

SURVIVRE EN HIVER  
le modèle **HUÎTRIER PIE**  
*Haematopus o. ostralegus*



© John Douglas GOSS-CUSTARD



Patrick TRIPLET et John Douglas GOSS-CUSTARD

2024

ISBN 978-2-9560131-4-3

# Sommaire

Préface.....	4
Remerciements.....	6
<b>Chapitre I.</b>	
<b>Fiched'identité.....</b>	<b>8</b>
I.1. Description.....	8
I.2. Le bec.....	12
I.3. La masse des oiseaux.....	18
<b>Chapitre II.</b>	
<b>Les proies, les approches de la prédation.....</b>	<b>24</b>
II.1. La liste de proies.....	24
II.2. La spécialisation sur les espèces.....	30
II.3. Mode de recherche de proies.....	32
II.4. Succès de capture.....	32
II.5. Temps de manipulation et de consommation.....	34
II.6. Rythme d'ingestion.....	36
II.7. Rythme d'ingestion en fonction des différentes proies.....	40
II.8. Limites aux méthodes d'études.....	45
II.9. Exploitableté des proies.....	46
II.10. Accessibilité des proies.....	47
II.11. Détectabilité des proies.....	50
II.12. Digestibilité des proies.....	51
II.13. Rentabilité des proies.....	51
II.14. Sélection de la taille des proies.....	53
<b>Chapitre III.</b>	
<b>La consommation des différentesproies.....</b>	<b>64</b>
III.1. La consommation de Moules communes.....	64
III.2. La consommation de Coques communes.....	77
III.3. La consommation de Myes communes.....	88
III.4. La consommation de Scrobiculaires.....	90
III.5. La consommation de Tellines de la Baltique.....	93
III.6. La consommation d'huîtres.....	98
III.7. La consommation de patelles Patella spp.....	102
III.8. La consommation de Gastéropodes (bigorneaux et nucelles).....	107
III.9. La consommation de Crabes.....	108
III.10. La consommation de Néréis.....	109
III.11. La consommation des vers de terre.....	114
III.12. La consommation d'Ascidies.....	116
III.13. La consommation d'espèces introduites.....	117
III.14. Ressources alimentaires occasionnelles.....	119

<b>Chapitre IV.</b>	
<b>Acquérir les ressources alimentaires.....</b>	<b>122</b>
IV.1. Préambule.....	122
IV.2. Le choix d'un site d'hivernage et d'une zone alimentaire.....	122
IV.3. Densités sur les principales espèces proies.....	124
IV.4. Distribution selon l'âge et le sexe.....	127
IV.5. Rythme d'activité.....	129
IV.6. S'alimenter de jour et de nuit.....	134
IV.7. S'alimenter selon le rythme tidal.....	138
IV.8. Exploiter la période de marée haute.....	139

<b>Chapitre V.</b>	
<b>Les relations intra- et inter-spécifiques.....</b>	<b>142</b>
V.1. Introduction.....	142
V.2. Définition de l'interférence.....	143
V.3. Les Huîtres pie consommateurs de Moules communes..	145
V.4. Les Huîtres pie consommateurs de Coques communes..	151
V.5. Cleptoparasitisme.....	154

<b>Chapitre VI.</b>	
<b>Assurer la survie hivernale.....</b>	<b>164</b>
VI.1. Introduction.....	164
VI.2. Données générales.....	165
VI.3. Taux de survie annuels et hivernaux.....	166
VI.4. Survie et mortalité en période de reproduction.....	169
VI.5. Causes de survie et mortalité en période hivernale.....	171
VI.6. En conclusion.....	177

<b>Chapitre VII.</b>	
<b>Menaces potentielles sur les populations d'Huîtres pie...178</b>	
VII.1. Introduction.....	178
VII.2. Les dérangements.....	179
VII.3. Agents potentiellement pathogènes.....	196
VII.4. Pollutions.....	201
VII.5. Chasse.....	203
VII.6. Éoliennes.....	203
VII.7. Perte d'habitats.....	204
VII.8. Changement climatique.....	205

<b>Chapitre VIII.</b>	
<b>L'Huître pie, prédateur de coquillages.....</b>	<b>208</b>
VIII.1. Introduction.....	208





VIII.2. Comment définir la quantité nécessaire quotidiennement à un oiseau.....209

VIII.3. Consommation quotidienne.....211

VIII.4. Importance de la prédation.....213

VIII.5. Impact sur les bancs de coquillages.....216

VIII.6. Réduction des ressources.....218

VIII.7. Réponse à la déplétion.....220

VIII.8. Compétition et distribution pendant la saison de non reproduction.....222

VIII.9. Définir la quantité de ressources présentes.....225

## Chapitre IX.

### La compétition avec les êtres humains en dehors de la saison de reproduction : Les Huîtres pie et la pêche à pied.....226

IX.1. Cadre général.....226

IX.2. Effets de la pêche sur l’Huître pie.....227

IX.3. L’enseignement apporté par les études dans le Burry Inlet.....230

IX.4. L’enseignement apporté par les études dans la mer des Wadden.....231

IX.5. Combien de bivalves faut-il laisser aux oiseaux ?.....235

IX.6. Impact des pêcheries mécaniques.....238

IX.7. La capacité d’accueil au cours d’une saison d’hivernage.....239

IX.8. La capacité d’accueil d’un site pour les Huîtres pie consommateurs de Coques communes ou de Moules communes au cours d’une saison de non reproduction.....247

IX.9. Prélèvement maximum autorisé.....279

## Chapitre X.

### Gestion durable de la pêche à pied et conservation.....250

X.1. Vers un équilibre entre pêche à pied durable et gestion des Huîtres pie.....250

X.2. Fonder les prélèvements sur la durabilité de la ressource.....251

X.3. La règle des tiers : Coques communes.....255

X.4. La gestion des pêcheries de Coques communes dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden.....257

X.5. La méthode de pêche et l’abondance des Coques communes et des Huîtres pie.....259

X.6. Impacts de la pêche mécanique.....263

X.7. Impacts de la pêche manuelle.....264

## Chapitre XI.

### Des mesures de conservation pour l’Huître pie.....266

XI.1. Introduction.....266

XI.2. Réduction des dérangements.....266

XI.3. Des aires marines protégées appropriées pour les oiseaux.....267

XI.4. Des sources additionnelles de nourriture.....268

XI.5. Réduire les conflits avec les pêcheurs.....269

XI.6. Gestion adaptative des pêcheries.....271

XI.7. Gestion cynégétique.....272

### Quelques mots de conclusion.....274

### Références bibliographiques.....276

#### Référence conseillée

TRIPLET P. et GOSS-CUSTARD J. D. (2023) Survivre en hiver : le modèle Huître pie *Haematopus o. ostralegus*. OMPO. 314 p.

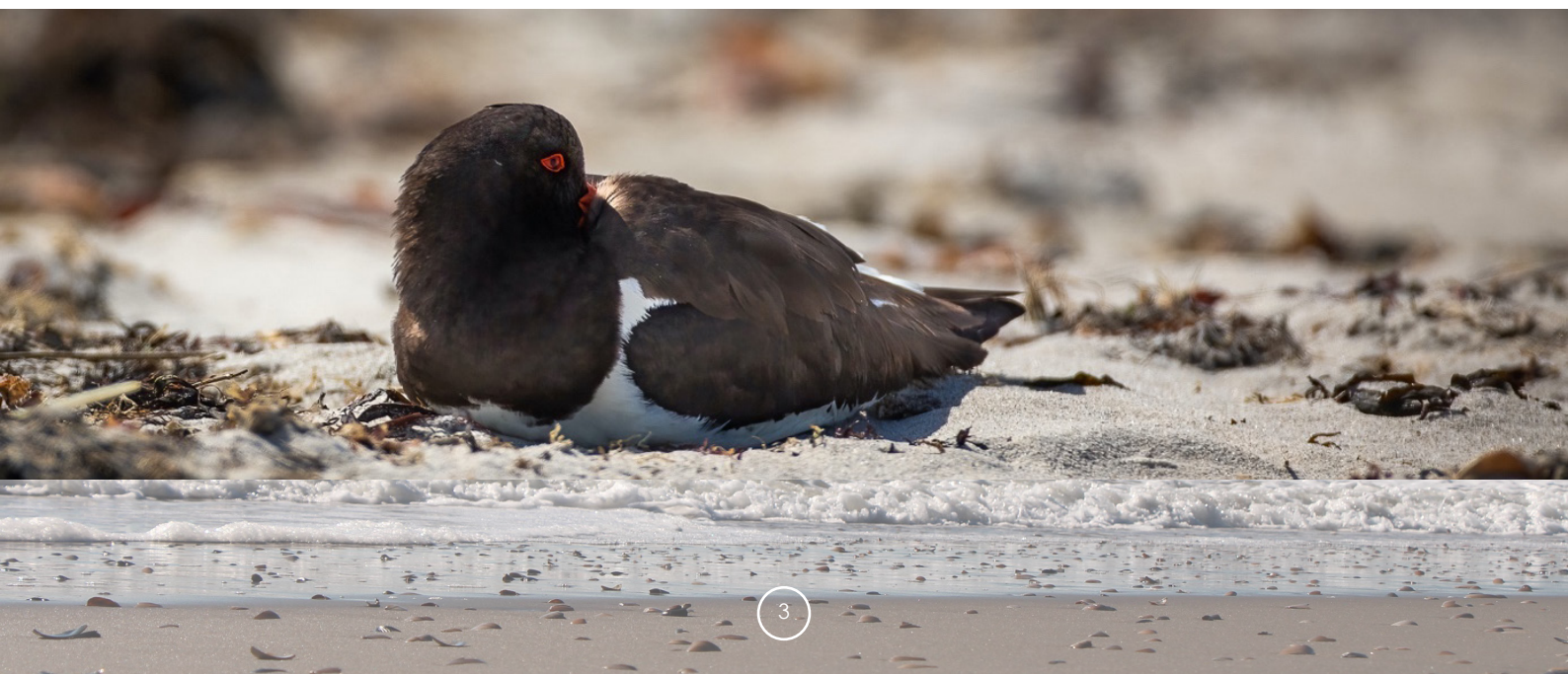
#### Mise en page de l’ouvrage

CAROLE PILLORE écologue & illustratrice



[Linktr.ee/carolepillore](https://linktr.ee/carolepillore)  
 @carolepilloreillustration  
 carolepillore.illustration@gmail.com

Figure 1 Un Huître pie adulte au repos © MARIA-FLORA OLLIVERA.





