le nid de la Mouette rieuse avec un œuf abandonné par la Sterne pierregarin



Le comportement de reproduction des sternes - le parasitisme reproducteur interspécifique. Sur la photo, une couvée avec quatre œufs de la Sterne pierregarin, dont trois appartiennent aux propriétaires du nid et un à la femelle étrangère

perdue à la fin de la saison, les œufs dans la couvée répétée sont plus petits, si plus tôt – ils ont la même taille, et peuvent même être plus grands [Nisbet, Cohen 1975, Wendeln et al. 2000]. L'incubation qui implique la participation des deux parents, dure de 21 à 23 jours et commence après la ponte du dernier œuf dans la couvée. Auparavant, les œufs sont incubés surtout la nuit. Les oiseaux quittent leurs colonies dans la nuit à cause de la présence fréquente de prédateurs dans les lieux de reproduction (le renard *Vulpes vulpes*, le chien viverrin *Nyctereutes procyonoides*, le vison d'Amérique *Neovison vison*) ; alors, l'incubation dure de 24 à 33 jours. Les poussins éclosent à intervalles plus courts qu'il n'en faut pour pondre leurs œufs, souvent en quelques heures.

Comme pour les autres espèces de la Vistule de goélands, sternes et pluviers, il y a parfois des couvées mixtes avec d'autres espèces : principalement avec la Sterne naine *Sternula albifrons*, rarement avec la Mouette rieuse, particulièrement avec les pluviers *Charadrius spp.* ou le Goéland cendré *Larus canus* [Bukaciński 1993, observations propres].

Les poussins sont couverts de duvet long et fin aux extrémités, semblable aux cheveux, de couleur chamois ou brunâtre pâle sur le dessus, avec un motif brun noirâtre, en forme d'une petite tache sur la tête, sur le dos et les ailes sous la forme de bandes sombres qui courent le long du dos. La région autour de l'œil est fauve, le menton est blanc, le lore et la gorge brun noirâtre, le reste du dessous du corps est blanc ou blanchâtre. Ses pattes et pieds sont de couleur rose au jaune-orange, son bec est orange avec une pointe brun foncé ou noire.

Les poussins sont nidifuges. Immédiatement après l'éclosion, ils voient et peuvent se déplacer indépendamment, mais pendant une longue période restent sous la garde des parents. Malgré leur capacité complète de thermorégulation en troisième, quatrième jour de la vie, au cours de la première semaine, ils sont chauffés par l'un des parents. Dans les premiers jours, une protection adéquate des poussins est encore plus importante que la fourniture de la nourriture ; s'ils ne sont pas gelés, ils peuvent survivre sans nourriture, en utilisant les stocks jaunes, même pendant 2-3 jours [Nisbet 2002]. L'âge d'acquisition du plumage est très variable



Les poussins d'un jour



Le poussin dans la deuxième semaine de vie



Le poussin voletant, peu de temps après l'acquisition de la capacité à voler

Les photos montrent les poussins de la Sterne pierre-garin à divers stades de développement postembryonnaire. Il est à noter, comment leur aspect change au cours des quatre premières semaines de vie

en fonction de la croissance, la santé et le sexe, il est atteint de 22^e à 33^e jour, habituellement de 24^e à 26^e jours après l'éclosion. Le poids des poussins avec duvet est comparable au poids des parents, mais les mâles sont plus lourds d'environ 3–5 g que les femelles [Becker, Wink 2003], tandis que la longueur de l'aile n'atteint que 60–70 % de sa longueur chez les oiseaux adultes. Le rapport de sexes à l'éclosion et la mortalité des poussins mâles augmentée, en particulier dans les éclosions de 2 œufs, affecte le rapport de sexes à l'acquisition du plumage : en moyenne 8 % en faveur des femelles [Becker, Ludwigs 2011]. L'âge d'acquisition d'indépendance est probablement le troisième, le quatrième mois de vie.

Le succès d'éclosion et le taux de survie des poussins sont variables et liés aux conditions environnementales locales et démographiques. En l'absence d'interférences, le succès d'éclosion des poussins est d'env. 90 %, mais est généralement plus faible, par exemple sur la côte allemande de la mer des Wadden est de 87 %, 77 % à l'intérieure des terres et 80 % en Finlande.

La survie des poussins est associée, en plus des facteurs environnementaux et démographiques, à la taille de la couvée et l'ordre d'éclosion. Par exemple en Angleterre pour les éclosions à 1 poussin, le succès d'acquisition du plumage était de 62 %, à 2 poussins 84 % pour le premier et 57 % pour le deuxième poussin éclos, tandis que pour les éclosions à 3 poussins respectivement 89 %, 77 % et seulement 22 % pour le troisième poussin éclos. Parmi les poussins qui n'ont pas vécu jusqu'à l'acquisition du plumage, 80 % sont décédés dans les 5 premiers jours d'âge [Langham 1972].

Dans les colonies dans le sud-est de l'Angleterre, le succès moyen de la reproduction était de 0,8 poussin/couple, dans l'est de l'Angleterre 0,5 poussin/couple, sur la côte de la mer des Wadden 0,8 poussin/couple (plus de 17 années de recherche de 0,0 à 2,4 poussins/couple ; Becker, Ludwigs 2011). Dans les colonies à l'intérieur des terres, le succès est généralement en moyenne légèrement plus élevé : dans la section inférieure du Rhin 1,0 poussin/couple, en Suisse 1,1 poussin/couple, dans le sud-ouest de l'Allemagne 1,6 poussin/couple, et en Finlande 1,46 poussin/couple. À titre de comparaison, pendant 11 ans de recherches, le succès de la reproduction aux États-Unis dans neuf colonies de sternes se situait entre 0,2 et 2,0 poussins/couple, en moyenne 0,9 poussin/couple [Nisbet 1978].

Parmi les causes les plus importantes de la mortalité des poussins la nourriture insuffisante dans les lieux d'alimentation, la concurrence avec les frères et les sœurs de la couvée, la perturbation par les humains et les prédateurs et les conditions météorologiques défavorables (marées, basse température de l'air, fortes pluies, vents) sont fréquemment mentionnées. En outre, une trop forte densité de nids dans les colonies (au-dessus de 0,8 nid/m²) peut affecter le succès de reproduction des oiseaux [Sudmann 1998, Becker, Ludwigs 2011].

Dans les conditions de la Vistule, les plus importants facteurs limitant le succès de l'éclosion et la survie des poussins sont : la prédation (principalement la Pie *Pica pica* et le Corbeau *Corvus cornix* et, dans une moindre mesure, le renard et le vison d'Amérique), les conditions météorologiques (montées de l'eau, vent, pluie, température élevée), et de plus en plus souvent aussi la pression des gens (le bruit et les perturbations à proximité des aires de reproduction, la destruction des nids par les quads, etc.), ce qui conduit localement même à un abandon massif des nids [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

MODÈLES SOCIAUX ET COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS

La Sterne pierregarin est généralement monogame, fortement liée à son lieu de naissance, lieu de nidification et partenaire. Elle peut nicher seule, en petits groupes ou grandes colonies denses de quelques centaines, et même exceptionnellement plus de 1 000 couples. De même, elle s'installe dans des groupes monospécifiques et crée des colonies mixtes avec d'autres sternes, principa-

lement la Sterne arctique, la Sterne de Dougall, la Sterne caugek, parfois avec la Sterne naine, la Guifette noire et la Guifette moustac. En Allemagne, des colonies à proximité des regroupements de la Mouette rieuse, du Goéland cendré et du Goéland argenté *Larus argentatus* ne sont pas rares.

Dans les années 70 du XXe siècle, la taille moyenne des colonies de Sternes pierregarins [basée sur des dizaines de colonies] a été estimée au Royaume-Uni et en Irlande à plus de 260 couples, aux États-Unis, sur la côte de Virginie à 95 couples, en New Jersey l'abondance des nids variait de 1 à 544 couples. La plus grande colonie connue en Europe habite le port de Zeebrugge en Belgique, où, en 1996, plus de 1 000 couples et en 2003 2 500 couples nichaient [Becker, Ludwigs 2011]. Des colonies à l'intérieur des terres sur les îles fluviales sont généralement plus petites et ont la densité des nids inférieure [Neubauer 1998].

En 2009, dans la section de la Vistule moyenne, entre Puławy et Płock, 73 colonies ont été trouvées : 30 comptaient jusqu'à 10 nids, 18 – de 11 à 20 nids, 15 – de 21 à 40 nids, 6 – de 41 à 75 nids, et 3 plus de 100 nids, avec la plus grande colonie de 150 nids. En général, la Sterne pierregarin niche dans des colonies mixtes, généralement avec la Sterne naine et la Mouette rieuse, rarement en petits groupes à proximité du Goéland cendré. Souvent, les périphéries des colonies de Sternes pierregarins sont habitées par le Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*, un peu moins fréquemment par le Petit Gravelot *Charadrius dubius*.

Comportements antagonistes

Le comportements antagonistes concernent principalement la concurrence pour les lieux de nidification, la défense territoriale, mais aussi la défense du partenaire contre l'intrusion d'autres oiseaux. La plupart prennent souvent la forme ritualisée – la voix d'avertissement et/ou la posture menaçante sur terre ou dans l'air. Les mâles défendent leurs territoires, en chassant l'intrus, indépendamment du sexe. Les femelles sont plus tolérantes, surtout si « l'étranger » [presque toujours un mâle] tient un poisson dans son bec. Si, pendant les escarmouches sur terre, l'avertissement ne provoque pas le retrait d'aucun des oiseaux, les sternes se battent entre elles avec leurs becs, essayant d'attraper la nuque ou la tête de l'adversaire. Le vaincu, généralement l'intrus, signale la soumission en prenant la posture rassurante. Les escarmouches d'air prennent souvent la forme de courtes courses, mais il arrive que les oiseaux unis se battent entre eux, se tournant en spirale dans la volée ascendante et descendante [Bukacińska, Bukaciński 1996, Bukaciński, Bukacińska 1996].

Comportements anti-prédateurs des poussins

Dans la première semaine de vie, les poussins en réponse aux voix d'alarme s'assoient et restent immobiles. À un âge plus avancé, ils s'enfuient le plus souvent pour se cacher dans la couverture végétale dense, sous les branches, les grands rochers, etc., ou dans l'eau.

Comportements anti-prédateurs des adultes

Lorsque les prédateurs nocturnes apparaissent dans le voisinage [hiboux *Strigiformes*, Héron *Nycticorax nycticorax*, chats *Felis catus* et beaucoup d'autres mammifères prédateurs] les sternes quittent leur colonie. Si le harcèlement est accessoire, les oiseaux reviennent dans le matin, cependant, la présence de prédateurs souvent à proximité des sites de reproduction conduit à l'abandon des couvées par des colonies entières. Des pertes importantes des couvées et la prédation aux adultes montrent que la Sterne pierregarin n'est pas en mesure de se défendre efficacement la nuit contre les prédateurs terrestres. Cependant, au cours de la journée, elle tente de les chasser : les oiseaux en groupes attaquent en série en criant, tombant de l'air et en picorant ou frappant avec leurs pattes. Elle attaque l'homme de la même façon – elle plonge en criant ou picore en défequant. Si les prédateurs diurnes apparaissent sur le lieu de reproduction [corvidés *Corvidae*, goélands, Faucon crécerelle *Falco tinnunculus*, busards *Circus spp.*], les sternes forment de groupes lâches, en circulant au-dessus de l'intrus, puis le poursuivent dans l'air, en volant en rase-mottes ou l'attaquent sur

terre, picorant jusqu'à sang et souvent tuant (Bukacińska, Bukaciński 1996, Bukaciński, Bukacińska 1996). Seule la présence du Faucon pèlerin *Falco peregrinus* provoque la panique et l'abandon de la colonie par tous les oiseaux. La durée de désertion est différente (de quelques à plusieurs dizaines de minutes) ; après le retour les oiseaux sont souvent troublés pendant quelques jours.

Comportement au sein du couple (hétérosexuel)

Les oiseaux se divisent en couples dès leur arrivée sur les aires de reproduction. C'est précédé par une parade nuptiale fortement ritualisée qui se déroule en phases : des spectacles aériens des mâles ; des vols communs et des « danses » aériennes, au cours desquelles le mâle attire sa partenaire souvent avec un cadeau (poisson) ; les parades sur terre, habituellement à l'intérieur du territoire, mais aussi dans les « clubs ». Les parades nuptiales sur terre se terminent, plus souvent que les parades aériennes, par les offrandes de nourriture. La fréquence de l'alimentation d'un partenaire [qui vise aussi à sceller le couple] diminue rapidement quelques jours après la ponte du premier œuf, quand le mâle commence à participer intensément dans la couvaison, mais ne disparaît pas complètement. Rarement, mais régulièrement, pendant l'incubation, le mâle apporte un poisson à la femelle, quand il vise à changer sa partenaire dans le nid. Le nombre d'alimentations augmente avec l'âge des partenaires (Gonzales-Solis, Becker 2002).

La plupart de copulations ont lieu dans les territoires de nidification ou de recherche de la nourriture. L'acte est précédé par un comportement rituel ; l'intensité de la présentation des postures et des voix indique la volonté de copuler. Le mâle couvre lorsque la femelle s'arrête et s'accroupit. S'il n'y a pas d'interférences, le mâle reste sur la femelle, et tente de mettre en contact leurs cloaques jusqu'à 10 fois pendant 2-3 minutes. Le nombre de cache et des mises en contact des cloaques augmentent avec l'âge des partenaires (Gonzales-Solis, Becker 2002). Bien que la copulation se fasse fréquemment après les offrandes de nourriture, ce n'est pas la règle (Wiggins, Morris 1988, Blanchard, Morris 1998, Gonzales-Solis et al. 2001). 10 jours après le début de la copulation, le premier œuf est déposé ; env. 2 jours après la ponte complète, les copulations prennent fin (Gonzales-Solis et al. 2001, Nisbet 2002). Elles sont rares en dehors du couple : parmi les 76 copulations observées, seulement 2 ont eu lieu avec un autre partenaire et dans une seule des 34 couvées – des poussins étaient l'effet d'un tel comportement (Gonzales-Solis et al. 2001). En outre, des cas de polyandrie coopérative, quand une femelle se lie simultanément avec plus d'un mâle et ils gardent conjointement les poussins, et la présence de paires de différents types ont été constatés. Dans ce dernier cas, ce sont surtout les mâles qui se lient occasionnellement avec des femelles de la Sterne de Dougall. Ces couples peuvent être stables pendant plusieurs saisons, à condition que la sortie des poussins soit un succès (Hays 1975, Becker, Ludwigs 2011).

Les deux parents s'occupent de la couvée. Leur participation dans la couvaison des œufs est comparable. Pendant les premiers jours après l'éclosion des poussins, le mâle pêche, tandis que la femelle reste presque tout le temps avec les poussins. Après 5-7 jours, le deux cherchent et apportent de la nourriture avec la même fréquence ; leurs poussins sont de plus en plus souvent laissés sans surveillance. Cette situation dépend de la disponibilité de la nourriture, de la taille de nidification et des conditions météorologiques. Quand il fait froid ou humide, les parents chauffent leurs poussins, et quand il fait chaud, ils les refroidissent, en trempant leurs plumes sur le ventre (Wiggins 1989, Nisbet 1983a).

Relations familiales au sein de la couvée

Le contact entre le poussin et les parents commence, comme chez les autres *Lari*, avant même qu'ils n'éclosent. Quelques jours avant, et surtout dans les dernières 24 heures, les poussins vocalisent fortement, ce qui renforce les liens familiaux ; il s'agit également d'un signal qui stimule les changements hormonaux aidant les parents de changer leur comportement pour faciliter la garde de la couvée.

Les poussins peuvent recueillir de la nourriture après 1–3 heures après l'éclosion. Ils quittent le nid au bout de 2–3 jours ; ils cherchent à se cacher dans la végétation ou dans les rochers sur le territoire où ils restent habituellement jusqu'à l'acquisition du plumage. Ils stimulent leurs parents à nourrir, en les picorant au bec et en émettant la voix « suppliante ». Les parents commencent à reconnaître leurs propres poussins le deuxième jour, les poussins reconnaissent la voix de leurs parents après 4 jours. Il arrive que les parents jettent hors du nid leur poussin en train de mourir, surtout quand il est plus petit et/ou plus faible que les autres frères et sœurs. Dans le cas d'une très forte densité de nids dans les années où la nourriture est rare, les adultes enlèvent parfois les poussins dans l'acte d'agression intraspécifique, et même pendant le cleptoparasitisme alimentaire [le vol d'aliment attrapé par des couples étrangers]. Dans des colonies mixtes, des poussins d'autres espèces [généralement de la Sterne naine et de la Sterne arctique] sont aussi parfois élevés ; Clunas 1982, Ludwigs 1998]. Occasionnellement, des cas d'adoption de poussins étrangers de son propre ou d'autres espèces [Morris et al. 1991, Saino et al. 1994, Paz, Eshbol 2002] et l'aide d'autres adultes dans la couvaison des œufs et/ou l'alimentation des poussins sont observés [Cooper 1983, Parkes 1985, Ludwigs 2004]. Les pères, après la mort de leur partenaire sont capables d'élever seuls un, voire deux poussins [Nisbet et al. 1978].

La longueur des victimes [habituellement des poissons] qui sont apportées aux poussins, augmente avec l'âge et est de 30 à 90 mm. Les femelles apportent habituellement des poissons plus petits que les mâles. Sur les îles de Farne (Royaume-Uni) et l'île de Wangerooge (Allemagne) la couvée de 1, 2 ou 3 poussins recevait 0,6, 1,8 et 2,7 alimentations/h. En Allemagne, dans la mer des Wadden, cette valeur était de 0,6 à 1,6 alimentations/h et variaient selon l'endroit, la vitesse du vent et le cycle des marées. En Virginie (USA), la couvée de 3 poussins, qui étaient sur un régime de poissons, recevait une moyenne de 4 alimentations/h, tandis que dans le delta de la Volga seulement 0,8 alimentation/h. D'autre part, sur la mer Noire, où près de 35 % de la régime se composait de crevettes, la couvée avec 3 poussins recevait de 1,0 à 1,6 alimentations/h. De facteurs très différents peuvent influencer sur les différences dans la fréquence des alimentations des poussins [la qualité, l'âge et l'expérience des parents, les conditions météorologiques, l'abondance de la nourriture sur les aires d'alimentation, le nombre de poussins dans le nid, le type de nourriture fournie]. Il ne faut pas oublier que les victimes plus petites, en particulier les invertébrés, augmentent la fréquence de repas [Boecker 1967, Langham 1968, Frank 1992]. Parfois les poussins plus âgés volent de la nourriture aux poussins [généralement plus jeunes] des territoires avoisinantes [Nisbet et al. 1978].

L'âge d'acquisition du plumage est différent et en fonction de l'état, du sexe, et du taux de croissance est de 22 à 33 jours. après l'acquisition du plumage, les poussins passent 3–4 jours sur leurs territoires existants ; c'est à ce moment-là qu'ils font leurs premiers vols pour rechercher de nourriture, le plus souvent avec leurs parents, au cours desquels ils apprennent à pêcher. Après 9–10 jours, ils commencent à accompagner leurs parents dans un vol dans les zones de chasse éloignées de 2 à 6 km, à condition que la nuit, ils retournent dans leurs lieux de naissance. La plupart des poussins sont fortement associés à la colonie pendant deux semaines après l'acquisition du plumage ; plus tard, ils se dispersent autour de la zone, mais les parents les nourrissent pendant au moins six à huit semaines. Les liens familiaux sont rompus pendant la migration, et parfois uniquement sur les aires d'hivernage.

MIGRATION ET HIVERNAGE

La Sterne pierregarin, dans la plupart des régions du Paléarctique occidental, est une espèce migratrice, mais dans certaines régions au moins une partie de la population est sédentaire. Récemment, de plus en plus souvent, les Sternes pierregarins sont rencontrées en hiver sur le littoral du Portugal et de l'Espagne, dans le delta du Llobregat, et parfois à Chypre, en Grèce, en Bulgarie, en

France, et même aux Pays-Bas, en Angleterre et à l'ouest de la Pologne, où les oiseaux ont été observés trois fois en hiver [Tomiałojć, Stawarczyk 2003].

La migration automnale, souvent en très grands troupes, commence immédiatement après la fin de reproduction, principalement en Juillet et Août, et dure jusqu'en Octobre. Les jeunes oiseaux sont le plus souvent accompagnés par des adultes. Les sternes faisant l'objet d'un suivi par radar qui ont volé à la fin de Juillet sur le sud de la Suède, ont migré en petits groupes dans la soirée à une altitude de 1 000–3 000 m. Cependant, les oiseaux volent d'habitude à une altitude beaucoup plus basse [à partir d'observations dans le nord de l'Allemagne : plus de 50 % en dessous de 20 m, 80 % en dessous de 100 m, environ 10 % en dessus de 250 m et seulement quelques spécimens en dessus de 500 m]. Aux Pays-Bas, dans la période de Juin à Août, les sternes ont migré principalement dans la soirée, mais en Avril et en Mai déjà au cours de la journée, avec le pic de vol dans la matinée. On estime que la migration dans la nuit et à haute altitude diminue le risque de prédation.

Les itinéraires et les aires d'hivernage de la population européenne sont partiellement séparables selon l'aire de nidification. Les sternes occidentales migrent le long des côtes occidentales de l'Europe et de l'Afrique, et hivernent dans la majorité dans le littoral occidental de la Terre Noire, au nord du Maroc, à l'ouest de l'Algérie et au Nigéria, parfois aussi en Angola. Les oiseaux de la péninsule scandinave volent principalement à l'Afrique du Sud et, dans un nombre réduit, au Mozambique. Les plus grandes concentrations hivernales de sternes néerlandaises et britanniques sont observées le long du golfe de Guinée entre la Sierra Leone et le Ghana. Des oiseaux des régions de l'Est du continent volent, en traversant la Méditerranée d'est en ouest, ainsi que le long de la côte est de ce bassin et de la mer Rouge pour hiverner dans les côtes orientales et méridionales de l'Afrique.

Sur les 73 messages des aires d'hivernage des Sternes pierregarins baguées sur les aires de reproduction en Pologne [années 1986–2008] 15 étaient du Ghana [20,5 %], 13 de l'Afrique du Sud [17,8 %], 10 de la Namibie [13,7 %], 8 du Congo [11,0 %], 4 de l'Égypte [5,5 %], 3 du Nigéria [4,1 %], 2 du Kenya, du Maroc, de la Sierra Leone, du Togo et de la Turquie [2,7 %] et 1 de la région de l'océan Atlantique, de l'Angola, du Gabon, du Liban, du Libéria, du Sénégal, de la Côte-d'Ivoire, du Zaïre, du Cameroun et de l'Inde [1,4 %].

La migration printanière dure habituellement dès les premiers jours d'Avril, moins fréquemment de la fin de Mars, de la fin de Mai, avec un pic au milieu ou à la fin d'Avril. Les individus annuels restent le plus souvent sur les aires d'hivernage.

NOURRITURE

La Sterne pierregarin est un généraliste et opportuniste alimentaire. Selon la situation, elle peut très rapidement changer à la fois le moyen d'alimentation, ainsi que le type de nourriture. Son régime alimentaire dépend de l'habitat d'alimentation [îles, côte, intérieur des terres] et inclut un large éventail de poissons et d'invertébrés, et parfois aussi des baies, carapaces de crustacés et de fragments de plantes. Dans des conditions non perturbées, les poussins sont nourris presque exclusivement avec de poissons. La répartition géographique des lieux de reproduction, les marées, l'année, le mois, la date, l'heure, l'activité et l'abondance des poissons dans un endroit et un temps donnés affectent les grandes différences dans le régime alimentaire.

La Sterne pierregarin se nourrit dans les eaux marines ouvertes, les eaux côtières peu profondes dans les baies, les estuaires, les canaux, les marais salants, les étangs, les lacs, les rivières et les marais intérieurs. Sur les côtes, les couples défendent les territoires linéaires d'alimentation contre d'autres individus de la même espèce [Nisbet 1983b, 2002]. En général, les aires d'alimentation sont situées pas plus de 3–10 km du site de nidification [en Italie une moyenne de 5,1 km ; 6,3 km sur la mer des Wadden en Allemagne]. Parfois, il arrive que les oiseaux recherchent de nourriture dans les régions éloignées de plus de 30 km de la colonie de reproduction [Pearson 1968,

Andrews 1971]. La durée moyenne du vol sur la mer des Wadden pendant l'incubation est de 1,8 à 2,1 h, sur un lac d'eau douce 1,7 h [Becker et al. 1993, 1997].

La Sterne pierregarin se nourrit seule, en couples ou en groupes. En recherchant de nourriture à la mer, au-dessus des bancs de poissons prédateurs, elle forme un groupe de même plus de 1 000 oiseaux qui débusquent leurs victimes à la surface. On la trouve souvent dans les groupes mixtes recherchant de nourriture, avec les Sternes arctiques, de Dougall, parfois avec d'autres espèces piscivores [comme petits pingouins *Alcidae*, cormorans *Phalacrocoracidae* et grèbes *Podicipediformes*]. Elle se nourrit pendant toute la journée ; le matin et le soir, elle est la plus active. Dans la mer des Wadden, le pic de la recherche de nourriture dépend dans une plus grande mesure des marées que du cycle journalier [Frank 1992, Frank, Becker 1992].

Pour attraper les poissons, les sternes plongent le plus souvent dans l'eau depuis l'air, d'une hauteur de 1 à 6 m (environ 2,5 à 3,0 m), étant « suspendues » au-dessus de l'eau. Certains oiseaux plongent depuis un endroit donné, par exemple, depuis le pont, brise-lames, branche saillante de l'eau, etc. Les oiseaux plongent soit complètement pendant 1-2 s à une profondeur de 0,2 à 0,3 m, soit seulement partiellement, si la victime est juste sous la surface de l'eau. La fréquence de la plongée et le succès de capture de poissons sont très différents, en fonction de l'abondance et du type de victimes, des conditions météorologiques, de l'heure du jour et de la qualité des oiseaux eux-mêmes. Dans des conditions météorologiques modérées sur la mer ouverte, le succès des oiseaux adultes [attaque terminée par une plongée] était de 22 à 39 %, l'incidence de la plongée de 1,0 à 1,5/min, et l'incidence de capture des victimes de 0,23 à 0,50 victime/min [Dunn 1973]. Dans l'estuaire du fleuve Ythan (Écosse), le succès de chasse était de 54,7 % et de 0,66 victime/min [Taylor 1975]. Le succès de capture des victimes chez les juvéniles est beaucoup plus faible, env. 0,08 poisson/min. Les bancs de poissons attirent des sternes, induisent les plongées plus fréquentes et la pêche plus efficace. Dans l'estuaire de l'un des fleuves de l'Écosse, le succès de la pêche quotidienne des groupes était de 40 à 57 % par jour, et des oiseaux individuels seulement 27-44 %. Les vents et les pluies ont considérablement réduit la fréquence et le succès de la chasse aux poissons. La vitesse du vent sur la mer des Wadden de plus de 6 m/s a réduit la fréquence des alimentations et a donné lieu à un changement de régime alimentaire chez les poussins. Les marées étaient également importantes. Des oiseaux ont chassé le plus souvent à marée basse et ont préféré rechercher la nourriture sur la mer ; à marée haute ils ont recherché des ressources en eau douce. Les victimes de poissons ont généralement une longueur de 2,5 à 8 cm ; la taille moyenne des poissons capturés en Écosse était de 5,5 cm, 5,8 cm en Bulgarie, 5,5 cm dans la mer des Wadden allemande [clupéidés] et 9,8 cm [lançons] ; Becker, Ludwigs 2011].



La façon la plus courante de recherche de nourriture de la Sterne pierregarin est la plongée dans l'air. Habituellement, elle est précédée d'un vol caractéristique stationnaire sur l'eau, le même que celui du faucons crécerelle qui chasse aux rongeurs dans une prairie

Dans la recherche des crustacés, insectes et petits invertébrés, les sternes volent juste au-dessus de la surface de l'eau et recueillent les victimes avec leur bec depuis la surface d'eau ou « coupent » l'eau avec la tête partiellement submergée. Parfois, elles recherchent de nourriture à gué et en marchant, chassent des insectes dans les poursuites aériennes, comme les sternes du genre *Chlidonias*. Dans les périodes de pénurie alimentaire dans la saison de reproduction et régulièrement dans les aires d'hivernage, elles mangent également des rejets et des déchets de la pêche, exceptionnellement des charognes trouvées sur la plage.

Une autre forme rare de la recherche de nourriture est le cleptoparasitisme alimentaire sur d'autres sternes du genre *Sterna*. Dans des conditions de pénurie alimentaire qui coïncident avec la période de reproduction, le vol peut cependant être plus fréquent, en particulier dans les colonies fortement concentrées, et sa probabilité augmente avec la taille du poisson chassé. On observe souvent des cas où les poussins plus âgés volent des poissons de leurs frères et sœurs plus faibles ou des poussins plus petits des territoires voisins.

Le contenu des estomacs de 48 oiseaux adultes de Norfolk (Angleterre) a été examiné et 40,3 % contenaient les poissons, 14,2 % les crustacés, 15,4 % les annélides, 10,2 % les mollusques et 14,7 % les insectes. En revanche, dans les colonies autrichiennes, le régime d'eau douce des oiseaux adultes (déterminé sur la base de l'analyse des pelotes de réjection) se composait de 60 % des larves de coléoptères aquatiques et seulement env. 30 % de poissons (Bauer 1965).

ÉTAT DE LA POPULATION, MENACES ET PROTECTION

Encore au milieu des années 80, la répartition de la population nicheuse de la Sterne pierregarin était stable. Plus tard, cette espèce a commencé à se retirer de nombreux endroits dans les eaux intérieures (y compris dans le sud de la Norvège, l'Allemagne, la Pologne, le Royaume-Uni et la Russie) et des îles de la mer Méditerranée. Aujourd'hui, cette tendance est affaiblie et localement les sternes, en raison de la protection active et de la fourniture de sites de nidification artificiels, ont même commencé à habiter des zones auparavant inaccessibles.

La Sterne pierregarin est beaucoup plus grande et distribuée de façon plus régulière dans l'Europe du nord et centrale que dans le sud. La population dans le Paléarctique occidental est estimée de 265 000 à 600 000 couples, dont de 248 000 à 500 000 couples en Europe (au début du XXI^e siècle ; Becker, Ludwigs 2011). La plupart des sternes nichent souvent en Finlande (de 40 000 à 60 000 couples au début du XXI^e siècle), en Russie (50 000 à 249 000 couples au début du XXI^e siècle), en Biélorussie (14 000 à 40 000 couples de 1998 à 2002), en Suède (20 000 à 25 000 couples dans le milieu des années 90 du XX^e siècle), en Ukraine (25 000 à 30 000 couples de 2000 à 2002), aux Pays-Bas (17 000 à 19 500 couples de 2000 à 2002), en Grande-Bretagne (10 000 à 11 000 couples, principalement en Angleterre et en Écosse, au début du XXI^e siècle), en Allemagne (9 000 à 10 000 couples de 2000 à 2002) et en Norvège (4 000 à 10 000 au début du XXI^e siècle).

Au cours des dernières années, il n'y a pas de tendance claire pour la dynamique de la population à l'échelle du continent, bien que l'augmentation de la population soit plus fréquente que la diminution, et la majorité de la population nationale fluctue ou est stable (Becker, Ludwigs 2011). Une nette diminution n'a été constatée que dans le nord-ouest, sud-est et l'est de l'Angleterre, dans le sud de la Norvège, sur la côte méditerranéenne de la France et en Pologne. La situation de l'espèce en Russie, habitée par une partie importante de la population continentale n'est pas claire. Le nombre de couples donné de 50 000 à 249 000 (Birds in Europe II – Russia, Project Report 2003), ce qui signifie une envergure d'intervalle numérique de 200 000 couples, empêche un suivi réel des changements.

Le nombre d'oiseaux d'Europe occidentale et méridionale, qui hivernent sur la côte occidentale de l'Afrique, est estimé de 170 000 à 200 000 individus, et d'oiseaux des pays baltes et de la partie nord-est du continent, hivernant principalement en Afrique du Sud, de 460 000 à 820 000 individus.