## Préface

L'Huîtrier pie ne peut être confondu avec aucun autre oiseau, si ce n'est avec les autres représentants du genre *Haematopus* au plumage pie, noir et blanc. Il vit dans des espaces ouverts, les milieux littoraux ou prairiaux pendant la saison de reproduction, les estuaires, les baies et les platiers rocheux en hiver. Sa taille respectable est un atout pour qui veut étudier l'oiseau dont on peut observer aisément le comportement à distance. Cette grande taille autorise également la détermination des proies qu'il capture et consomme, même si cela nécessite des précautions méthodologiques importantes afin d'éviter de nombreux biais.

L'Huîtrier pie a suscité très tôt l'intérêt des ornithologues ; rien pourtant ne le prédestinait à devenir un des limicoles les mieux étudiés. Mais son régime alimentaire centré sur la Coque commune et la Moule commune, deux espèces d'intérêt commercial, l'a exposé à la vindicte des pêcheurs inquiets de sa concurrence pour leur activité économique. Considéré comme nuisible sur des sites de production de Coques communes au Royaume-Uni, il a fait l'objet d'opérations de contrôle, jusqu'à ce que des études démontrent l'efficacité douteuse de cette solution radicale et peu appréciée du public. Le conflit né à cause de cette situation entre les pêcheurs et les protecteurs de la nature a conduit à répondre à la question posée de l'importance des prélèvements, mais aussi suscité le lancement d'études comportementales approfondies.

L'Huîtrier pie est un oiseau longévif ; il a une faible mortalité et peut vivre plus de 40 ans mais il se reproduit peu et seulement à un âge avancé. De nombreuses études ont été menées sur la reproduction, sur son succès à l'envol, sur les modalités d'installation des couples, et sur les relations entretenues entre partenaires du couple, avec les couples voisins et avec les oiseaux dans l'attente d'un partenaire ou d'un territoire. Comme chez les êtres humains, les oiseaux divorcent, et cela a pour finalité d'améliorer le succès de la reproduction.

Sur le plan physiologique, l'Huîtrier pie est également un sujet intéressant. Son bec dont la pointe s'use lors de l'ouverture des coquillages ou de la

fouille du sédiment est à croissance continue, mais il change également de forme en fonction du type de proies consommées. Cette adaptation est certainement unique en raison de sa rapidité et des conséquences que cela engendre pour les oiseaux.

En matière de comportement de recherche alimentaire, les travaux initiés par JOHN GOSS-CUSTARD firent école et suscitèrent des vocations au Royaume-Uni. John a par ailleurs mis en place une équipe auteure de très nombreuses publications. L'arrivée de RICHARD STILLMAN apporta à cette équipe une compétence supplémentaire en accélérant le développement de modèles prédictifs centrés sur les individus (ce qui est désigné en langue anglaise sous le terme *individual-based models*). Des scientifiques qui font autorité désormais, comme WILLIAM SUTHERLAND, ont également commencé leur carrière en étudiant les relations entre l'Huîtrier pie et ses proies.

Aux Pays-Bas, JAN HULSCHER, dans le célèbre laboratoire de zoologie de Groningue, a lancé une série d'études sur le thème de la prédation, en particulier celle s'exerçant sur le petit coquillage nommé Telline de la Baltique *Macoma balthica*, ce qui l'a amené à étudier de manière très fine les singularités morphologiques du bec de l'espèce ainsi que la capacité des oiseaux à rejeter des Tellines de la Baltique infestées de parasites.

Dans ce même pays, BRUNO ENS consacra son temps, sa passion, à la compréhension de la reproduction et aux oiseaux qui forment des « clubs » dans la proximité des couples reproducteurs. Et il fut le premier à mettre en évidence les différences entre les oiseaux dits « résidents » qui se reproduisent à proximité des sites d'alimentation, et les oiseaux appelés *leapfrog*. Ceux-ci, moins compétitifs que les résidents, doivent se reproduire en arrière de la zone littorale et effectuer un aller-retour plus long pour chaque proie apportée aux jeunes. Le temps étant limité, ces derniers bénéficient de moindres apports alimentaires que les jeunes issus de couples résidents et leur mortalité avant l'envol est plus élevée.

Bien d'autres auteurs ont apporté des contributions significatives à la connaissance de l'espèce. LÉO ZWARTS, en particulier, a édité en 1996, avec de



nombreux autres auteurs, un volume complet de ses travaux et de ceux de nombreux autres scientifiques dans la revue néerlandaise *Ardea*, soit la même année que l'ouvrage de synthèse édité par JOHN GOSS-CUSTARD.

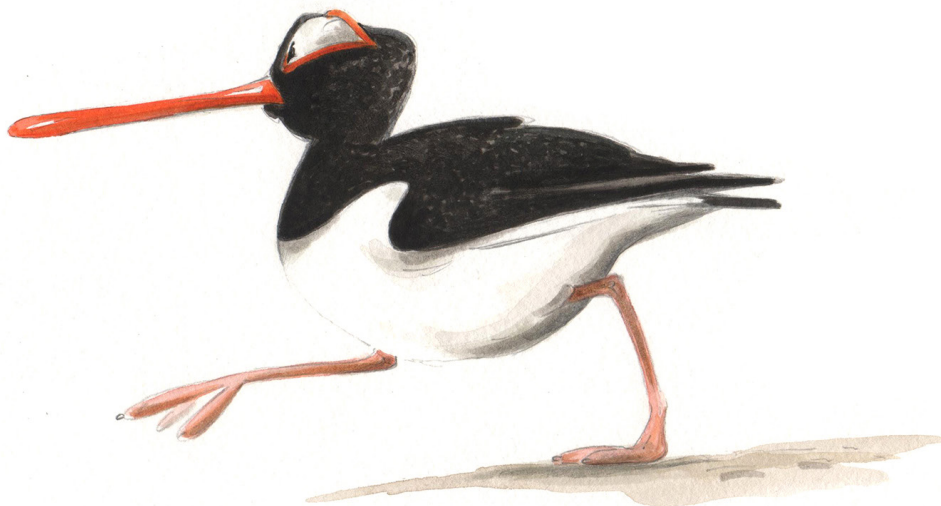
La bibliographie en fin d'ouvrage montre que des auteurs ont consacré non pas des années mais des décennies à cette espèce passionnante, travaux auxquels de nombreux étudiants ont apporté leur contribution.

Cet ouvrage essaie de retracer comment cet oiseau parvient à survivre en hiver tout en partageant des ressources naturelles avec nous, les êtres humains, avides d'espaces et de coquillages. Pour une lecture pas trop fastidieuse, nombre d'informations n'ont pu être détaillées mais le lecteur devrait retirer de ce livre une meilleure connaissance de l'espèce, et en particulier sur son écologie et sur sa conservation.

Pourquoi ce choix plutôt que celui d'une monographie classique ? Parce que l'un et l'autre avons

étudié l'espèce essentiellement en hiver et que nos territoires d'étude respectifs n'accueillent pas d'effectifs importants d'oiseaux nicheurs. Enfin, notre souhait était de privilégier, en les illustrant par l'Huîtrier pie, les aspects liés au comportement des espèces et à leurs réactions à des stimuli extérieurs, qu'ils soient naturels comme la raréfaction des ressources alimentaires, les vagues de froid, ou induits par les êtres humains, comme la concurrence alimentaire et les dérangements.

Nous espérons que cet ouvrage apportera des réponses aux lecteurs s'interrogeant sur l'espèce et ouvrira la voie à de nouvelles recherches sur cet oiseau fascinant. Le changement climatique global va affecter l'Huîtrier pie et les ressources qu'il exploite, mais il pourrait également réduire les dures contraintes hivernales comme celles que nous avons pu connaître au cours des 40 derniers hivers. Gageons que la page que nous tournons avec cet ouvrage n'est pas la dernière du grand livre de l'espèce à laquelle nous resterons attachés.



© LAURENT ZAGNI

## Remerciements



**Figure 2** L'Huîtrier pie, adulte, en plumage nuptial  
© MARIA-FLORA OLLIVERO.

Quarante années de vie marquées par un oiseau permettent de belles rencontres : celle des auteurs tout d'abord. La collaboration et leur amitié est fondée sur la passion pour ce même oiseau, l'Huîtrier pie.

JAN HULSCHER a guidé les premiers pas de PATRICK en venant en baie de Somme et puis en l'accueillant sur l'île de Schiermonnikoog pendant une semaine intense... et glaciale, d'observations, et en organisant une longue discussion avec RUDI DRENT, alors directeur du laboratoire de zoologie de Groningue, qui a contribué à lui ouvrir des perspectives d'études.

Nous voudrions remercier tous ceux que nous avons croisés pendant ces années ou qui ont toujours répondu à nos sollicitations ; BRUNO ENS, un esprit remarquable maniant l'humour aussi bien que les données et dont la contribution à la connaissance de l'espèce en période de reproduction, mais également à l'impact des différentes formes de pêche aux coquillages sur les oiseaux, fait que son travail restera à tout jamais une source d'inspiration pour de nombreux chercheurs.

HUMPHREYS SITTERS a aidé avec gentillesse et nous a autorisés spontanément à utiliser ses dessins illustrant le comportement alimentaire de l'Huîtrier pie. Son immense connaissance de l'espèce et son exceptionnelle rapidité à réagir aux messages ont permis de trouver des réponses à différentes questions. RAJARATINAVELU NAGARAJAN nous a fourni de précieuses informations sur les proies, en particulier la Moule commune et les patelles. Sa bonne humeur communicative et son enthousiasme pour notre projet transparaisaient dans ses messages.

Merci aussi à tous ceux qui ont contribué à cet ouvrage, directement ou indirectement, GENEVIÈVE et JANE, nos épouses qui nous ont laissé le temps, toujours trop rare, de travailler sur ce manuscrit pendant pratiquement trois années ; HORTENSE TRIPLET, la première à avoir relu l'ensemble, puis GILLES DEGRYSE et SABINE GODARD qui ont joué les rôles de candides et avaient pour mission de déterminer si l'ouvrage était compréhensible ou pas et de proposer, le cas échéant, des améliorations. SOPHIE LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU, MÉLANIE ROCROY et ALAIN PONSERO ont consacré de longues heures à la première version du texte. Merci à ALAIN GALLICÉ, relecteur régulier de PATRICK, qui se fait un plaisir à fournir des délais de réponse qu'il raccourcit toujours. Merci à MICHEL ALEXANDRE CZAJKOWSKI pour l'ultime relecture et pour avoir facilité la publication de l'ouvrage par l'Institut de recherche sur les oiseaux migrateurs et leurs habitats. Confier la relecture d'un texte, aussi long soit-il à ALEXANDRE, c'est prendre le risque d'une attente, parfois longue avant de recevoir le texte, revu totalement afin d'en améliorer la rédaction et la compréhension. Merci ALEXANDRE, mille mercis pour les nuits blanches que tu as passées à rechercher la bonne expression, la bonne traduction de nos textes.

Merci à PATRICK MASSENET, président de OMPO, qui a permis que cette publication voit le jour.

Merci aux photographes : THÉRÈSE et GILLES DEGRYSE, JEAN-MARIE DUPART, ALEXANDER HILEY, JEAN-MICHEL LECAT, GUY SADET, ALAIN PONSERO, YANNICK CHÉREL, SERGE NINNANE, STÉPHANE BRKIĆ, MARIA-FLORA OLLIVERO, RUTH CALLAWAY pour nous avoir permis d'utiliser leurs photos et merci à MARIAM HAROUNA CISSOKO pour avoir redessiné les figures. Merci également à OLIVIER TAYLOR de nous



avoir mis en relation avec des photographes de ses amis. Et merci à MÉLANIE MIETTINEN pour la petite touche esthétique apportée au manuscrit.

La planche des différentes espèces n'aurait pu voir le jour sans l'aide précieuse de DIDIER COLLIN, manager du site oiseaux.net (<https://www.oiseaux.net/>) qui a assuré la liaison avec les photographes de l'espèce. Merci donc VASSILY FEDORENKO, à JUDY GALLAGHER, TORE GREEBERG, STEVE HAPP, KIM HYUN-TAE (<https://guatemala.inaturalist.org/observations/2459275>), PATRICK INGREMEAU, YANN LIBESSART, TOMMY PEDERSEN, FRÉDÉRIC PELSY, VINCENT PERRIN, NATHALIE SANTA MARIA, DAN STEPHANESCU (dan.stefanescu.54,) qui nous ont autorisés à utiliser leurs photos du bout du monde pour situer l'Huîtrier pie dans son étrange famille.

Un remerciement particulier à LARS PETERSSON (<https://www.larsfoto.se/en/>), globe-trotter photographe qui a mis à notre disposition de nombreuses photos des différentes espèces.

Merci également à LAURENT ZAGNI pour son ado-

nable dessin humoristique qui apporte un peu de fantaisie à un texte parfois difficile à suivre, nous en convenons.

Merci aussi au Groupe d'Étude des Milieux estuariens et littoraux (GEMEL) et en particulier à MÉLANIE ROCROY pour les photos et les dessins. Merci à FLORENCE GULLY et MARC COCHU (site [estran22](http://estran22)) qui ont mis à notre disposition leur formidable photothèque sur les invertébrés, photothèque que tout naturaliste du bord de mer, amateur ou professionnel, devrait consulter.

Merci à BRUNO ENS, WILLIAM SUTHERLAND, TOM GITTINGS et LEO ZWARTS qui nous ont autorisés à reproduire des figures extraites de leurs publications et ont manifesté leur enthousiasme et leur soutien pour que le travail parvienne à son terme.

Merci enfin aux dizaines de personnes, stagiaires, étudiant(e)s, bénévoles qui ont partagé tant d'hivers avec nous malgré le froid, l'humidité, pour garantir que les questions posées trouveraient des réponses aussi complètes que possibles.

**Figure 3** Stationnement d'Huîtriers pie sur un pré-reposoir © GUY SADET.







1

# Chapitre

## Fiche d'identité



### I.1 Description

L'Huîtrier pie (figures 4 à 7) est un des limicoles les plus faciles à reconnaître en raison des couleurs contrastées de son plumage, entre le dos et le dessous du corps. Il exhibe du noir sur la tête, la poitrine, le dos et l'extrémité de la queue. Le ventre, le croupion et la base de la queue sont blancs. Les larges bandes alaires blanches sont très visibles en vol. Les rémiges primaires peuvent varier fortement selon l'âge avec une forme de blanchissement des plumes quand les oiseaux ont environ 18 mois. Les pattes sont rose foncé brillant (adultes) ou rose-grisâtre (juvéniles). La couleur de l'iris est variable de marron à orange-rouge jusqu'à carmin.

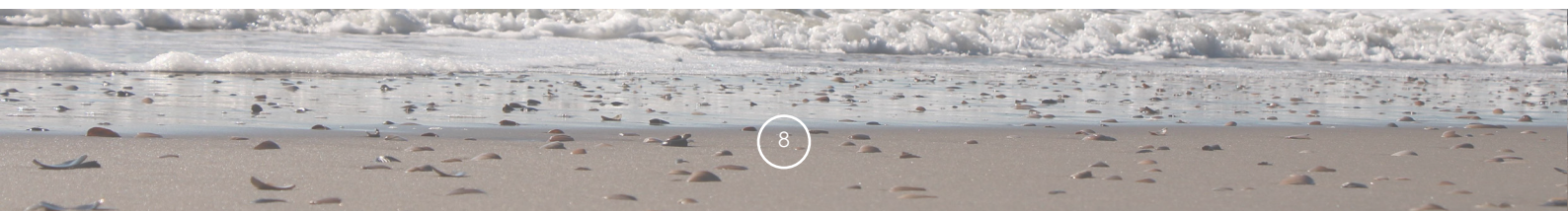
Le cercle orbital varie de jaune sombre à jaune-orange et rouge-orange. La longueur et la forme de la pointe du bec sont variables selon le sexe et le régime alimentaire. Il est long et droit, rouge vif, avec une extrémité jaunâtre (adultes) ou orange-jaunâtre avec une extrémité foncée (juvéniles). Il est sombre chez les jeunes et prend une couleur orange de la base vers la pointe avec l'âge. En hiver, les oiseaux arborent un collier blanc qui caractérise également les jeunes oiseaux et, en été, les non reproducteurs. Les immatures acquièrent ce collier blanc au cours de leur premier automne et le gardent jusqu'à leur maturité sexuelle. Les juvéniles ressemblent aux adultes bien que les parties foncées de leur corps soient noir-brunâtre ; leur bec est sombre à la base.



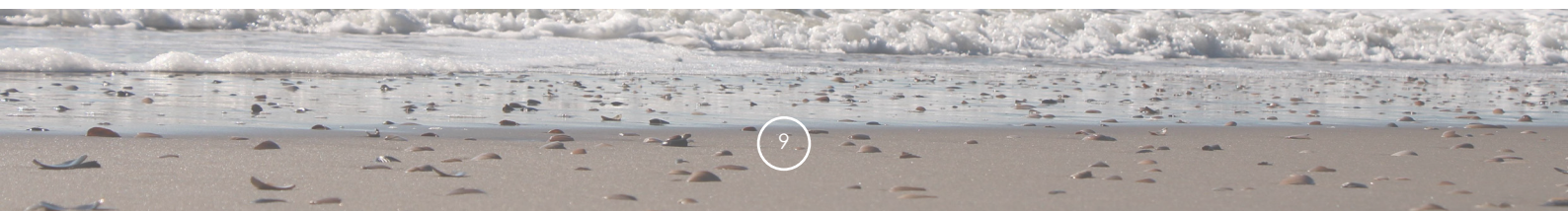
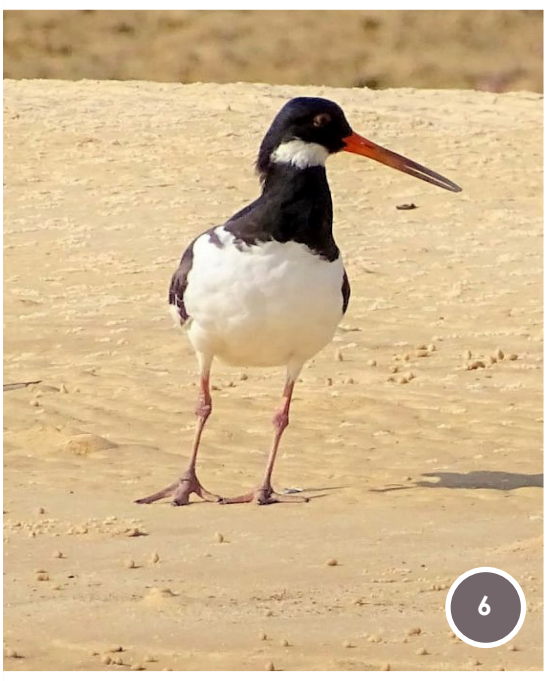
**Figure 4** Huîtrier pie adulte. Notez le bec orange et les pattes roses @ ALEXANDER HILEY.

Les deux sexes présentent un plumage semblable mais la femelle est plus grande que le mâle. Le vol caractéristique est rapide et direct. Il est généralement accompagné de cris stridents.

L'Huîtrier pie est une des espèces du genre *Haematopus* (tableau 1), dont les différentes espèces sont soit pie, soit noires. Cet ouvrage, consacré aux oiseaux de la sous-espèce type *H. o. ostralegus*, présente également, pour comparaison, des données relatives aux autres sous-espèces et aux autres espèces, certaines d'entre elles étant d'ailleurs, selon les auteurs, parfois traitées en sous-espèces de *H. ostralegus* ou en espèces à part entière. Le tableau 1 énumère, avec les hypothèses actuelles d'affiliation entre les espèces et la distinction entre espèces et sous-espèces, la liste des espèces connues à travers le monde. La figure 8 présente de manière schématique ces différentes espèces et illustre les fortes ressemblances entre des espèces dont les aires de distribution sont souvent très éloignées les unes des autres. Le mystère de la différenciation d'un genre ancestral en tant d'espèces si proches sur le plan morphologique et si éloignées sur le plan géographique reste entier.









Page précédente - figures 5, 6 et 7

**Figure 5** Huîtrier pie adulte en plumage nuptial, reconnaissable à son bec orange et à l'absence de collier blanc  
© JEAN-MICHEL LECAT.