Parmi les facteurs qui sont actuellement la plus grande menace pour la Sterne pierregarin, on peut mentionner surtout la pression dans les colonies de reproduction de la part du renard, du vison d'Amérique, et du rat *Rattus norvegicus*, de blaireau *Meles meles*, de l'hermine *Mustela erminea*, du loutre *Lutra lutra*, des chats et du hérisson *Erinaceus europaeus*. Cela conduit à la perte des couvées, l'abandon à long terme des colonies et des lieux de reproduction, ce qui peut avoir une forte influence sur la répartition et l'abondance de la population [Craik 1995, 1997, Becker 1996, 1998, Neubauer 1998, Nisbet 2002, Ratcliffe 2004]. Parmi les autres menaces importantes, on trouve la dégradation de l'habitat de reproduction [principalement les eaux usées et la régulation des cours d'eau, la construction de différents types de structures pour le transport maritime et des centrales électriques, la construction d'infrastructures de loisirs, entraînant la perte des bancs et des îles de gravier et de sable], la concurrence locale pour l'habitat de nidification et la prédation des goélands, l'augmentation de harcèlement et de persécution par les humains, associées avec le développement d'activités récréatives, ainsi que la concurrence pour la nourriture avec la pêche [Becker, Ludwigs 2011]. Une menace potentielle constante est l'utilisation croissante de produits chimiques dans l'environnement. Le développement de l'industrie fait que les colonies d'oiseaux qui habitent les îles et les estuaires des fleuves sont plus menacées que celles du littoral. Il est à noter que la Sterne pierregarin est l'une des espèces les plus sensibles à l'effet embryotoxique de DDE et de BPC [Fox 1976, Lorenzen et al. 1997]. L'augmentation de la pollution de l'environnement par les pesticides et les métaux lourds dans la seconde moitié du XXe siècle a été la principale cause d'une nette régression du nombre d'espèces en Allemagne et aux Pays-Bas, et dans une moindre mesure dans d'autres pays d'Europe centrale [Becker et al. 1993, Sudmann, Becker 2004].

REPARTITION ET ABONDANCE EN POLOGNE

Période de nidification

La situation des oiseaux qui habitent la Vistule et ses affluents a le plus grand impact sur l'état de la Sterne pierregarin en Pologne. Elle change dynamiquement en fonction des niveaux d'eau qui déterminent la disponibilité des habitats de reproduction et de l'impact des facteurs limitant le succès de la reproduction [Bukaciński, Bukacińska 1994, 2001, 2009]. Dans le milieu du XXe siècle, il y a eu une augmentation marquée du nombre d'espèces ; dans les années 90, il a été estimé de 5 500 à 7 000 couples, dont env. 30 à 40 % ont niché dans la section centrale de la Vistule [de 2 550 à 2 650 couples, Bukaciński et al. 1994]. Plus tard, dans de nombreux endroits, il y avait de fortes fluctuations ou la diminution de l'abondance. L'évaluation actuelle de la taille de la population nationale est assez difficile en raison des grandes fluctuations dans le nombre de couples qui se reproduisent d'année en année ; cependant, on estime qu'il est d'env. 30 % inférieur que dans les années 90 et ne doit pas dépasser 4 000 à 4 500 couples [Bukaciński, Bukacińska 2007b]. Dans la section centrale de la Vistule, après la diminution de l'abondance à la fin du XXe siècle de 20 à 25 %, il y avait une légère [de 10 à 15 %] augmentation à l'état de 1 580 à 1 730 couples ; mais elle est encore plus faible [10–14 %] que dans les années 90 du XXe siècle [Bukaciński et al. 1994, Bukaciński 2008, Chylarecki et al. 1998a, Keller et al. 1998, 1999, Kot et al. 2009]. L'augmentation de la population de l'espèce signalée est plus ou moins uniforme sur la section centrale de la Vistule entre Puławy et Płock [371e–632e km de la voie maritime]. Le refuge l'Estuaire de la Vistule est actuellement habité par environ 300–350 couples, le refuge la Vallée de la basse Vistule par 250–350 couples, et la haute Vistule par env. 220 couples. Dans la vallée de la Narew, l'abondance est estimée à env. 140 couples, en Silésie à env. 800 à 900 couples, dans la Grande-Pologne à 500–650 couples, et dans la région de Lublin à env. 600 à 900 couples [Bukaciński, Bukacińska 2007b, Wilk et al. 2010].

Entre les îles de Świder et Pieńków [488e–538e km de la voie maritime sur la Vistule] la Sterne pierregarin n'a habité, comme la Sterne naine, que la partie sud du fleuve [fig. 1]. En 2012, de 54

à 56 couples nichaient sur les îles de Świder [488e–490e km], 41 couples dans la réserve Îles de Zawadów [496e–498e km], en 2013, respectivement de 90 à 180 couples [488e–490e km] et de 25 à 36 couples [496e–497e km]. À l’intérieur des frontières administratives de Varsovie, la Sterne pierregarin nichait dans le sable bas dans le lit du fleuve entre 499e et 500e km, où en 2012, la colonie se composait de 90 couples, et en 2013 jusqu’à 119–183 couples [fig. 1].

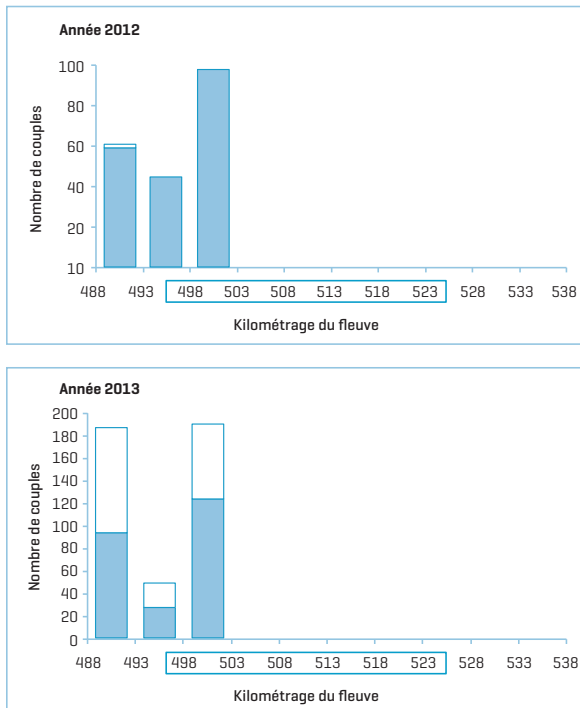


Fig. 1. L’abondance et la distribution de la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* dans les années 2012–2013 dans la section de la Vistule entre 488e et 538e km de la voie maritime de la Vistule où le projet LIFE+ 09/NAT/PL/000264 intitulé « Protection des habitats d’espèces clés d’oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l’agglomération de Varsovie » est réalisé. La région de la Vistule à l’intérieur des frontières administratives de Varsovie [498e–528e km du fleuve] est marquée par une bordure. Les résultats sont exprimés comme l’abondance dans les sections de 5 km du fleuve, donnant sur l’axe OX le premier kilomètre de chacune des sections. La partie remplie de la barre définit l’abondance minimale, non remplie, l’abondance maximale sur la section concernée du fleuve

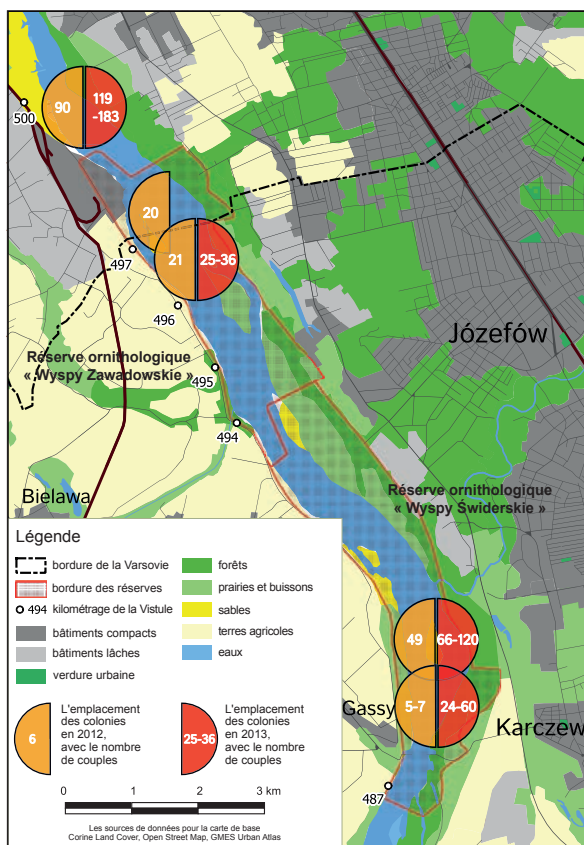
Période postnuptiale

Lors de la migration au-dessus des grands fleuves et sur la côte, la Sterne pierregarin est modérément nombreuse. En été et en automne, dans l’estuaire de la Vistule, à partir de quelques centaines à 3 000 oiseaux ont été vus dans le même temps, et dans la baie de Puck, env. 1 000 oiseaux. Dans d’autres régions, elle est rencontrée de manière intermittente et souvent en petit nombre. Il y a plusieurs observations de l’hivernage des individus dans l’ouest de la Pologne [Bukacińska, Bukaciński 2004c].

MENACES ET PROTECTION EN POLOGNE

La plus grande menace pour cette espèce en Pologne, comme en Europe, est la faible habileté de reproduction causée par les prédateurs quadrupèdes [renard, chien viverrin, vison d’Amérique et d’autres mustélidés] et ailés [Corbeau *Corvus corax*, Corneille mantelée, Pie, Goéland argenté]. Localement, des pertes importantes dans les colonies des sternes peuvent être causées par les animaux d’élevage [vaches, moutons, chevaux] qui paissent sans surveillance et piétinent des nids

Fig. 2. La répartition des sites de reproduction de la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* dans les années 2012-2013 dans la section entre 487e et 500e km de la voie navigable de la Vistule; voir aussi fig. 1



et des poussins [Bukaciński, Bukacińska 2009, 2011]. De même, une augmentation de l'intensité du trafic touristique, en particulier dans l'estuaire des fleuves, sur les lacs, les îles et les plages côtières est un problème croissant. La présence de gens provoque l'effarouchement continu des oiseaux qui couvent leurs œufs, ce qui conduit à des pertes plus élevées dans les couvées, et les poussins et les œufs dans la chaleur sont exposés à la surchauffe. Les nids dans les vallées fluviales sont de plus en plus souvent écrasés par des quads et des véhicules tout terrain [Bukaciński, Bukacińska 2001]. Une autre menace est la perte de l'habitat de nidification, en raison de changements dans le régime hydrologique des fleuves, changeant la longueur et la fréquence des inondations dans les vallées, ou en raison de la différence de hauteur de la surface [enfouissement des bras morts] et le reboisement des friches agricoles dans les vallées fluviales. La pollution de l'eau à l'intérieur des terres avec des pesticides et/ou des métaux lourds est aussi une menace potentielle, notamment pour les oiseaux qui éclosent. Dans la période postnuptiale, comme pendant la reproduction, l'effarouchement des oiseaux est dangereux et particulièrement défavorable avant le soir, quand les sternes se rassemblent sur les plages et les îles côtières pour se reposer.

PETIT GRAVELOT
Charadrius dubius



MONOGRAPHIE

PETIT GRAVELOT *Charadrius dubius*

Le Petit Gravelot bénéficie d'une protection totale en Pologne en vertu du Règlement du Ministre de l'Environnement du 6 octobre 2014 sur la protection des espèces d'animaux [Dz.U. 2014 p. 1348]. En Europe, il est considéré comme une espèce non menacée et bénéficie d'un statut de protection adéquat pour son abondance et les risques potentiels. Il est mentionné dans l'art. 4.2 de la directive oiseaux [contenant une liste des espèces migratrices protégées ne figurant pas à l'annexe I], à l'annexe II de la Convention de Berne [relative à la protection européenne commune des espèces menacées et en danger et de leurs habitats naturels] et à l'annexe II de la Convention de Bonn [sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage].

Caractéristiques générales

Le Petit Gravelot est un oiseau appartenant à l'ordre des Charadriiformes, courant très vite, à peine plus grand que le Moineau *Passer domesticus*, avec un bec court, une silhouette mince et des pattes distinctives, très minces et très longues. Ce qui est très important dans la détermination des oiseaux adultes, c'est une combinaison du cercle oculaire jaune, du bec sombre, des pattes noires ou gris-rose et de la poitrine et de l'abdomen mal exposés [surtout en comparaison avec le Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*]. En vol, une caractéristique importante de diagnostic est également une barre alaire étroite et claire qui est mal définie et souvent absente. Les deux sexes sont presque de la même couleur.

Les dimensions des adultes : longueur du corps de 150 à 180 mm, envergure de 340 à 380 mm, longueur moyenne des ailes repliées, selon l'emplacement, de 116 à 117 mm [entre 110 et 121 mm], longueur moyenne de la queue de 55,8 à 57,6 mm [51–59 mm], longueur moyenne du bec de 12,7 à 13,0 mm [12–14 mm], longueur moyenne du saut de 23,7 à 25,0 mm [22–26 mm]. Les différences de taille et de poids entre les sexes ne sont pas significatives. Le poids des oiseaux pendant la migration variait de 26 à 53 g, et le poids moyen des oiseaux dans la période de repro-



Un oiseau couvant sur le nid



Le Petit Gravelot – vue de face

duction pour les femelles était de 39,2 g [33–44,6 g] et de 38,3 g pour les mâles [33,0–44,6 g ; Reynolds 1976, Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011a]. Chez les oiseaux juvéniles, les dimensions sont semblables à celles des adultes, seules l’aile et la queue sont généralement plus courtes. Il n’y avait pas de différence dans les dimensions structurelles entre les oiseaux de la partie occidentale et orientale de l’aire [Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011a].

Le Petit Gravelot peut être souvent entendu en vol et à l’envol, lorsqu’il émet des « tlluu » forts, monosyllabiques, sifflés, aigus et légèrement descendants. Son cri d’avertissement est plus simple, plus dur et plus insistant ; il ressemble à un « chouï » ou un « tul-li ». Dans les lieux de reproduction, pendant l’accouplement et le comportement territorial, en survolant l’eau avec des mouvements lents et caractéristiques de ses ailes, il s’exprime par des « gri-gri-gri-gri » rapides, éventuellement un « krrri-a, krrri-a, krrri-a » assez lent, rythmique, chantonnant ou un « krrei, krrei » rappellent le cri des sternes.

CARACTÉRISTIQUES DE L’ESPÈCE, MODE DE VIE

Le Petit Gravelot est actif à la fois pendant la journée et la nuit. Il est beaucoup moins grégaire que le Grand Gravelot qui lui est apparenté ou le Gravelot à collier interrompu *Charadrius alexandrinus*, également trouvé en Pologne. Dans les premières étapes de la période de reproduction, il est bruyant et très discret après la ponte des œufs. Pas très sociable, surtout dans la période postnuptiale [habituellement, il est ensuite rencontré seul ou en petits groupes à 10 individus, rarement en groupes plus grands]. Parfois, il s’alimente en groupes lâches avec d’autres charadriiformes *Charadriidae* et les bécasseaux *Scolopacidae* [Cramp, Simmons 2011a]. Sur les aires d’hivernage, il n’est pas territorial.

La plupart des oiseaux se reproduisent pour la première fois après l’éclosion [dans la deuxième année de la vie], mais souvent seulement dans la troisième année de la vie [Glutz von Blotzheim et al. 1975, Chylarecki 2004a] ou même plus tard [Hölzinger et Schilhansl 1972].

En Allemagne, les oiseaux qui ont niché pour la première fois, habitaient en moyenne à 33,2 km du lieu de leur éclosion, 50 % d’entre eux à moins de 10 km, mais certains jusqu’à 250 km de leur territoire d’origine. Les oiseaux plus âgés ont montré un plus grand attachement à leurs sites de nidification, s’établissant à un rayon moyen de 5,5 km du site de reproduction de l’année précédente – jusqu’à 102 km [Glutz von Blotzheim et al. 1975, Lloyd 2008]. Toutefois, en évaluant le degré d’attachement au lieu de nidification et d’éclosion du Petit Gravelot, nous devons nous rappeler qu’il vit dans des habitats très instables, ayant un impact sur son comportement.

Les liens dans le couple sont saisonniers et durent pendant la sortie de la première couvée. Les partenaires quittent les aires de reproduction à des moments différents, donc il est impossible de rester dans le couple pendant la migration et l’hivernage. Les liens peuvent être renouvelés dans les saisons suivantes, même plus de trois [Leisler 1975]. Plus souvent, cependant, il y a un changement de partenaire, parfois dans le cours de la saison, après le succès de la première couvée [Bub 1958, Cramp, Simmons 2011a].

On en sait peu sur la démographie du Petit Gravelot. Le taux de survie annuel des oiseaux adultes se situe probablement au niveau de 60–65 % [Boyd 1962, Cramp et al. 1983, Chylarecki 2004a, Lloyd 2008]. Fransson et al. [2010], ont rapporté que deux oiseaux de cette espèce qui ont vécu le plus longtemps ont été observés en Scandinavie. L’un avait 12 ans et 10 mois [Suède], et l’autre 13 ans [Finlande]. Ces valeurs correspondent à la moyenne de la longueur maximale de la vie du Petit Gravelot donnée par Wasser et Sherman [2010], qui est basée sur les données estimées disponibles [Cramp, Perrins 1977–1994, The Longevity List 2006 d’après Wasser, Sherman 2010] pour 12 ans et 1 mois.

MILIEU DE VIE

Période de nidification

Le Petit Gravelot est rencontré principalement dans la zone tempérée boréale, dans les plaines et dans la région méditerranéenne, moins fréquemment dans la toundra arctique et dans la zone subtropicale. C'est une espèce de plaine et, contrairement au Grand Gravelot, il évite de s'installer sur le littoral. En Europe, il n'est qu'exceptionnellement rencontré à plus de 600 m au-dessus du niveau de la mer, bien qu'en Afghanistan des sites de reproduction à une altitude supérieure de 2 000 m soient connus [Paludan 1959, Glutz von Blotzheim et al. 1975].

À l'intérieur des terres, il habite le plus souvent des régions relativement instables, ouvertes, généralement sableuses ou rocheuses, de préférence sans végétation, et toujours près de l'eau peu profonde [Chylarecki 2004a]. Il préfère des creux naturels des grands et moyens fleuves de plaine, qui disparaissent du paysage européen, où il habite les alluvions basses et les îles dans le courant [Bukaciński, Bukacińska 1994, Bukaciński et al. 1994]. Dans les vallées fluviales, le Petit Gravelot est généralement trouvé sur les herbes sèches xérothermiques et les dunes de sable sur la terrasse de la plaine inondable, sauf les vallées – sur les bords ouverts de lacs [Chylarecki 2004a]. Il évite les pâturages, en raison de la végétation de champ. Souvent, en raison du manque de lieux naturels, il occupe les habitats anthropogéniques, principalement les gravières, les étangs drainés et les fonds des réservoirs exposés. Il n'évite pas les carrières, les champs d'irrigation, les clarificateurs d'eaux usées et même les champs agricoles, les terrains avec des restes des tiges de maïs de l'année dernière et les chaumes ouverts. Une condition préalable à habiter est toujours la présence de grandes zones libres de la végétation [Radetski, Numerov 1980 d'après Cramp, Simmons 2011a, Chylarecki 2004a, Cepakova et al. 2007, Santoul et al. 2009, Cramp, Simmons 2011a]. Les nids ont été trouvés même dans les sites ultra-anthropogéniques, y compris les places couvertes de béton, de gravier et les parcs de stationnement asphal-



Les bancs sableux et rocheux très bas dans le courant du fleuve sont l'habitat de nidification préféré du Petit Gravelot



Le limon dans le sable, déposé par la montée de la Vistule, est l'un des habitats de nidification principal du Petit Gravelot dans les bancs de sable bas dans le lit. Contrairement au Grand Gravelot, le Petit Gravelot préfère les endroits peu séchés, souvent même sans «taches» de sable meuble, entre une couche de surface de séchage du substrat [voir les photos des nids dans cet habitat]



Le sable avec la végétation herbacée lâche – l'habitat de nidification typique du Petit Gravelot sur les îles plus hautes dans le lit de la Vistule

tés, les complexes de courts de tennis, et sur les toits couverts de gravier ou de végétation basse [Niethamer 1942, Chylarecki 2004a, Baumann 2006]. Parfois, cela crée une difficulté à trouver des zones de nourrissage à quelques kilomètres du site de nidification [Cramp, Simmons 2011a]. Sur la côte, il n'est observé que localement, sur les bancs de sable des lacs côtiers, les estuaires et/ou les plages rocheuses couvertes de mousses, de lichens et de basses halophytes, près de l'eau douce ou saumâtre [Fojt et al. 2000, Chylarecki 2004a].

En Pologne, il occupe des habitats qui ne diffèrent pas de ceux dans d'autres endroits de la zone. Les positions les plus stables sont enregistrées dans les sections non réglementées des fleuves de plaine ; en outre, le Petit Gravelot est rencontré sur les rives sablonneuses des lacs, principalement dans les habitats anthropogéniques, y compris les gravières, les fosses de sable, les mines à ciel ouvert, les clarificateurs d'eaux usées, les champs agricoles inondés périodiquement, les zones urbaines rudérales [Antczak 2007b]. Il évite définitivement les plages de la mer. Les sites de reproduction les plus élevés ont été enregistrés dans les Sudètes, le bassin d'Orawa-Nowy Targ et les montagnes de Bieszczady, à une altitude de 700 à 750 m au-dessus du niveau de la mer [J. Smykla dans Walasz, Mielczarek 1992, Antczak 2007b].

Période postnuptiale

Pendant la migration, les oiseaux s'arrêtent aux bords de rivières, lacs et étangs exposés et boueux ; de plus fortes concentrations se trouvent dans les îles basses et sablonneuses, dans les creux des fleuves et des fonds des réservoirs exposés [Chylarecki 2004a]. Ils sont également présents sur les clarificateurs d'eaux usées et les champs d'irrigation.

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

La période de reproduction du Petit Gravelot dans l'Europe centrale et occidentale est très étendue dans le temps. Les premiers nids avec des œufs sont rencontrés dans les premiers jours d'avril, les derniers – même dans la seconde moitié d'août ; le pic de la ponte se situe entre la mi-avril et la mi-juillet. Des observations récentes des poussins non volants proviennent généralement de la première moitié de septembre [Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011a].

Dans les îles dans le cours moyen de la Vistule, les premiers nids d'œufs sont observés dans la première moitié de mai, moins fréquemment dans la dernière décennie d'avril, les derniers – dans la seconde moitié de juin [dans les années sans les montées des eaux du fleuve], ou même à la fin de juillet [dans les années avec des montées plus grandes] avec le pic de ponte depuis le début de la deuxième décennie de mai jusqu'à la fin de la première décennie de juin [Bukaciński, Bukacińska 1994, mat. non publ.]. Dans certaines années, surtout avec les montées plus grandes en mai, il y a plusieurs pics de nidification. Le premier [seconde moitié d'avril et début du mois de mai] comprend presque exclusivement les premières couvées, le deuxième [à la fin du mois de mai et au début du mois de juin] – à la fois les premières pontes tardives que répétées, tandis que le troisième et éventuellement d'autres pics [seconde moitié de juin et début du mois de juillet] comprennent probablement des couvées répétées après la perte des premières pontes tardives et les deuxièmes pontes des femelles formées après l'éclosion des poussins de la première couvée [Chylarecki 2004a, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Densité des nids et la taille du territoire

Le Petit Gravelot niche seul ou en groupes lâches voisins. Les distances entre les nids sont généralement grandes. Dans les champs, près d'Amsterdam, les oiseaux nichaient à une distance de 56 à 190 m [Sluiter 1938], et dans une gravière en Angleterre pas plus près de 75 m [généralement

env. 200 m ; Simmons 1956]. La distance minimale entre les nids adjacents était de 7 à 15 m [Leisler 1975]. Les oiseaux se nourrissent souvent hors du territoire dans les aires de nourrissage partagées avec d'autres individus de leur espèce [Chylarecki 2004a].

La dimension du territoire est très variable, en fonction du nombre de couples qui veulent occuper un endroit donné. Dans les zones peu habitées, les territoires de nidification ne sont pas adjacents, ont de grandes surfaces [p.ex., avec un rayon de 200 m ou plus, Gatter 1971a], et leurs limites ne sont pas clairement définies [Sluiter 1938, 1954 ; Simmons 1956]. Dans les lieux de reproduction avec un grand nombre d'oiseaux, les limites de chaque territoire sont strictement définies, la zone défendue ne couvre souvent que 0,2 à 0,5 ha, et la densité de couples est très élevée – 2 couples/ha [Leisler 1975, Simmons 1956, Cramp, Simmons 2011a]. En République tchèque, dans les années 1999–2003, dans un environnement d'étangs piscicoles, typique de cette espèce, la densité de couples variait de 0,40 à 1,23 couple/10 ha et dans l'habitat suboptimal [des champs de céréales de printemps, de maïs et de haricots récemment semés], de 0,22 à 0,56 couple/10 ha [Cepakova et al. 2007]. Les territoires sont défendus à la fois sur le terrain et dans l'air, généralement jusqu'à 30 m [Simmons 1956]. Après la perte de la couvée, le couple crée habituellement un nouveau territoire, même à une distance de plus de 1 km du précédent [Cramp, Simmons 2011a].

La distribution des sites de reproduction dans l'estuaire [les rives et les îles dans le courant] de la Vistule entre Puławy et Płock [entre 371e et 632e km de la route maritime] dans les deux dernières décennies a été très inégale. Dans les endroits de la plus grande concentration, la densité moyenne de couples variait de 19 à 29 couples/10 km du cours du fleuve, tandis que dans la majorité de la région, de 4 à 8 couples/10 km [Bukaciński et al. 1994, Kot et al. 2009].

Nid, œuf, poussins

La construction du nid est une cérémonie ritualisée à plusieurs étapes – « nesting-displays » – commencée par le mâle peu après la formation du couple [Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011a]. En présence de la femelle, le mâle s'approche à l'un des sites préférés et creuse un trou avec ses pattes fermement pliées vers l'arrière et le forme avec la poitrine. Il le fait au moins à quelques reprises, tout en émettant le cri de contact. L'absence de réponse de la part de la femelle fait que le mâle se déplace à un autre endroit du territoire et répète les étapes depuis le début. Habituellement, cependant, la femelle s'approche au mâle et participe au creusement du trou – « scraping-ceremony ». De cette façon, une douzaine [parfois même quelques dizaines] de trous est formée, disparaissant rapidement sous l'effet du vent et de la pluie. Le trou avec le rembour-



Le nid du Petit Gravelot sur le sol rocheux et graveleux. Il est à noter que le revêtement du nid est composé de petits cailloux. Des pierres légèrement plus grandes, qui sont les bords du nid, les protègent de l'enfouissement par du sable dans les jours venteux



Le nid du Petit Gravelot extrêmement profond sur le sable, sans aucune couverture. D'habitude, le Petit Gravelot construit les nids près de l'élément caractéristique [pierre, touffes d'herbe, branches sèches, etc.], comme le montrent les photos suivantes



Si le Petit Gravelot construit son nid sur le sable sans aucune couverture, il est généralement assez peu profond de manière que les œufs fassent saillie au-dessus du niveau du sol. Cela les protègent contre l'enfouissement rapide du vent



Le nid du Petit Gravelot sur le sable, à côté d'une branche sèche qui protègent la couvée du vent



Les nids sont construits sur le limon accumulé, malgré la découverte, ils sont très difficiles à trouver. Ils se mélangent parfaitement avec l'environnement, et la surface dure et inégale fait que les oiseaux ne laissent pas de traces, suivant lesquelles ils pourraient être facilement trouvés

rage le plus complet (donc, le plus durable), dans l'emplacement choisi par le mâle et accepté par la femelle, devient habituellement leur nid. La structure extrêmement simple, fortement exposée aux conditions météorologiques nécessite souvent la correction par les partenaires à la fois pendant la ponte, et plus tard pendant l'incubation.

Le nid est construit principalement par le mâle sur le sol nu, dans le sable, le gravier, entre des cailloux sur la boue séchée fissurée, moins fréquemment dans la végétation herbacée basse et lâche, généralement à une distance de plusieurs mètres de l'eau [Cepakova et al. 2007, Cramp, Simmons 2011a]. C'est un trou peu profond, sans rembourrage ou très légèrement rembourré de matériel très varié en fonction de l'emplacement, [racines, matière végétale douce, petits cailloux et coquillages]. Le nid a un diamètre de 10 cm (entre 7 et 15 cm), et une profondeur de 2,5 à 3,0 cm ; il est légèrement plus petit que le nid du Grand Gravelot [Gotzman, Jabłoński 1972, Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011a].

Les œufs sont courts, ont une forme allant de la poire à l'ovale, lisses, non brillants, généralement de couleur beige de galets, de sable, fauve ou brun pâle. Quand ils sont frais, le fond devient bleuâtre ou bleu-vert. Les coquilles sont très tachetées [généralement de petites teintures, lignes et stries brunes, noires, gris-brun, rarement pourpres et/ou violacées ; Gotzman, Jabłoński 1972, Harrison 1975, Cramp, Perrins 1977-1994].

La taille moyenne des œufs du Petit Gravelot [longueur x largeur] est de 30 x 22 mm [la gamme 26-35 x 20-24 mm], en l'absence de la variation géographique claire [Schonwetter 1967, Gotzman, Jabłoński 1972, Harrison 1975, Cramp, Perrins 1977-1994]. Le poids moyen des œufs dans les lieux de reproduction aux Pays-Bas était de 7,7 g, avec des variations saisonnières de 7,84 g en avril à 7,28 g en juillet [Glutz von Blotzheim et al. 1975]. Dans une couvée, il y a généralement 4, moins fréquemment 3 ou 2 œufs, exceptionnellement 5. Dans le nid, ils sont posés à pôles pointus, vers le centre et

vers le bas. La taille moyenne de la ponte dans les lieux de reproduction aux Pays-Bas était de 3,87 œufs, avec des variations saisonnières dimensionnelles de 3,95 œufs en avril à 3,66 œufs en juillet [Glutz von Blotzheim et al. 1975]. Les œufs suivants dans la couvée sont déposés environ tous les 36 h. Dans le cas de perte de la couvée, la femelle peut déposer jusqu'à trois couvées répétées [de remplacement – Parrinder 1964, Chylarecki 2004a]. En Europe du Sud, de l'Ouest et centrale, une grande partie de femelles procèdent à la deuxième couvée après l'éclosion des poussins de la première couvée. En Scandinavie et au Royaume-Uni, les oiseaux produisent généralement une couvée pendant la saison [Simmons 1953a, Glutz von Blotzheim et al. 1975, Harrison 1975].

Comme pour les autres charadriiformes dans les îles de la Vistule, des couvées mixtes du Petit Gravelot avec d'autres espèces, le plus souvent, avec le Grand Gravelot sont enregistrées. D'habitude, l'hôte de cette couvée [plus ou moins également souvent, chacun de ces deux espèces] pond 3 ou 2 œufs et 1 œuf de la deuxième espèce complète la couvée. Parfois dans le nid, les œufs dans les proportions 2 + 2 ou 3 + 2 ont été trouvés ; les oiseaux des deux espèces nous ont éloigné du nid [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Il est possible qu'il s'agisse de deux femelles de deux espèces différentes qui prenaient soin conjointement de la couvée mixte. Des œufs individuels du Petit Gravelot ont été enregistrés dans les lieux de reproduction de la Vistule, dans les nids de la Sterne naine *Sternula albifrons*, exceptionnellement dans les nids de la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* [Bukaciński 1993, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. La présence des œufs du Petit Gravelot dans les nids d'autres espèces des Charadriiformes et/ou des sternes est rarement mais régulièrement observée dans de nombreux endroits [p.ex. Parrinder 1969, Radford 1985, Amat 1998].

L'incubation des œufs dans laquelle les deux sexes participent à peu près également, commence après la ponte du dernier ou avant-dernier œuf dans la couvée et prend en moyenne 24 à 26 jours [entre 22 et 28 jours].



Le nid du Petit Gravelot sur le limon séché, porté par la montée de la Vistule



Le comportement reproducteur des gravelots – le parasitisme reproducteur interspécifique. Sur la photo, une couvée mixte du Petit Gravelot (deux œufs) et du Grand Gravelot (un œuf)



Le comportement reproducteur des gravelots – le parasitisme reproducteur interspécifique. Parfois, les femelles du Petit Gravelot abandonnent les œufs dans les nids d'autres espèces. Sur la photo, le nid de la Sterne naine (deux œufs à gauche), avec deux œufs abandonnés par le Petit Gravelot

Les poussins éclosent de manière asynchrone, mais généralement tous en un jour.

Les poussins sont nidifuges. Ils éclosent couverts de duvet ; juste après l'éclosion, ils peuvent se déplacer et manger indépendamment. D'habitude, les parents en prennent soin en les chauffant quand ils sont petits et/ou en cas d'intempéries. La femelle peut laisser le mâle prendre soin de la couvée pour déposer la deuxième couvée ou pour commencer la migration, si la couvée est déposée tardivement [Gatter 1971b, Chylarecki 2004a, Cramp, Simmons 2011a]. Les poussins sont en dessous de couleur jaune fauve, dans une teinte plus chaude que les poussins du Grand Gravelot,



Le poussin du Petit Gravelot, seulement quelques heures après l'éclosion se déplace sur de longues distances, il peut également trouver de la nourriture de façon indépendante

à taches blanches crème, cannelle orange, grises, noires et/ou brunes noirâtres ; ils sont blancs en dessous. Ils acquièrent le plumage en moyenne en 25 à 27 jours (entre 21 et 30 jours ; Walters 1961, Gotzman, Jabłoński 1972, Cramp, Simmons 2011a). Ils acquièrent l'indépendance entre 8 et 25 jours après l'acquisition du plumage, occasionnellement plus tôt. Plus tôt, les poussins sont éclos dans la saison, plus le temps ils passent avec leurs parents après l'acquisition du plumage [Gatter 1971b, Cramp, Simmons 2011a].

Le succès de la reproduction est variable ; il dépend de l'emplacement, de l'habitat et de la saison. D'habitude les poussins éclosent de 65 à 86 % d'œufs pondus [Glutz von Blotzheim et al. 1975]. Cependant, dans des conditions de haute pression des prédateurs dans les habitats soumis à des fluctuations imprévisibles du niveau d'eau et/ou dans des environnements anthropogéniques où des travaux économiques intensifs [gravières] sont réalisés, l'habileté des couvées peut être beaucoup plus faible. Dans un environnement des étangs piscicoles en République tchèque, avec une forte prédation [les corneilles en particulier] par rapport aux œufs, le succès moyen d'éclosion des poussins pendant deux années consécutives était de 15,4 % [Cepakova et al. 2007]. Dans l'habitat naturel, où les pertes des couvées dues à la prédation étaient marginales [les champs de céréales de printemps], il était encore plus faible que celui donné par Glutz von Blotzheim et al. [1975] et se situait à environ 60 % [Cepakova et al. 2007]. Sur les îles de la Vistule, en conditions de fréquentes montées d'eau et une forte prédation des oiseaux et des mammifères, le succès d'éclosion des poussins est entre 20 et 25 %, et dans certaines années était égal à zéro [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Le succès d'acquisition du duvet est encore plus diversifié et dans la plupart des aires de reproduction est entre 25 et 64 % [Parrinder 1964, Glutz von Blotzheim et al. 1975]. Dans les années 50 du XXe siècle, selon les estimations à partir d'un petit nombre de couples, le succès d'acquisition du duvet dans les aires de reproduction en Angleterre a été fixé à env. 1,55 poussin/couple [Boyd 1962]. D'autre part, dans les années 1984-1995 sur les prairies humides de l'est de l'Angleterre régulièrement visité par des corvidés *Corvidae*, des renards *Vulpes vulpes* et des mustélidés *Mustelidae*, les Petits Gravelots ont fait sortir annuellement entre 0,0 et 1,6 poussin/couple, avec la moyenne à long terme de 0,6 poussin/couple [Gulickx, Kemp 2007].

Dans les conditions de la Vistule, comme dans d'autres aires de reproduction, l'habileté des couvées est principalement limitée par : la prédation par des corvidés et des mammifères (principalement, le vison d'Amérique *Neovison vison*, le renard et le chien viverrin *Nyctereutes procyonoides*), les montées des eaux de la Vistule, le pâturage du bétail dans les îles, et, ces dernières années, de plus en plus souvent la pression des gens – l'augmentation de l'intensité du tourisme et de la destruction des nids [Bukaciński, Bukacińska 2001, 2004, 2009, 2011].

MODÈLES SOCIAUX ET COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS

Le Petit Gravelot est essentiellement une espèce monogame. L'accouplement a généralement lieu à l'arrivée sur les lieux de reproduction aux aires d'alimentation neutres ou sur les lieux de nidification, moins fréquemment au cours de la migration printanière (Sluifers 1938, Simmons 1956, Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011a). Les liens en couple sont saisonniers et durent au moins une couvée.

Le Petit Gravelot est une espèce territoriale. Il niche seul ou en groupes lâches (les distances entre les nids vont de quelques dizaines à quelques centaines de mètres). Il niche souvent dans un groupe avec d'autres Charadriiformes *Charadriiformes*, avec ceux qui sont agressifs et/ou coloniaux, fournissant ainsi « un parapluie protecteur », ce qui augmente considérablement l'habileté à produire des œufs (Cramp, Simmons 2011a). Pour cette raison, il s'installe souvent près des aires de reproduction de l'huîtrier *Haematopus ostralegus*, de l'avocette *Recurvirostra avocetta*, du vanneau *Vanellus vanellus* et de la Sterne pierregarin (Voipio 1956, Walters 1959, Amtmann et Englander 1963). En Russie, près de la rivière Ob, il préfère certainement la nidification près des nids de la Sterne naine, mais surtout de la Sterne pierregarin (Blinov, Blinova 1980 d'après Cramp, Simmons 2011a). Il habite alors la périphérie de la colonie, plus près des nids des sternes que d'autres pluviers et pond des œufs 5-10 jours plus tard que les sternes (Blinov, Blinova 1980 d'après Cramp, Simmons 2011a).

Dans les îles dans le cours moyen de la Vistule, il niche le plus souvent à proximité des nids de la Sterne pierregarin et de la Sterne naine, et parfois en périphérie de petits groupes voisins, formés par plusieurs couples du Goéland cendré *Larus canus* (Bukaciński, Bukacińska 1994, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.).

Comportements antagonistes

En période postnuptiale, le Petit Gravelot ne montre aucun comportement antagoniste évident (le manque d'informations sur le comportement sur les aires d'hivernage). Il est beaucoup plus agressif en période de reproduction (notamment par rapport à ses rivaux), souvent bruyant et ostentatoire. La plupart des comportements antagonistes, comme chez les goélands et les sternes, sont ritualisés (une description détaillée dans Cramp, Simmons 2011a). À ce stade, nous ne considérons que ceux les plus communs et les plus caractéristiques.

Tout au long de l'année, le Petit Gravelot tolère la présence humaine plus que d'autres espèces des charadriiformes. À l'approche de l'homme, comme des prédateurs, qui sont loin, il ne réagit que par une posture préoccupée « upright » – il tourne sa tête en direction de la menace et observe la situation avec ses ailes légèrement entrouvertes. Si un prédateur ailé est à proximité ou se rapproche, les Petits Gravelots s'accroupissent, en se cachant, avec leur corps dans une position horizontale ou inclinée vers l'avant ; leur cou est retiré, leur tête baissée (mais tenue horizontalement) leurs ailes pressées contre le corps et la queue déployée ; l'oiseau observe tout le temps la menace (J. Walters d'après Cramp, Simmons 2011a). Des oiseaux brusquement alertés répètent généralement plusieurs fois le mouvement de « head-bobbing » (le va-et-vient de la tête), associé à l'émission du cri ; cette posture est également présentée dans les interactions intra et interspécifiques entre les postures de danger et de fuite présentées en alternance et afin de détourner l'attention. Parmi les comportements supplémentaires qui donnent du courage, on peut mentionner le « ground-pecking » (le picage du sol) et le lissage des plumes (Simmons 1953a, Simmons 1955, Cramp et al. 1983).

Pendant des escarmouches territoriales terrestres de faible intensité, les Petits Gravelots (plus souvent les mâles) présentent habituellement une posture appelée « hunched » (Simmons

1953a, Simmons 1953b) : l'oiseau est immobile ou marche lentement vers son adversaire, gardant le corps parallèle au sol ou légèrement surélevé ; sa tête est cachée, ses plumes au-dessous hérissées sur les côtés du corps et sa queue modérément déployée et abaissée. Parfois, en s'approchant du concurrent, il bouge sa queue verticalement et horizontalement, et exceptionnellement, en courant, le tire sur le sol. Le concurrent échappe habituellement ; dans le cas contraire, la lutte peut avoir lieu.

La posture la plus menaçante présentée sur la terre est « self-assertive horizontal display » (Simmons 1953a, Simmons 1953b). L'attaquant s'approche vers l'intrus en baladant, avec son corps parallèle au sol et sa tête cachée ; ses plumes sur le dos et sur les côtés du corps sont hérissées et dirigées vers le haut, et ses ailes repliées. Quand il est proche, soulève brusquement son corps dans la posture « upward-oblique », exposant un motif noir et blanc sur la poitrine, et déploie sa queue en éventail, ce qui donne à la silhouette l'apparence de guerre avec des plumes hérissées. Après la présentation de la force, la plupart des concurrents s'échappent. Les autres basculent pour un instant, et ensuite prennent une posture apaisante – ils détournent leur bec, leur tête et leur poitrine de l'agresseur, ce qui arrête le rituel de danger. L'absence de réaction de la part de l'adversaire se termine presque toujours par un combat.

Les attaques au sol et les combats sont relativement rares. Dans une attaque unilatérale l'agresseur bat avec ses ailes, pattes et bec au dos de l'adversaire. Dans la lutte, les deux oiseaux avec leurs becs légèrement surélevés rebondissent poitrine contre poitrine, en essayant d'atteindre son adversaire avec son bec le plus haut possible. Dans des batailles plus féroces, les oiseaux voltigent avec les ailes, picorent et battent avec les pattes ; parfois, ils s'entrelacent, en se tenant par les plumes, les ailes ou les becs. Le duel se termine par la pression au sol de l'opprimé (Simmons 1953a, Cramp, Simmons 2011a). La première étape en conflit direct peut être un « leap-frogging » (sauts de grenouille), considéré comme le comportement de l'adversaire informant de son intention de se battre : l'agresseur saute ou survole violemment à l'adversaire à plusieurs reprises ou en parallèle à lui, atterrissant très proche, mais sans contact direct. La réponse dans l'une des postures menaçantes ou l'attaque fait suite à la lutte (Stein 1962 d'après Cramp, Simmons 2011a).

Les comportements agressifs les plus caractéristiques dans l'air sont « hostility-flight » et « flight-threat ». Le mâle territorial vole dans la direction de l'intrus, en heurtant violemment et profondément des ailes (« hostility-flight ») ; il émet un cri sonnante et mélodique « hostility-cry », qui ressemble un peu à la voix du pic-vert *Picus viridis* (Sluiters 1938, Simmons 1953a, Simmons 1953b, Simmons 1956). Près de l'intrus « hostility-flight » peut se développer dans une posture de « flight-threat ». Le battement des ailes devient profond et passe en vibrations après l'atterrissage de l'oiseau ; les ailes sont alors tenues dans le haut en forme de V, et la queue est déployée. « Hostility-cry » passe souvent dans un bourdonnement accéléré « flight-threat call », qui ressemble au cri lent de l'hirondelle de rivage *Riparia riparia*. La course aérienne, qui survient parfois plus tard, se déplace habituellement bien au-delà des frontières du territoire. « Hostility-flight » [de « hostility-cry » et « flight-threat call », mais sans posture de « flight-threat »] est également présenté dans la direction des Petit Gravelots apparentés, ainsi que d'autres *Charadrii*, par exemple l'huîtrier, le vanneau huppé et le chevalier gambette *Tringa totanus* (Cramp, Simmons 2011a).

De nombreux types de réunions menaçantes essentiellement territoriales sont précédés par un cri monotone et très rythmique de « song-flight » ; il peut aussi les suivre (Sluiters 1938, Simmons 1953a, Simmons 1953b, Simmons 1956). C'est le cri du mâle qui est entendu le plus souvent. Il est utilisé comme une menace aérienne directe de l'intrus ou comme une auto-promotion spontanée, par exemple en cas de retour sur le territoire de nidification (Simmons 1953b). La plus grande activité vocale du Petit Gravelot est enregistrée tôt le matin et de 20 à 50 minutes après le coucher du soleil ; ils ont également été souvent entendus pendant la nuit claire. « Song-flight » est

le plus fréquent dans la première moitié d'avril ; son intensité élevée (env. 80 % de celle en avril) est maintenue tout au long de mai, diminuant en juin à env. 30 %, en juillet à env. 15 % d'intensité enregistrée au début de la saison de reproduction [Cramp, Simmons 2011a].

Ce qui est aussi spécifique, c'est le vol de « butterfly-type » (de papillon), caractérisé par des battements d'ailes très lents mais rythmiques. Des oiseaux (principalement des mâles) volent habituellement autour du territoire, en faisant des cercles ou courbes, généralement à une hauteur de 10 à 15 m (parfois 1 m), avec les ailes raidement déployées, en battant lentement et faisant un arc étroit ; ils émettent un cri de « song-flight-call ». Les mâles voisins (5 au maximum ont été observés ; Cramp et al. 1983) peuvent rejoindre le spectacle, en survolant la région sur une superficie beaucoup plus grande que leurs territoires. Le mâle peut être accompagné d'une femelle, mais on ne l'a pas entendue crier [Leisler 1975, Cramp, Simmons 2011a].

Relations interspécifiques entre les gravelots

En Europe occidentale, où le Petit Gravelot, le Grand Gravelot et le Gravelot à collier interrompu ont niché dans la même région, le Petit Gravelot était plus agressif que le Grand Gravelot, mais celui-ci, comme le plus fort a été dominant [Sluifers 1954]. La compétition interspécifique, en particulier entre le Petit Gravelot et le Grand Gravelot a été souvent enregistrée. Elle comprenait à la fois les tentatives de chasser les oiseaux du territoire [Armstrong 1952, Simmons 1953a, Simmons 1956, Westall 1953, Sluifers 1954], ainsi que l'occupation des nids et des œufs du Petit Gravelot par le Grand Gravelot [Sluifers 1938, Durango 1943, Parrinder 1969]. L'occupation des couvées du Petit Gravelot par le Gravelot à collier interrompu n'a été enregistrée qu'exceptionnellement [Cramp et al. 1983]. Des cas de tolérance mutuelle ont été observés beaucoup moins fréquemment que les relations violentes ; les nids des Petits Gravelots et des Grands Gravelots ont été vus en seulement 25 à 30 m [p.ex. Laven 1940, également dans les îles de la Vistule ; Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Les adoptions des poussins du Petit Gravelot par le Gravelot à collier interrompu ont été également observées [Cramp, Simmons 2011a]. Dans de nombreux endroits, la compétition interspécifique est réduite par la séparation des niches écologiques [Gerdes 1953 d'après Cramp, Simmons 2011a].

Comportements anti-prédateurs des poussins

Pendant les deux premiers jours après l'éclosion, les poussins de la même couvée restent habituellement ensemble, ou par deux, et dans le cas d'une alarme, ils s'accroupissent et restent immobiles pendant une longue période. Même après la découverte par les humains ou par les prédateurs, ils ne fuient pas, mais restent toujours en place. Ils répondent immédiatement aux voix des parents, où qu'ils soient, même sur l'eau [Stein 1962 d'après Cramp, Simmons 2011a]. À l'âge de quelques jours, ils commencent à se disperser de plus en plus. Dans le cas d'une alarme, habituellement avant qu'ils accroupissent, ils cherchent à se cacher dans la végétation, entre les pierres, etc. À l'âge de 1-2 semaines, ils ne s'accroupissent qu'à la vue d'un prédateur ou lorsque leurs parents s'envolent, ils les appellent et/ou prennent une posture préoccupée [ils balancent et picorent le sol]. Après l'acquisition du duvet, ils s'accroupissent en réponse à la menace, et ne partent que lorsque le danger s'approche. Les cris désespérés des



Le comportement anti-prédateur. Dans la première semaine de vie, les poussins du Petit Gravelot alarmés par leurs parents, en général, ne fuient pas, ne cherchent pas l'abri, mais seulement s'accroupissent en place, adhérent fermement au sol

poussins enlevés par un prédateur ou attrapés par l'homme peuvent causer la dispersion d'autres poussins de la couvée [Simmons 1955].

Comportements anti-prédateurs des adultes

La défense passive. Habituellement, la première réaction à la menace est l'émission du cri de préoccupation par le parent qui « monte la garde » sur le territoire. Un oiseau qui incube les œufs s'enfonce dans le trou de nid se penchant en avant et en appuyant sa tête sur le bord du nid, et garde un œil sur les sources de danger potentiel. Si la menace augmente, il sort brusquement du nid, il court vite à quelques pas, pour ensuite rester immobile en position courbée. Si l'intrus s'approche trop près, l'oiseau peut échapper brusquement avec la silhouette horizontale, sur les pattes pliées, avec le cou enroulé, et la queue pliée, et ensuite il reste de nouveau immobile [Simmons 1955]. Si la menace persiste, il s'envole en général pour quelques dizaines de minutes de son lieu de nidification. Si l'oiseau n'est pas surpris de près, il quitte son nid, avant même qu'un prédateur potentiel ne remarque sa présence. Ce qui est étonnant, c'est que les oiseaux habitués aux personnes passant à proximité, non seulement ne quittent pas leur nid, mais ne présentent pas de signes de préoccupation [Stein 1962 d'après Cramp, Simmons 2011a]. Après avoir quitté le nid, ils ne couvrent jamais leurs œufs afin de les masquer ou protéger contre les facteurs externes.

Les oiseaux ne quittent pas leur nid découvert par l'homme, mais la perturbation fréquente des Petits Gravelots dans la période précédant la ponte des œufs peut causer le déplacement des oiseaux à un autre endroit.

Après la ponte des œufs, le couple est généralement calme et secret. Pendant l'incubation, les oiseaux perturbés par les humains restent habituellement silencieux et inactifs, et lorsque l'observateur se trouve dans le voisinage du nid, ils s'envolent. Cela contraste avec un comportement bruyant et nerveux avant la ponte des œufs et après l'éclosion des poussins. Si les Petits Gravelots sont très perturbés pendant l'éclosion des poussins, l'un des parents peut s'éloigner avec ceux qui ont déjà éclos et sont secs, tandis que l'autre attend que le reste éclore. Dans des situations extrêmes, les poussins qui éclosent peuvent être rejetés par leurs parents, même s'ils crient déjà dans les œufs.

La défense active contre les oiseaux. Les couples qui se reproduisent, ont tendance à être très agressifs envers d'autres oiseaux qui nichent ou se nourrissent à proximité des nids et/ou des jeunes du Petit Gravelot – à la fois ceux qui représentent une menace potentielle pour les couvées (p.ex. l'huîtrier, étant un prédateur occasionnel des œufs), les gallinacés *Phasianidae*, qui, en picorant le sol à la recherche de nourriture, peuvent involontairement détruire les nids, ainsi que les espèces complètement inoffensifs. Si un intrus s'approche trop près du nid ou de la couvée, il est habituellement attaqué à partir du sol ou de l'air par des battements des pattes ou des ailes, ou même du bec. Les attaques sont généralement couronnées de succès et conduisent à la fuite de l'intrus. Toutefois, si les oiseaux sont plus grands et résistants aux chasses, les Petits Gravelots peuvent modifier leur comportement à celui qui est distrayant. La chasse du nid des mâles du faisan *Phasianus colchicus*, du Vanneau à éperons *Hoplopterus spinosus* et de la Sterne pierregarin [Cramp, Simmons 2011a] a été observée. La capture du poussin par un prédateur aviaire, par exemple, par le faucon crécerelle *Falco tinnunculus*, alerte les parents, mais ne cause pas le spectacle détournant l'attention. Habituellement, le prédateur n'est pas du tout poursuivi.

La défense active contre l'homme. La seule forme de défense contre l'homme sont les comportements qui distraient du nid ou de poussins [Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011a]. Les plus simples consistent en la remue de la queue ou du corps entier, le grattement de la tête, la défécation fausse, le nettoyage rituel des plumes, les vols près de l'intrus à une très

basse altitude et l'émission constante des cris d'avertissement etc. Un comportement un peu plus complexe comprend l'utilisation de stratagèmes : les oiseaux prétendent incuber les œufs (bien sûr, à une distance sécuritaire du nid) ou dormir, ou plus ils prétendent être préoccupés, plus nous nous éloignons de leurs poussins ou du nid. Les spectacles détournant l'attention avec l'attirance, le plus souvent de type « petits mammifères » et « impuissance » sont la maîtrise. Le premier consiste à courir sur les pattes pliées ou la queue dirigée vers le haut ou [généralement] courir « à rongeur » lorsque l'oiseau fuit avec la queue dirigée vers le haut ou en éventail et baissée, tandis que les ailes repliées bougent rythmiquement et légèrement de haut en bas, ce qui ressemble au campagnol parcourant. L'élément de base du spectacle « impuissance » est également la course, mais dans la position très courbée (comme si le Petit Gravelot ne se sentait pas bien), avec la queue dépliée et baissée ; ses ailes partiellement ouvertes ondulent au-dessus du dos ou battent vers le bas. Alors l'oiseau s'arrête et se glisse furtivement (la course de crabe), et effectue en spectacle vers l'arrière de l'intrus : il s'accroupit, souvent dans la pose du rongeur avec sa queue relevée ou prétend être blessé. Les mouvements des ailes pliées ou déployées à différents degrés peuvent prendre la forme d'une flexion, une levée, un flottement ou une ondulation, uniques, simultanés ou alternés. Pendant ce spectacle, l'oiseau semble s'allonger sur le dos ; il est calme et émet des cris de préoccupation. Dans la période allant de la fin de l'incubation jusqu'à quelques jours après l'éclosion des poussins, les spectacles peuvent être effectués par les parents de façon persistante en alternance ou ensemble. Malgré la forte créativité, les Petits Gravelots présentent beaucoup moins fréquemment des comportements distrayants envers l'homme que les Grands Gravelots.

La défense active contre les mammifères prédateurs. Dans le cas de la menace des mammifères, les comportements du Petit Gravelot visent à détourner l'attention du nid et des poussins. On a observé les oiseaux qui, en réponse à l'apparition d'un chien *Canis familiaris* ou d'une belette *Mustela nivalis* ont envolé vers le prédateur, et ensuite ont volé bas juste devant ou derrière lui avec « un vol gêné » [comme s'ils n'étaient pas sains], avec la queue partiellement déployée, tout en émettant des cris d'alarme.

Comportement au sein du couple (hétérosexuel)

L'accouplement a généralement lieu après l'arrivée de l'hivernage, sur les aires de nourrissage neutres à proximité des aires de reproduction ou de nidification (Simmons 1956), moins souvent pendant la migration printanière (Cramp, Simmons 2011a). Les aspects comportementaux des couples sont mal connus, et les descriptions des parades nuptiales dans les aires de reproduction concernent probablement des couples déjà formés. On croit que l'un des rituels de l'accouplement est l'adoption par un mâle seul de la posture « horizontal-posture » et « upright » (Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011a) contre les oiseaux étrangers qui s'approchent. Ceux qui en réponse, s'accroupissent, sont acceptés comme femelle (avec l'accouplement ultérieur). Des oiseaux s'approchant dans une posture menaçante sont perçus comme des concurrents (Simmons 1953a). La partenaire est également attirée par le cri de contact « pair-contact call », émis par le mâle qui le creuse le trou ou reste immobile pendant longtemps à côté de l'un des trous déjà prêts (Sluiter 1938). Dès le premier jour, lorsque le couple est vu ensemble, le mâle commence « mating-ceremony » [un rituel visant à conduire à la copulation]. Initialement, en général immédiatement après « scraping ceremony », qui est une construction commune du trou, la copulation n'a pas lieu, parce que la femelle ne répond pas totalement à la parade nuptiale de son partenaire (Simmons 1956). La cérémonie complète de « mating-ceremony » se compose de plusieurs étapes. Dans la première étape, le mâle s'approche vers la femelle à pas de glissement, en gardant son corps horizontalement, avec sa tête et son cou légèrement en retrait. Dans la deuxième étape, les pas du mâle deviennent de plus en plus courts et plus hauts [« goose-ste-

pping »], et sa posture devient progressivement verticale « full-chested upright » – ses pattes sont plus droites que d'habitude, sa nuque est tendue, et un motif noir et blanc est bien exposé sur la poitrine. Puis, le mâle, en se tenant près de la femelle, marche en soulevant ses pattes d'une manière exagérée, de sorte que parfois ses orteils frappent la poitrine. En réponse à la parade nuptiale, la femelle s'accroupit, en tenant le corps horizontalement, et le mâle saute sur elle ; au début, il se tient sur elle, puis il s'accroupit et commence à faire des mouvements de copulation. Lorsque la femelle est légèrement penchée en avant et hoche la queue d'un côté à l'autre, le mâle se prépare et les deux oiseaux battent leurs ailes brusquement pendant env. 5 s. La femelle se secoue et recule ; quand le mâle descend de la femelle, la mise en contact des cloaques a lieu [et l'éjaculation, lorsque le contact est réalisé]. Dans la dernière étape, les oiseaux s'éloignent à pas de glissement, ou éventuellement ce n'est que le mâle qui s'éloigne et la femelle lisse rituellement ses plumes.

La cérémonie d'accouplement complète, qui n'a lieu que dans les aires de nidification, prend habituellement de 30 à 75 s. Les oiseaux pendant l'accouplement sont généralement tranquilles ; parfois c'est la femelle qui émet le cri. Une fois la ponte terminée, malgré la tentative de parade nuptiale, la femelle généralement cesse de répondre à « mating-ceremony » du mâle, bien que la cérémonie complète ait été observée, même pendant la période d'incubation, en particulier dans le cas de la perturbation du couple [Sluiters 1938, Simmons 1953a, Leisler 1975].

Les partenaires préparent habituellement sur le territoire au moins quelques trous, dont un est sélectionné pour le nid. En raison de sa structure simple et instable, il doit être régulièrement corrigé, mais au moment de l'incubation, le grattage du trou et le rejet du sable sont généralement moins soulignés que lors de la cérémonie de « nesting displays » [la préparation du site de nidification].

Les deux partenaires sont impliqués dans l'incubation. Les changements dans le nid sont fréquents de jour comme de nuit. Leur fréquence augmente en cas de perturbation du couple ou si les aires de nourrissage sont situées près du nid. Le soir, la participation du mâle dans la couvaison est généralement la plus grande. Si la femelle a peur d'entrer dans le nid, elle est parfois forcée par le mâle. À la fin de l'incubation, lorsque les cris des poussins dans les œufs modifient le comportement des parents, il arrive que l'oiseau qui couve les œufs ne veuille pas quitter le nid et renoncer à la garde. Alors, il présente des postures menaçantes de faible intensité. Durant les journées chaudes, les Petits Gravelots peuvent refroidir les œufs [plus tard aussi les poussins], en apportant dans le nid sur les plumes de leur ventre de l'eau, qui est enlevée par les poussins directement des plumes des parents [p.ex. Gatter 1971a, Wassenich 1974]. Parfois le couple qui s'occupe du nid est accompagné par un troisième oiseau [mâle ou femelle], qui participe également à la défense



Le comportement anti-prédateur des adultes. Le redressement vertical des ailes est un comportement caractéristique du Petit Gravelot dans une situation d'inquiétude ou de tentative de détourner l'attention du nid ou de poussins et d'attirer l'attention sur soi-même. Il peut également être un interlude naturel pendant l'incubation

du territoire, la couvaison des œufs et le soin des poussins. Le statut de ces « assistants » n'est pas connu [Dathe 1953, Parrinder 1969, Gatter 1971b, Hölzinger 1975] ; peut-être qu'il s'agit des juvéniles ou des partenaires des années précédentes.

Relations familiales au sein de la couvée

Les sons faibles des œufs que les parents entendent 4–5 jours avant l'éclosion des poussins [l'homme – un jour plus tard ; Leisler 1975], changent le comportement des parents. Les partenaires commencent à appeler plus souvent avec les cris de contact [caractéristique des poussins] et à se préoccuper pendant l'incubation.

Les parents ne nourrissent pas leurs poussins, et leurs principales fonctions sont limitées à la chauffe, la protection et la défense de la couvée [si nécessaire, ils conduisent et escortent les poussins dans un lieu où ils peuvent trouver de la nourriture]. Les poussins du Petit Gravelot sont plus sensibles au froid que les jeunes du Grand Gravelot, mais les informations détaillées sur l'intensité de la chauffe peu après l'éclosion sont manquantes. On ne sait que les poussins qui ne répondent pas à l'invitation vocale sont rarement tirés par un parent « par force » sous lui, surtout s'il continue à incuber des œufs [Cramp, Simmons 2011a]. Si les poussins sont dispersés sur le territoire, les parents s'approchent à celui le plus bruyant pour le chauffer, puis ils appellent les autres. Durant les journées chaudes, les poussins [et précédemment les œufs] sont protégés par leurs parents du soleil – les adultes les aèrent, restant debout sur leurs pattes mi-pliées [Wassenich 1974].

Dans le cas de faibles risques ou lors des réunions intraspécifiques, les parents n'appellent pas d'habitude leurs poussins pour qu'ils se cachent ou s'accroupissent. Le plus souvent, un parent éloigne les poussins à une distance suffisante, ne communiquant avec eux qu'en émettant le cri de contact et l'autre surveille la situation et, si nécessaire, se bat avec un concurrent ou un prédateur [Cramp, Simmons 2011a]. Si la menace est sérieuse, les parents « requièrent » des poussins d'échapper et de se cacher. Ceux qui ne se recroquevillent pas en réponse au cri d'alerte des parents sont forcés de le faire – le parent atterrit à proximité du poussin désobéissant, habituellement celui plus âgé, et le picore ou bat avec ses ailes [Cramp, Simmons 2011a].

Peu de temps après l'éclosion, les deux parents prennent généralement soin de la couvée. À la fin de la saison de reproduction [de la fin de juin], la femelle peut abandonner son groupe familial pour migrer avant que les poussins n'acquièrent pas leur plumage. Mais le plus souvent, elle quitte son territoire existant dans le cas de la seconde tentative de reproduction. D'habitude, cela a lieu au milieu de la durée nécessaire aux poussins pour acquérir le plumage, bien qu'il arrive plus tôt [Simmons 1953a, Walters 1957, Bub 1958, Walters 1961, Schossler 1965, Gatter 1971b, Imbeck, Mesmer 1971, Hölzinger 1972, Reiser, Heim 1974]. Malgré ce comportement, il n'y a pas de rapports de bigamie occasionnelle.

Les poussins emplumés de la première couvée rejoignent parfois les parents et les poussins de la deuxième couvée, mais ils ne sont pas toujours tolérés par les parents. Il n'y a pas d'informations sur le maintien des liens entre les parents et les poussins pendant la migration. On sait peu sur la relation entre les frères et sœurs dans la nature. En captivité, les poussins ne restent pas ensemble, mais ils se tolèrent, ou du moins sont moins agressifs par rapport aux autres que les frères et sœurs du Grand Gravelot [von Frisch 1959, Stein 1966].

MIGRATION ET HIVERNAGE

La sous-espèce paléarctique du Petit Gravelot *Charadrius dubius curonicus* est principalement migratoire, seulement dans la partie méridionale de l'aire [le bassin méditerranéen, le Moyen-Orient] les populations sont probablement sédentaires [Cramp, Simmons 2011a]. La dispersion des aires

de reproduction commence à la fin de juin, avec l'intensité la plus élevée en août. En Europe, les derniers oiseaux ont été observés sur la migration en octobre. Les Petits Gravelots de la Fennoscandie se dirigent vers le sud-est dans les régions de la mer Noire, ceux de l'Europe occidentale migrent vers le sud-ouest et le sud, et les oiseaux qui survolent la Pologne – probablement plus vers le sud [Chylarecki 2004a].

La migration printanière commence à la fin de février, et la fraction principale des oiseaux vole vers l'Europe entre la mi-mars et la mi-avril. En Pologne, le passage de l'hivernage est habituellement très difficile à discerner ; la plupart des oiseaux arrivent sur les aires de reproduction au plus tard à la première moitié d'avril [Chylarecki 2004a].

Les informations sur les aires d'hivernage sont fragmentées. On ne sait seulement que certains oiseaux hivernent en Afrique au sud du Sahara. Très peu de messages de retour sur les oiseaux nichant en Scandinavie et en Europe de l'Ouest provenaient de la Géorgie [janvier], du Tchad [novembre] et du sud de l'Algérie, du Nigeria et du Sénégal [février].



Le Petit Gravelot en vol. Même à distance, les caractéristiques diagnostiques bien visibles – le manque d'une barre alaire blanche claire et de la base de bec orange vif le distinguant du Grand Gravelot très semblable

NOURRITURE

La nourriture principale du Petit Gravelot sont des insectes. Les victimes sont collectées à partir de la couche supérieure du substrat [sol humide, boue, etc.] à une profondeur de plusieurs centimètres et de l'eau peu profonde. Parfois, à la recherche de nourriture dans l'eau, les victimes sont débusquées par des mouvements des pattes [Simmons 1961, Stein 1966, Glutz von Blotzheim et al. 1975]. Plus grandes d'entre elles, y compris les papillons de nuit *Noctuidae* et les larves des tipules des prairies *Tipulidae*, sont tuées avant d'être avalées en frappant le sol [Glutz von Blotzheim et al. 1975].