**Figure 7** Oiseau de première année, qui n'a pas encore pris son collier blanc, mais la pointe noire du bec est caractéristique © ALAIN PONSÉRO.

**Figure 6** Un Huîtrier pie immature sur une plage du Sénégal, reconnaissable à son bec (particulièrement long chez cet individu) encore marqué de brun sombre à son extrémité et à son collier blanc qui traduit le statut de non reproducteur. De tels oiseaux peuvent rester plusieurs années sur leur site d'hivernage avant de regagner pour la première fois le site où ils tenteront de se reproduire © JEAN-MARIE DUPART.

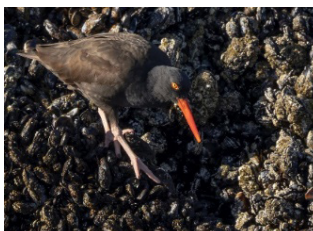
Les espèces monotypiques



Huîtrier de Garnot ou de Magellan  
© YANN LIBESSART



Huîtrier noir  
© LARS PETERSSON



Huîtrier de Bachman  
© LARS PETERSSON



Huîtrier des Canaries  
IBIS, 1914



Huîtrier de Moquin  
© PATRICK INGREMEAU



Huîtrier de Corée  
© KIM HYUN-TAE



Huîtrier de Finsch  
© LARS PETERSSON



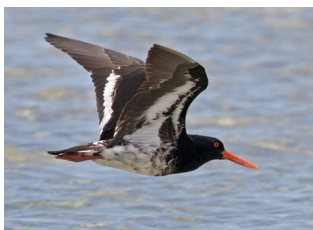
Huîtrier à long bec  
© VINCENT PERRIN



Huîtrier des Chatham  
© LARS PETERSSON

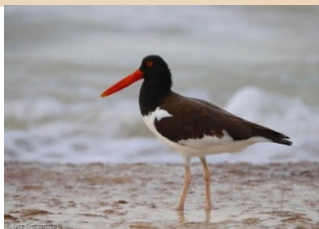


Huîtrier variable  
© LARS PETERSSON

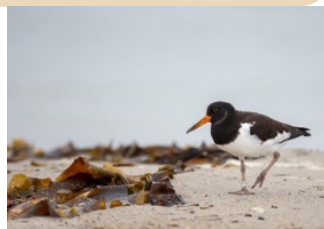


Huîtrier variable  
© LARS PETERSSON

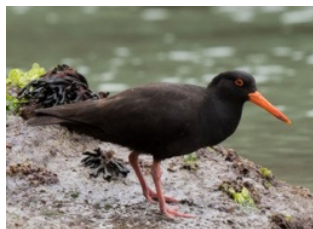
Les espèces polytypiques



Huîtrier d'Amérique (*palliatu*s)  
© DAN STEPHANESCU



Huîtrier pie (*ostralegus*)  
© MARIA FLORA OLLIVERO



Huîtrier fuligineux (*fuliginosus*)  
© FRÉDÉRIC PELSY

**Figure 8** Les différentes espèces et sous-espèces (planche réalisée grâce aux photographies des différents auteurs cités sous chacune d'elle avec l'aide de DIDIER COLLIN et des sites : [Oiseaux.net](http://Oiseaux.net) et <https://www.larsfoto.se/en/>).





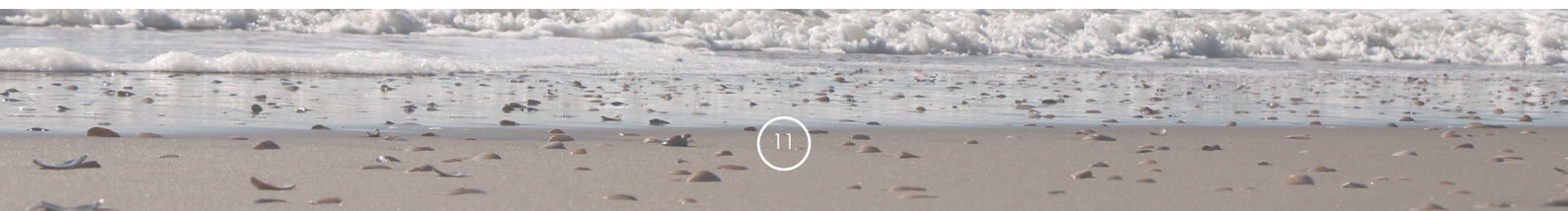
**Tableau I**

Les différentes espèces du genre *Haematopus* (d'après ENS et UNDERHILL, 2014, modifié).

Nom français	Nom anglais	Nom latin	Distribution
<b>Espèces monotypiques (= sans sous-espèce)</b>			
<b>Huîtrier de Garnot ou de Magellan</b>	Magellanic Oystercatcher	<i>Haematopus leucopodus</i> Garnot 1826	Sud de l'Amérique du Sud
<b>Huîtrier noir</b>	Blackish Oystercatcher	<i>Haematopus ater</i> Vieillot 1825	Côte Pacifique de l'Amérique du Sud
<b>Huîtrier de Bachman</b>	Black Oystercatcher	<i>Haematopus bachmani</i> Audubon 1838	Côte ouest de l'Amérique du Nord
<b>Huîtrier des Canaries</b>	Canary Island Oystercatcher	<i>Haematopus meadewaldoi</i> Bannerman 1913	Îles Canaries. Espèce éteinte
<b>Huîtrier de Moquin</b>	African Black Oystercatcher	<i>Haematopus moquini</i> Bonaparte 1856	Sud de l'Afrique
<b>Huîtrier de Corée*</b>	Korean Oystercatcher	<i>Haematopus osculans</i> Swinhoe, 1871	Est de la Russie, Corée, nord de la Chine
<b>Huîtrier de Finsch**</b>	South Island Oystercatcher	<i>Haematopus finschi</i> Martens, GH 1897	Australie
<b>Huîtrier à long bec</b>	Australian Pied Oystercatcher	<i>Haematopus longirostris</i> Vieillot 1817	Australie
<b>Huîtrier des Chatham</b>	Chatham Island Oystercatcher	<i>Haematopus chathamensis</i> Hartert 1927	Nouvelle-Zélande
<b>Huîtrier variable</b>	Variable Oystercatcher	<i>Haematopus unicolor</i> Forster, JR 1844	Nouvelle-Zélande
<b>Espèces polytypiques (= avec sous-espèces)</b>			
<b>Huîtrier d'Amérique</b>	American Oystercatcher	<i>Haematopus palliatus</i> Temminck 1820	Amérique du Nord et du Sud
<b>Huîtrier pie</b>	Eurasian Oystercatcher	<i>Haematopus ostralegus</i> Linnaeus, 1758	Europe, une partie de l'Asie
<b>Huîtrier fuligineux</b>	Sooty Oystercatcher	<i>Haematopus fuliginosus</i> Gould 1845	Australie

\* longtemps et encore par certains auteurs considéré comme une sous-espèce de l'Huîtrier pie, mais désormais élevé au rang d'espèce (LIVEZEY, 2010 ; BAI *et al.*, 2015 ; HOCKEY *et al.*, 2018).

\*\* longtemps considéré comme une sous-espèce de l'Huîtrier pie.





## I.2. Le bec

### I.2.1. Caractéristiques générales

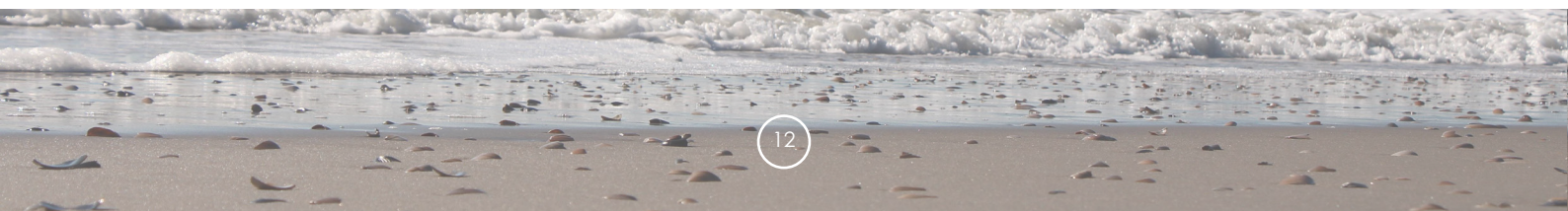
Il n'est pas inutile de décrire le bec, objet de nombreuses études en raison de ses différentes particularités et de son importance dans le comportement alimentaire. Il mesure entre 70 et 80 mm. Sa taille détermine la taille des proies que l'oiseau peut ingérer, exception faite de celles qu'il peut fractionner. Ceci est le cas, par exemple, quand des Huîtriers pie consomment la Coque géante *Anadara* qui est leur source majeure de nourriture sur le Banc d'Arguin en Mauritanie (SWENNEN, 1990).

HEPPLESTON (1970a) fut un des premiers à montrer que le bec comprend un os solide et de nombreux organes sensoriels à sa pointe, une particularité importante qui permet aux oiseaux de détecter les proies au toucher. Le bec croît de 0,4 à 0,5 mm par jour, ce qui est élevé par rapport aux autres espèces d'oiseaux (HULSCHER, 1985). L'usure le réduit d'autant dans des conditions d'utilisation normale. Sa longueur peut varier de -3,4 à + 2,4 mm mais, en moyenne, la différence n'est que de 0,8 à 1,3 mm (HULSCHER, 1985). Son érosion qui survient lorsque les oiseaux ouvrent les coquillages est compensée par une croissance régulière qui les protège du risque d'un outil trop court. Sa croissance rapide permet aux Huîtriers pie de l'adapter plutôt rapidement. Par exemple, les oiseaux se reproduisant en zone terrestre et se nourrissant de proies au corps mou, tels que des vers de terre, ont un bec relativement long et pointu. Pendant les 3 à 4 premières semaines après leur retour sur leur zone d'hivernage, le bec s'accroît de 4 à 5 mm, ensuite il perd 2 à 5 mm, afin de s'ajuster aux proies qu'ils consomment. Les oiseaux restés à l'intérieur des terres conservent la même longueur et la même forme de bec (HULSCHER, 1985). Le taux d'abrasion du bec des femelles est plus rapide que

celui des mâles, ce qui est probablement dû à la plus grande finesse de sa pointe (HULSCHER et ENS, 1992). Quand les oiseaux retournent vers les terres pour la reproduction, le bec reprend rapidement la forme pointue de l'été précédent.