Les estomacs d'oiseaux nichant en Ukraine comprenaient, comme ailleurs, principalement des insectes, parmi lesquels les coléoptères *Coleoptera* ont dominé. 61 % des estomacs contenaient les curculionidés *Curculionidae*, 23 % les staphylinidés *Staphylinidae* et les diptères *Diptera*, 35 % les muscidés *Muscidae*, 16 % les tabanidés *Tabanidae*. D'autres victimes comprenaient les fourmis [les formicidés *Formicidae*], les phryganes, les larves de papillons, les hémiptères, les araignées, et aussi, dans un nombre plus restreint, les crevettes et les mollusques d'eau douce [Kistiyakivski 1957].

Dans les aires de reproduction sèches dans les gravières, la principale victime des Petits Gravelots était l'araignée-loup *Lycosa wagleri*, et en dehors de l'aire de reproduction, les crevettes d'eau douce *Gammarus*, les vers de terre [principalement les tubificidés *Tubificidae*], les larves de trichoptères et les larves de chironomes *Chironomidae* [Hölzinger 1975].

En Afghanistan, 21 estomacs d'oiseaux tués de mars à juillet, contenaient principalement les coléoptères adultes, en particulier les Scarabéidés *Scarabaeidae*, surtout *Aphodius sp.*, les ténébrions *Gonocephalum*, les curculionidés *Curculionidae*, *Dryops sp.*, les carabidés *Carabidae*, et les larves de coléoptères, les fourmis *Formica sp.* et *Camponotus sp.*, les larves de mouches, les orthoptères, les mollusques, les araignées et les graines [Burton 1971].

ÉTAT DE LA POPULATION, MENACES ET PROTECTION

Des informations très limitées dans de nombreux domaines ne permettent pas une analyse détaillée des changements de l'abondance et de la distribution du Petit Gravelot en Europe. Dans la première moitié du XXe siècle, l'espèce a étendu sa portée en Angleterre et la partie nord-est du continent. Son abondance au cours des 150 dernières années a fortement fluctué. À la fin du XIXe siècle, elle a considérablement diminué, en particulier en Fennoscandie et l'Europe centrale, en raison de la perte d'habitats de nidification (la réglementation des grands fleuves de plaine). Dans les années 30 du XXe siècle, elle a commencé à augmenter, pour enregistrer un nouveau revers après 1955. Au cours des dernières décennies, dans la plupart de l'Europe, elle est demeurée relativement stable ; une légère augmentation a été enregistrée en Russie et en Ukraine, une diminution – en Finlande et en Allemagne.

À cause de la disparition des habitats de reproduction (vallées, marais), le Petit Gravelot habite principalement les lieux créés par l'homme (gravières, lacs artificiels, étangs, clarificateurs, etc.). L'apparition des habitats de reproduction alternatifs et le réchauffement climatique sont considérés comme les principaux facteurs de la stabilité, et aussi localement la croissance de l'abondance de l'espèce sur le continent (Cramp, Simmons 2011a).

La chasse figure parmi les menaces qui pèsent sur les populations européennes. En Espagne, bien que, par rapport aux autres charadriiformes, le taux de mortalité des Petits Gravelots pour cette raison ne soit pas élevé, il peut être un facteur potentiel qui affecte localement sur le nombre d'oiseaux (Barbosa 2001).

Un des besoins actuels les plus importants est la nécessité de maintenir, et même de revitaliser les sites de reproduction naturels et de nourrissage des espèces, ce qui non seulement garantirait un bon état démographique, mais aussi l'échange génétique constant entre les populations et la protection contre la pression environnementale et démographique difficilement prévisible (p.ex. Arlettaz et al. 2011). Là où l'un des principaux facteurs limitant l'habileté de reproduction est la prédation (principalement des oiseaux), des mesures de protection actives sont nécessaires, par exemple, restreindre l'accès aux couvées en posant des protections en fil (Gulickx, Kemp 2007, Gulickx et al. 2007, Isaksson et al. 2007).

La population reproductrice européenne du Petit Gravelot est estimée à 110 000–610 000 couples (Chylarecki 2004a). Une si grande étendue est l'effet des données très imprécises pour des pays où la population est la plus nombreuse, notamment en Russie (entre 50 000 et 500 000 couples), mais aussi en Ukraine (entre 6 000 et 12 000 couples) et en Biélorussie (entre 8 500 et 12 000 couples). Elle est nombreuse aussi au Portugal et en Turquie (jusqu'à 10 000 couples), en Allemagne et en France (jusqu'à 7 000 couples), en Finlande et en Roumanie (jusqu'à 6 000 couples ; Chylarecki 2004a).

L'abondance des gravelots hivernant en Afrique de l'Ouest vers le sud du Tchad et le sud du fleuve Congo a été estimée à 180 000–290 000 individus (Chylarecki 2004a).

REPARTITION ET ABONDANCE EN POLOGNE

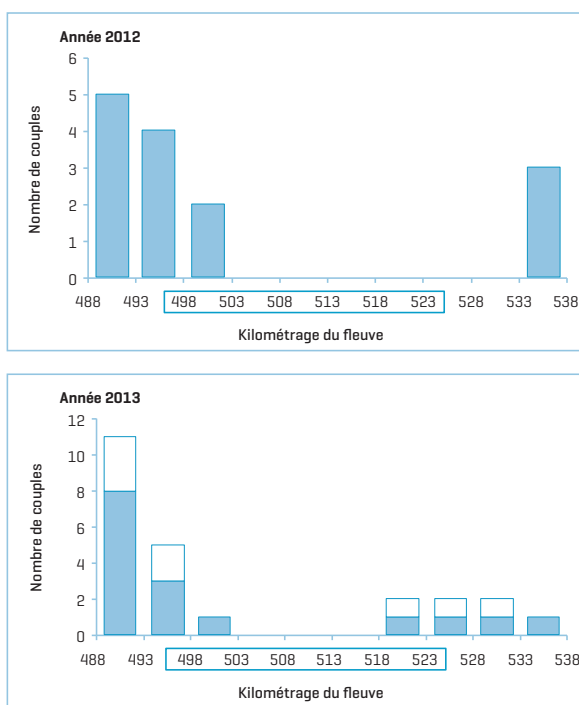
Période de nidification

Le Petit Gravelot est une espèce nichant dans le pays entier. Il n'y a pas d'informations sur les changements dans l'abondance en Pologne au cours des dernières décennies. À la fin des années 80, il a été estimé à 2 000–4 000 couples, à la fin des années 90, à 3 000–4 000 couples (Tomia-łójć, Stawarczyk 2003, Antczak 2007b). L'espèce la plus nombreuse habite la section centrale de la Vistule, où l'abondance est soumise à de fortes fluctuations (290 couples dans les années 1998

-1999), la Narew [38–45 couples en 1993], la Bug [128–145 couples dans les années 1984–1987] et la Pilica [plus de 80 couples dans les années 1987–1996] et le cours moyen et inférieur de la rivière de San. Dans la Poméranie centrale, il a niché jusqu'à récemment sur les lacs du Pays des lacs de Bytów – jusqu'à 60 couples dans les années 80 du XXe siècle [Wesołowski et al. 1984, Bukaciński et al. 1994, Chylarecki 2004a, Antczak 2007b, Kot et al. 2009]. Ce lieu de reproduction est en train de disparaître à la suite de la cessation de pâturage, de la succession progressive de la végétation et du boisement réalisé à proximité des lacs [Antczak 2007b]. Dans la plupart des régions du pays au cours du XXe siècle, des sites de reproduction traditionnels perdaient de leur importance en relation avec la réglementation des lits et la disparition d'îles de sable dans le courant, aux habitats de l'origine anthropogénique. Dans la Grande-Pologne, seulement 20 % des postes sont situés dans les vallées des fleuves et sur les rives sablonneuses des lacs. Une tendance similaire est notée dans le sud de la Pologne [J. Smykla dans Walasz, Mielczarek 1992, A. Winięcki dans Bednorz et al. 2000, Antczak 2007b]. Des populations durables et relativement abondantes apparaissent dans les réservoirs de : Wonieść, Jeziorsko, Goczałkowice, Mietków, Turawa et Nysa et dans la mine à ciel ouvert près de Konin [Chylarecki 2004a, Antczak 2007b].

Dans la section de la Vistule entre les Îles de Świder et Pieńków [entre 488e et 538e km de la route maritime de la Vistule] 14 couples du Petit Gravelot ont niché en 2012, jusqu'à 16–24 couples en 2013 [fig. 1]. La grande majorité a habité la partie sud suburbaine. Dans les frontières de Varsovie 2–3 [6 au maximum] couples reproducteurs ont été enregistrés au cours de ces deux années [fig. 1].

Fig. 1. L'abondance et la distribution du Petit Gravelot Charadrius dubius dans les années 2012–2013 dans la section de la Vistule entre 488e et 538e km de la voie maritime de la Vistule où le projet LIFE+ 09/NAT/PL/000264 intitulé « Protection des habitats d'espèces clés d'oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l'agglomération de Varsovie » est réalisé. La région de la Vistule à l'intérieur des frontières administratives de Varsovie [498e–528e km du fleuve] est marquée par une bordure. Les résultats sont exprimés comme l'abondance dans les sections de 5 km du fleuve, donnant sur l'axe OX le premier kilomètre de chacune des sections. La partie remplie de la barre définit l'abondance minimale, non remplie, l'abondance maximale sur la section concernée du fleuve



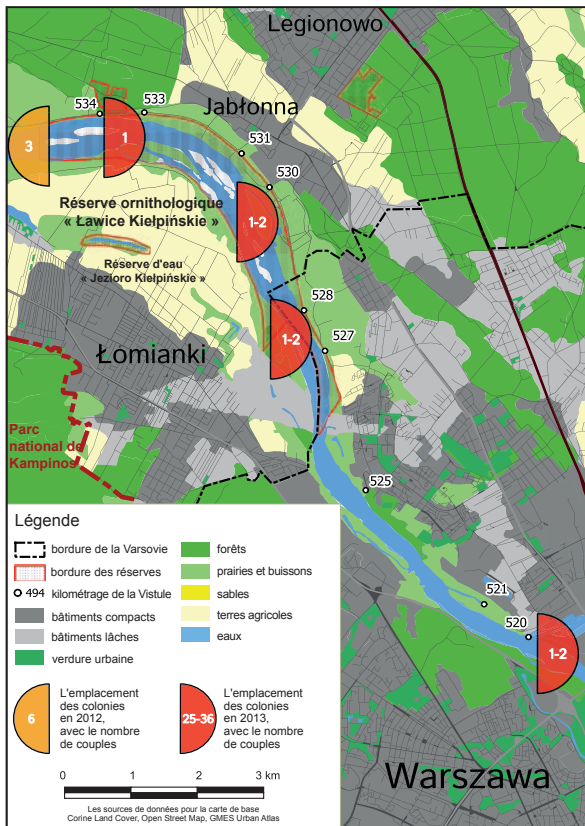
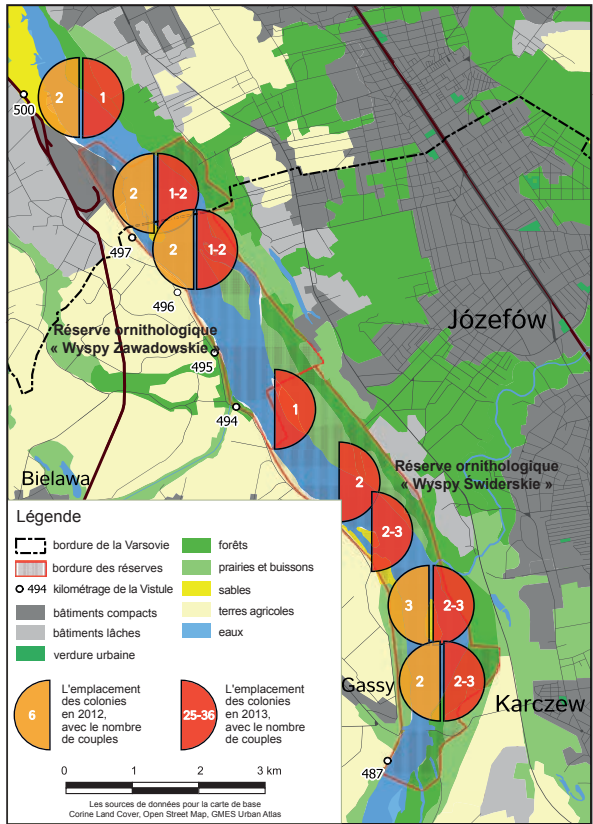


Fig. 2. La répartition des sites de reproduction du Petit Gravelot *Charadrius dubius* dans les années 2012–2013 dans la section entre 487e et 537e km de la voie navigable de la Vistule; voir aussi fig. 1

MENACES ET PROTECTION EN POLOGNE

La principale menace pour l'espèce, à la fois en Europe et dans le pays, est la perte ultérieure des habitats de nidification dans les vallées fluviales causée par des travaux hydrauliques. De même, l'enfouissement des bras morts et des dépressions remplies temporairement d'eau, le reboisement, le développement des dunes et des friches couvertes d'une végétation herbacée éparsée dans les vallées et dans l'estuaire des fleuves et sur les rives des lacs provoquent le retrait de l'espèce de nombreux sites de nidification existants. Localement, il y a aussi un risque élevé de pertes des couvées à la suite de la pression des corvidés [p.ex., dans les îles dans le cours moyen de la Vistule ; Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.], et dans les environnements anthropogéniques et aussi à cause des travaux effectués au cours de la saison de reproduction [le remplissage des étangs, le changement de lieu d'exploitation du gravillon au sein des gravières actives, etc. ; Chylarecki 2004a].

Lors de la migration, le principal problème est la diminution des surfaces des aires de nourrissage et de repos potentiels dans les vallées des fleuves, dans les zones côtières estuariennes et les étangs d'élevage, et la perturbation par les humains et par les chiens des troupeaux séjournant à la fois à l'intérieur des terres et sur le littoral.



GRAND GRAVELOT
Charadrius hiaticula



MONOGRAPHIE

GRAND GRAVELOT *Charadrius hiaticula*

Le Grand Gravelot bénéficie d'une protection totale en Pologne et requiert une protection active [Règlement du Ministre de l'Environnement du 6 octobre 2014 sur la protection des espèces d'animaux – Dz.U. 2014 p. 1348].

Caractéristiques générales

Le Grand Gravelot est un petit oiseau charadriiforme (de la taille de l'Étourneau *Sturnus vulgaris*), significativement plus grand et plus trapu que le Gravelot à collier interrompu *Charadrius alexandrinus* et le Petit Gravelot *Charadrius dubius*. Son bec est court, ses pattes assez longues, le dessus de son corps est sable brun, le dessous blanc. En plumage nuptial, il peut être plus facilement reconnaissable par ses pattes orange, son bec orange avec une pointe noire et une barre alaire blanc clair.

Son vol pas très fluide, est vif, reliant en alternance les battements saccadés et nerveux des ailes et le vol à voile. Habituellement, le Grand Gravelot vole à basse altitude, ce qui permet de remarquer ses ailes et sa queue proportionnellement longues. Avant l'atterrissage, il vole presque toujours à voile, et après l'atterrissage, il court en général quelques pas aux ailes déployées.

Il émet le plus souvent un « pou-iip » bisyllabique, facilement reconnaissable et doux. Son cri d'alarme est « pip-ip ». Le chant nuptial chanté le plus souvent en vol à basse altitude pendant les parades ressemble à un « t-vueh t-vueh... » continu, rythmique et doux ou un « dru dru dru... » plus simple, rapidement répété [Svensson 2012].

Les dimensions des oiseaux adultes (sous-espèce nominative *Charadrius hiaticula hiaticula*) sont les suivantes : longueur du corps de 170 à 200 mm, envergure de 350 à 420 mm, et – respectivement pour les mâles et les femelles – longueur moyenne des ailes repliées de 132 mm (entre 110 et 121 mm) et de 135 mm (entre 126 et 144 mm), longueur moyenne de la queue 58,1 mm [54–62 mm] et 59,4 mm [54–68 mm], longueur moyenne du bec 14,1 mm [13–15 mm] et 14,5 mm [13,7–15,2 mm], longueur moyenne du saut 25,6 mm [24,7–27,1 mm] et 25,9 mm [23,8–27,1 mm], en l'absence de différences significatives entre les sexes et entre les adultes et les juvéniles [Cramp et al. 1983, Meissner 2007, Cramp, Simmons 2011b].



Un oiseau adulte en plumage nuptial



Le plus souvent, nous voyons le Grand Gravelot, en volant juste au-dessus de l'eau le long de la frontière du territoire. Une bande blanche clairement visible sur l'aile est alors, outre la voix, la meilleure caractéristique diagnostique qui le distingue du Petit Gravelot



Sur la photo à gauche – le Petit Gravelot, à droite – le Grand Gravelot. En regardant les deux espèces de profil, il est facile de voir les différences dans la coloration du contour des yeux, des pattes et du bec, dans la disposition des taches sur la tête et dans la largeur de la bande noire sur la poitrine

Le poids des oiseaux a de faibles variations saisonnières, en l'absence de différence entre les sexes. Lors de la migration [juillet-février], il se situait entre 64,2 et 69,3 g, pendant la saison de reproduction entre 61,1 et 63,6 g [Johnson 1985, Cramp, Simmons 2011b]. Il est possible qu'il y ait une faible variation géographique directionnelle dans la taille du corps au sein de la sous-espèce nominative – les populations du Nord semblent être légèrement plus petites que du Sud [Vaurie 1965, Cramp, Simmons 2011b].

CARACTÉRISTIQUES DE L'ESPÈCE, MODE DE VIE

Le Petit Gravelot a une activité principalement diurne [mais, dans la saison de reproduction, les parents recherchent de la nourriture aussi la nuit, pendant les pauses dans la couvaison]. Il est beaucoup plus sociable que le Petit Gravelot qui lui est apparenté ou un peu plus que le Gravelot à collier interrompu.

Pendant la saison de reproduction, il peut nicher seul, mais le plus souvent il est observé dans les groupes lâches de quelques, mois fréquemment d'une douzaine de nids [probablement uniquement en raison de sa faible abondance]. Outre la saison de reproduction, il est rarement rencontré seul, le plus souvent en groupes d'une dizaine, et généralement pas plus de 50 individus, à la fois adultes et juvéniles [Chylarecki 2004b, Cramp, Simmons 2011b]. Les plus grands groupes d'oiseaux observés sur les zones de nourrissage et de repos variaient de quelques centaines à même 1 200–1 500 individus [Glutz von Blotzheim et al. 1975]. Très souvent, il est également vu dans les troupes mixtes avec d'autres espèces des charadriiformes *Charadriiformes*, avec le Bécasseau de Temminck *Calidris* et d'autres, de taille similaire à celle du Grand Gravelot, appartenant à la famille des Bécasseaux et des Scolopacidés *Scolopacidae* [Cramp et al. 1983, Chylarecki 2004b, Cramp, Simmons 2011b].

Environ la moitié des jeunes oiseaux procèdent à la première tentative de reproduction de la deuxième année civile de leur vie [le premier printemps après l'éclosion], les autres un an plus tard [Glutz von Blotzheim et al. 1975, Chylarecki 2004b].

Souvent, les femelles, après la perte de la couvée, même au cours de la même saison de reproduction se déplacent dans de nouveaux endroits [souvent à distance des dizaines, voire des

centaines de kilomètres), ce qui implique généralement un changement de partenaire [Chylarecki 2004b]. Un tel comportement indiquerait une grande dispersion de reproduction entre les saisons. Par conséquent, les résultats d'une étude de 5 ans menée en Écosse et en Suède sont surprenants [Jackson 1994, Wallander, Andresson 2003]. Les jeunes mâles de la population écossaise, qui commencent à se reproduire pour la première fois, s'installent en moyenne à 1,5 km des lieux d'éclosion – pas trop loin, mais trois fois plus loin que les jeunes Chevaliers gambettes *Tringa totanus* et Bécasseaux variables *Calidris alpina* [Jackson 1994]. Les jeunes femelles ont évité à s'installer à moins de 100–200 m des lieux d'éclosion. En conséquence, elles ont eu tendance (bien insignifiante) à s'installer plus loin que les jeunes mâles ; la distance moyenne du lieu d'éclosion était de 2,4 km [Jackson 1994]. Seulement 8 % des mâles et 34 % des femelles observés, se sont reproduits de plus de 4 km de l'endroit où ils ont éclos. Dans le sud-ouest de la Suède, 7,1 % de poussins qui ont éclos dans la zone surveillée, ont niché dans les années suivantes sur leur territoire d'origine [Wallander, Andresson 2003]. Dans le même temps, il n'était pas important que les poussins proviennent de premières couvées [6,8 %], déposées dans la haute saison [7,1 %] ou des couvées tardives [7,6 % ; Wallander, Andresson 2003].

L'attachement des oiseaux adultes à leurs lieux de nidification précédents a dépassé même l'attachement des jeunes oiseaux à leurs lieux d'éclosion. Dans les populations suédoises, jusqu'à 82,9 % des mâles et 22,7 % des femelles sont retournés l'année suivante sur le même territoire [Wallander, Andresson 2003] et encore plus dans les populations écossaises : respectivement 86,0 % et 57,0 % [Jackson 1994]. Parmi les oiseaux qui nichaient la saison suivante dans un endroit différent, le détenteur du record chez les mâles s'est déplacé à environ 2,2 km, et chez les femelles – à environ 17 km de l'endroit précédent. Le fait de quitter le site de nidification actuel n'était pas accidentel. Le succès de la reproduction et la qualité de l'habitat (mesurée par le succès de la reproduction moyenne pour un groupe d'oiseaux hébergeant cet habitat) ont eu un grand impact. Les femelles qui ont perdu leur couvée, ont trois fois plus souvent quitté leur territoire actuel [38 %] que celles avec au moins un poussin dans la couvée qui a acquis son plumage [11 %]. De plus, tous les oiseaux [indépendamment de leur sexe] qui ont quitté leur territoire, se sont déplacés dans les habitats dont la qualité n'était pas pire que les territoires habités précédemment [le succès de la reproduction moyenne des couples y a été similaire ou supérieur ; Jackson 1994]. Il n'y avait pas de différence dans la proportion d'oiseaux qui se soient déplacés à des âges différents [deux ans contre trois ans et plus], avec les différences entre les sexes, décrites ci-dessus, similaires dans chaque groupe d'âge [Jackson 1994].

Les liens dans le couple sont, encore plus souvent que chez le Petit Gravelot, uniquement saisonniers ; occasionnellement, les divorces ont été enregistrés au cours de la saison de reproduction (p.ex. dans le cas de déplacement de la femelle sur d'autres aires de reproduction lointaines). La formation des couples a généralement lieu dans les aires de reproduction, peu de temps après le retour de l'hivernage ; le renouvellement des liens de l'année précédente peut se produire. Des cas de constance des couples pendant plusieurs saisons consécutives, avec un record de 8 ans, ont été enregistrés (bien que rarement ; Laven 1940, Bub 1962, Glutz von Blotzheim et al. 1975, Cramp et al. 1983).

Le Grand Gravelot, comme la plupart des *Charadriiformes*, est une espèce à durée de vie longue. La durée de vie moyenne dans les trois populations suédoises a été estimée [sur la base de la survie des oiseaux adultes en 5–7 ans] à 8,3 années, chez les femelles – à 6,0 années, ce qui indique que la valeur donnée pour le sexe peut être légèrement sous-estimée [Wallander, Andresson 2003]. Deux oiseaux les plus âgés connus avaient 20 ans et 10 mois [bague britannique] et 16 ans [bague suédoise] ; c'était la période entre le baguage et la dernière lecture du numéro de la bague [Fransson et al. 2010]. Par conséquent, la lecture a été faite sur des oiseaux vivants, la durée de vie réelle des détenteurs de records a été probablement plus élevée. Wasser et Sherman [2010], sur la base des données antérieures de Cramp et Perrins [1977–1994] et

d'European Longevity Records [2006], estimation la durée de vie maximale de cette espèce en milieu naturel de 19 ans et 11 mois.

Des données fragmentaires sur la survie des jeunes oiseaux dans la 1^{re} année de vie après l'acquisition du plumage indiquent un niveau entre 39 et 59 % [Boyd 1962, Pienkowski 1980, 1984a, Evans, Pienkowski 1984], tandis que le taux de survie annuel minimal d'oiseaux adultes est de 70–90 % et augmente avec l'âge [Bub 1962, Pienkowski 1980, 1984b, Evans, Pienkowski 1984]. Dans les populations suédoises, la survie annuelle des mâles adultes a été estimée à 88,6 % et à 84,6 % pour les femelles [Wallander, Andresson 2003].

MILIEU DE VIE

Période de nidification

Contrairement au Petit Gravelot, le Grand Gravelot est principalement une espèce des littoraux – dans l'Arctique, les zones subarctiques et les eaux nordiques de la zone du climat tempéré. Il préfère de larges plages côtières, sableuses ou rocheuses inondables, qui ont accès dans les lieux de repos et de nidification au-dessus de la marée haute. En second lieu [principalement en Europe centrale], il occupe la zone de l'intérieur des terres, où il choisit les lits de rivières avec les îles et les bancs de sable et de gravier, les alluvions côtières sablonneuses des fleuves et des lacs, les pelouses xérotthermiques ainsi que les pâturages et les prairies de végétation rare et basse, également dans la zone de la taïga et de la toundra. Loin de la côte, il peut rivaliser localement [pour l'habitat ou le lieu de nidification] avec le Petit Gravelot, moins fréquemment avec le Gravelot à collier interrompu et le Pluvier semipalmé *Charadrius semipalatus* [Cramp, Simmons 2011b]. Dans l'est du Groenland, il niche d'habitude parmi les rochers ; à l'intérieur des terres, il habite également des friches à proximité des réservoirs d'eau et cours d'eau offrant une abondance d'invertébrés [Lack 1934, Glutz von Blotzheim et al. 1975, Cramp et Perrins 1977–1994]. Plus volontiers et plus souvent que ses cousins [surtout le Petit Gravelot], il habite les espaces en



Le sable avec la végétation herbacée lâche et basse – l'un des habitats de nidification les plus importants du Grand Gravelot sur les îles dans le lit de la Vistule moyenne



Le sable sans végétation, avec une mince couche supérieure du limon, portée par la montée du fleuve est l'habitat principal du Grand Gravelot sur les îles dans le lit de la Vistule moyenne



Le Grand Gravelot habite volontiers de bancs de sable bas, avec du gravier et de pierres s'ils sont couverts de végétation dense sur les buttes

plein air, plus frais et plus exposés au vent, mais rarement il choisit les nouveaux habitats inconnus. Elle habite rarement, comme en Angleterre, sur les constructions des centrales électriques, des raffineries, des gravières et sur les exploitations en bordure de la digue [Sharrock 1976]. Il habite le plus souvent des plaines, souvent au niveau de la mer, mais en Scandinavie et en Arménie [Lac Sévan], il niche aussi à une altitude de plus de 1 000 m [Dementiev, Gladkov 1951]. Il est bien adapté à des changements extrêmes [et des différences] dans la longueur du jour, la température et les rythmes des marées, mais ne peut pas tolérer une salinité élevée.

Environ 80 % de la population polonaise habitent actuellement les rivières, principalement dans le cours moyen de la Vistule et du Bug inférieur. Les Grands Gravelots sont moins nombreux dans la Narew inférieure, la Pilica et la Warta moyenne et supérieure, ils habitent encore moins fréquemment la région estuarienne de l'Oder, les terrains sur la Biebrza, le Wieprz et le San [Chylarecki 2007]. Dans les vallées fluviales, ils hébergent dans les pâturages riverains largement utilisés, situés dans la plaine inondable, avec un accès aux rives fluviales peu profondes ou aux bras morts qui sont leur zone de nourrissage principale [Chylarecki 2004b, 2007]. Sur la Vistule moyenne, ils habitent presque exclusivement les îles et les alluvions côtières basses, de sable et de galets [Bukaciński, Bukacińska 1994, Bukaciński et al. 1994, Chylarecki 2004b, 2007]. Les postes dispersés sont également enregistrés le long de la côte de la Baltique, principalement sur la côte centrale [Antczak et al. 1999, Przybycin 2002, Chylarecki 2007]. Des couples isolés nichent occasionnellement loin des littoraux et des vallées fluviales, dans les gravières, les trous d'excavation des mines de lignite, les clarificateurs d'eaux usées, dans les champs d'irrigation, les étangs vides, au fond des réservoirs vides et d'autres habitats anthropogéniques [Chylarecki 2004b, 2007].

Période postnuptiale

Les Grands Gravelots migrant le long des littoraux, recherchent de la nourriture dans la zone d'inondation des ondes ou dans les endroits exposés par la marée basse. Les oiseaux qui migrent à l'intérieur des terres, reposent sur les côtes et les bancs bas dans les lits des fleuves, sur les étangs vides, les réservoirs exposés ou les rives des lacs qui s'assèchent [Chylarecki 2004b].

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

La période de reproduction est fortement répandue dans le temps. Les oiseaux nichant autour de la mer du Nord commencent à pondre des œufs dans la seconde moitié de mars, et finissent dans la deuxième décennie d'août, avec le pic de la mi-avril à mi-juillet [Cramp, Simmons 2011b]. En Islande la ponte commence à la mi-mai [Timmermann 1938–1949 d'après Cramp, Simmons 2011b]. Autour de la mer Baltique, le peuplement des aires de reproduction commence au début de mois de mars, et la ponte a lieu habituellement dans la première moitié d'avril [Harrison 1975, Väisänen 1977, Chylarecki 2004b]. Les oiseaux, se déplaçant probablement des autres postes, après avoir perdu leurs premières couvées, peuvent venir sur les aires de reproduction pendant toute la saison de reproduction, même dans la première décennie de juillet [Väisänen 1977, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.], mais le plus souvent dans la seconde moitié du mois de mai et au début de juin [Chylarecki 2004b, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Sur les aires de reproduction, dans le cours moyen de la Vistule, la phénologie de la reproduction des deux espèces des gravelots est similaire. Dans le cas du Grand Gravelot, au cours des années sans les montées fréquentes des eaux de la Vistule, les premières couvées d'œufs sont habituellement observées dans la première décennie de mai, les dernières dans la deuxième décennie de juin, avec le pic de ponte un peu plus tôt que chez le Petit Gravelot, tout au long de la seconde moitié du mois de mai [Bukaciński, Bukacińska 1994]. Les poussins des dernières couvées peuvent être promenés même à la mi-août, mais ce sont des cas rares [Chylarecki 2004b, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Densité des nids et taille du territoire

Le Grand Gravelot est une espèce territoriale [Cramp et al. 1983], bien que les limites territoriales soient souvent mal définies. Le couple défend son aire de reproduction avant la ponte, ainsi que dans la période d'incubation. Après l'éclosion, des poussins, le territoire est souvent déjà mobile ; les poussins sont défendus à l'endroit où ils se trouvent actuellement, parfois loin du nid. Tout au long de la période de reproduction, le mâle chasse ses concurrents qui apparaissent près de la partenaire, quelle que soit sa localisation. Les oiseaux peuvent se nourrir dans la zone de nidification, mais le plus souvent à quelques centaines de mètres du nid, dans les zones de nourrissage partagées par de nombreux couples qui nichent à proximité [Cramp et al. 1983, Chylarecki 2004b, Cramp, Simmons 2011b].

Les Grands Gravelots peuvent nicher seul, mais le plus souvent ils nichent dans des groupes de plusieurs couples. Les plus petites distances enregistrées entre les nids vont de 5 à 10 m, généralement d'une dizaine à quelques dizaines de mètres, et souvent 100 m ou plus [Glutz von Blotzheim et al. 1975, Vaughan 1980, Chylarecki 2004b]. Leurs territoires ont généralement de 100 à 200 m de diamètre, mais ceux de 10 m ont également été observés [Glutz von Blotzheim et al. 1975, Jackson 1994, Wallander et Andresson 2003]. La superficie des territoires est difficile à mesurer. Les deux territoires, dont la dimension a été déterminée par Mason [1947], avaient une superficie de 600 m² et 850 m².

La densité des nids varie considérablement selon le lieu, l'année, l'habitat et la méthode de nidification [seul versus en groupes lâches]. Sur la côte nord-ouest de l'Angleterre dans les années 1976–1982, elle était de 0,98 à 1,58 couple/km du littoral [Briggs 1983], et dans les gravières ouvertes au Groenland dans les années 1996–2005 – le plus souvent de 1,92 à 2,49 couples/km² [dans les années de la densité record 3,1–3,36 couple/km², et dans les années, où elle était la plus faible, 0,88–1,03 couple/km² ; Meltotte et al. 2008] ; la hauteur des terres au-dessus du niveau de la mer avait un grand impact sur la densité. Dans les zones situées à 300–600 m au-dessus du niveau de la mer, la densité des nids prenait la valeur de 4,04 à 4,78 couples/km², tandis que les zones à une altitude de 0 à 150 m au-dessus du niveau de la mer, elle était 2–3 fois plus faible [1,18–2,19 couple/km² ; Meltotte et al. 2008]. Une très forte densité des couples a été enregistrée en Écosse – 50 couples/km² [Jackson 1994].

La répartition des stations de reproduction dans l'estuaire de la Vistule entre Puławy et Płock [371e–632e km de la route maritime] était encore plus irrégulière que chez le Petit Gravelot – les oiseaux ont plus souvent évité les sections réglementées du fleuve, s'installant loin des zones



Le Grand Gravelot, en construisant le nid sur le sable, plus souvent que son petit cousin, le Petit Gravelot, le met loin de tous les éléments caractéristiques [tels que bâtons, pierres, etc.], ce qui le rend plus difficile à trouver



La construction du nid loin de toute couverture le rend très instable. Parfois, on a l'impression qu'il est absent, et les œufs sont « seuls » sur le sable

urbaines. Dans les années 1993–2009 dans la plupart des sections, la densité a oscillé dans les limites de 2 à 4 couples/10 km du cours du fleuve, dans la plus grande concentration, elle a atteint 10–15 couples/10 km, exceptionnellement jusqu'à 19–21 couples/10 km [Buka-ciński et al. 1994, Kot et al. 2009].

Nid, œuf, poussins

Le trou de nidification est préparé par le mâle qui se tourne dans la terre, adhère au sol avec sa poitrine et creuse avec ses pattes. La construction du nid est souvent l'une des étapes de la parade nuptiale, comme chez le Petit Gravelot. Le mâle prépare habituellement quelques trous sur son territoire, dont l'un est communément accepté.

Le nid est un trou peu profond entouré par le matériel disponible [petits cailloux, morceaux et débris de la végétation, coquillages], dans la terre, le sable, le gravier, la boue fissurée, moins fréquemment dans la végétation herbacée basse et lâche, mais toujours assez près de l'eau peu profonde [rarement plus de 50 m – Gotzman, Jabłoński 1972, Cramp, Simmons 2011b]. Parfois, c'est un terrain bas dans le sable mou non recouvert. Les dimensions du nid : diamètre 10–12 cm, profondeur 4,0 cm [Gotzman, Jabłoński 1972, Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011b].

Les œufs sont hétéropolaires, plus en forme de poire et moins allongés que les œufs du Petit Gravelot et de la Sterne naine *Sternula albifrons*. Leur coquille est lisse et d'habitude non brillante ; la couleur et les tâches sont très variables. La couleur de la coquille peut être gris-bleu, jaune cha-



Une façon du Grand Gravelot de garder sa couvée sur le sable sec et lâche est de construire le nid à côté d'une branche ou d'un autre élément qui protège, au moins temporairement, contre l'enfouissement



Une autre façon d'augmenter la durabilité du nid est de sélectionner pour l'habitat le sable humide, avec une couche de surface du limon, ce qui rend le substrat non encombrant, et donc moins sensible aux rafales de vent



Les endroits bas couverts de limon, sont choisis par le Grand Gravelot comme le nid surtout quand le sol est déjà fortement desséché et le limon presque complètement émiétté [à son tour, le Petit Gravelot préfère les endroits avec du limon cassant]



Les nids du Grand Gravelot sur le limon fortement séché



Le nid sur le sol sablo-graveleux avec une végétation herbacée. Le Grand Gravelot, contrairement au petit cousin, le Petit Gravelot, utilise rarement des pierres comme le revêtement du nid

mois, chamois pierreuse, jaunâtre ou intermédiaire avec de petites teintures noires, brun noirâtre et/ou gris pâle, rarement presque sans taches [Gotzman, Jabłoński 1972, Harrison 1975, Cramp, Perrins 1977–1994].

Les dimensions moyennes des œufs [longueur x largeur] dépendent, comme la taille du corps, de la zone géographique [Väisänen 1969] et au Royaume-Uni sont de 36 x 26 mm [entre 33 et 39 mm x 24–29 mm], aux Pays-Bas 36 x 25 mm [32–38 mm x 22–27 mm], et au sud de la Scandinavie 34 x 25 mm [Witherby 1940, Glutz von Blotzheim et al. 1975]. Le poids moyen des œufs dans les aires de reproduction aux Pays-Bas était de 12 g [10–14 g ; Glutz von Blotzheim et al. 1975].

Dans une couvée, la femelle pond le plus souvent 4, moins fréquemment 3 ou 2 œufs, exceptionnellement 5, en l'absence d'une variation géographique claire. Au Royaume-Uni dans les années 70, parmi 301 couvées analysées, 2 œufs ont été pondus par 3 % des femelles, 3 œufs par 36 %, 4 œufs par 60 %, et 5 œufs par 1 % des femelles, avec un total moyen de 3,79 œufs/couvée [Prater 1974]. En Pologne, sur le Bug 80 % des femelles pondent 4 œufs [Chylarecki 2004b]. Dans les années 80 du XXe siècle dans les îles Britanniques, la taille moyenne de la ponte des 50 couvées était plus élevée et s'élevait à 3,82 œufs/couvée, y compris pour 34 nids à l'intérieur des terres 3,88 œufs/couvée, et pour 14 nids sur le littoral 3,96 œufs/couvée [Briggs 1983]. L'étude de variations saisonnières de la taille de la ponte, menée en Suède, a montré que la taille de la couvée baisse pendant la saison de reproduction et, pour les couvées précoces, est de 3,92 œufs/couvée,



Le comportement reproducteur – le parasitisme reproducteur interspécifique. Il arrive que la femelle du Grand Gravelot abandonne ses œufs dans le nid du Petit Gravelot. Habituellement, elle le fait, quand il y a deux ou trois œufs dans le nid [la photo à gauche], mais parfois – quand il y a déjà quatre œufs [la photo à droite]

en pleine saison de 3,70 œufs/couvée, et pour les couvées tardives est de 3,23 œufs/couvée ; en même temps, le volume moyen des œufs dans la couvée augmente de 5 %, de 9,80 cm³ pour les couvées précoces à 10,31 cm³ pour les couvées tardives [Wallander, Andresson 2003].

En cas de perte de la couvée, la femelle peut déposer jusqu'à trois [exceptionnellement jusqu'à quatre] couvées répétées [Cramp et al. 1983, Chylarecki 2004b], en moyenne 6,8 jours de la perte de la couvée précédente [Wallander, Andresson 2003]. Une grande proportion de femelles peut pondre quelques jours avant d'acquérir la volatilité ou après l'acquisition du plumage par les poussins de la première couvée [Chylarecki 2004b, Cramp, Simmons 2011b]. Les oiseaux qui nichent dans le nord de la portée, commençant à pondre les premiers œufs dans la saison, sans compter les pontes répétées, sont une exception [Prater 1974]. Dans la population suédoise, le nombre médian de jours entre le début de la ponte de la même femelle dans la première et la dernière couvée de la saison était de 56 jours ; c'était de 87 jours maximum, ce qui indique clairement que ces oiseaux commencent à pondre les œufs au début et à la fin de la saison de reproduction [Wallander, Andresson 2003]. Ceci est confirmé par les résultats de Buba [1962], qui a constaté que le nombre de jours entre l'éclosion des poussins de la première et de la dernière couvée variait entre 40 et 60. Parmi 14 couples des Grands Gravelots qui ont élevé leurs poussins jusqu'à l'acquisition du plumage, 12 ont commencé la deuxième ponte ; les poussins de la première couvée avaient alors 30,5 jours en moyenne [Wallander, Andresson 2003].

Les pauses dans les pontes des œufs dans la couvée sont assez irrégulières. Dans les populations britanniques, la durée moyenne entre la ponte du 1er et 2e œuf était de 1,74 jour, entre le 2e et 3e œuf 1,66 jour, et entre le 3e et 4e œuf 1,99 jour [Prater 1974]. En Suède, les pauses entre la ponte des œufs successifs dans les quatre premiers, étaient similaires avec une moyenne de 2,20 entre deux œufs successifs, et entre le 4e et 5e – 2,10 jours [Wallander, Andresson 2003].

Comme pour d'autres charadriiformes, les couvées mixtes du Grand Gravelot avec d'autres espèces, le plus souvent avec le Petit Gravelot, sont enregistrées sur les îles de la Vistule. D'habitude, l'hôte de la couvée (qui était également souvent chacune des deux espèces) pond trois ou deux œufs, et un œuf de la deuxième espèce complète la couvée. Parfois dans le nid, les œufs dans les proportions de 2 + 2 ou 3 + 2 ont été trouvés ; les oiseaux des deux espèces nous ont éloignés du nid [Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Il est possible qu'il s'agisse de deux femelles de deux espèces différentes qui prenaient conjointement soin de la couvée mixte. Des œufs individuels du Grand Gravelot ont été enregistrés dans les aires de reproduction de la Vistule, dans les nids de la Sterne pierregarin [Bukaciński 1993, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. La présence des œufs du Grand Gravelot dans les nids d'autres espèces des Charadriiformes et/ou des sternes est rarement mais régulièrement observée dans de nombreux endroits [p.ex. Parrinder 1969, Radford 1985, Amat 1998].

L'incubation des œufs, dans laquelle les deux sexes participent à peu près également, commence après la ponte du dernier ou avant-dernier œuf dans la couvée et prend en moyenne 23 à 26 jours [entre 21 et 28 jours]. Les poussins éclosent de manière assez synchrone [Prater 1974, Harrison 1975, Chylarecki 2004b, Cramp, Simmons 2011b].

Les poussins sont nidifuges. Ils éclosent couverts de duvet et après quelques ou plusieurs heures, quittent leur nid. Ils recherchent de la nourriture seuls, mais le plus souvent sous la supervision d'au moins un parent qui les chauffe dans la nuit et/ou ou par mauvais temps. Les poussins obtiennent la capacité de voler après 24 à 25 jours [entre 21 et 26 jours], quelques jours plus tard, l'indépendance [Gotzman, Jabłoński 1972, Harrison 1975, Cramp, Simmons 2011b].

Le succès de la reproduction est habituellement très faible. En Allemagne dans la seconde moitié des années 30 du XXe siècle, seulement 36 % de poussins ont éclos et 15 % ont acquis leur plumage [Laven 1940]. En Suède, l'acquisition du plumage ne concernait que 6,3 % de poussins des œufs pondus [Wallander, Andresson 2003]. Un assez grand nombre d'œufs n'est pas fécondé. En Angleterre, dans des années différentes, ces œufs constituaient entre 6,4 et 14 % de tous les œufs

avec les poussins non éclos, avec la moyenne à long terme de 11,7 % [Prater 1974, Briggs 1983]. En Suède, seulement 32,7 % des poussins ont éclos et 11,5 % ont acquis leur plumage [Wallander, Andresson 2003]. En Angleterre, le succès d'éclosion des poussins ne dépendait pas de la zone des aires de reproduction. Dans la partie nord-ouest de l'intérieur des terres, les poussins ont éclos seulement de 14 % des nids [3,17 poussins/nid], sur le littoral de 35 % [2,63 poussins/nid ; Briggs, 1983], et dans certaines parties de l'est de l'Angleterre de 13 % [Cramp, Simmons 2011b]. De même, en Écosse où la survie des nids dans les 29 jours d'exposition était : de 26 % dans les habitats optimaux [terres arables et routes de gravier], sous-optimaux [jachères de 1 et 2 ans] de 24 %, tandis que dans les habitats les moins préférés [jachères de plus de 2 ans], seulement 13 % [Jackson 1994].



Le poussin d'un jour du Grand Gravelot est déjà très habile et suit rapidement ses parents qui l'appellent

L'analyse effectuée par MacDonald et Bolton [2008], basée sur les données de 57 études pour 17 espèces des charadriiformes, a montré que dans plus de 55 % des situations [la part des pertes/saison], plus de 50 % des nids subissent des pertes dues à la prédation. Le Grand Gravelot bat d'ailleurs tous les records, parce que dans chaque saison de reproduction, il perd en moyenne 90 % des couvées [Pienkowski 1984b, Jackson et Green 2000, Wallander et Andresson 2003, Ottvall 2005]. Dans les conditions de la Vistule, comme dans le cas des couvées du Petit Gravelot, l'habileté des couvées est principalement limitée par : la prédation par des corvidés *Corvidae* et des mammifères [principalement, le vison d'Amérique *Neovison vison*, le renard *Vulpes vulpes* et le chien viverrin *Nyctereutes procyonoides*], les montées des eaux de la Vistule, le pâturage du bétail dans les îles, et de plus en plus souvent, la pression des gens [Bukaciński, Bukacińska 2001, 2004, 2009, 2011].

MODÈLES SOCIAUX ET COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS

Bien que le Grand Gravelot soit une espèce typiquement monogame, les cas de la bigamie simultanée du mâle [Erz et Lopau 1962] et de la couvée dans laquelle deux femelles ont pondu leurs œufs dans le même trou de nidification, sont connus [Cramp, Simmons 2011b].

Les oiseaux arrivent habituellement seuls dans les aires de reproduction. L'accouplement a généralement lieu dans le territoire formé par le mâle peu après son arrivée, éventuellement dans les zones de nourrissage, à proximité des lieux de reproduction, ou dans la zone de nidification [Laven 1940, Cramp et al. 1983]. Les liens dans le couple sont saisonniers, les divorces au cours de la saison de reproduction – occasionnelles, mais entre les saisons, fréquentes et typiques [Cramp, Simmons 2011b]. Le Grand Gravelot niche en petits groupes lâches, moins fréquemment seul. Comme une espèce plus grande et généralement plus agressive que le Petit Gravelot, il utilise rarement le « parapluie de protection », soit l'installation dans la proximité immédiate des nids d'autres espèces plus grandes et plus agressives des *Charadriiformes* [Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011b].

Dans les îles du cours moyen de la Vistule, il niche le plus souvent à proximité des nids de la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* et de la Sterne naine, moins fréquemment en périphérie de groupes lâches voisins du Goéland cendré *Larus canus*, et parfois dans le voisinage immédiat du Petit Gravelot [Bukaciński, Bukacińska 1994, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.].

Comportements antagonistes

À de nombreux égards, le comportement agressif ritualisé du Grand Gravelot ressemble à celui du Petit Gravelot, sauf qu'il ait tendance à être plus silencieux [Laven 1940, Simmons 1953a]. Les deux sexes présentent des postures menaçantes, mais le mâle le fait de manière plus active, en particulier avant l'incubation, lorsqu'il défend le territoire de nidification et de nourrissage. L'agression des deux sexes est plus intense avant la ponte des œufs, et surtout après l'éclosion des poussins, lorsque les parents attaquent non seulement les intrus adultes, mais aussi les poussins étrangers, qui peuvent même être tués [Heatherley 1908, d'après Cramp et al. 1983 et Cramp, Simmons 2011b]. Le Grand Gravelot est généralement plus prudent en présence de l'homme que le Petit Gravelot mais la nature du comportement anti-prédateur est similaire. En décrivant le comportement agressif ritualisé, nous donnons les noms des postures généralement reconnus [d'après Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011b].

Pendant les escarmouches au sol, les postures le plus souvent présentées de « upright » et « hunched », de faible intensité d'agression, décrites lors de l'examen du comportement du Petit Gravelot, sont utilisées lors des rencontres avec les voisins relativement moins fréquemment que chez son petit cousin. De même, le basculement, le bâillement et l'étirement des ailes [comme le soulèvement vertical des ailes] indiquent l'anxiété. Pour chasser l'intrus de la même espèce, le Grand Gravelot utilise un cérémonial plus affirmé que le Petit Gravelot, appelé « horizontal crouch ». Le propriétaire du territoire court vers son adversaire, en maintenant le corps plus ou moins parallèlement au sol ; sa poitrine est abaissée, sa tête et le bec sont tendues en avant, les ailes légèrement ouvertes et sa queue déployée et généralement très abaissée. Les plumes sur sa poitrine, son dos, son sinciput et sur le dessous du corps sont fortement hérissées. Quand l'oiseau est déjà proche de l'intrus, il s'arrête et reste immobile avec ses pattes légèrement repliées, la tête tendue vers l'avant, en accentuant fortement le motif noir et blanc sur sa poitrine. Ses plumes sont bien hérissées et sa queue abaissée et largement déployée. La posture « forward-oblique » est encore plus agressive – l'oiseau se penche fortement, avec sa queue déjà déployée et soulevée. En général, à la suite de cette démonstration l'opposant se retire. L'adoption d'une posture agressive ou la réticence de se retirer conduisent généralement à l'attaque et à la lutte. Une posture typique de « hunched-crouch » est aussi parfois présentée à l'intrus d'une autre espèce [y compris le Petit Gravelot], de la taille similaire ou légèrement plus grande [Cramp, Simmons 2011b].

Les attaques directes et non ritualisées sont observées beaucoup plus fréquemment que chez le Petit Gravelot, y compris la posture de « leap-frogging », indiquant l'intention de se battre. Déjà au cours de la « leap-frogging », un oiseau peut frapper l'autre [voir le partie sur le Petit Gravelot].

Les courses et les escarmouches en vol sont fréquentes. Parfois, le propriétaire du territoire flotte dans l'air au lieu de suivre l'intrus et l'attaque avec ses ailes entièrement déployées, soulevées à 45–60° ; en battant violemment, il déploie sa queue avec les plumes hérissées sur la poitrine, sur la gorge et parfois même sur le dos et en retirant sa tête avant l'atterrissage, il émet un cri menaçant. Seulement après l'atterrissage près de l'adversaire, il adopte la posture de « horizontal-crouch ».

Après toutes sortes de batailles, à la fois avant et après l'accouplement, « song-flight » [vol avec le chant] et « butterfly-type » [vol de papillon], sont présentés mais beaucoup moins fréquemment que chez son cousin plus petit [voir le partie sur le Petit Gravelot]. « Song-flight » est habituellement effectuée au-dessous des zones de nourrissage réelles et potentielles et/ou de la zone de nidification, mais va souvent au-delà de leurs frontières. Dans les endroits de fortes densités, elles sont souvent effectuées par deux ou plusieurs mâles qui se suivent. Les femelles, dont la présence stimule visiblement le mâle à voler – le suit parfois, mais en battant normalement avec ses ailes et sans émettre les cris. D'après Glutz von Blotzheim et al. [1975] « song-flight » est un mécanisme de dispersion du couple et de la défense du territoire, il semble, toutefois, que, au début de la saison de reproduction, il soit aussi une forme d'auto-promotion du mâle.

Relations interspécifiques entre les gravelots *Charadrius*

Le Grand Gravelot est plus agressif par rapport au Petit Gravelot qu'au Gravelot à collier interrompu qui lui est moins apparenté, bien qu'il soit plus agressif envers lui qu'envers d'autres *Charadrii* [Rittinghaus 1950, Simmons 1953b]. L'occupation du nid du Gravelot à collier interrompu par le Grand Gravelot après les batailles de plusieurs jours a été enregistrée [Rittinghaus 1950]. Tandis que, dans l'est de l'Arctique canadien, le territorialisme entre les espèces avec le Pluvier semipalmé étroitement apparenté a été observé [Smith 1969].

Comportements anti-prédateurs des poussins

Les comportements anti-prédateurs des poussins du Grand Gravelot sont les mêmes que des poussins du Petit Gravelot. Jusqu'à l'âge de 14 jours, il s'agit d'une position accroupie, généralement induite par « alarm-call » des parents [Glutz von Blotzheim et al. 1975]. En outre, la simple présence d'oiseaux prédateurs potentiels, sans le stimulus sous la forme de la voix des parents, les motive à s'accroupir et rester immobiles. La vitesse de course et une grande maniabilité des poussins plus âgés les rendent difficiles à attraper.

Comportements anti-prédateurs des adultes

La défense passive. Les comportements sont les mêmes que chez le Petit Gravelot, y compris le cri d'alarme du « gardien », qui reste la plupart du temps près du nid, ainsi que l'accroupissement et l'immobilisation loin du nid pour se cacher quand un intrus s'approche. En cas de danger, les œufs dans un nid ne sont jamais couverts. Trouver la zone de nidification par l'humain, quel que soit le stade de la reproduction, ne conduit pas à quitter le nid, mais la perturbation fréquente dans la période précédant la ponte peut causer le déplacement en dehors de la zone. La réaction de l'oiseau qui incube, aux oiseaux de proie *Accipitriformes* et *Falconiformes* qui survolent, consiste à s'accroupir à plat sur le nid et à surveiller attentivement la situation, tandis qu'aux corvidés *Corvidae* – à quitter rapidement le nid [Laven 1940, Glutz von Blotzheim et al. 1975, Vaughan 1980].

La défense active contre les oiseaux et les mammifères prédateurs. Les comportements sont les mêmes que chez le Petit Gravelot.

La défense active contre l'homme. Le comportement déconcertant est très similaire à celui qui est observé chez le Petit Gravelot, avec des différences mineures dans les détails et l'exécution. Le comportement attirant [attirant l'attention, voir le partie sur le Petit Gravelot] se produit plus fréquemment et plus intensément [Armstrong 1950, Simmons 1953b, Glutz von Blotzheim et



Le comportement anti-prédateur. Le Grand Gravelot alarmé est constamment en mouvement (la photo à gauche), en essayant d'attirer l'attention par sa voix et son mode de comportement (la photo à droite)



Le comportement anti-prédateur. À proximité nid, le Grand Gravelot, plus souvent que le Petit Gravelot, détourne avec insistance l'attention du nid, en faisant semblant d'avoir une aile cassé, être malade ou boiteux [la photo à droite]

al. 1975). Les comportements sournois comprennent la couvaison fausse des œufs, les démonstrations aériennes et vocales [qui imitent « un vol difficile »], un vol distrayant [une version simple avec la queue déployée, et au début de la saison – « song-flight »] et un spectacle de « distraction-lure » [détourner l'attention avec l'attrait] sous la forme fixe et mobile ultérieure présentée de façon interchangeable. Le spectacle fixe comprend un simple accroupissement, un accroupissement dans la position du rongeur, la simulation d'être blessé, avec des mouvements des ailes similaires comme chez le Petit Gravelot et la posture « exhausted bird » [oiseau épuisé], avec la queue et les ailes déployées, la tête tendue vers l'avant. Les spectacles mobiles comprennent : le mouvement de type « petit mammifère » [une simple course dans une position accroupie, une course avec la queue relevée, une course propre aux rongeurs – avec la queue abaissée], le faufilement furtif comme un crabe avec la queue en éventail et abaissée, combinés avec les vibrations irrégulières des plumes primaires vers le haut et vers le bas des ailes repliées, et le comportement consistant à prétendre d'être blessé. Dans ce dernier, l'oiseau ne court pas, mais s'approche furtivement, souvent en traînant les pattes, avec une aile vers le haut et en faisant traîner l'autre, comme si elle était cassée, et la queue déployée balayant le sol. Parfois, l'oiseau traîne les deux ailes sur le sol ou bat accidentellement avec une aile, avec l'autre traînée sur le sol [Williamson 1947, Armstrong 1950, Vaughan 1980]. Quand les aires de nidification sont dans les groupes voisins, de 8 à 10 oiseaux voisins peuvent s'unir dans les démonstrations sur le terrain et dans l'air, en présentant ensemble ou séparément « distraction-lure display » [pour détourner l'attention]. Dans une étude menée (à la fois lors de la migration printanière et automnale) sur 19 espèces d'oiseaux, il s'est avéré que c'est le Petit Gravelot qui permet le plus souvent à l'homme de s'approcher le plus près. Sa distance moyenne de fuite n'était que de 42 m, avec un minimum de 18 m et un maximum de 100 m [Laursen et al. 2005]. À titre de comparaison, dans le cas du Chevalier gambette, elle s'élevait à 137 m [entre 40 et 450 m], du Bécasseau variable à 70 m [15-450], du vanneau à 142 m [45-450], et à 113 m dans le cas de l'Avocette élégante *Recurvirostra avocetta* [75-250 m].

Comportement au sein du couple (hétérosexuel)

L'accouplement a généralement lieu peu de temps après le retour des aires d'hivernage dans les zones de recherche de nourriture, les zones préliminaires [où les mâles passent la plupart de leur temps] ou les zones de nidification [Laven 1940]. Les aspects comportementaux de la formation du couple et de l'accouplement sont très ritualisés. Dans la première étape de la parade, le mâle s'approche vers la femelle dans la posture de « horizontal crouch ». Si la femelle répond à la parade, elle s'approche immédiatement, en présentant le soi-disant comportement apaisant. Elle tourne alors sa tête et son corps, abaisse sa poitrine et déploie sa queue dans la posture de « forward-

oblique » [Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011b], en montrant visiblement son cloaque et ses couvertures sous la queue ; elle picore le sol à plusieurs reprises en vocalisant doucement. En réponse, le mâle s'arrête derrière la femelle, et les deux restent pendant plusieurs secondes dans leurs postures actuelles. Quelques instants plus tard, une cérémonie de « mating-ceremony » (en version complète ou incomplète, sans copulation), qui est le fondement et la première étape du comportement de nidification, a lieu. Des spectacles communs de « horizontal-crouch » continuent tout au long de la première partie de la période d'incubation, ils sont fréquents pendant le changement dans le nid et disparaissent progressivement dans la seconde moitié de la période d'incubation, après quoi ils sont renouvelés lors de la préparation de la deuxième couvée ou de la couvée répétée [Laven 1940].

La « Mating-ceremony » est similaire à celle du Petit Gravelot, mais parfois moins liée aux comportements de nidification. Elle survient également souvent dans les zones de la recherche de nourriture et les zones neutres que dans les zones de nidification. Parmi les comportements pré-copulateurs il y a, comme chez son cousin plus petit, une approche rituelle à la femelle et l'adoption de la posture « upright » et « goose-stepping ». La copulation est également similaire, mais seulement jusqu'à la mise en contact des cloaques. Parce que plus tard, la femelle saute soudainement vers l'avant en faisant tomber le mâle qui bat des ailes. En tombant, il attrape la femelle avec son bec par les plumes sur la tête, le cou ou le dos. Parfois, il force la femelle à s'accroupir ou la tire vers le bas [Laven 1940]. Un tel comportement, qui, parfois est interprété comme des combats post-copulateurs est probablement une tentative de la mise en contact prolongée des cloaques. C'est parce que – comme des études des couples en captivité le confirment – l'éjaculation n'a pas lieu dans la phase de dressement des queues, quand le mâle est sur la femelle, mais seulement quand il descend. Après la parade, le couple recherche de la nourriture souvent ensemble. L'acte même de copulation dure entre 5 et 35 s, 17,9 s en moyenne [Wallander et al. 2001]. Les premières copulations ont lieu déjà à 50–60 jours avant le début de la saison de reproduction, mais près de 60 % dans la dernière semaine avant le début de la ponte. Elles sont alors fréquentes, avec une moyenne de 0,23 copulation/h [Wallander et al. 2001]. Cela coïncide dans une large mesure avec la période fertile de la femelle qui a lieu entre le 7^e jour avant la ponte du premier œuf et le jour de la ponte de l'avant-dernier œuf dans la couvée [Lawless et al. 1997, Wallander et al. 2001].

Au cours des 8 années de recherches, Wallander et al. [2001] n'ont jamais observé la copulation, qui a été assistée par un oiseau n'étant pas un partenaire social et l'analyse parentale du Grand Gravelot dans les nids a montré une monogamie génétique de 100 pour cent. Aucun des 57 poussins de 21 familles vérifiées n'était le résultat d'une copulation extra-paire [EPC, *extra-pair copulation*] ou de parasitisme reproducteur de la femelle [ISBP, *intraspecific brood parasitism*].

Les comportements de nidification du Grand Gravelot sont similaires à ceux du Petit Gravelot, y compris le changement symbolique dans le nid quand le mâle prend la posture de « canopy » [baldaquin], et la femelle effectue un « scraping-display » [enfouissement du trou] dans les trous déjà existants [Venables 1948, d'après Cramp, Simmons 2011b]. La cérémonie de « scraping-display » [voir la partie sur le Petit Gravelot] est présentée par les mâles immédiatement après leur arrivée des aires d'hivernage, sur les territoires primaires, ou même dans les zones neutres – mais plus intensément après la création du territoire de nidification – et elle est poursuivie pendant toute la période de la ponte. Dans de bonnes conditions météorologiques, les comportements de nidification (surtout la réalisation de trous) commencent plus tôt dans la saison. Dans les aires de reproduction près du sud-est de la Baltique et du nord-ouest de l'Allemagne, les premiers trous ont été trouvés à 5–6 semaines avant la ponte du premier œuf, mais pas plus tôt que la fin de mars [Laven 1940, Glutz von Blotzheim et al. 1975].

Les changements dans le nid sont très fréquents, comme chez le Petit Gravelot. Leur fréquence augmente quand les zones de nourrissage sont situées près du nid ou les oiseaux sont perturbés.

Si un oiseau qui incube hésite au changement, l'autre peut le pousser des œufs plus ou moins fermement. La répartition des responsabilités entre les parents dans les soins de la couvée à l'étape d'incubation est plus ou moins égale.

Comme chez le Petit Gravelot, la présence d'un troisième oiseau [mâle ou femelle], qui a participé ensemble avec les parents dans la couvaison des œufs et le soin des enfants, a été constatée [Glutz von Blotzheim et al. 1975].

Relations familiales au sein de la couvée

Comme chez le Petit Gravelot, le soin parental de la couvée se résume à la garde, la protection et éventuellement au chauffage des poussins dans les premiers jours après l'éclosion et en cas de mauvais temps. Les familles du Grand Gravelot, beaucoup plus fréquemment que celles du Petit Gravelot, quittent leurs territoires natales et se déplacent près des aires d'alimentation. Puis, les poussins sont défendus quand un intrus s'approche d'eux pour les moins de 10 m [Cramp, Simmons 2011b]. Les attaques des parents qui forcent leurs poussins plus âgés à s'accroupir en face du danger sont observées moins fréquemment que chez le Petit Gravelot. Les poussins se nourrissent généralement jusqu'à 60 m de ses parents ; au moins un adulte reste généralement dans leur voisinage.

Le départ des poussins dans les aires d'hivernage a lieu peu de temps après le premier vol [env. 30^e jour de la vie], souvent avant que les plumes primaires se développent [Laven 1940, Cramp et al. 1983, Cramp, Simmons 2011b].

MIGRATION ET HIVERNAGE

C'est une espèce principalement migratoire, même si une partie de la population britannique est sédentaire. Le Grand Gravelot a été décrit par Salomonsen [1955] comme un migrant de « leap-frog » [saut de grenouille], ce qui signifie que ses populations de reproduction les plus septentrionales hivernent vers le sud, et les migrations d'oiseaux qui nichent plus au sud, sont les plus courtes. C'est pourquoi, les populations britanniques [les plus méridionales] sont presque sédentaires, et hivernent plus au nord. De nouvelles analyses [Taylor 1980] ont confirmé la migration de « saut de grenouille » chez le Petit Gravelot, mais ont montré un plus grand degré de chevauchement des aires d'hivernage entre les différentes populations que ne le suggèrent Salomonsen [1955]. Les oiseaux migrent en groupes généralement de plusieurs, moins fréquemment des douzaines d'individus, souvent en compagnie d'autres charadriiformes [Chylarecki 2004b, Cramp, Simmons 2011b].

La plupart de la population du Nord-ouest se déplace à travers le Royaume-Uni et l'Irlande à la mi-août et la mi-septembre, et dans les deux dernières semaines du mois de mai [Cramp, Simmons 2011b]. Au moins une partie des vols automnaux du Groenland atteint la côte ouest de la Norvège et ensuite, dans la première moitié de septembre, la côte de la France [Salomonsen 1965 d'après Cramp, Simmons 2011b, Green, Williams 1972, Prater 1976, Ferns 1977, Meltofte 1976, Clapham 1978, Green 1978, Taylor 1980]. Les aires d'hivernage précises de ces oiseaux ne sont pas connues. Il s'agit probablement de l'Afrique occidentale [Salomonsen 1971, Pienkowski 1975, Knight, Dick 1975, Dick 1975, Green 1978, Taylor 1980]. L'acquisition du plumage a lieu probablement surtout en Afrique occidentale, que ce soit sur les aires d'hivernage, soit plus au nord, par exemple sur la côte du Maroc et de la Mauritanie, où les oiseaux s'arrêtent avant de partir plus au sud [Pienkowski 1975, Dick 1975, Pienkowski, Knight 1977].