La croissance continue permet au bec de s'adapter aux différents types de proies et à la façon dont elles sont consommées (HULSCHER, 1985 ; SWENNEN *et al.*, 1983). Elle offre également l'avantage de lui permettre de changer de forme pour une exploitation optimale des espèces recherchées (WHITE et GITTINS, 1964). Les oiseaux peuvent varier leur régime et les techniques alimentaires sur des périodes de temps variant d'un cycle tidal à plusieurs années. Quand cela se produit, la longueur et la forme de la pointe changent en fonction de la nouvelle technique de collecte alimentaire mise en œuvre. Cela ne se produit pas instantanément, et il y a une période de transition de 10 à 20 jours pendant lesquels l'interaction entre l'abrasion et la croissance détermine la forme de la pointe. Le régime alimentaire et la méthode d'alimentation varient entre les classes d'âge et de sexe. Dans une large mesure, les différences peuvent s'expliquer par les dimensions et en particulier le ratio entre la hauteur et la longueur (DURELL *et al.*, 1993).

SWENNEN *et al.* (1983) ont défini trois types de bec : pointu (*pointed*), en forme de ciseau (*chisel-shaped*) ou émoussé (*blunt*) avec de nombreux intermédiaires (figure 9 et tableau II). Les becs pointus sont les plus longs et sont plus communs chez les jeunes que chez les adultes et chez les femelles que chez les mâles ; les femelles se nourrissant plutôt d'anélides et des bivalves qui s'enfouissent dans le sol (DURELL *et al.*, 1993 ; HULSCHER et ENS, 1992). Un bec pointu est également associé à une recherche par sondage. Le bec des femelles leur permet d'ouvrir







les coquillages en l'insérant entre les deux valves, alors que le bec fort des mâles est adapté à l'ouverture par martelage (SWENNEN *et al.*, 1983 ; DURELL *et al.*, 1993 ; HULSCHER *et al.*, 1996a). Le bec en forme de ciseau permet de sonder et d'ouvrir des coquillages enfoncés profondément dans le sol (*Scrobicularia*, *Macoma* et *Mya* (HULSCHER, 1985). Un bec fort est nécessaire pour pouvoir casser une coquille et pénétrer entre les deux valves sans risque de blessure notamment si les proies sont grandes et donc fortement protégées (SWENNEN *et al.*, 1983 ; HULSCHER, 1985 ; HULSCHER et ENS, 1992 ; JOHNSTONE et NORRIS, 2000a ; RUTTEN *et al.*, 2006 ; **figure 10**). Comme le squelette des mâles et des femelles est le même, les auteurs concluent que les mâles exercent une pression plus importante au point de contact entre le bec et le coquillage pour vaincre la résistance et ouvrir celui-ci (RUTTEN *et al.*, 2006). Le bec d'un marteleur devient émoussé en raison de l'usure liée aux chocs multiples contre la coquille des bivalves (SWENNEN *et al.*, 1983 ; HULSCHER, 1985). Comme le bec doit s'adapter au mode de recherche et de consommation, les oiseaux doivent faire face au coût du changement lorsqu'ils changent de régime alimentaire (HULSCHER et ENS, 1991 ; SWENNEN *et al.*, 1983 ; ENS *et al.*, 1996a).

Les individus se spécialisent sur un ou plusieurs types de proies d'une année à l'autre, en conservant la forme de leur bec. En cas de changement de proies, le bec doit s'adapter et par conséquent, le succès de capture et le temps de consommation diminuent. Ce changement s'effectue en 2 à 3 semaines. Chaque type de bec s'avère adapté à un type particulier de proies mais la forme peut changer en fonction du régime alimentaire et les différences dans la longueur influencent le choix des proies et la méthode de capture (**tableau III**) ; HULSCHER et ENS, 1991). La forme du bec évolue également, selon ces auteurs, en fonction de l'évolution du régime alimentaire (**tableau IV**).

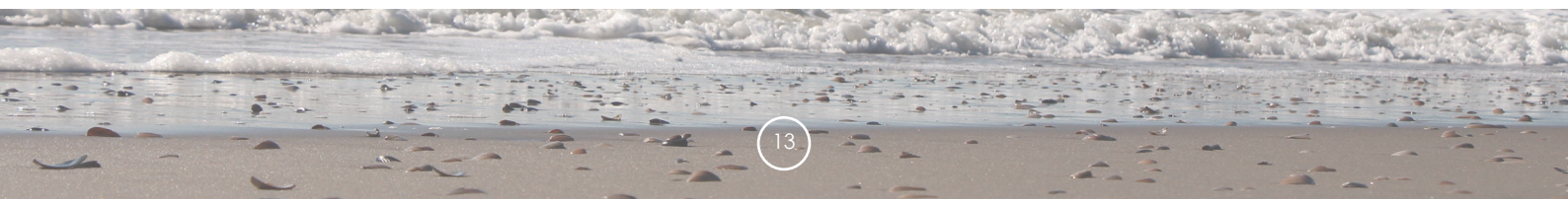
L'apprentissage d'une technique et son amélioration peuvent prendre des années et sont exclusifs de l'utilisation d'une autre technique (HEPPLESTON, 1971a), ce qui fait que l'adoption d'une technique diminue l'efficacité des oiseaux à utiliser une autre technique (SWENNEN *et al.*, 1983). Le temps de consommation des proies est donc moins important quand le bec est adapté (SUTHERLAND et ENS, 1987). Les différences individuelles dans le régime et la

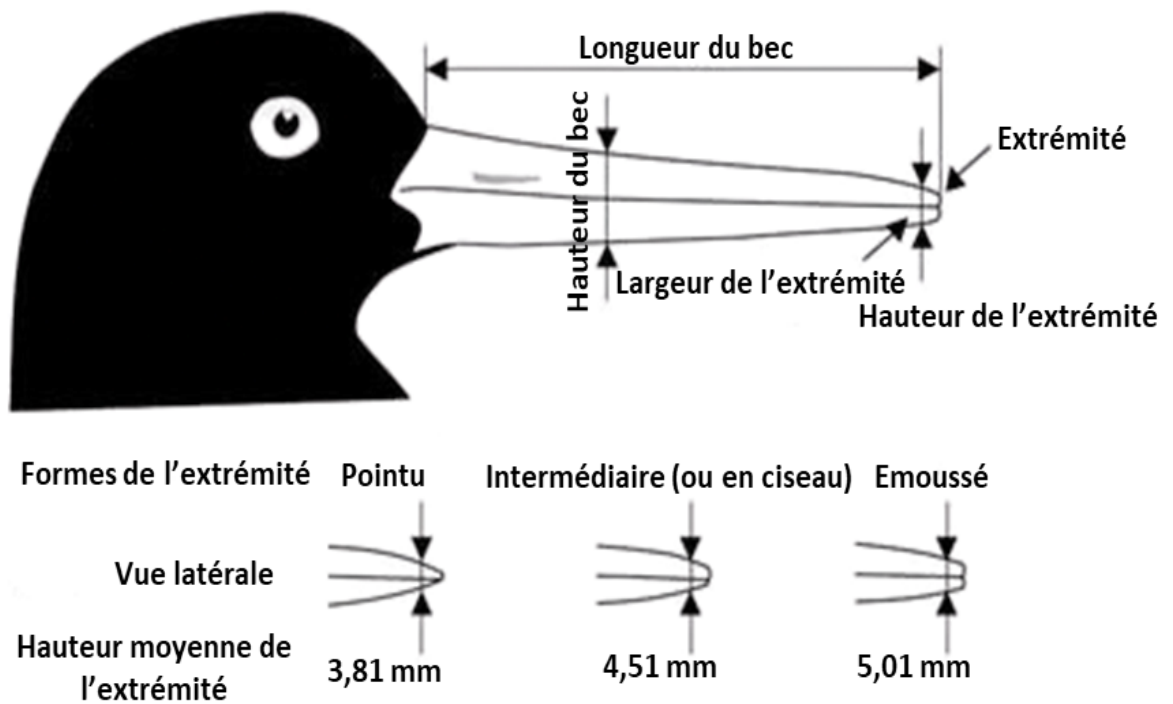
méthode de recherche des proies sont fonction de l'âge des oiseaux (DURELL *et al.*, 1993). Plus de 70 % des oiseaux au bec pointu sont des femelles et près de 90 % avec un bec émoussé sont des mâles (DURELL *et al.*, 1993). Comme le souligne DURELL (2000), toute spécialisation peut être considérée comme une stratégie individuelle et la meilleure stratégie pour un individu déterminé est conditionnée par ses priorités spécifiques et par les contraintes auxquelles il fait face. Certaines de ces dernières sont liées au statut social et d'autres aux capacités individuelles. La plupart des spécialisations des limicoles côtiers sont conditionnées par la morphologie individuelle, notamment celle du bec. Ainsi les oiseaux les plus grands sont capables de se nourrir des proies les plus grandes, et les oiseaux avec un long bec peuvent aller chercher leurs proies plus profondément dans le sol. En outre, les oiseaux les plus âgés sont les plus aptes à ouvrir et à consommer des Moules communes, ce qui les conduit à une spécialisation alimentaire sur un type de proies ou des classes de taille particulières (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1983).

Le lien entre la morphologie du bec et le régime alimentaire s'applique aux autres espèces du genre *Haematopus*. L'Huîtrier fuligineux dispose d'un long bec et, comme de nombreuses femelles d'Huîtriers pie, consomme prioritairement des proies au corps mou. Le bec de l'Huîtrier à long bec est en moyenne plus court que celui de l'Huîtrier fuligineux qui vit en sympatrie, mais, au sein de cette espèce, les individus qui ont les plus longs becs consomment également des proies au corps mou (LAURO et NOL, 1995).