Comme les Gravelots du Groenland, les juvéniles de l'Islande ont été enregistrés dans la migration en France, sur la péninsule Ibérique et au Maroc [Pienkowski 1975, Glutz von Blotzheim et al.

1975, Taylor 1980). Ils hivernent probablement en Afrique de l'Ouest, mais on ne sait rien à propos de la distribution de ces populations dans les aires d'hivernage [Pienkowski 1975, Dick 1975, Taylor 1980].

Populations européennes. Les messages de retour montrent que certains oiseaux, nichant sur la côte de la mer du Nord, hivernent sur la mer d'Irlande dans ou près de la Manche, tandis que d'autres se déplacent vers l'Irlande, la France et le nord de l'Espagne [Minton 1975, Pienkowski 1980, Taylor 1980].

Les oiseaux des côtes de la Scandinavie et de la mer Baltique et du sud-ouest de l'Allemagne migrent vers les aires d'hivernage sur un large front en direction du Royaume-Uni et de l'Irlande puis de l'Afrique occidentale. Ceux des parties les plus septentrionales et orientales de l'Europe traversent le continent ; beaucoup d'entre eux restent pour l'hiver dans le bassin de la Méditerranée et de la Baltique [Salomonsen 1955, Nørrevang 1959, Morel, Roux 1966, Pienkowski 1975, Dick 1975, Clapham 1978].

Les oiseaux vus en Pologne dans les vallées fluviales à la fin du mois de juillet et d'août appartiennent principalement aux populations du Nord de l'Europe [Chylarecki 2004b]. Le survol automnal sur le golfe de Gdańsk a commencé au début de la première décennie de juillet, et s'est terminé dans la seconde moitié d'octobre ; le nombre maximal d'oiseaux a été enregistré habituellement en août ou septembre [Meissner, Huzarski 2006]. Ce sont des oiseaux jeunes et adultes de la sous-espèce nominative et adultes de la sous-espèce *Charadrius hiaticula tundrae* qui passent à travers la Pologne [Meissner, Huzarski 2006].

Les oiseaux des populations reproductrices polonaises sont enregistrés dans la migration automnale depuis la mi-juillet. Ils parcourent deux itinéraires, très probablement dans diverses aires d'hivernage. Une partie des oiseaux va à l'Ouest, le long de la côte de la mer Baltique, la mer du Nord et le long de la côte atlantique de la France. Le deuxième itinéraire mène au sud-ouest, à travers l'Autriche, la Suisse et l'Italie [Chylarecki 2004b]. Les principales aires d'hivernage des Grands Gravelots qui nichent dans le pays comprennent la côte sud-ouest de l'Europe, de la Manche jusqu'au bassin méditerranéen, avec la plus forte concentration sur les côtes atlantiques de la France (à partir de mi-juillet à la fin de février). Une partie des oiseaux hiverne aussi sur les côtes méditerranéennes et atlantiques de l'Afrique du Nord [Chylarecki 2004b].

NOURRITURE

Sur les aires de reproduction, le Grand Gravelot se nourrit principalement d'invertébrés terrestres et côtiers ; en dehors de la saison de reproduction, principalement de polychètes marines, crustacés et mollusques [Les méthodes d'alimentation ont été examinées en détail sur Lindisfarne en Angleterre et sur Mestersvig au Groenland ; Pienkowski 1980]. Il se nourrit comme les autres membres de la famille des charadriidés *Charadriidae*. La première méthode est appelée « stop-run-peck » [une répétition constante d'une séquence d'événements : arrêter, s'approcher, picorer]. La méthode plus rare est « foot-trembling » [l'oiseau avec la tête vers le bas sur une patte, vibre rapidement avec les doigts de l'autre patte en contact avec la surface du sable]. Il chasse surtout visuellement, en utilisant comme un signal l'apparition des visons polychètes *Notomastus latericeus* et les mouvements de petits crustacés, une autre victime principale des Gravelots. Il évite habituellement de se nourrir la nuit, à l'exception de l'été sur les côtes, quand les Pucelles de mer *Talitrus saltator*, actifs la nuit, sont leur victime principale. La fréquence de la recherche de nourriture de type « foot-trembling » augmente pendant l'activité plus faible de petits crustacés, par exemple, à basse température. Des études ont montré que les vibrations augmentent leur activité, les rendant plus visibles [Sparks 1961]. Le Grand Gravelot choisit les zones de nourrissage de manière active, où la capacité

à la consommation d'énergie rapide est la plus élevée, à l'exception des situations d'exclusion de la concurrence, principalement du Bécasseau variable [Pienkowski 1980]. Cependant, les méthodes d'alimentation décrites ci-dessus lui permettent d'exploiter efficacement les zones de nourrissage avec une densité inférieure des victimes potentielles.

Les proportions des victimes sont différentes selon le lieu et la période. Outre les zones de reproduction, le long de la côte, elles se présentent comme suit : en Suède principalement les coléoptères *Coleoptera* [Norlin 1965] ; en Allemagne les polychètes *Nereis* sur Husum, les coléoptères et les diptères *Diptera* sur Hohwacht, et le bigorneau commun *Littorina* sur Helgoland [Hofmann, Hoerschelmann 1969] ; les polychètes aux Pays-Bas sur Ventjagersplaten et dans la France de l'Ouest [Viellard 1973, Zwarts 1974] ; en Angleterre les polychètes *Nereis* et peut-être les crustacés amphipodes corophies tourneur *Corophium* [Pienkowski 1973] sur Teesmouth, tandis que les polychètes *Notomastus*, *Scoloplos*, *Arenicola* et *Phyllodoce*, l'amphipode *Bathyporeia* et l'isopode *Eurydice* sur Lindisfarne [Pienkowski 1980]. Parmi les autres victimes marines et côtières importantes, les palourdes *Macoma*, *Hydrobia* et *Littorina*, le crustacé la puce de mer et les crevettes *Mysidacea*, les petits oligochètes et polychètes ainsi que les larves et les insectes adultes [les ouvrages cités ci-dessus et Dementiev, Gladkov 1951, Moran, Fishelson 1971] doivent être mentionnés. L'intérieur des terres est dominé par les insectes, les araignées *Araneae*, les invertébrés d'eau douce et l'épinoche *Gasterosteus sp.*, rarement aussi par la nourriture d'origine végétale [Dementiev, Gladkov 1951, Glutz von Blotzheim et al. 1975].

Dans les aires de nidification sur Lindisfarne, les principales victimes étaient la Puce de mer et les diptères (surtout *Coelopa*), dans le nord-est du Groenland, principalement des insectes (surtout les petites larves et les diptères adultes), les araignées et d'autres invertébrés terrestres [Glutz von Blotzheim et al. 1975, Pienkowski 1980]. L'énergie quotidienne du Grand Gravelot en dehors de la saison de reproduction, lorsque la matière grasse n'est pas déposée, est jusqu'à 40 kcal [Pienkowski 1980].

Des poussins de lieux de reproduction au Groenland et en Angleterre ont mangé, comme leurs parents, même s'ils ont trouvé habituellement des victimes plus petits [Pienkowski 1980].

ÉTAT DE LA POPULATION, MENACES ET PROTECTION

Au cours des 100 dernières années, le Grand Gravelot a subi des fluctuations de l'abondance, parfois considérables. Les tendances actuelles ne sont pas tout à fait évidentes. Une baisse remarquable de l'abondance, au cours des dernières décennies, a été enregistrée au Royaume-Uni, en Finlande et dans les Länder allemands de l'Est. Dans la zone restante, l'abondance semble rester plus ou moins stable.

La plus grande menace pour l'espèce est la perte d'habitats naturels et l'augmentation de la pression touristique sur les lieux de reproduction, ce qui entraîne la nécessité d'occuper des habitats ou des sites sous-optimales, et par conséquent l'habileté de reproduction beaucoup plus faible [Gill 2007]. Par conséquent, il est important de préserver de vastes zones des plages côtières sans touristes, et à l'intérieur des terres, des îles côtières et des bancs dans les vallées fluviales, qui sont l'habitat crucial de nidification de cette espèce [Pienkowski 1992, Bukaciński, Bukacińska 1994, 2001, 2009, Chylarecki et al. 1995, Liley 1999, Chylarecki 2004b, Gill 2007]. Comme chez le Petit Gravelot, localement (p.ex. en Espagne), la chasse peut être une menace potentielle pour les oiseaux adultes [Barbosa 2001]. La plus grande perte des couvées, indépendamment de l'habitat de nidification et du lieu de reproduction, est causée par la prédation, principalement des corvidés, et aussi des goélands et des mammifères prédateurs [Jackson 1994, Bukaciński, Bukacińska 2001, Wallander et Andresson 2003]. À l'intérieur des terres, des inondations sont également des facteurs importants qui limitent l'habileté des couvées, et au niveau local, le piétinement des nids

par les animaux d'élevage qui paissent, principalement par les moutons et les bovins [Briggs 1983, Bukacinski, Bukacińska 1994, 1995, 2001, 2009].

En plus de la conservation des habitats naturels de nidification clé contre la destruction à la suite de l'activité et/ou de la présence humaine [Pienkowski 1992, Chylarecki et al. 1995, Liley 1999, Chylarecki 2004b], renforcée davantage par la revitalisation des lieux préalablement dégradés [par exemple, Arlettaz et al. 2011], il est important de prendre des mesures pour réduire la prédation des couvées, par exemple, en restreignant l'accès aux couvées par l'utilisation des protections en fil qui empêchent les prédateurs de manger des œufs [Gulickx, Kemp 2007, Gulickx et al. 2007, Isaksson et al. 2007] ainsi que la réduction du nombre de prédateurs terrestres, contribuant également à l'augmentation de la densité des oiseaux nicheurs [Nordstrom et al. 2003, Smith et al. 2010].

La population reproductrice européenne du Grand Gravelot est estimée à 120 000–160 000 couples [Chylarecki 2004b]. Cette espèce habite le plus souvent l'Islande (50 000 couples), le Groenland (20 000–30 000 couples), la Suède (10 000–20 000 couples), la Norvège (10 000–15 000 couples), la Finlande (8 000–12 000 couples) et la Russie (1 000–10 000 couples ; Chylarecki 2004b).

L'abondance d'oiseaux appartenant à la sous-espèce nominative du Grand Gravelot qui hivernent en Europe occidentale, dans le bassin méditerranéen et en Afrique du Nord est estimé à 73 000 individus, dont env. 12 000 individus au Royaume-Uni, de 5 000 à 10 000 individus en Irlande, 6 000 individus en France, de 3 000 à 4 000 individus en Espagne, 2 000 individus au Portugal et env. 23 000 individus sur les côtes atlantiques de l'Afrique du Nord [Cramp et al. 1983, Chylarecki 2004b].

REPARTITION ET ABONDANCE EN POLOGNE

Période de nidification

Au XIXe siècle, le Grand Gravelot a été une espèce de reproduction répandue sur la Vistule, le Bug, la Pilica et le Wieprz ; au début du XXe siècle, il a habité aussi le cours moyen et inférieur de l'Oder [Chylarecki 2004b]. Au cours du siècle dernier, sa portée dans le pays a considérablement diminué. À l'intérieur des terres, au cours des dernières décennies, l'espèce s'est retirée de la plupart des postes du Wieprz et de la vallée de l'Oder. Une forte diminution de l'abondance, qui coïncide avec la réduction de la portée, a été également enregistrée sur la Warta moyenne, la Pilica inférieure et dans le cours inférieur de la Narew [Krupa et Winięcki 2000, Przybycyn et Przybycyn 2003, Chylarecki 2007]. Le nombre d'oiseaux qui nichent le long du Bug diminue également [Chylarecki 2007]. Au cours des 30 dernières années, env. 80 % des postes de nidification le long de la mer Baltique ont également disparu, grâce à l'intensité croissante du tourisme [Chylarecki 2004b, 2007]. Le seul lieu de nidification stable est le cours moyen de la Vistule entre l'estuaire du San et Płock, où l'abondance du Grand Gravelot est plus élevée par rapport à celle de la seconde moitié du XXe siècle [Wesołowski et al. 1984, Bukaciński et al. 1994, Chylarecki et al. 1998a, Keller et al. 1998, 1999]. En 2009, seulement entre Puławy et Płock, entre 147 et 167 couples se sont installés [Kot et al. 2009]. Le résultat de ces tendances différentes est une baisse modérée de la population nationale et une réduction significative du nombre des stations de reproduction occupées [Chylarecki 2007].

La population polonaise est actuellement estimée à 350–400 couples [Chylarecki 2004b, Bukaciński, Bukacińska 2009]. À la fin du XXe siècle, les aires de reproduction clés, outre la vallée moyenne de la Vistule, étaient : la vallée inférieure de la Vistule [11 couples au-dessus de Tczew], la vallée de la Warta moyenne [23–29 couples], la vallée du Bug inférieur [87–92 couples en 1999], la vallée de la Narew inférieure [14–16 couples], la vallée de la Biebrza [15 couples], la vallée de

la Pilica [plus de 40 couples] et le terrain des carrières près de Konin [26–27 couples ; Chylarecki 2004b].

Dans la section de la Vistule entre les îles de Świder et Pieńków [entre 488e et 538e km de la route maritime de la Vistule], les oiseaux n'ont habité que la partie sud du fleuve. En 2012, 4–5 couples y ont niché, l'année suivante 6 couples (fig. 1). Tout au long de cette période, les plus grands groupes étaient dans la réserve des îles de Świder, où 3–4 couples ont niché. Dans la section urbaine, ils ont habité uniquement en 2013, lorsqu'un couple a créé son nid sur les sables bas entre 499e et 500e km (fig. 1).

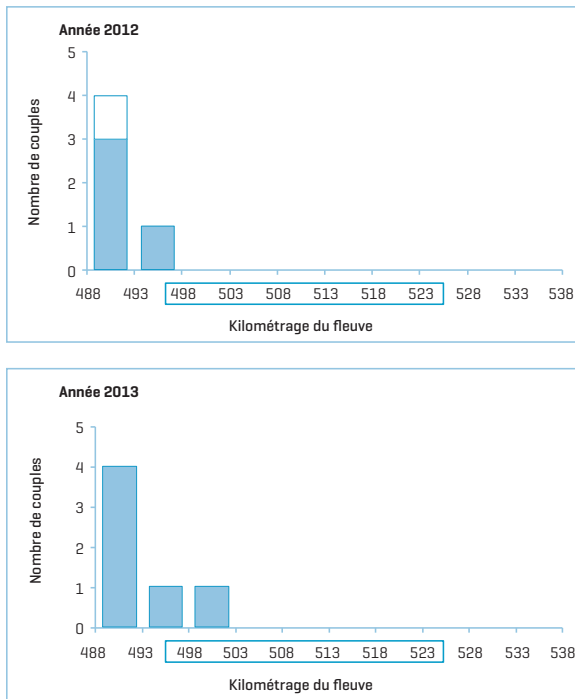
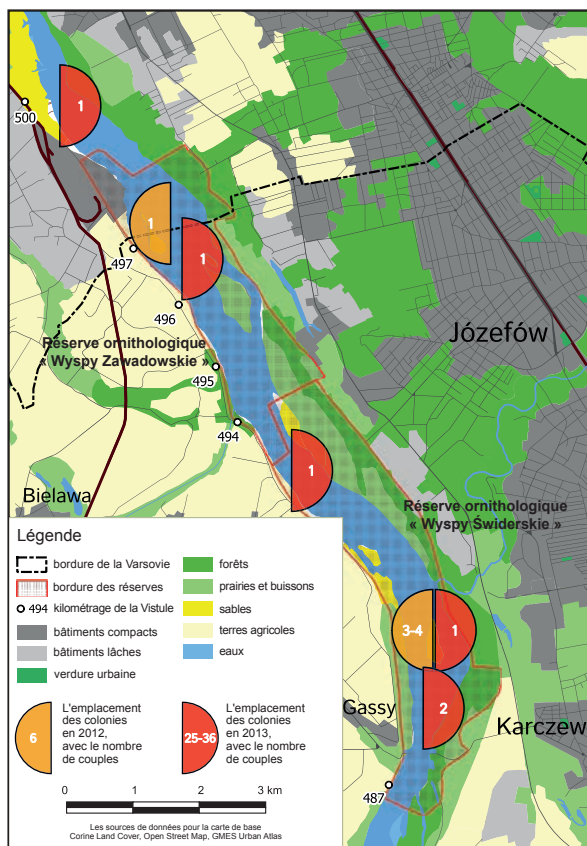


Fig. 1. L'abondance et la distribution du Grand Gravelot Charadrius hiaticula dans les années 2012–2013 dans la section de la Vistule entre 488e et 538e km de la voie maritime de la Vistule où le projet LIFE+ 09/NAT/PL/000264 intitulé « Protection des habitats d'espèces clés d'oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l'agglomération de Varsovie » est réalisé. La région de la Vistule à l'intérieur des frontières administratives de Varsovie [498e–528e km du fleuve] est marquée par une bordure. Les résultats sont exprimés comme l'abondance dans les sections de 5 km du fleuve, donnant sur l'axe OX le premier kilomètre de chacune des sections. La partie remplie de la barre définit l'abondance minimale, non remplie, l'abondance maximale sur la section concernée du fleuve

MENACES ET PROTECTION EN POLOGNE

Les principales menaces dans le pays pour le Grand Gravelot sont semblables à celles du Petit Gravelot. La perte de l'habitat de nidification naturel dans les vallées fluviales, en raison de changements dans le régime hydrologique, comme c'était le cas pour les grands réservoirs de la Pilica inférieure et de la Warta supérieure qui ont été mis en exploitation, est la plus importante [Chylarecki 2004b]. De même, l'enfouissement des bras morts et des dépressions remplies temporairement d'eau ce qui conduit, de même que la réduction de la zone de pâturages riverains avec teneur relativement faible de bétail, à la perte irrémédiable des habitats de reproduction importants. À la suite de la réduction de l'intensité du pâturage dans les îles dans le lit du fleuve et dans les pâturages fluviaux, ils sont envahis par la végétation haute et deviennent indisponibles pour les oiseaux [Chylarecki 2004b, Bukaciński, Bukacińska 2009]. Aussi bien dans les habitats intérieurs et côtiers, l'augmentation de l'intensité du tourisme constitue une menace croissante. La présence de

Fig. 2. La répartition des sites de reproduction du Grand Gravelot *Charadrius hiaticula* dans les années 2012–2013 dans la section entre 487e et 500e km de la voie navigable de la Vistule; voir aussi fig. 1



l'homme provoque les perturbations des oiseaux sur les territoires, entraînant des pertes élevées des couvées. Les poussins perturbés sont privés de l'accès aux zones de nourrissage préférées, et lors des journées chaudes, ils sont exposés, comme les œufs, à la surchauffe. Les nids sont de plus en plus souvent écrasés par des quads et des véhicules tout-terrain [Bukaciński, Bukacińska 2001, Chylarecki 2004b, Bukaciński, Bukacińska, mat. non publ.]. Parmi des menaces communes, on peut également trouver une faible habileté de reproduction causée par la prédation des oiseaux [corvidés, grands goélands] et par les mammifères [renard, chien viverrin, vison d'Amérique et d'autres mustélidés *Mustelidae*]. Ce qui est particulièrement préoccupant, c'est l'augmentation de l'abondance du vison d'Amérique et du renard dans la vallée moyenne de la Vistule qui est habitée par près de 40 % de la population nationale du Grand Gravelot [Bukaciński, Buczyński 2005, Bukaciński, Bukacińska 2009, 2011]. Localement, dans les environnements anthropogéniques, les pertes des couvées peuvent être causées par les travaux effectués pendant la reproduction des oiseaux – le remplissage des étangs, le changement de lieu d'exploitation du gravillon au sein des gravières actives, etc. [Chylarecki 2004b].

Lors de la migration, le principal problème est la diminution des surfaces des aires de nourrissage et de repos potentielles dans les vallées fluviales, dans les zones côtières estuariennes et les étangs d'élevage, ainsi que la perturbation par les humains et par les chiens des troupeaux séjournant à la fois à l'intérieur des terres et sur le littoral.

CONCLUSION

Vu le succès de reproduction désastreusement faible et la diminution alarmante de nombreuses espèces menacées de goélands, sternes et pluviers, pour lesquels la Vistule est l'un des principaux sites de reproduction dans le pays, la l'Association Nationale pour la Protection des Oiseaux (OTOP) depuis 2004, mène des mesures de protection actives dans les lieux de reproduction de ces oiseaux sur les îles dans le cours de la Vistule moyenne. Jusqu'en 2010, en collaboration avec l'Académie Polonaise des Sciences, le Centre de Recherches en Écologie de Dziekanów Leśny (PAN CBE), nous avons protégé les oiseaux avec le soutien financier d'abord de Global Environment Facility – UNDP, et ensuite d'EkoFundusz. Depuis 2011, OTOP réalise le projet « La protection active des espèces menacées de l'avifaune des îles de la région de l'OSOP Vallée de la Vistule Moyenne: suite ». Il est co-financé par l'Union européenne au titre du Fonds européen de développement régional dans le cadre du 5e axe prioritaire et financé en partie par le Fonds national pour la Protection de l'Environnement et de la Gestion de l'Eau (NFOŚiGW). Dans le cadre de la protection active, nous réduisons avant tout le nombre de vison d'Amérique et de renard à proximité des lieux de reproduction. Nous protégeons également les colonies sur les îles, en les clôturant avec des bergers électriques, et les couvées non clôturées sont temporairement sécurisées dans des incubateurs. Nous restaurons les habitats de reproduction (le pâturage des vaches, chèvres et moutons contrôlé et l'abattage sélectif de sous-bois sur les îles). Le partenaire de l'OTOP, responsable de l'entretien des effets écologiques après l'achèvement du projet, est l'Université Cardinal Stefan Wyszyński de Varsovie (UKSW). Pour plus de détails sur nos activités, se reporter à la littérature de référence (p.ex. Bukaciński, Buczyński 2005, Bukaciński, Bukacińska 2009).

Le deuxième projet sur lequel nous voulons prêter attention, est appelé « Protection des habitats d'espèces clés d'oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l'agglomération de Varsovie ». Il est mis en œuvre par la ville capitale de Varsovie et l'Association de Varsovie pour la Protection des Oiseaux (STOP), avec le soutien fourni des fonds de la subvention de la Commission Européenne au titre de l'instrument financier LIFE+ et des subventions du NFOŚiGW. L'objectif principal des actions initiées en 2011 est de créer des conditions favorables à la nidification des goélands et des sternes dans le creux de la Vistule dans la section de Varsovie du fleuve. Le projet prévoit de créer des sites artificiels pouvant être adaptés par les goélands comme lieux de reproduction.

LITTÉRATURE DE RÉFÉRENCE

- Amat J. A. 1998. Mixed clutches in shorebird nests: why are they so uncommon? *Wader Study Group Bulletin* 85: 55–59.
- Amtmann E., Englander H. 1963. Über die Brutgeroeinschaft von Flusseeeschwalbe und Flussregenpfeifer. *Niederrhein* 30: 73–75.
- Andrews K. I. 1971. *Feeding ecology of terns at Sands of Forvie Nature Reserve*. M.Sc. thesis. University of Aberdeen.
- Antczak J. 2007a. *Rybitwa białoczelna* *Sternula albifrons* [dans:] Sikora A., Rohde Z., Gromadzki M., Neubauer G., Chylarecki P. [Réd.]. *Atlas rozmieszczenia ptaków lęgowych Polski 1985–2004*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 244–245.
- Antczak J. 2007b. *Sieweczka rzeczna* *Charadrius dubius* [dans:] Sikora A., Rohde Z., Gromadzki M., Neubauer G., Chylarecki P. [Réd.]. *Atlas rozmieszczenia ptaków lęgowych Polski 1985–2004*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 190–191.
- Antczak J., Kotlarz B., Ziółkowski M. 1999. Zmiany liczebności lęgowych sieweczek obrożnych *Charadrius hiaticula* i rybitw białoczelnych *Sterna albifrons* w środkowej części polskiego wybrzeża Bałtyku. *Notatki Ornitologiczne* 40: 61–68.
- Arlettaz R., Lugon A., Siero A., Werner P., Kéry M., Oggier P. A. 2011. River bed restoration boosts habitat mosaics and the demography of two rare non-aquatic vertebrates. *Biological Conservation* 144: 2126–2132.
- Armstrong E. A. 1950. The nature and function of displacement activities. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 4: 361–384.
- Armstrong E. A. 1952. The distraction-displays of the Little Ringed Plover and territorial competition with the Ringed Plover. *British Birds* 47: 55–59.
- Bannerman D. A. 1959. *The birds of the British Isles* 8. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Bannerman D. A. 1962. *The birds of the British Isles* 11. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Barbosa A. 2001. Hunting impact on waders in Spadans: effects of species protection measures. *Biodiversity and Conservation* 10: 1703–1709.
- Barnes J. A. G. 1945. Black-headed Gull feeding independent young. *British Birds* 38: 299–300.
- Bates D. J., Blair H. M. S., Lyster I. H. J. 1976. First recorded erythristic eggs of Arctic Skua and Herring Gull in Britain. *Scottish Birds* 9: 143–147.
- Bauer K. 1965. Zur Nahrungsökologie einer binnenländischen Population der Flußeeschwalbe [*Sterna hirundo*]. *Egretta* 8: 35–51.
- Baumann N. 2006. Ground-Nesting Birds on Green Roofs in Switzerland: Preliminary Observations. *Urban Habitats* 4, 37–50. [10.03.2015]. <http://www.urbanhabitats.org>.
- Baxter E. V., Rintoul L. J. 1953. *The birds of Scotland*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Beaud M. 2001. Quelques expériences dans le domaine de la protection de la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* en période de nidification. *Nos Oiseaux Supp.* 5: 73–80.
- Becker P. H. 1996. Flusseeeschwalben [*Sterna hirundo*] in Wilhelmshaven. *Oldenburger Jahrbuch* 96: 263–296.
- Becker P. H. 1998. Langzeittrends des Bruterfolgs der Flusseeeschwalbe und seiner Einflussgrößen im Wattenmeer. *Vogelwelt* 119: 223–234.
- Becker P. H., Anlauf A. 1988. Nest site choice and breeding success of marsh nesting Common Terns [*Sterna hirundo*]. I. Nest density. *Ecology of Birds* 10: 27–44.
- Becker P. H., Finck P., Anlauf A. 1985. Rainfall preceding egg-laying – a factor of breeding success in Common Terns [*Sterna hirundo*]. *Oecologia* 65: 431–436.
- Becker P. H., Frank D., Wagener M. 1997. Luxury in freshwater and stress at sea? The foraging of the Common Tern *Sterna hirundo*. *Ibis* 139: 264–269.

- Becker P. H., Ludwigs J.-D. 2011. *Common Tern* *Sterna hirundo* [dans:] *Birds of the Western Palearctic Interactive 2.03*. Oxford University Press.
- Becker P. H., Schuhmann S., Koepff C. 1993. Hatching failure in Common Terns (*Sterna hirundo*) in relation to environmental chemicals. *Environmental Pollution* 79: 207–213.
- Becker P. H., Sudmann S. 1998. Quo vadis *Sterna hirundo*? Schlussfolgerungen für den Schutz der Flusseeeschwalbe in Deutschland. *Vogelwelt* 119: 293–304.
- Becker P. H., Wink M. 2002. Geschlechtsabhängige Größenunterschiede von Flügglingen der Flusseeeschwalbe (*Sterna hirundo*). *Journal für Ornithologie* 143: 51–56.
- Becker P. H., Wink M. 2003. Influences of sex, sex composition of brood and hatching order on mass growth in Common Terns (*Sterna hirundo*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 136–146.
- Bednorz J., Kupczyk M., Kuźniak S., Winiecki A. 2000. *Ptaki Wielkopolski. Monografia faunistyczna*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań.
- Beer C. G. 1963a. Incubation and nest building behaviour of Black-headed Gulls. III. The pre-laying period. *Behaviour* 21: 13–77.
- Beer C. G. 1963b. Incubation and nest-building behaviour of Black-headed Gulls. IV. Nest-building in the laying and incubation periods. *Behaviour* 21: 155–176.
- Beer C. G. 1966. Incubation and nest-building behaviour of Black-headed Gulls. V. The post-hatch period. *Behaviour* 26: 189–214.
- Beretzk P. 1962. Adatok a dankasíraly táplálkozásához. [Data on the nutrition of the Black-headed Gull]. *Aquila* 67–68: 216–217.
- BirdLife International 2004 – Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. BirdLife Conservation Series No. 12. Cambridge, UK.
- BirdLife International 2015 IUCN Red List for birds*. [10.03.2015]. <http://www.birdlife.org>.
- Blanchard L., Morris R. D. 1998. Another look at courtship feeding and copulation behavior in the Common Tern. *Colonial Waterbirds* 21: 251–255.
- Bocheński Z. 1962. Nesting of Black-headed Gull *Larus ridibundus* L. *Acta Zoologica Cracoviensia* 7: 87–104.
- Bocheński Z. 1966. Nesting of Common and Black Terns. *Acta Zoologica Cracoviensia* 11: 423–449.
- Boecker M. 1967. Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungs- und Nistökologie der Flusseeeschwalbe (*Sterna hirundo* L.) und der Kiistenseeschwalbe (*Sterna paradisaea* Pont.). *Bonner Zoologische Beiträge* 18: 15–126.
- Borodulina T. L. 1960. Biology and economic importance of gulls and terns of aquatories in the south of the USSR. *Trudy Instituta Morfologii Zhivotnykh Akademiyi Nauk Moscow* 32: 3–130.
- Boschert M., Dronneau C. 1998. Bestandssituation der Flusseeeschwalbe *Sterna hirundo* am elsässisch-badischen Oberrhein. *Vogelwelt* 119: 139–146.
- Boyd H. 1962. Mortality and fertility of European *Charadrii*. *Ibis* 104: 368–384.
- Briggs K. 1983. The distribution and reproduction of Ringed Plovers breeding coastally and inland in north-west England. *Bird Study* 30: 222–228.
- Bub H. 1958. Untersuchungen an einer Population des Flußregenpfeifers (*Charadrius dubius curanicus* Gm.). *Beiträge zur Vogelkunde* 5: 268–283.
- Bub H. 1962. Planberingungen am Sandregenpfeifer (*Charadrius hiaticula*). *Journal für Ornithologie* 103: 243–249.
- Buckley P. A., Hailman J. P. 1970. Black-headed gull and five species of terns skimming over water. *British Birds* 63: 210–212.
- Bukacińska M. 1990. *Terytorializm mewy śmieszki* *Larus ridibundus*. Mémoire de maîtrise. Zakład Zoologii i Ekologii Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- Bukacińska M. 1999. Wpływ opieki rodzicielskiej na sukces lęgowy u mewy pospolitej (*Larus canus*). Thèse de doctorat. Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny.
- Bukacińska M., Bukaciński D. 1993. The effect of habitat structure and nest density on territory size and territorial behaviour in the black headed gull (*Larus ridibundus*). *Ethology* 94: 306–316.
- Bukacińska M., Bukaciński D. 1994. Seasonal and diurnal changes in aggression and territory size in the black headed gull (*Larus ridibundus*) on the islands of the middle reaches of the Vistula river. *Ethology* 97: 329–339.
- Bukacińska M., Bukaciński D. 1996. Funkcje i sposoby wyrażania agresji u mew i rybitw. *Kosmos* 45: 511–521.
- Bukacińska M., Bukaciński D. 1999. *The effect of territory placement within a colony on the territoriality, parental care and breeding success of Common Gulls* (*Larus canus*) [dans:] *Abstracts of 23th Annual Meeting of Waterbird Society*. Grado, Italy.