« Dans la suite de cet ouvrage :

- (i) des encadrés de couleur concernent les autres espèces d'Huîtriers,
- (ii) tandis que des encadrés de couleur fournissent des explications sur des concepts utilisés dans le corps du texte »





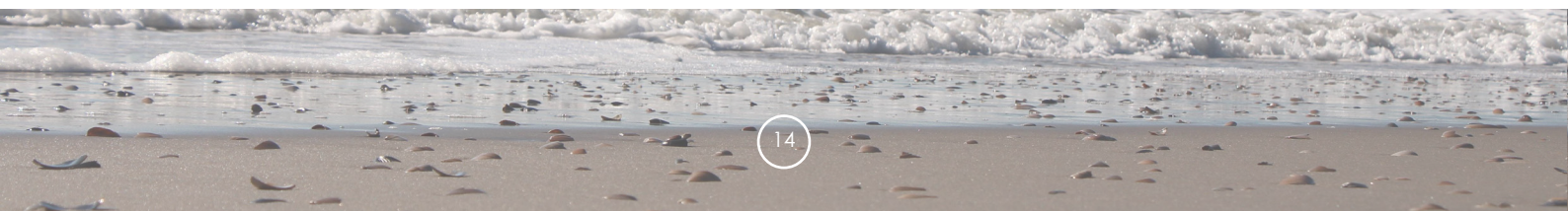
**Figure 9** Les trois formes principales de bec, pointu, en ciseau (ou également considéré comme intermédiaire) et émoussé, dessin repris de SWENNEN *et al.* (1983) et ZWARTS *et al.* (1996a).

**Tableau II**

Longueur moyenne du bec en mm dans trois localités des Pays-Bas (SWENNEN *et al.*, 1983).

Forme	Vlieland			Texel			Delta		
	Longueur	e.t.	n	Longueur	e.t.	n	Longueur	e.t.	n
P	79,9	4,2	15	79,8	4,8	55	79,4	5,1	80
P/I	78,5	4,6	26				78,8	5,4	43
I	74,5	4,6	181	73,2	3,4	73	75,2	5,2	114
E/I	73,2	4,5	41				76,8	4	9
E	74,3	6,1	13	73,1	5	126	74	4,9	596
E/P	77,9	2,7	17				77,9	5,2	64

P = pointu, I = intermédiaire ; E = émoussé. ; E/I = forme indéfinie entre émoussé et intermédiaire ; E/P = forme indéfinie entre pointu et intermédiaire ; e.t. = écart-type.

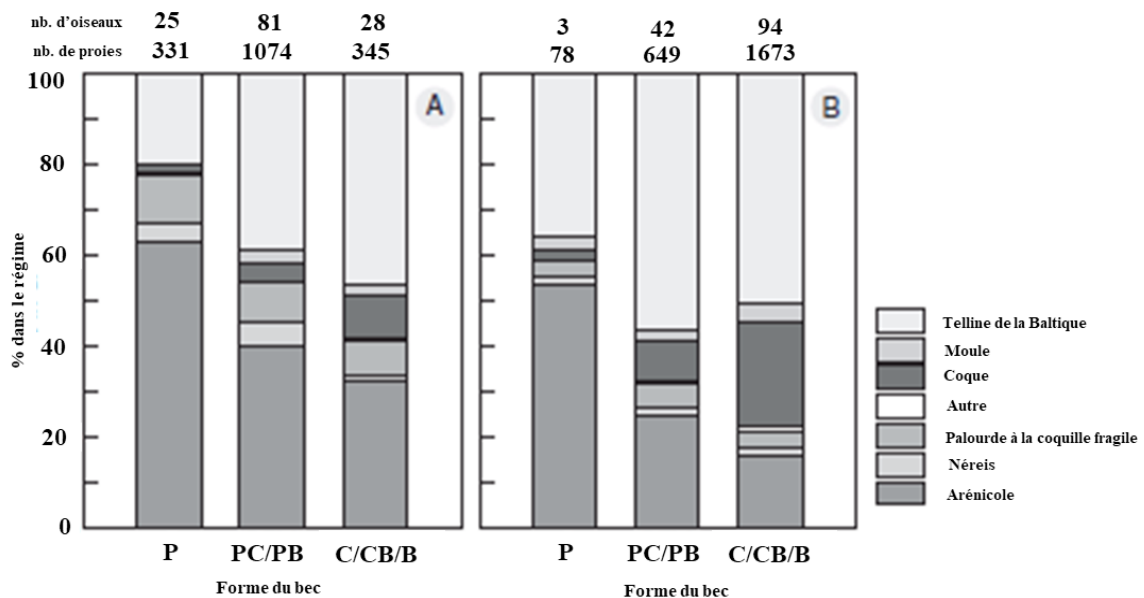




**Tableau III**

Composition du régime alimentaire en fonction de la forme du bec (HULSCHER et ENS, 1991).

Espèce proie	Forme du bec		
	Pointue	Intermédiaire	Émoussée
<i>Hediste diversicolor</i>	62,4 %	38,8 %	22,7 %
<i>Mya arenaria</i>	10,6 %	7,5 %	4,4 %
<i>Arenicola marina</i>	1,7 %	1,3 %	0,7 %
<i>Carcinus maenas</i>	0,3 %	0,5 %	0,5 %
<i>Cerastoderma edule</i>	0,7 %	1,9 %	1,8 %
<i>Macoma baltica</i>	23,2 %	45,9 %	59,7 %
<i>Mytilus edulis</i>	1,1 %	4,2 %	10,1 %
<b>Nombre de proies</b>	<b>1024</b>	<b>3754</b>	<b>4602</b>



**Figure 10** Régime des oiseaux (A) femelles et (B) mâles avec différents types de bec. Données de l'île de Schiermonnikoog 1986-1993 (extrait de VAN DE POL et al., 2009a). P = pointu, C = intermédiaire, B = émoussé ; PC = de pointu à intermédiaire ; PB = de pointu à émoussé ; CB = d'intermédiaire à émoussé.

**Tableau IV**

Changement dans la forme du bec entre deux captures (extrait de HULSCHER et ENS, 1991).

Forme du bec à la première capture	Forme du bec au moment des recaptures			
	N	Pointue	Intermédiaire	Émoussée
Pointue	26	65,4 %	34,6 %	
Intermédiaire	131	12,2 %	66,4 %	21,4 %
Émoussée	140	1,4 %	35 %	63,6 %



### I.2.2 Un classement remis en question

Le classement « émoussé, en ciseau et pointu » pourrait davantage refléter le souhait de l'observateur de donner un nom à une forme de bec d'un oiseau particulier plutôt que de fournir une description de ce qui se produit dans la nature (VAN DE POL *et al.*, 2009a). Un peu comme si l'on essayait de subdiviser le continuum des tailles corporelles des Huîtriers pie en petit, moyen et grand, les formes de bec ne peuvent, selon ces auteurs, être classées en un petit nombre de catégories. Au contraire, les variations dans les formes de bec devraient plutôt être vues comme un ensemble d'éléments : hauteur, épaisseur et forme. La complexité peut refléter des différences subtiles dans la technique de recherche alimentaire ou l'existence de phases transitionnelles quand l'oiseau passe d'un régime fondé sur un type de proie à un autre (VAN DE POL *et al.*, 2009a).

Utiliser le bec pour le sexage est une pratique courante pour discriminer les populations de l'espèce. Les sexes sont semblables et le seul moyen de les distinguer est la prise de données biométriques (ZWARTS *et al.*, 1996a ; VAN DE POL *et al.*, 2009b). Pendant longtemps il a donc été considéré comme relativement aisé de distinguer les sexes. WATSON *et al.*, (2004) ont toutefois relevé que le sexage par les mensurations du bec était parfois imprécis et qu'il appelait une analyse de l'ADN, par exemple de quelques plumes prélevées sur la poitrine des oiseaux, l'observation des oiseaux lors des copulations demeurant également un moyen efficace de discriminer le sexe. L'analyse ADN étant désormais peu onéreuse et fiable à 100 %, la méthode devrait être privilégiée.

Plus récemment, en utilisant les données biométriques d'oiseaux dont le sexe était connu par analyse génétique, VAN DE POL *et al.* (2009b) ont mis en évidence que le dimorphisme sexuel variait fortement au cours du temps et pouvait même s'inverser certains mois et certaines années. Ce constat fragilise les estimations de la sex-ratio. En conséquence, les auteurs recommandent d'éviter le sexage biométrique lorsqu'aucune calibration correcte de la biométrie n'a été effectuée au cours des différents mois.

### I.2.3 Le bec, un outil fragile

La forme conditionne les dommages que le bec peut subir lorsque les oiseaux recherchent des proies. Comme la forme est différente selon les sexes, les types de blessures différent en conséquence (VAN DE POL *et al.*, 2009b). On comprend ici l'intérêt pour les oiseaux que leur régime et leur forme de bec soient compatibles. Le bec peut être endommagé par de grosses proies, et une grosse Moule commune qui se referme sur un bec peut conduire à la mort de l'oiseau (BENNETT, 1964 ; HEPPLESTON, 1971a ; HULSCHER, 1988). La déformation des becs peut avoir des conséquences mortelles pour les oiseaux incapables d'ouvrir leurs proies (SWENNEN et DUIVEN, 1983 ; SWENNEN *et al.*, 1983). Pendant l'hiver 1962/1963 quand les oiseaux ne pouvaient pas se nourrir, le bec des oiseaux a grandi sans usure et a changé de forme (WHITE et GITTINS, 1964). SWENNEN et DUIVEN (1983) ont également mis en évidence des anomalies apparaissant chez les oiseaux comme, par exemple, le croisement des mandibules : Des déformations anatomiques ont été trouvées chez 67 % des victimes au niveau des pattes et du bec. 60,7 % d'entre elles avaient moins d'un an et 8,3 % étaient des adultes.

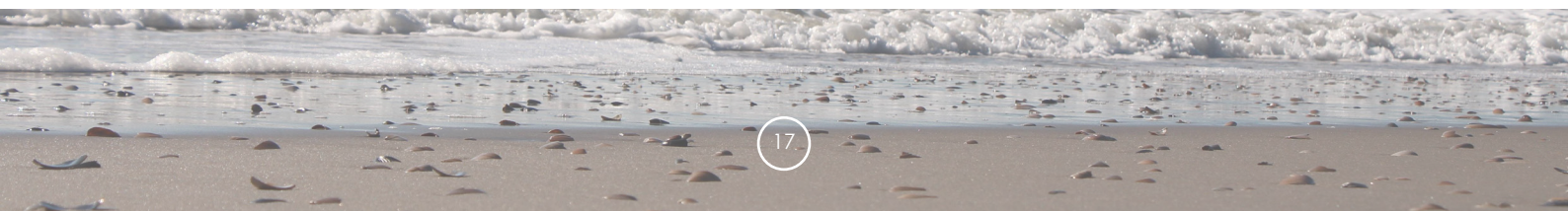
Le rythme d'ingestion chez un Huîtrier pie captif ne s'alimentant que de Coques communes est réduit de 23 % après un dommage sur le bec. Les oiseaux sauvages avec des becs endommagés ont une masse moyenne inférieure de 14 g à leurs congénères normaux (RUTTEN *et al.*, 2006). Cela s'explique parce qu'en raison de leur handicap, ils passent plus de temps à ouvrir leurs proies et qu'ils accèdent à des proies de taille inférieure.

Si la longueur moyenne varie entre 76 et 81 mm, des becs plus longs sont parfois notés : 110 mm par NORMAN (2004) et jusqu'à 150-160 mm, mais dans ce dernier cas, il semble que la longueur soit liée à une production anormale de kératine liée à des désordres provoqués par un poecivirus (COONEY, 2017). Dans l'estuaire de la Somme, un oiseau trouvé mort le 25 mars 1975 avait une mandibule inférieure de 93 mm et une mandibule supérieure de 91 mm (SUEUR et TRIPLET, 1999) ; voir également le cas d'un autre oiseau, (figure 11).





© CAROLE PILLORE





**Figure 11** Huitrier pie photographié dans l'estuaire de la Somme le 2 août 2013 atteint d'une hypertrophie de la maxille (mandibule inférieure) © JEAN-MICHEL LECAT.



## I.3. La masse des oiseaux

### 1.3.1. Données générales

Les masses ou poids (en ornithologie, du moins en France, les deux termes sont utilisés de manière indifférenciée) des oiseaux sont fournis avec le contenu stomacal vide ou plein, ce qui peut avoir une influence forte, car ce contenu peut représenter jusqu'à près de 20 % de la masse de l'oiseau. Peu d'auteurs apportent cette précision au sujet des oiseaux au moment de leur pesée. On peut néanmoins supposer, pour ce qui concerne les oiseaux morts de faim, que le contenu stomacal est égal à 0.

La masse la plus fréquente des Huitriers pie se situe entre 500 et 550 g (KERSTEN, 1996 ; KERSTEN et VISSER, 1996a ; ZWARTS *et al.*, 1996b et c), avec de nombreuses variations liées à la localisation, aux saisons, à l'abondance des ressources alimentaires, mais également à l'âge et au sexe.

### 1.3.2. Les variations liées à l'âge et au sexe

Dans la mer des Wadden, la masse des oiseaux adultes est comprise entre 550 et 640 g, celle des oi-

seaux subadultes (de 2 à 4 ans) est de 560 à 650 g, alors que les juvéniles pèsent entre 520 et 610 g (ZWARTS *et al.*, 1996b). La masse varie de 520 g en été à 620 g en hiver, mais avec des écarts de 450 - 650 et 500 - 725. La taille peut expliquer les variations. Les jeunes pèsent en moyenne 30 g de moins que les adultes et 23 g de moins que les subadultes. Les femelles de même longueur d'aile que les mâles sont 20 g plus lourdes que ces derniers (ZWARTS *et al.*, 1996b). EXO (1992) a aussi pu montrer, grâce à différentes méthodes télémétriques, que les femelles étaient environ 100 g plus lourdes que les mâles.

DURELL *et al.*, (1993) indiquent des masses moyennes annuelles de 524 g pour les adultes, de 573 g pour les subadultes et de 542 g pour les juvéniles. Le site du British Trust for Ornithology, Bird Facts website ([www.bto.org/about-birds/birdfacts](http://www.bto.org/about-birds/birdfacts)) considère que la masse moyenne des oiseaux, mâles et femelles est de 540 g. Un mâle adulte de 745 g est signalé par SWENNEN *in* GLUTZ *et al.* (1984).

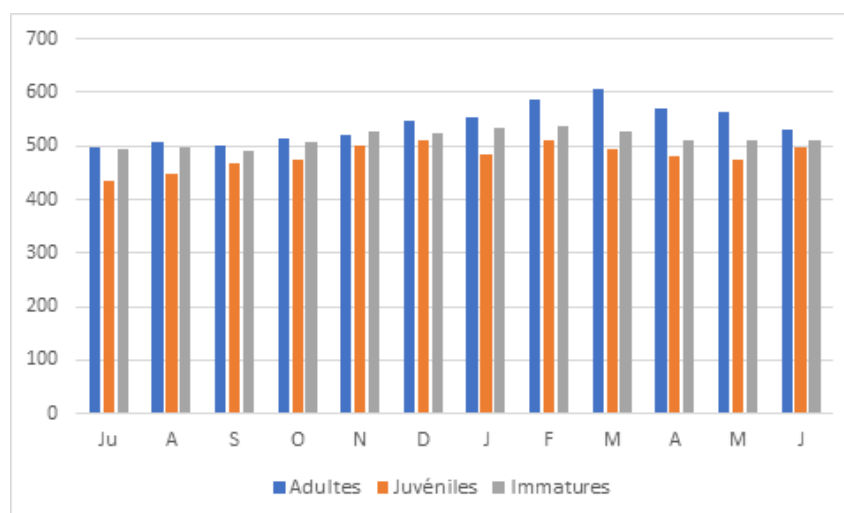




DARE (1977) a mené une étude approfondie à Morecambe Bay (nord-ouest de l'Angleterre) sur les variations saisonnières de la masse, très marquées entre la fin de l'été et la fin de l'hiver, avec des différences considérables entre les jeunes et les adultes. Pour les deux sexes, la masse moyenne est corrélée significativement avec le temps écoulé depuis le 15 août. Les femelles sont ainsi en moyenne plus lourdes de 84 g en mars par rapport à mi-août, soit une masse supérieure de 15 % et le rythme d'engraissement est de 0,39 g par jour. Pour les mâles, les valeurs correspondantes sont 59 g (11,3 %) pour une augmentation de poids de 0,28 g par jour. Cette étude complète celles entreprises par MERCER (1968) puis par MINTON (1975). Les mesures ont été prises après enlèvement du bol alimentaire qui peut représenter jusqu'à 85 g, valeur légèrement supérieure aux 50 à 70 g mentionnés par DRINNAN (1958). Cette valeur correspond au bol alimentaire trouvé dans le contenu stomacal des oiseaux deux heures avant leur arrivée sur le reposoir (DARE, 1977 ; DARE et MERCER, 1973). Un Huîtrier pie met 5 heures pour digérer cette quantité (KERSTEN et PIERSMA, 1987).

Dans le Wash (Royaume-Uni), quel que soit le mois considéré, les adultes sont plus lourds que les immatures qui sont eux-mêmes plus lourds que les juvéniles (figure 12 ; JOHNSON, 1985). La différence

n'est pas importante entre adultes et immatures au cours des mois d'été et de début d'automne, puis les adultes tendent à accumuler des réserves énergétiques qui leur permettront de passer l'hiver dans les meilleures conditions possibles. Ils gagneront leurs zones de reproduction en disposant de ressources à utiliser pendant la reproduction. Dans l'Exe, en automne, il n'y a pas de différence significative dans la condition corporelle des oiseaux de même âge mais ayant des régimes et des méthodes de captures de proies différentes. Pendant les mois d'hiver, les oiseaux avec la meilleure condition corporelle sont les marteleurs de Moules communes chez les adultes, les inciseurs de Moules communes chez les immatures et les consommateurs de vers et de clams chez les juvéniles. En hiver, les femelles sont plus lourdes que les mâles à régime égal ou à méthode de recherche identique (DURELL *et al.*, 2001a). La différence maximale est de 84 g chez les femelles entre mi-août et mi-mars, ce qui semble être une stratégie prémigratoire et pré-reproductrice (DURELL *et al.*, 2001a). Les femelles arrivent sur leurs sites de nidification avec de hauts niveaux de réserves afin d'améliorer le succès de la reproduction. L'Huîtrier pie est ce qu'on appelle un *capital breeder*, qui utilise les ressources stockées dans son organisme pour produire ses œufs (DITTMANN *et al.*, 2012).



	Ju	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J
<b>N adultes</b>	767	2641	610	447	457	165	101	694	465	208	95	82
<b>N immatures</b>	407	911	140	164	145	43	17	121	224	72	114	149
<b>N juvéniles</b>	32	482	376	82	132	69	37	112	123	237	275	306

Figure 12 Masse moyenne mensuelle des Huîtriers pie capturés dans le Wash (d'après JOHNSON, 1985).

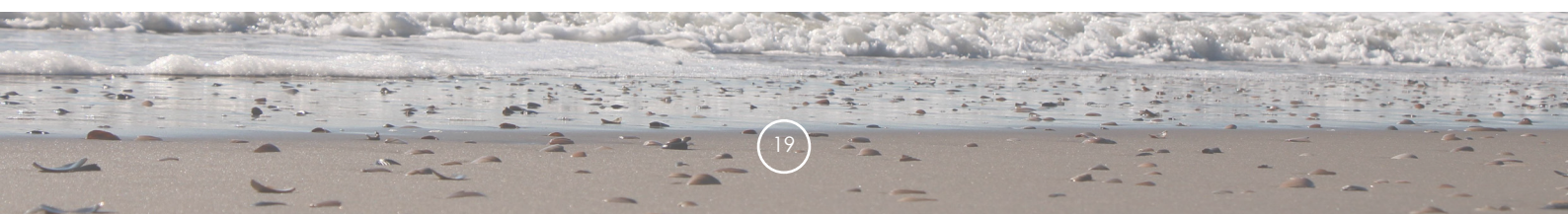


Tableau V

Quelques données biométriques collectées sur différentes localités.