- Bukacińska M., Bukaciński D. 2004a. *Larus canus* [L., 1758] – mewa pospolita [dans:] Gromadzki M. [Réd.]. *Ptaki*. Cz. 2. *Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny*. T. 7. Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 166–170.
- Bukacińska M., Bukaciński D. 2004b. *Larus ridibundus* [L., 1766] – śmieszka [dans:] Gromadzki M. [Réd.]. *Ptaki*. Cz. 2. *Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny*. T. 7. Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 160–165.
- Bukacińska M., Bukaciński D. 2004c. *Sterna hirundo* [L., 1758] – rybitwa rzeczna [dans:] Gromadzki M. [Réd.]. *Ptaki*. Cz. 2. *Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny*. T. 7. Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 186–191.
- Bukacińska M., Bukaciński D., Cygan J. P., Dobrowolski K. A., Kaczmarek W. 1995. *Przyrodniczo-ekonomiczna waloryzacja stawów rybnych w Polsce*, IUCN Poland, Warszawa.
- Bukacińska M., Bukaciński D., Epplen J. T., Sauer K. P., Lubjuhn T. 1998. Low frequency of extra-pair paternity in Common Gulls [*Larus canus*] as revealed by DNA fingerprinting. *Journal für Ornithologie* 139: 413–420.
- Bukaciński D. 1988. *Zmiany liczebności i wybiórczość środowiskowa mewy śmieszki na wyspach wiślanych*. Mémoire de maîtrise. Zakład Zoologii i Ekologii Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- Bukaciński D. 1993. *Intra- and interspecific brood parasitism in Charadriiformes colonies at Vistula River islands* [dans:] *Abstracts of XXIII International Ethological Conference*. Torremolinos, Spain.
- Bukaciński D. 1998. *Adaptacyjne znaczenie terytorializmu u mewy pospolitej Larus canus*. Thèse de doctorat. Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny.
- Bukaciński D. 2008. *Inwentaryzacja awifauny lęgowej w obszarze Natura 2000 PLB140004 Dolina Środkowej Wisły na odcinku pomiędzy 406–446 km rzeki w roku 2008*. Raport dla Regionalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska w Warszawie.
- Bukaciński D. 2010. *Dolina Środkowej Wisły* [dans:] Wilk T., Jujka M., Krogulec J., Chylarecki P. [red]. *Ostaje ptaków o znaczeniu międzynarodowym w Polsce*. OTOP, Marki: 297–299.
- Bukaciński D., Betleja J., Zieliński P. 2007. *Śmieszka Larus ridibundus* [dans:] Sikora A., Rohde Z., Gromadzki M., Neubauer G., Chylarecki P. [Réd.]. *Atlas rozmieszczenia ptaków lęgowych Polski 1985–2004*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 228–229.
- Bukaciński D., Buczyński A. 2005. *Ochrona mew na środkowej Wiśle: źródła zagrożeń i propozycje form czynnej ochrony na przykładzie mewy pospolitej* [dans:] *Ptaki siewkowe dolin Biebrzy i Narwi*. Wydawnictwo WWF Polska: 1–5.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 1993a. The changes in numbers and distribution of the Black headed Gull breeding population on the Vistula River in the years 1962–1993. *Ring* 15: 159–164.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 1993b. Colony site and nest site selection in the Black headed Gull [*Larus ridibundus*] at the middle course of the Vistula River. *Ring* 15: 208–215.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 1994. Czynniki wpływające na zmiany liczebności i rozmieszczenie mew, rybitw i siewczek na Wiśle środkowej. *Notatki Ornitologiczne* 35: 79–97.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 1995. The factors limiting breeding success in the Black-headed Gull [*Larus ridibundus*] in different habitat types on the middle course of the Vistula River, Poland. *Archiv für Hydrobiologie* Suppl. 101, *Large Rivers* 9: 221–228.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 1996. Uwarunkowania agresji u mew i rybitw w okresie lęgowym. *Notatki Ornitologiczne* 37: 97–111.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 1997a. Masowy pojaw meszek *Simuliidae* przyczyną strat w lęgach w koloniach mewy pospolitej *Larus canus* na środkowej Wiśle. *Notatki Ornitologiczne* 38: 167–168.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 1997b. Production of erythristic eggs by the Black-headed Gull in Poland. *The Wilson Bulletin* 109: 177–182.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 2000. The impact of mass outbreaks of black flies (*Simuliidae*) on the parental behaviour and breeding output of colonial common gulls [*Larus canus*]. *Annales Zoologici Fennici* 37: 43–49.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 2001. *Zagrożenia ptaków gniazdujących na Wiśle środkowej* [dans:] Kot H., Dombrowski A. [Réd.]. *Ochrona Fauny Niziny Mazowieckiej*. Mazowieckie Towarzystwo Ochrony Fauny, Siedlce: 117–128.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 2003. *Larus canus Common Gull* [dans:] Parkin D. [Réd.]. *Birds of the Western Palearctic Update* 5. Oxford University Press: 13–47.

- Bukaciński D., Bukacińska M. 2004. *Ocena wpływu wypasu zwierząt gospodarskich na wyspach w nurcie środkowej Wisły na udatność lęgów ptaków gnieźdzących się na ziemi oraz propozycje form wspólnego realizowania celów ochronnych i gospodarczych na kluczowych terenach lęgowych dla rzadkich gatunków mew, rybitw i kaczek*. Raport dla Regionalnego Zarządu Gospodarki Wodnej w Puławach.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 2007a. *Mewa pospolita* *Larus canus* [dans:] Sikora A., Rohde Z., Gromadzki M., Neubauer G., Chylarecki P. [Réd.]. *Atlas rozmieszczenia ptaków lęgowych Polski 1985–2004*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 230–231.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 2007b. *Rybitwa rzeczna* *Sterna hirundo* [dans:] Sikora A., Rohde Z., Gromadzki M., Neubauer G., Chylarecki P. [Réd.]. *Atlas rozmieszczenia ptaków lęgowych Polski 1985–2004*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 242–243.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 2009. *Threatened bird species of the middle Vistula River islands: status, necessity for protection and proposed activities* [dans:] Uchmański J. [Réd.]. *Theoretical and applied aspects of modern ecology*. Wydawnictwo Uniwersytetu Kardynała Stefana Wyszyńskiego, Warszawa: 219–239.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 2011. Ptaki środkowej Wisły wołają o ratunek. *Ptaki* 1: 30–35.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 2015. *Mewa siwa* *Larus canus* [dans:] Chylarecki P., Sikora A., Cenian Z., Chodkiewicz T. [Réd.]. *Podręcznik monitoringu ptaków lęgowych GIOŚ*. Warszawa.
- Bukaciński D., Bukacińska M., Buczyński A. 2011. Awifauna wodno-błotna środkowej Wisły w okresie lęgowym: wpływ działalności człowieka na rozmieszczenie, liczebność i bogactwo gatunkowe. *Studia Ecologiae et Bioethicae* 9: 67–86.
- Bukaciński D., Bukacińska M., Buczyński A. 2012. *Co zagraża ptakom środkowej Wisły: diagnoza, skutki i czynne działania ochronne* [dans:] Pająkowski [Réd.]. *Ochrona przyrody i dziedzictwa kulturowego Doliny Dolnej Wisły*. T. 1. Zespół Parków Krajobrazowych Chelmińskiego i Nadwiślańskiego, Towarzystwo Przyjaciół Dolnej Wisły, Świecie: 77–78.
- Bukaciński D., Bukacińska M., Buczyński A. 2013. The impact of hydrotechnical facilities on island avifauna: a case study of the middle Vistula river. *Studia Ecologiae et Bioethicae* 11: 93–109.
- Bukaciński D., Bukacińska M., Lubjuhn T. 2000. Adoption of chicks and the level of relatedness in common gull, *Larus canus* colonies: DNA fingerprinting analyses. *Animal Behaviour* 59: 289–299.
- Bukaciński D., Cygan J., Keller M., Piotrowska M., Wójciak J. 1994. Liczebność i rozmieszczenie ptaków wodnych gniazdujących na Wiśle Środkowej – zmiany w latach 1973–93. *Notatki Ornitologiczne* 35: 5–47.
- Bukaciński D., Rutkowska A., Bukacińska M. 1994. The effect of nesting Black backed Gulls [*Larus ridibundus*] on the soil and vegetation of a Vistula River island, Poland. *Annales Zoologici Fennici* 31: 233–243.
- Burger J. 1976. Nest density of the black-headed gull in relations to vegetation. *Bird Study* 23: 27–32.
- Burton P. J. K. 1971. Contents stomachaux de limicoles collectes en Afghanistan. *Alauda* 39: 132–138.
- Cepakova E., Šálek M., Cepák J., Albrecht T. 2007. Breeding of Little Ringed Plovers *Charadrius dubius* in farmland: do nests in fields suffer from predation?: Capsule Fishponds and fields were equally attractive for breeding plovers, although predation on nests was higher in fishponds and extremely low in fields. *Bird Study* 54: 284–288.
- Černý W. 1956. *Über die Bedeutung epigamer Handlungsweisen der Lachmöwe abseits ihrer Brutplätze* [dans:] Černý W. & M. Klima. *Sbornik Prednásek. Vorträge 1. Konferenz der Tschechoslowakischen Ornithologen in Prag 1956*: 96–100.
- Chylarecki P. 2004a. *Charadrius dubius* [Scopoli, 1786] – *sieweczka rzeczna* [dans:] Gromadzki M. [Réd.]. *Ptaki*. Cz. 2. *Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny*. T. 7. Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 26–30.
- Chylarecki P. 2004b. *Charadrius hiaticula* [L., 1758] – *sieweczka obrożna* [dans:] Gromadzki M. [Réd.]. *Ptaki*. Cz. 2. *Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny*. T. 7. Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 31–35.
- Chylarecki P. 2007. *Sieweczka obrożna* [*Charadrius hiaticula*] [dans:] Sikora A., Rohde Z., Gromadzki M., Neubauer G., Chylarecki P. [Réd.]. *Atlas rozmieszczenia ptaków lęgowych Polski 1985–2004*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 192–193.
- Chylarecki P., Bukaciński D., Dombrowski A., Nowicki W. 1995. *Awifauna* [dans:] Gacka-Grzesikiewicz E. [Réd.]. *Korytarz ekologiczny doliny Wisły. Stan – funkcjonowanie – zagrożenia*. IUCN Poland, Warszawa: 79–124.
- Chylarecki P., Keller M., Zieliński P., Nowicki W. 1998a. *Przyrodnicze podstawy opracowania optymalnej koncepcji zagospodarowania obszaru doliny Wisły na odcinku od ujścia Narwi do stopnia Włocławek. Inwentaryzacja awifauny lęgowej w 1998 r.* Ekspertyza. Warszawa.

- Chylarecki P., Nowicki W., Baiński W., Brauze T., Cenian Z., Póltorak W., Zieliński P. 1998b. *Charakterystyka poszczególnych elementów środowiska przyrodniczego doliny Wisły na odcinku od stopnia Włocławek do morza. Charakterystyka awifauny lęgowej w 1998 r.* Ekspertyza dla Instytutu Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN, Warszawa.
- Clapham C. 1978. The Ringed Plover populations of Morecambe Bay. *Bird Study* 25: 175–180.
- Clunas A. J. 1982. Common Tern attacking Little Tern chicks. *Scottish Birds* 12: 119.
- Cooper K. V. 1983. Several adult Common Terns attempting to feed juvenile. *British Birds* 76: 348.
- Craik C. 1997. Long-term effects of North American Mink *Mustela vison* on seabirds in western Scotland. *Bird Study* 44: 303–309.
- Craik J. C. A. 1995. Effects of North American mink on the breeding success of terns and smaller gulls in west Scotland. *Seabird* 17: 3–11.
- Cramp S., Perrins C. M. 1977–1994. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 1–9. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S., Simmons K. E. L. [Réd.]. 2011a. *Little Ringed Plover* *Charadrius dubius* [dans:] *Birds of Western Palearctic Interactive 2.03*. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S., Simmons K. E. L. [Réd.]. 2011b. *Ringed Plover* *Charadrius hiaticula* [dans:] *Birds of Western Palearctic Interactive 2.03*. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S., Simmons K. E. L., Brooks D. J., Collar N. J., Dunn E., Gilmore R., Hollom P. A. D., Hudson R., Nicholson E. M., Ogilvie M. A., Olney P. J. S., Roselaar C. S., Vouss K. H., Wallace D. I. M., Wattle J., Wilson M. G. [Réd.]. 1983. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 3. *Waders to gulls*. Oxford University Press, Oxford.
- Creutz G. 1963. Ernährungsweise und Aktionsradius der Lachmöwe [*Larus ridibundus* L.]. *Beiträge zur Vogelkunde* 9: 3–58.
- Creutz G. 1965. Das Brutvorkommen der Lachmöwe [*Larus ridibundus*] in der DDR. *Falke* 12: 256–262, 310–315.
- Crook J. H. 1953. An observational study of the gulls of Southampton Water. *British Birds*, 46: 385–97.
- Croze H. 1970. Searching image in Carrion Crows. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 5: 1–86.
- Dathe H. 1953. *Der Flussregenpfeifer*. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.–G., Leipzig.
- Dementiev G. P., Gladkov N. A. 1951. *The Birds of the Soviet Union. Pitsy Sovetskogo Soyuza*. 3. Soviet Science State Publishers, Moscow.
- Dick W. J. A. [Réd.] 1975. *Oxford and Cambridge Mauritanian Expedition 1973 Report*. Cambridge.
- van Dijk K. 2011. Over plaatstrouw van Kokmeeuwen in Nederland tijdens de slagpenrui. [Site fidelity of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* during primary moult]. *Limosa* 84: 21–25.
- van Dijk K., Oosterhuis R. 2010. Herkomst, aantallen en broedsucces van Kokmeeuwen op Griend. [Origin and trends in numbers and breeding success of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* breeding on Griend [Wadden Sea]]. *Limosa* 83: 21–35.
- van Dijk K., Oosterhuis R., Middendorp B., Majoer F. 2012. New longevity records of Black-headed Gull, with comments on wear and loss of aluminium rings. *Dutch Birding* 34: 20–31.
- Dunn E. K. 1973. Changes in fishing ability of terns associated with wind speed and sea surface conditions. *Nature* 244: 520–521.
- Durango S. 1943. Nagra jakttagelser av den mindre strandpiparen *Charadrius dubius curonicus*. *Fauna och Flora* 38: 145–154.
- Dvorak M., Ranner A., Berg H. M. 1993. *Atlas der Brutvögel Österreichs– Ergebnisse der Brutvogelkartierung 1981–1985*. Umweltbundesamt & Österreichischen Gesellschaft für Vogelkunde, Wien.
- Eggers J. 1974. Vorkommen und Herkunft der Lachmöwe [*Larus ridibundus*] im Hamburger Raum im Vergleich zur Sturm-, Silber- und Mantelmöwe [*Larus canus*, *L. argentatus*, *L. marinus*]. *Hamburger avifaunistische Beiträge* 12: 95–144.
- Erz W., Lopau W. 1962. Ein Fall von Bigamie beim Sandregenpfeifer [*Charadrius hiaticula*]. *Vogelwarte* 21: 326.
- European Communities* 2009. *Common Gull* *Larus canus*. *European Union Management Plan 2009–2011*. Technical Report 2009–035.
- European Longevity Records*. 2006. *The European Union for Bird Ringing*. [15.08.2009]. http://www.euring.org/data_and_codes/longevity-voous.htm.
- Evans P. R., Pienkowski M. W. 1984. *Population dynamics of shorebirds* [dans:] Burger J., Olla B. L. [Réd.]. *Behaviour of marine animals, current perspectives in research*. Vol. 5. *Shorebirds: breeding behaviour and populations*. Plenum Press, New York: 83–123.

- Fasola M. 1986. Distribuzione e popolazione dei *Laridi* e sternidi nidificanti in Italia. *Ricerche di Biologia della Selvaggina*. Suppl. 9.
- Fasola M., Canova L. 1991. Colony site selection by eight species of gulls and terns breeding in the "Valli di Comacchio" [Italy]. *Bollettino Zoologia* 58: 261–266.
- Fasola M., Canova L. 1992. Nest habitat selection by eight syntopic species of Mediterranean gulls and terns. *Colonial Waterbirds* 15: 169–178.
- Fasola M., Canova L. 1996. Conservation of gull and tern colony sites in Northeastern Italy, an internationally important bird area. *Colonial Waterbirds* 19. Special publication 1: 59–67.
- Fasola M., Guzman J. M. S., Roselaar C. S. 2011. *Little Tern* *Sterna albifrons* [dans:] *Birds of the Western Palearctic Interactive 2.03*. Oxford University Press.
- Ferns P. N. 1977. *Wading birds of the Severn Estuary*. Report to the Nature Conservancy Council.
- Fjeldså J. 1977. *Guide to the Young of European Precocial Birds*. Skarv Nature Publications, Tisvildeleje.
- Fjeldså J. 1978. *The Black-headed Gull. Biological monographs*. AV-Media, Copenhagen.
- Flegg J. J. M., Cox C. J. 1975. Mortality in the Black-headed Gull. *British Birds* 68: 437–449.
- Fletcher K. L., Hamer K. C. 2003. Sexing terns using biometrics: the advantage of within-pair comparisons. *Bird Study* 50: 78–83.
- Flint V. E. 1975. *Kolonialniye gnezdovyya okolo vodnykh i ikh okhrana*. MOIP, Moscow.
- Fojt E., Triplet P., Robert J.-C. & Stillman R. A. 2000. Comparison of the breeding habitats of Little Ringed Plover *Charadrius dubius* and Kentish Plover *Charadrius alexandrinus* on a shingle bed. *Bird Study* 47: 8–12.
- Foken W. 1997. Höchstalter und Maximalentfernung zwischen Beringungs- und Fundort bei ausgewählten Vogelarten nach Beringungsergebnissen. *Jahre Institut für Vogelforschung* 3: 33–35.
- Fox G. A. 1976. Eggshell quality: its ecological and physiological significance in a DDE-contaminated Common Tern population. *The Wilson Bulletin* 88: 459–477.
- Franck D. 1959. Zum Drohverhalten der Lachmöwe (*Larus r. ridibundus* L.) ausserhalb der Brutzeit. *Vogelwarte* 20: 137–144.
- Frank D. 1992. The influence of feeding conditions on food provisioning of chicks in Common Terns *Sterna hirundo* nesting in the German Wadden Sea. *Ardea* 80: 45–55.
- Frank D., Becker P. H. 1992. Body mass and nest reliefs in Common Terns *Sterna hirundo* exposed to different feeding conditions. *Ardea* 80: 57–69.
- Fransson T., Kolehmainen T., Kroon C., Jansson L., Wenninger T. 2010. *Euring list of longevity records for European birds*. [10.03.2015]. www.euring.org/data_and_codes/longevity-voous.htm.
- Fredriksson S. 1979. Skratmåsens *larus ridibundus* i Sverige. *Vår Fågelvärld* 38: 173–200.
- von Frisch O. 1959. Zur Jugendentwicklung, Brutbiologie und vergleichenden Ethologie der Limicolen. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 16: 545–583.
- Frugis S. 1975. The feeding behavior of wintering Black-headed Gulls in the Po delta. *L'Ateneo Parmense. Acta Naturalia* 11: 141–151.
- Fuchs E. 1977. Predation and anti-predator behaviour in a mixed colony of terns *Sterna sp.* and black-headed gulls *Larus ridibundus* with special reference to the sandwich tern *Sterna sandvicensis*. *Ornis Scandinavica* 8: 17–32.
- Gatenby E. C. 1968. Black-headed gulls feeding in association with shovelers. *British Birds* 61: 31.
- Gatter W. 1971a. Aufenthalt und raumliche Bewegungen einer Flussregenpfeifer-population [*Charadrius dubius*]. *Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 10: 100–106.
- Gatter W. 1971b. Wassertransport beim Flussregenpfeifer [*Charadrius dubius*]. *Vogelwelt* 92: 100–103.
- Gibson A. 2008. A long-term study of ringed Black-headed Gulls. *London Bird Report* 73: 189–191.
- Gill J. A. 2007. Approaches to measuring the effects of human disturbance on birds. *Ibis* 149: 9–14.
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M. & Bezzel E. 1975. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. VI. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Gochfeld M. 1979. Group adherence in emigration of Common Terns. *Bird-Banding* 50: 365–366.
- Gonzales-Solis J., Becker P. H. 2002. Mounting frequency and number of cloacal contacts increase with age in common terns *Sterna hirundo*. *Journal of Avian Biology* 33: 306–310.
- González-Solís, J., Sokolov E., Becker P. H. 2001. Courtship feedings, copulations and paternity in common terns *Sterna hirundo*. *Animal Behaviour* 61: 1125–1132.
- González-Solís, J., Wendeln, H., Becker P. H. 1999a. Nest-site turnover in Common Terns: possible problems with re-nest studies. *Ibis* 141: 500–503.

- González-Solis, J., Wendeln H., Becker P. H. 1999b. Within and between season nest-site and mate fidelity in common terns *Sterna hirundo*. *Journal für Ornithologie* 140: 491–498.
- Goodbody I. M. 1955. The breeding of the Black-headed Gull. *Bird Study* 2: 192–199.
- Gore M. E. J. 1981. *Birds of Gambia*. British Ornithologists' Union, London.
- Gotzman J., Jabłoński B. 1972. *Gniazda naszych ptaków*. PZWS, Warszawa.
- Goutner V. 1990. Habitat selection of Little Tern in Evros delta, Greece. *Colonial Waterbirds* 13: 108–114.
- Górski W., Jakuczun B., Nitecki C., Petryna A. 1977. Investigation of oil pollution on the Polish Baltic coast in 1974–1975. *Przeгляд Zoologiczny* 21: 20–23.
- Grant P. J. 1985. Mewy. Przewodnik do rozpoznawania. *Notatki Ornitologiczne* 25.
- Green G. H. 1978. *The census of waders* [dans:] Green G. H., Greenwood J. J. D. (Réd.). *Joint Biological Expedition to North East Greenland 1974: the Report of the Joint Expedition Comprising Wader Study Group NE Greenland Expedition 1974 and Dundee University NE Greenland Expedition 1974*. Dundee University NE Greenland Expedition, Dundee: 84–109.
- Green G. H., Williams A. E. 1973. *Wading Bird Project. University of Dundee, North East Greenland Expedition 1972*. Report to the British Trust for Ornithology: 1–22.
- Groothuis T. G. G., Meeuwissen G. 1992. The influence of testosterone on the development and fixation of the form of displays in two age classes of young black-headed gulls. *Animal Behaviour* 43: 189–208.
- Gulickx M. M. C., Kemp J. B. 2007. Provision of nest cages to reduce little ringed plover *Charadrius dubius* nest predation at Welney, Norfolk, England. *Conservation Evidence* 4: 30–32.
- Gulickx M. M. C., Kemp J. B., Beecroft R. C., Green A. C. 2007. Provision of nest cages to reduce predation of little ringed plovers *Charadrius dubius* at Kingfishers Bridge, Cambridgeshire, England. *Conservation Evidence* 4: 49–50.
- Harrison C. 1975. *A Field Guide to the Nests, Eggs and Nestlings of British and European Birds*. Collin Sons & Co Ltd Glasgow, London.
- Hays H. 1975. Probable Common x Roseate Tern Hybrids. *Auk* 92: 219–234.
- Hays H., Parkes K. C. 1993. Erythristic eggs in the Common Tern. *Journal of Field Ornithology* 64: 341–345.
- Heath M. F., Evans M. I. 2000. *Important Bird Areas in Europe: Priority sites for conservation*. *Birdlife Conservation Series* No. 8. Cambridge, UK.
- Helbig L., Neumann J. 1964. Beobachtungen an einem Schlafplatz von Lachmowen *Larus ridibundus*. *Vogelwarte* 22: 161–168.
- Hofmann H., Hoerschelmann H. 1969. Nahrungsuntersuchungen bei Limikolen durch Mageneinhaltsanalysen. *Corax* 3: 1–22.
- del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. 1996. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 3. Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona.
- Hölzinger J. 1972. Das Alter europäischer Flußregenpfeifer [*Charadrius dubius curonicus*] nach Beringungsunterlagen. *Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 11: 275–281.
- Hölzinger J. 1975. Verhalten und Nahrungsgrundlage des Flußregenpfeifers *Charadrius dubius* in wasserführenden und wasserlosen Brutrevieren. *Ornithologische Beobachtung* 72: 9–17.
- Hölzinger J., Schilhansl K. 1972. Untersuchungen zur Brutbiologie an einer südwestdeutschen Population des Flussregenpfeifers *Charadrius dubius*. *Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland* 31: 93–101.
- Hubalek, Z. Skorpikova V., Horal D. 2005. Avian botuism at a sugar beet processing plant in South Moravia [Czech Republic]. *Vetinarni Medicina* 50: 443–445.
- Hutson C. D. 1977. Agonistic display and spacing in the black-headed gull, *Larus ridibundus*. *Animal Behaviour* 25: 750–773.
- Imbeck H., Mesmer T. 1971. Flußregenpfeifer-Bruten bei Wyhlen [Deutschland]. *Ornithologische Beobachtung* 68: 280–281.
- Isaksson D., Wallanderb J., Larsson M. 2007. Managing predation on ground-nesting birds: The effectiveness of nest enclosures. *Biological Conservation* 13: 136–142.
- Isenmann P. 1977. Données sur la biologie de reproduction de la Mouette rieuse en Camargue. *Nos Oiseaux* 34: 143–154.
- Isenmann, P. 1978. La décharge d'ordures ménagères de Marseille comme habitat d'alimentation de la Mouette rieuse *Larus ridibundus*. *Alauda* 46: 131–146.

- Jackson D. B. 1994. Breeding dispersal and site-fidelity in three monogamous wader species in the Western Isles, U. K. *Ibis* 136: 463–473.
- Jackson D. B. and Green R. E. 2000. The importance of the introduced Hedgehog [*Erinaceus europaeus*] as a predator of the eggs of waders [*Charadrii*] on machair in South Uist, Scotland. *Biological Conservation* 93: 333–348.
- Jakubiec, Z., 1972. River as a feeding place for crows *Corvidae*. *Ekologia Polska* 20: 609–635.
- Jirsik J. 1936. Crow contents of Black-headed Gull [*Larus ridibundus ridibundus* L.] young. *Sylvia* 1: 9–12.
- Johnson C. 1985. Patterns of seasonal weight variation in waders on the wash. *Ringling & Migration* 6: 19–32.
- Jonsson L. 1998. *Ptaki Europy i obszaru śródziemnomorskiego*. Muza, Warszawa.
- Källander H. 1977. Piracy by Black-headed Gulls on Lapwings. *Bird Study* 24: 186–194.
- Keller M., Bukaciński D. 2000. *Ocena zmian w zakresie fauny łądowej w warunkach realizacji wariantów koncepcji programowo-przestrzennej zagospodarowania doliny Wisły na odcinku ujście Sanny – ujście Pilicy. Część: Ptaki*. Dla Instytutu Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN.
- Keller M., Bukaciński D., Piotrowska M., Wójciak J. 1999. *Ocena stanu awifauny łądowej doliny Wisły na odcinku od ujścia Pilicy do ujścia Sanu*. Dla Instytutu Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN.
- Keller M., Chylarecki, P., Nowicki W. 1998. *Przyrodnicze podstawy opracowania optymalnej koncepcji zagospodarowania obszaru doliny Wisły na odcinku od ujścia Pilicy do ujścia Narwi*. Inwentaryzacja awifauny łądowej w 1998 r. Dla Instytutu Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN.
- Keve A. 1962. *Festcher*. Vogelschutzwarte Hessen, Rhineland-Pfalz und Saarland.
- Kharitonov S. P. 1975. K izucheniiu ekologii razmnozheniia i stryktury kolonii obyknovennoi chaiki [dans:] Flint V. E. [red]. *Kolonialniye gnezdovya okolovodnykh ptits i ikh okhrana*. MOIP, Moscow: 105–106.
- Kharitonov S. P. 1978. K voprosy o territorii i regulatsi plotnosti kolonii obyknovennoi chaiki [*Larus ridibundus*]. *Ornitologiline kogumik* 8: 84–98.
- Kharitonov S. P. 1981a. O formirovanii mikrokolonii u ozernoi chaiki [*Larus ridibundus*]. *Zoologicheskii zhurnal* 60: 540–547.
- Kharitonov S. P. 1981b. Vzaimootnosheniya ozernykh chaiek [*Larus ridibundus*] v lokalnoi gruppirovkie v predelakh kolonii. *Zoologicheskii zhurnal* 60: 871–878.
- Kirkman F. B. 1940. Field experiments on drives in birds. *Journal of Personality* 9: 51–67.
- Kistyakivski O. B. 1957. *Fauna Ukraini*. T. 4. *Ptakhy*. Academy of Sciences of the UkrSSR Press., Kiev.
- Klima M. 1964. Contribution to the breeding biology of *Larus ridibundus*. *Zoologické Listy* 13: 111–124.
- Knight P. J., Dick W. J. A. 1975. Recensement de Limicoles au Banc d'Arguin (Mauretanie). *Alauda* 43: 363–385.
- Kot H., Bukaciński D., Keller M., Dombrowski A., Rowiński P., Błędowski W. 2009. *Inwentaryzacja ptaków w granicach Obszaru Specjalnej Ochrony Natura 2000 Dolina Środkowej Wisły PLB 140004*. Raport dla RDOŚ, Warszawa.
- Krauss W. 1965. Beiträge zum Zugverhalten und Überwintern der Lachmöwe [*Larus ridibundus*] in Bayern, speziell in München. *Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 7: 379–428.
- Krebs J. R. 1973. *Behavioral aspects of predation* [dans:] Bateson P. P. G. & Klopfer P. H. [Réd.]. *Perspectives in ethology*. Plenum Press, New York: 73–111.
- Krupa A., Winiecki A. 2000. *Awifauna Nadwarciańskiego Parku Krajobrazowego* [dans:] Winiecki A. [Réd.]. *Ptaki parków krajobrazowych Wielkopolski*. *Wielkopolskie Prace Ornitologiczne* 9: 201–241.
- Kruuk H. 1964. Predators and antipredator behaviour of the black-headed gull [*Larus ridibundus*]. *Behaviour* Suppl. 11: 1–129.
- Lack D. 1934. Habitat distribution in certain Icelandic birds. *Journal of Animal Ecology* 3: 81–90.
- Lamarche B. 1980. Liste commentée des oiseaux du Mali. *Malimbus* 2: 121–158.
- Langham N. P. E. 1968. *The comparative biology of terns*, *Sterna* spp. Ph.D. Dissertation. University of Durham, Durham.
- Langham N. P. E. 1972. Chick survival in Terns *Sterna* spp. with particular reference to the Common Tern. *Journal of Animal Ecology* 41: 385–395.
- Laursen K., Kahlert J., Frikke J. 2005. Factors affecting escape distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology* 11: 13–19.
- Laven H. 1940. Beiträge zur Biologie des Sandregenpfeifers [*Charadrius hiaticula* L.]. *Journal für Ornithologie* 88: 183–287.
- Lawless S. G., Ritchison G., Klatt P. H., Westneat D. F. 1997. The mating strategies of eastern screech-owls: a genetic analysis. *Condor* 99: 213–217.

- Lebreton, J. D., Isenmann, P. 1976. Dynamique de la population camarguaise de mouette rieuse: un modèle mathématique. *Terre et Vie* 30: 529–549.
- Leisler B. 1975. *Charadrius dubius* – *Flußregenpfeifer* [dans:] Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M. & Bezzel E. 1975. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. VI. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden: 145.
- Ležalová R., Tkadlec E., Obornik M., Šimek J., Honza M. 2005. Should males come first? Relationship between offspring hatching order and sex in the black-headed gull *Larus ridibundus*. *Journal of Avian Biology* 36: 478–483.
- Ležalová-Piálková R. 2011. Molecular evidence for extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in the Black-headed Gull. *Journal für Ornithologie* 152: 291–295.
- Liley D. 1999. *Predicting the consequences of human disturbance, predation and sea-level rise for Ringed Plover*. Unpublished PhD thesis. University of East Anglia, Norwich.
- Lloyd P. 2008. Adult survival, dispersal and mate fidelity in the White-fronted Plover *Charadrius marginatus*. *Ibis* 150: 182–187.
- The Longevity List. 2006. NIOO-CTE Vogeltrekstation*. Materials from: Staav R. 1998. *Longevity list of birds ringed in Europe. EURING News Letter* 2, Staav R. 2001. *Complementary longevity list of birds ringed in Europe. EURING News Letter* 3. [15.08. 2009]. <http://www.vogeltrekstation.nl/staav.htm>.
- Lorenzen A., Shutt J.L., Kennedy S. W. 1997. Sensitivity of Common Tern [*Sterna hirundo*] embryo hepatocyte cultures to CYP1A induction and porphyrin accumulation by halogenated aromatic hydrocarbons and Common Tern egg extracts. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 32: 126–134.
- Ludwigs J.-D. 1998. Kleptoparasitismus bei der Flusseeeschwalbe *Sterna hirundo* als Anzeiger für Nahrungsmangel. *Vogelwelt* 119: 193–203.
- Ludwigs J.-D. 2004. A case of cooperative polyandry in the Common Tern. *Waterbirds* 27: 31–34.
- Ludwigs J.-D., Becker P. H. 2002. *The hurdle of recruitment: Influences of arrival date, colony experience and sex in the Common Tern Sterna hirundo* [dans:] Both C. & T. Piersma [Réd.]. *The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle. Proceedings of the Third Conference of the European Ornithologists' Union Groningen, August 2001. Ardea* 90 [3] Special issue: 389–399.
- Ludwigs J.-D., Becker P. H. 2006. Individual quality and recruitment in the Common Tern *Sterna hirundo*. *Acta Zoologica Sinica* 52 [Suppl.]: 96–100.
- Lundberg C.-A., Väisänen R. A. 1979. Selective correlation of egg size with chick mortality in the black-headed gull [*Larus ridibundus*]. *Condor* 81: 146–156.
- Luniak M. 1971. Ptaki środkowego biegu Wisły. *Acta Ornithologica* 13: 17–113.
- MacDonald M. A., Bolton M. 2008. Predation on wader nests in Europe. *Ibis* 150: 54–73.
- Makatsch W. 1952. *Die Neue Brehm-Bücherei Heft 56: Die Lachmöwe*. Geest & Portig, Leipzig.
- Malickiene D. 1999. *Changes in reproductive hormones and spatial-ethological structure of the colony of Black-headed gulls [Larus ridibundus] during the breeding period*. Doctoral Dissertation. Vilnius Pedagogical University, Vilnius.
- Manley G. H. 1960. *The agonistic behaviour of the Black-headed Gull*. D. Phil. thesis. Oxford University.
- Mann C. F. 1976. Some recent changes in our knowledge of bird distribution in East Africa. *Journal of The East Africa Natural History Society and National Museum* 157: 1–24.
- Mason A. G. 1947. Territory in the Ringed Plover. *British Birds* 40: 12–19.
- McNicholl M. K. 1975. Larid site tenacity and group adherence in relations to habitat. *Auk* 92: 98–104.
- Meissner W. 2007. Different timing of autumn migration of two Ringed Plover *Charadrius hiaticula* subspecies through the southern Baltic revealed by biometric analysis. *Ringling & Migration* 23: 129–133.
- Meissner W., Huzarski S. 2006. Jesienna wędrówka sieweczki obrożnej [*Charadrius hiaticula*] w regionie Zatoki Gdańskiej. *Notatki Ornitologiczne* 47: 23–32.
- Meltofte H. 1976. Ornithological observations in southern Peary Land, north Greenland, 1973. *Meddelelser om Grønland* 205: 1–57.
- Meltofte H., Høye T. T., Schmidt N. M. 2008. Effects of food availability, snow and predation on breeding performance of waders at Zackenberg. *Advances in Ecological Research* 40: 325–343.
- Melville D. S., Shortridge K. F. 2006. *Migratory waterbirds and avian influenza in the East Asian-Australasian Flyway with particular reference to the 2003–2004 H5N1 outbreak* [dans:] Boere G., Galbraight C., Stroud D. [Réd.]. *Waterbirds around the world*. The Stationary Office, Edinburgh: 432–438.
- Minton C. D. T. 1975. *Waders of the Wash – ringing and biometric studies*. Report of the Scientific Study, Wash Water Storage Scheme Feasibility Study to the Natural Environment Research Council.

- Møller A. P. 1978. Distribution, population size and changes in gulls Larinae breeding in Denmark, with a review of the situation in other parts of Europe. *Dansk ornithologisk forenings tidsskrift* 72: 15–39.
- Montevecchi W. A. 1976. Field experiment on the adaptive significance of avian eggshell pigmentation. *Behaviour* 58: 26–39.
- Moran S., Fishelson L. 1971. Predation of a sand-dwelling mysid crustacean *Gastrosaccus sanctus* by plover birds [*Charadriidae*]. *Marine Biology* 9: 63–64.
- Morel G., Roux F. 1966. Les migrateurs paléarctiques au Sénégal. *La Terre et la Vie* 20: 19–72, 143–176.
- Morris R. D., Woulfe M., Wichert G. D. 1991. Hatching asynchrony, chick care, and adoption in the Common Tern: can disadvantaged chicks win? *Canadian Journal of Zoology* 69: 661–668.
- Moynihan M. 1953. Some displacement activities of the Black-Headed Gull. *Behaviour* 5: 58–80.
- Moynihan M. 1955. Some aspects of reproductive behaviour in the Black-Headed Gull [*Larus ridibundus ridibundus* L.] and related species. *Behaviour Suppl.* 4: 1–201.
- Moynihan M. 1958. Notes on the behavior of some North American Gulls. II: Non-aerial hostile behavior of adults. *Behaviour* 12: 95–182.
- Mueller H. C. 1971. Oddity and specific searching image more important than conspicuousness in prey selection. *Nature* 233: 345–346.
- Müller W., Groothuis T. G. G., Dijkstra C. 2007. Consequences of sex-specific growth on sibling competition in black-headed gulls: a sexually-size dimorphic species with scramble competition. *Journal für Ornithologie* 148: 495–502.
- Müller W., Kalmbach E., Eising C. M., Groothuis T. G. G., Dijkstra C. 2005. Experimentally manipulated brood sex ratios: growth and survival in the black-headed gull [*Larus ridibundus*], a sexually dimorphic species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 313–320.
- Nager R. G., Monaghan P., Griffiths R., Houston D. C., Dawson R. 1999. Experimental evidence that offspring sex ratio varies with maternal conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 570–573.
- Nawrocki P. 1989. Możliwość określenia kolejności znoszenia jaj w obrębie lęgu mewy pospolitej [*Larus canus*] na podstawie cech plamkowania skorupy jaj. *Notatki Ornitologiczne* 30: 73–77.
- Neubauer, W. 1997. Beziehungen zwischen Paarbindung, Alter und Bruterfolg bei der Flußseeschwalbe *Sterna hirundo*. *Berichte der Vogelwarte Hiddensee* 14: 37–45.
- Neubauer W. 1998. Habitatwahl der Flusseeeschwalbe *Sterna hirundo* in Ostdeutschland. *Vogelwelt* 119: 169–180.
- Niethammer G. 1942. *Handbuch der deutschen Vogelkunde*. Bd. 3. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- Nisbet I. C. T. 1978. Population models for Common Terns in Massachusetts. *Bird-Banding* 49: 50–58.
- Nisbet I. C. T. 1983a. Belly-soaking by incubating and brooding Common Terns. *Journal of Field Ornithology* 54: 190–192.
- Nisbet I. C. T. 1983b. Territorial feeding by Common Terns. *Colonial Waterbirds* 6: 64–70.
- Nisbet I. C. T. 2002. Common Tern [*Sterna hirundo*] [dans:] Poole A., Gill F. *The Birds of America* No. 618. The Birds of North America Inc., Philadelphia, PA.
- Nisbet I. C. T., Cam E. 2002. Test for age-specificity in survival of the common tern. *Journal of Applied Statistics* 29: 65–83.
- Nisbet I. C. T., Cohen M. E. 1975. Asynchronous hatching in Common and Roseate Terns *Sterna hirundo* and *S. dougallii*. *Ibis* 117: 374–379.
- Nisbet I. C. T., Wilson K. J., Broad W. A. 1978. Common Terns raise young after death of their mates. *Condor* 80: 106–109.
- Nordström M., Högmänder 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. *Biological Conservation* 109: 359–368.
- Norlin A. 1965. Zur Nahrungswahl von Limicolen in Schweden [Beobachtungsstation Ledskar]. *Vogelwarte* 23: 97–101.
- Nørrevang A. 1959. The migration patterns of some waders in Europe, based on the ringing results. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i København* 121: 181–222.
- Ostrowska J. 1995. *Ekologia żerowania mew na Wiśle w okresie lęgowym, ze szczególnym uwzględnieniem mewy pospolitej* [*Larus canus*]. Mémoire de maîtrise. Instytut Zoologii i Ekologii, Uniwersytet Warszawski, Warszawa.

- Ottvall R. 2005. Bööverlevnad hos strandängshäckande vadare: den relativa betydelsen av predation och trampskador av betesdjur [Nest survival among waders breeding on coastal meadows: the relative importance of predation and trampling damages by livestock]. *Ornis Svecica* 15: 89–96.
- Palomeras L. E., Arroyo B. E., Marchamalo J., Sainz J. J., Voslamber B. 1997. Sex- and age-related biometric variation of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* in Western European populations. *Bird Study* 44: 310–317.
- Paludan K. 1959. On the birds of Afghanistan. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i København* 122: 1–332.
- Parkes K. C. 1985. Several "adult" Common Terns attempting to feed juvenile. *British Birds* 78: 147–148.
- Parrinder E. D. 1969. Little Ringed and Ringed Plovers laying in the same nest. *British Birds* 62: 233.
- Parrinder E. R. 1964. Little Ringed Plovers in Britain during 1960–62. *British Birds* 57: 191–198.
- Patterson I. J. 1965. Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. *Ibis* 107: 433–459.
- Paulson D. R. 1973. Predator polymorphism and apostatic selection. *Evolution* 27: 269–277.
- Paz U., Eshbol Y. R. 2002. Adoption of Black-winged Stilt chicks by Common terns. *The Wilson Bulletin* 114: 409–412.
- Pearson T. H. 1968. The feeding biology of seabird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology* 37: 521–552.
- Pienkowski M. W. 1973. *Feeding activities of wading birds and shelducks at Teesmouth and some possible effects of further loss of habitat*. Report to the Coastal Ecology Research Station [The Nature Conservancy].
- Pienkowski M. W. [Réd.]. 1975. *Studies on coastal birds and wetlands in Morocco 1972*. Joint report of University of East Anglia Expedition to Tarfaya Province, Morocco 1972 and Cambridge Sidi Moussa Expedition 1972. Norwich.
- Pienkowski M. W. 1980. *Aspects of the ecology and behaviour of ringed and grey plovers Charadrius hiaticula and Pluvialis squatarola*. Durham theses, Durham University. [19.02.2015]. Durham E-Theses on-line: <http://etheses.dur.ac.uk/7868/>.
- Pienkowski M. W. 1984a. Behaviour of young Ringed Plovers *Charadrius hiaticula* and its relationship to growth and survival to reproductive age. *Ibis* 126: 133–155.
- Pienkowski M. W. 1984b. Breeding biology and population dynamics of Ringed Plovers *Charadrius hiaticula* in Britain and Greenland: Nest predation as a possible factor limiting distribution and timing of breeding. *Journal of Zoology* 202: 83–114.
- Pienkowski M. W. 1992. The impact of tourism on coastal breeding waders in western and southern Europe: an overview. *Wader Study Group Bulletin* 68: 92–96.
- Pienkowski M. W., Knight P. J. 1977. La migration postnuptiale des limicoles sur la côte atlantique du Maroc. *Alauda* 45: 165–190.
- Prater A. J. 1974. *Breeding biology of the Ringed Plover Charadrius hiaticula*. *Proceedings of the International Wildfowl Research Bureau*. Wader Symposium Warsaw 1973: 15–22.
- Prater A. J. 1976. *The distribution of coastal waders in Europe and North Africa*. *Proceedings of the International Conference on Conservation of Wetlands and Waterfowl, Heiligenhafen 1974*: 255–271.
- Prevot-Julliard A.-C., Lebreton J.-D., Pradel R. 1998. Re-evaluation of adult survival of Black-headed Gulls [*Larus ridibundus*] in presence of recapture heterogeneity. *Auk* 115: 85–95.
- Przybycin M., Przybycin P. 2003. Zanikanie sieweczki obrożnej *Charadrius hiaticula* w dolinie środkowej Warty. *Notatki Ornitologiczne* 44: 279–281.
- Przybycin P. 2002. Występowanie sieweczki obrożnej [*Charadrius hiaticula*] na polskim zachodnim wybrzeżu Morza Bałtyckiego. *Przegląd Przyrodniczy* 13: 163–168.
- Radford D. J. 1985. Arctic Terns incubating Ringed Plover eggs to hatching. *British Birds* 78: 454–455.
- Ratcliffe N. 2004. *Common Tern Sterna hirundo* [dans:] Mitchell P. I., Newton S., Ratcliffe N., Dunn T. [Réd.]. *Seabird Population of Britain and Ireland: Results of the Seabird 2000 Survey*. T&A d Poyser, London: 315–327.
- Rattiste K., Lilleleht V. 1986. Some aspects of the demography of the Common Gull *Larus canus* in Estonia. *Vär Fågelvärld Suppl.* 11: 179–186.
- Rattiste K., Lilleleht V. 1987. Population ecology of the Common Gull *Larus canus* in Estonia. *Ornis Fennica* 64: 25–26.
- Rattiste K., Lilleleht V. 1990. Breeding success and genealogical structure in Common Gull colonies. *Proceedings of the Fifth Conference on the Study and Conservation of Migratory Birds of the Baltic Basin, Riga 1987*. *Baltic Birds* 5: 88–97.

- Rattiste K., Lilleleht V. 1995. Survival rates of breeding Common Gulls in Estonia. *Journal of Applied Statistics* 22: 1057–1062.
- Reiser K. H., Heim K. 1974. Zum Vorkommen und zur Brutbiologie des Flussregenpfeifers [*Charadrius dubius*] in Schleswig-Holstein. *Corax* 5: 9–30.
- Reynolds C. M. 1976. Measurements of waders less frequently ringed in Britain (1): Little Ringed Plover *Charadrius dubius*. *Wader Study Group Bulletin* 19: 10–12.
- van Rhijn J. G. 1981. Units of behaviour in the black-headed gull, *Larus ridibundus* L. *Animal Behaviour* 29: 586–597.
- Rittinghaus H. 1950. Über das Verhalten eines vom Sandergregenpfeifer *Charadrius hiaticula* ausgebrüteten und geführten Seeregenpfeifers *Ch. alexandrinus*. *Die Vogelwarte* 15: 187–192.
- Rooth J. 1958. Relations between black-headed gulls [*Larus ridibundus*] and terns [*Sterna spp*] in the Netherlands. *Bulletin of the International Council for Bird Preservation* 7: 117–119.
- Rooth J. 1965. Over sterns en kaapmeeuwen. *Levende Natuur* 68: 265–275.
- Różycki A. Ł. 2014. *Fenologia rozrodu i produkcja jaj mew: uwarunkowania i konsekwencje w warunkach środkowej Wisły*. Thèse de doctorat. Uniwersytet w Białymstoku, Białystok.
- Rydzewski W. 1978. The longevity of ringed birds. *Ring* 96/97: 218–262.
- Saino N., Fasola M. 1996. The function of embryonic vocalization in the Little Tern [*Sterna albifrons*]. *Ethology* 102: 265–271.
- Saino N., Fasola M, Crocicchia E. 1994. Adoption behavior in Little and Common Terns [*Aves; Sternidae*]: chick benefit and parent's fitness costs. *Ethology* 97: 294–309.
- Salomonsen F. 1955. The evolutionary significance of bird migration. *Biologiske Meddelelser* 22: 1–62.
- Salomonsen, F. 1971. Recoveries in Greenland of birds ringed abroad. *Meddelelser om Grønland* 191: 1–52.
- Santoul F., Gaujard A., Angellibert S., Mastrorillo S., Cereghino R. 2009. Gravel pits support waterbird diversity in an urban landscape. *Hydrobiologia* 634:107–114.
- Schmid H., Luder, R., Naef-Daenzer, B., Graf, R., Zbinden, N. 1998. *Schweizer Brutvogelatlas. Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Lichtenstein 1993–1996*. Schweizer Vogelwarte, Sempach.
- Schmidt R., Siefke A. 1981. *Abstract from the 17th International Ethology Conference, Oxford*: 279.
- Schonwetter M. 1967. *Handbuch der Oologie* 1. Akademie Verlag, Berlin.
- Schossler W. 1965. Neue Flussregenpfeifer-Vorkommen in Hessen und einige brutbiologische Daten von *Charadrius dubius*. *Luscinia* 38: 102–103.
- Seather B.-E., Engen S., Moller A. P., Weimerskirch H., Visser M. E., Fiedler W., Matthysen E., Lambrechts M. M., Badyaev A., Becker P. H., Brommer J. E., Bukaciński D., Bukacińska M., Christensen H., Dickinson J., du Feu C., Gehlbach F. R., Heg D., Hotker H., Merila J., Nielsen J. T., Rendell W., Robertson R. J., Thomson D., Torok J., Van Hecke P. 2004. Life history variation predicts stochastic effects on avian population dynamics. *American Naturalist* 164: 793–802.
- Sharrock J. T. R. 1976. *The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland*. British Trust for Ornithology, Tring.
- Simmons K. E. L. 1953a. Some aspects of the aggressive behaviour of three closely related plovers. *Ibis* 95, 115–127.
- Simmons K. E. L. 1953b. Some studies on the Little Ringed Plover. *The Avicultural Magazine* 59: 191–207.
- Simmons K. E. L. 1955. The nature of the predator-reactions of waders towards humans; with special reference to the role of the aggressive-, escape- and brooding- drives. *Behaviour* 8: 130–173.
- Simmons K. E. L. 1956. Territory in the Little Ringed Plover *Charadrius dubius*. *Ibis* 98: 390–397.
- Simmons K. E. L. 1961. Foot-movement in plovers and other birds. *British Birds* 54: 34–39.
- Sluiters J. E. 1938. Bijdrage tot de biologie van den Kleinen Plevier [*Charadrius dubius curonicus* Gm.]. *Ardea* 27:123–151.
- Sluiters J. E. 1954. Observations on the Kentish, Little-Ringed and Ringed Plover, breeding near Amsterdam. *Limosa* 27: 71–86.
- Smith K. D. 1957. An annotated check list of the birds of Eritrea. *Ibis* 99: 1–26, 307–337.
- Smith N. G. 1969. Polymorphism in ringed plovers. *Ibis* 111: 177–188.
- Smith R. K., Pullin A. S., Stewart G. B., Sutherland W. J. 2010. *Is predator control an effective strategy for enhancing bird populations?* CEE review 08-001 [SR38]. [19.02.2015]. Environmental Evidence: www.environmentalevidence.org/SR38.html.
- Soikeli M. 1962. Pohjanlahden *Sterna albifrons* – populaatiosta ja sen muutonaikaisesta esiintymisestä Suomen lansirannikolla. *Ornis Fennica* 39: 60–67.

- Sparks J. H. 1961. The relationship between foot-movements and feeding in shorebirds. *British Birds* 54: 337–340.
- Spillner W. 1968. Zum Ausdrucksverhalten der Lachmöwe. *Falke* 15: 220–225.
- Stamm R. A. 1974. Ein Codon für „Bitte!“ im Verständigungssystem der Lachmöwe [*Larus ridibundus* L.]. *Revue Suisse de Zoologie* 81: 722–728.
- Stein F. 1966. Vergleichende morphologische und ethologische Untersuchungen zur Jugendentwicklung von Fluß- und Sandregenpfeifer [*Charadrius dubius* und *Charadrius hiaticula*]. *Beiträge zur Vogelkunde* 11: 221–246.
- Stienen E. W. M. 2002. *Visdief* *Sterna hirundo* [dans:] SOVON Vogelonderzoek Nederland. *Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998–2000. Nederlandse Fauna* 5. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden: 248–249.
- Strazds M. 2002. Zirini zu jumta. *Fragmenti no kada stasta. Putni daba* 11: 20–22.
- Sudmann S. R. 1998. How densely can Common Terns *Sterna hirundo* breed? Extreme situations of rafts. *Vogelwelt* 119: 181–192.
- Sudmann S. R., Becker P. H. 2004. Kritische PCB-Belastung für den Bruterfolg der Flusseeeschwalbe [*Sterna hirundo*] am Niederrhein. *Jahresbericht Institut für Vogelforschung* 6: 21.
- Sudmann S. R., Boschert, M., Zintl H. 2003. Hat die Flusseeeschwalbe [*Sterna hirundo*] an Flüssen noch einen Chance? *Charadrius* 39: 48–57.
- Svensson L. 2012. *Ptaki. Przewodnik Collinsa*. Multico, Warszawa.
- Taylor I. R. 1975. *The feeding behaviour and ecology of terns on the Ythan estuary*. Ph.D. Thesis. Aberdeen University, Aberdeenshire.
- Taylor R. C. 1980. Migration of the Ringed Plover *Charadrius hiaticula*. *Ornis Scandinavica* 11: 30–42.
- Thomas G. J., Richards P. 1977. Breeding terns in Britain and Ireland, 1975–1979. *Seabirds Reports* 6: 59–69.
- Thyen S., Becker P. H. 2006. Effects of individual life-history traits and weather on reproductive output of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* breeding in the Wadden Sea, 1991–1997. *Bird Study* 53: 132–141.
- Tinbergen N. 1956. On function of territory in gulls. *Ibis* 98: 401–411.
- Tinbergen N. 1967. Adaptive features of the Black Headed Gull [*Larus ridibundus* L.]. Proceedings of the XIV International Ornithological Congress, Oxford, 1966. Blackwell Scientific Publications: 43–59.
- Tinbergen N., Broekhuysen G. J., Feekes F., Houghton J. C. W., Kruuk H., Szulc E. 1962. Egg shell removal by the Black-Headed Gull, *Larus ridibundus* L.; a behaviour component of camouflage. *Behaviour* 19: 74–116.
- Tinbergen N., Moynihan M. 1952. Head flagging in the black-headed gull: its function and origin. *British Birds* 45: 19–22.
- Tomiałojć L. 1990. *Ptaki Polski. Rozmieszczenie i liczebność*. PWN, Warszawa.
- Tomiałojć L., Stawarczyk T. 2003. *Awifauna Polski: rozmieszczenie, liczebność i zmiany*. PTPP pro Natura, Wrocław.
- Väisänen R. A. 1969. Evolution of the Ringed Plover [*Charadrius hiaticula* L.] during the last hundred years in Europe. A new computer method based on egg dimensions. *Annales Academia Scientifica Fennica Series A IV Biologica* 149: 1–90.
- Väisänen R. A. 1977. Geographic variation in timing of breeding and egg size in eight European species of waders. *Annales Zoologici Fennici* 14: 1–25.
- Vaughan R. 1980. *Plovers*. Terence Dalton, Lavenham.
- Vaurie C. 1965. *The birds of the Palearctic fauna: non-passeriformes*. H. F. & G. Witherby, London.
- Venables L. S. V. 1948. The precocial posture and breeding of the Ringed Plover. *Scottish Naturalist* 60: 121–125.
- Vernon, J. D. R. 1970a. Feeding Habitats and Food of the Black-headed and Common Gulls. Part 1 Feeding habits. *Bird Study* 17: 287–296.
- Vernon, J. D. R. 1970b. Food of the Common Gull on grassland in autumn and winter. *Bird Study* 17: 36–38.
- Vernon J. D. R. 1972. Feeding habitats and food of the Black-headed and Common Gulls. Part 2: Food. *Bird Study* 19: 173–186.
- Vielliard J. 1973. Autoécologie comparée du Bécasseau variable *Calidris alpina* [L.]. *Alauda* 41: 1–34.
- Viksne, J. A. 1968. Ties with the nesting territory, settling of young birds and formation of new colonies in the Black-headed gull. *Migratsii Zhivotnykh* 5, 116–133.
- Viksne, J. A. 1970. Relations to the birth place in the black-headed gull *Larus ridibundus* L. *Materialy 7. Pribaltijskoj ornitologiceskoj konferencii*. Riga: 41–44.

- Vine A. E., Sergeant D. E. 1948. Arboreal nesting of Black-headed Gull colony. *British Birds* 41: 158.
- Vinicombe K. E. 1976. Feeding association between gulls and great crested grebes. *British Birds* 69: 506.
- Vodolozhskaya, T. I. 1979. Incubation regime in the black-headed gull *Larus ridibundus*. *Ornitologiya* 14: 206–207.
- Voipio P. 1956. Zur Verbreitungsdynamik von *Charadrius dubius Scop.* in Binnenfinland, Besonders am Saimaasee. *Annales Societatis Zoolog.-Botanicæ Fennicæ Vanamo* 18: 1–22.
- Volponi S., Fasola M., Brichetti P., Foschi U. 1998. Uccelli acquatici nelle Valli di Comacchio: passato, presente e prospettive future. Atti Convegno "Risanamento e tutela delle Valli di Comacchio fra conservazione ambientale e valorizzazione produttiva". *Laguna Suppl.* 5: 48–66.
- Walasz K., Mielczarek P. [red]. 1992. *Atlas ptaków lęgowych Małopolski 1985–1991*. Biologica Silesiae, Wrocław.
- Wallander J., Andersson M. 2003. Reproductive tactics of the Ringed Plover *Charadrius hiaticula*. *Journal of Avian Biology* 34: 259–266.
- Wallander J., Blomqvist D., Lifjeld J. T. 2001. Genetic and social monogamy – does it occur without mate guarding in the ringed plover? *Ethology* 107: 561–572.
- Walters J. 1957. Über den Balzruf des Flussregenpfeifers, *Charadrius dubius Scop.* *Ardea* 45: 62–72.
- Walters J. 1959. Observations on two broods of Kentish Plovers, *Charadrius alexandrinus* on Texel. *Ardea* 47: 48–67.
- Walters J. 1961. Notes on the chicks of the Little Ringed Plover. *Bird Study* 8: 15–18.
- Ward R. M. 2000. Migration patterns and moult of Common Terns *Sterna hirundo* and Sandwich Terns *Sterna sandvicensis* using Teesmouth in late summer. *Ringing & Migration* 20: 19–28.
- Warnke H. 1955. Kampf zwischen Lachmöwe und Wanderfalke. *Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 4: 373–374.
- Wassenich V. 1974. Diskussionsbeitrag zum Thema Wassertransport beim I Flupregenpfeifer. *Regulus* 11: 131–142.
- Wasser D. E., Sherman P. W. 2010. Avian longevities and their interpretation under evolutionary theories of senescence. *Journal of Zoology* 280: 103–155.
- Weidmann R. 1956. *The social behaviour of the black-headed gull with special reference to incubation and food-begging behaviour*. PhD thesis, Oxford University.
- Weidmann R., Weidmann U. 1958. An analysis of the stimulus situation releasing food-begging in the Black-headed Gull. *Animal Behaviour* 6: 114.
- Weidmann U. 1956. Observations and experiments on egg laying in the black headed gull [*Larus ridibundus* L.]. *Animal Behaviour* 4: 150–161.
- Wendeln H., Becker P. H. 1996. Body mass change in breeding Common Terns [*Sterna hirundo*]. *Bird Study* 43: 85–95.
- Wendeln H., Becker P. H., Gonzales-Solis J. 2000. Parental care of replacement clutches in common terns [*Sterna hirundo*]. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 382–392.
- Wendeln, H., Becker P. H. 1998. Populationsbiologische Untersuchungen an einer Kolonie der Flussseseschwalbe *Sterna hirundo*. *Vogelwelt* 119: 209–213.
- Wendeln, H., Becker P. H., Wagener M. 1997. Beziehungen zwischen Körpermasse und Körpergröße bei Paarpartnern der Flußseseschwalbe [*Sterna hirundo*]. *Vogelwarte* 39: 141–148.
- Wesołowski T., Głazewska E., Głazewski L., Hejnowicz E., Nawrocka B., Nawrocki P., Okońska K. 1985. Size, habitat distribution and site turnover of gull and tern colonies on the middle Vistula. *Acta Ornithologica* 21: 45–67.
- Wesołowski T., Głazewska E., Głazewski L., Nawrocka B., Nawrocki P., Okońska K. 1984. Rozmieszczenie i liczebność ptaków siewkowatych, mew i rybitw gniazdujących na wyspach Wisły środkowej. *Acta Ornithologica* 20: 159–185.
- Westall P. R. 1953. Territorial fraction between Kentish and Ringed Plovers. *Ibis* 92: 379–380.
- Wetlands International. 2002. *Waterbird Population Estimates – Third Edition*. Wetlands International, Wageningen.
- Wiggins D. A. 1989. Consequences of variation in brood size on the allocation of parental care in Common Terns [*Sterna hirundo*]. *Canadian Journal of Zoology* 67: 2411–2413.
- Wiggins D. A., Morris R. D. 1988. Courtship feeding and copulatory behavior in the Common Tern *Sterna hirundo*. *Ornis Scandinavica* 19: 163–165.
- Wilk T., Jujka M., Krogulec J., Chylarecki P. 2010. *Ostoje ptaków o znaczeniu międzynarodowym w Polsce*. OTOP, Marki.

- Williamson K. 1947. The distraction-display of the Ringed Plover. *Ibis* 89: 511–513.
- Wingfield J. C. 1985. Short term changes in plasma levels of hormones during establishment and defense of a breeding territory in male song sparrows *melospiza melodia*. *Hormones & Behavior*: 174–187.
- Winięcki A. 2004. *Sterna albifrons* [Pall., 1764] – rybitwa białoczelna [dans:] Gromadzki M. [Réd.]. *Ptaki*. Cz. 2. *Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny*. T. 7. Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 195–198.
- Witherby H. F., Jourdain F. C. R., Ticehurst N. F., Tucker B. W. 1940. *The Handbook of British Birds* 4. H. F. & G. Witherby, London.
- Witherby H. F., Jourdain F. C. R., Ticehurst T. N. F., Tucker B. W. 1941. *The handbook of British Birds* 5. H. F. & G. Witherby, London.
- Ytreberg N. J. 1956. Contribution to the breeding biology of the Black-headed Gull [*Larus ridibundus*] in Norway. *Nytt Magasin for Zoologi* 4: 5–106.
- Zwarts L. 1974. *Vogels van het brake getij-gebied, ecologische onderzoeken op de Ventjagersplaten*. Jeugbond-suitgeverij, Amsterdam.

Le projet LIFE+ **Protection des habitats d'espèces clés d'oiseaux dans la Vallée de la Vistule Moyenne dans des conditions de pression intense de l'agglomération de Varsovie**

De nombreuses activités au sein du projet visent à améliorer les conditions de vie des oiseaux rares à l'échelle européenne, apparaissant sur la Vistule au sein de l'agglomération de Varsovie, entre autres, des Sternes naines et des Sternes pierregarins. La surveillance ornithologique annuelle, qui permet de documenter la vie des oiseaux sur la Vistule est également effectuée.

Le projet a permis de créer cinq habitats de reproduction artificiels pour les oiseaux sous forme de plates-formes flottantes avec une superficie totale de 600 m² et trois réserves de la Vistule ont été marquées: les Îles de Świder, Ławice Kiełpińskie et les Îles de Zawadów. Une application « Les Oiseaux de la Vistule de Varsovie » a également été créée, et bientôt, la surveillance [aperçu] des habitats d'oiseaux sélectionnés en ligne sera disponible sur le site du projet.

Un aspect important de ce projet est d'attirer l'attention des habitants de Varsovie et les communes de la Vistule – à travers diverses actions éducatives et promotionnelles – à la richesse naturelle de la zone Nature 2000 la Vallée de la Vistule Moyenne au sein de l'agglomération de Varsovie. Les endroits tels que l'espace pour l'éducation environnementale et de détente et un sentier de découverte seront créés sur le fleuve.

Le Site Web www.wislawarszawska.pl et fanpage sur Facebook www.facebook.com/WislaWarszawska sont les sources d'informations sur les activités de projet et lieux d'accès gratuit aux multi-médias et publications [y compris la présente monographie].

Stowarzyszenie Stołeczne Towarzystwo Ochrony Ptaków (L'Association de Varsovie pour la Protection des Oiseaux)



Notre association existe depuis 2004. Elle réunit des personnes impliquées dans la protection de la nature, ornithologues et amateurs d'oiseaux. Nous essayons de montrer la nature aux gens, d'éduquer et inspirer la joie de contact avec la nature. Nos activités se concentrent sur la zone d'agglomération de Varsovie, en essayant d'impliquer la communauté locale, avec qui nous voulons protéger les oiseaux et répandre la parole de leur protection.

Vous voulez en savoir plus sur les activités de STOP, les visites guidées, conférences et autres manifestations actuelles organisées par nous? Consultez notre site Web et notre fanpage sur Facebook.

stop.eko.org.pl

www.facebook.com/Stoleczne.Towarzystwo.Ochrony.Ptakow

De la part des auteurs

Entre vos mains vous tenez des monographies de six espèces d'oiseaux pour lesquels la vallée de la Vistule moyenne est un site de nidification très important dans le pays. Nous avons essayé de vous transmettre des connaissances leur concernant d'une manière accessible, tout en n'ignorant pas les aspects importants de leur biologie et écologie, en particulier les questions liées au comportement de reproduction. L'écologie comportementale : la recherche des causes, des conditions et des conséquences des tactiques et des stratégies de reproduction utilisées par les oiseaux – est notre spécialité professionnelle. Dans la présente publication, nous avons également inclu des informations inédites de nos recherches dans les colonies de la Vistule des charadriiformes. Pour la plupart, elles se rapportent à l'adaptation comportementale des conditions extrêmement dynamiques et instables d'un grand fleuve de pleine, tressé, qu'est la Vistule dans son cours moyen.

Les monographies en français sont une version abrégée des monographies en polonais.



ISBN 978-83-941734-2-5