Site	Age	N	Masse en g ( $\pm$ erreur-type)	Références
<b>Burry Inlet, Royaume-Uni</b>	Adultes	260	549 $\pm$ 2,4	DURELL <i>et al.</i> , 1996a
	Immatures	71	546 $\pm$ 4,6	
	Juvéniles	11	560 $\pm$ 8,5	
	Adultes	181	589 $\pm$ 4,2	
	Immatures	74	552 $\pm$ 4,5	
	Juvéniles	94	526 $\pm$ 4,5	
	Adultes (septembre)	78	468 $\pm$ 30,4	DARE, 1977
	Adultes femelles (septembre)	68	491 $\pm$ 34,5	
	Mâles, septembre	102	521 $\pm$ 34,1	
	Femelles, septembre	43	531 $\pm$ 32,2	
<b>Morecambe Bay, Royaume-Uni</b>	Mâles, septembre		526	DARE, 1977
	Femelles, septembre		537	
<b>Anglesey, Royaume-Uni (mai-juin)</b>	Mâles	28	489 $\pm$ 9,9 (469-512)	DARE, 1977
	Femelles	52	507 $\pm$ 13,5 (466-536)	
<b>Skomer, Royaume-Uni</b>	Mâles	7	511 $\pm$ 12,9 (445-550)	DARE, 1977
	Femelles	10	544 $\pm$ 33,5 (510-615)	
<b>Conwy Bay, Royaume-Uni (non reproducteurs)</b>	Adultes	25	517 $\pm$ 33,7 (454-596)	DARE, 1977
	Immatures 2-3 ans	24	528 $\pm$ 39,3 (458-596)	
	Immatures 1 an	45	511 $\pm$ 32,9 (468-600)	
<b>Varangerfjord, Norvège (juin)</b>	Mâles	6	491 $\pm$ 11	LAMBECK et WESSEL, 1993
	Femelles	5	537 $\pm$ 8	
<b>Mer des Wadden, Pays-Bas</b>	Non précisé (novembre à février)	529	580	HULSCHER, 1989
<b>Estuaire de la Somme, France (novembre- janvier)</b>	Adultes	78	592 $\pm$ 88	TRIPLET, inédit
	Immatures	63	560 $\pm$ 82	
<b>Russie</b>	Mâles reproducteurs	11	584	BIANKI, 1977
	Femelles reproductrices	16	588-656 (moyenne 616)	BIANKI, 1977
	Mâles	5	495-510	DEMENT'EV et GLADKOV, 1969
	Femelles	5	468-522	
	Mâles	10	495-511	KOZLOVA, 1961
	Femelles	12	509-529	
	Mâles	13	519 (430-600)	BIANKI, 1977
	Femelles	15	521 (412-632)	
	Mâles	30	495,6 $\pm$ 29,8	LAMBECK <i>et al.</i> , 1995
	Femelles	28	530,3 $\pm$ 39,8	
<b>Banc d'Arguin (Mauritanie)</b>	Immatures	5	387,4 (291-472)	SWENNEN, 1990





De nombreuses données (**tableau V**) permettent de préciser la masse des oiseaux en fonction de leur âge, mais il manque souvent des informations sur leur sexe et la période de l'année.

### 1.3.3. Relation masse/état physiologique des oiseaux

La masse totale est un bon indicateur des réserves graisseuses (DURELL *et al.*, 2001b). Des adultes de 500 g doivent avoir un indice lipidique (quantité de lipides sur poids total exprimée en pourcentage) en hiver de 13,8 et de 12,6 au printemps (MINTON, 1975 ; JOHNSON, 1985). Peu avant la migration, les réserves de graisse comprennent une couche sous-cutanée de plus de 4 mm sur l'ensemble des muscles pectoraux, une couche sous-cutanée d'1 mm d'épaisseur sur les parties abdominales, de grands dépôts de graisse dans le mésentère et autour du gésier (DURELL *et al.*, 2001b). La masse totale des oiseaux est ainsi un bon indicateur de l'épaisseur des muscles pectoraux qui sont la réserve majeure de protéines (DURELL *et al.*, 2001c).

### 1.3.4. Les variations quotidiennes

Chez un Huîtrier pie captif se nourrissant de Moules communes, la perte de poids était de 0,16 g par minute en raison de la défécation et de 0,07 g/min par les glandes nasales, ce qui est équivalent à une perte de 13,8 g/h, soit un peu plus que les 11,5 g/h pendant les 4 premières heures sur un reposoir, puis cette perte est de 2,68 g/h en moyenne ensuite, quel que soit le jour ou la saison (KERSTEN et VISSER, 1996b). Un Huîtrier pie captif perd 30 g en une journée s'il n'a pas mangé (KERSTEN et PIERSMA, 1987), valeur similaire à celle d'un oiseau cou-

vant ses œufs (KERSTEN et VISSER, 1996b). Cette valeur concerne également les oiseaux qui arrivent sur le reposoir avec un tube digestif vide (ZWARTS *et al.*, 1996d). La perte de masse est 4,3 fois plus importante chez les oiseaux ayant un contenu stomacal que chez les oiseaux n'ayant pas mangé. Dix pour cent de la perte de poids sont dus à la déshydratation.

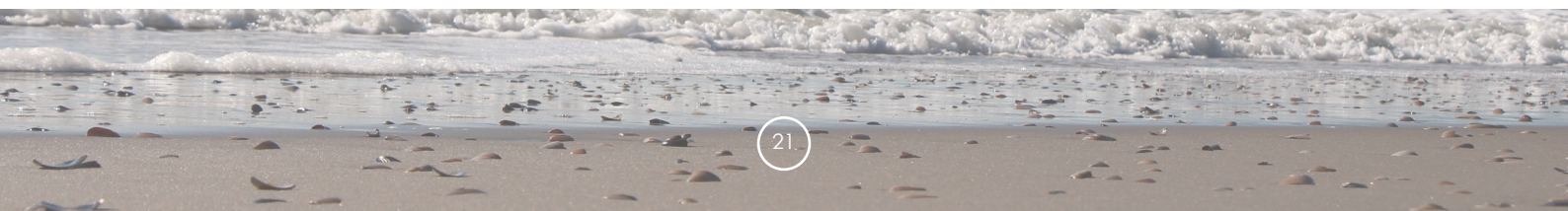
### 1.3.5. Les variations liées aux vagues de froid

La masse des oiseaux diminue très fortement pendant les périodes de vague de froid (**tableau VI**). La masse létale (à partir de laquelle les oiseaux meurent) est de 284 g (DARE, 1977). Cependant, elle est plus élevée dans deux études réalisées en mer des Wadden (**tableau VII**). Quand la masse d'un Huîtrier pie descend en dessous de 75 % de son poids habituel, il doit se déplacer dans d'autres régions pour y trouver de meilleures conditions d'alimentation (CALDOW *et al.*, 2007a). Ceci est conforme aux prédictions de STILLMAN *et al.* (1996a) qui trouvent que les oiseaux meurent avec une masse de 300 g pour les juvéniles, de 340 g pour les subadultes de 2 à 4 ans et de 350 g pour les adultes de plus de 4 ans, ce qui correspond à des valeurs comparables à celles fournies par DARE (1977) et ZWARTS *et al.* (1996e), pour une masse initiale de 486 g. Ceci implique que les oiseaux disposent, avant les grands froids, du stockage de 136 g de lipides pouvant être utilisés comme source d'énergie. Les oiseaux peuvent perdre 38 % de leur masse corporelle par rapport à des hivers normaux, tandis que leur masse sèche sans cendres perd 35 % de sa valeur (MARCSTRÖM et MASCHER, 1979).

**Tableau VI**

Comparaison entre la masse des oiseaux hors vague de froid et pendant une vague de froid.

	N	Adultes	Subadultes	1 <sup>ère</sup> année	Non précisé	Références
Hors vague de froid	416	567,9	529,6	494,7		LAMBECK <i>et al.</i> , 1995
Pendant vague de froid	380	348,7	337,6	305,6		
Hors vague de froid					527	SIEBERT <i>et al.</i> , 2012
Pendant vague de froid					396,6 (288,7-586)	



**Tableau VII**

Comparaison entre la masse moyenne habituelle des oiseaux (extrait de SWENNEN et DUIVEN, 1983) et la masse des oiseaux pendant une vague de froid sur l'île de Texel (Pays-Bas), d'après STOCK *et al.*, 1987a).

	Masse moyenne en période normale	Masse moyenne des oiseaux morts pendant la vague de froid		Différence (%)	Différence (%)
		STOCK <i>et al.</i> , 1987a	SWENNEN et DUIVEN, 1983		
<b>Adultes</b>	567,9	352,7	348,7	37,9	38,6
<b>Subadultes</b>	529,6	335	337,6	36,7	36,3
<b>Juvéniles</b>	494,7	316,9	305,6	35,9	38,2

La différence de masse par rapport à des situations normales a été analysée de manière fine chez les mâles et les femelles des différentes classes d'âge (SWENNEN et DUIVEN, 1983). Les masses moyennes des oiseaux amaigris sont plus élevées chez les femelles que chez les mâles mais la différence n'est réelle au plan statistique qu'entre mâles et femelles adultes (**tableau VIII**). Les premiers oiseaux meurent de faim au bout de trois jours et pratiquement tous meurent au bout de 10 jours (HULSCHER, 1989).

**Tableau VIII**

Masse des oiseaux trouvés morts amaigris lors d'une vague de froid selon l'âge et le sexe des oiseaux (d'après SWENNEN et DUIVEN, 1983).

	Mâles			Femelles		
	Poids	Écart-type	N	Poids	Écart-type	N
<b>Juvéniles</b>	284,44	36,40	9	313,12	23,58	16
<b>Subadultes</b>	334,9	24,33	59	341,36	32,87	42
<b>Adultes</b>	341,42	26,22	110	354,35	27,41	144

Lors d'une vague de froid, la perte de masse est une conséquence d'une quasi-disparition des lipides et d'une réduction de la masse des organes, en particulier du foie (**tableau IX**), ce qui est accompagné d'une forte perte des indices lipidique et musculaire (**tableau X**).





**Tableau IX**

Moyennes et plages des masses totales et des fractions corporelles dans le groupe témoin et le groupe d'Huîtres pie morts de faim. Valeurs en grammes sauf indication contraire (MARCSTRÖM et MASCHER, 1979).

	Groupe de contrôle (n=6)		Groupe affamé (n=6)	
<b>Corps total</b>	494	(472,2 – 539,2)	308	(291,9 – 324)
<b>Corps sec</b>	154,8	(134,4 – 173,7)	74,8	(69,3 – 78,6)
<b>Corps sec sans graisse</b>	109,8	(100,7 – 126,7)	10,8	(65,3 – 74,3)
<b>Masse grasse totale</b>	45,4	(22 – 73,1)	4	(3,8 – 4,3)
<b>Masse grasse totale (%)</b>	9,3	(4,3 – 15,3)	1,3	(1,3 – 1,4)
<b>Graisse corporelle sèche (%)</b>	28,8	(16,4 – 42,1)	5,4	(4,8 – 5,7)
<b>Eau dans un corps sans graisse (%)</b>	71,1	(70,6 – 72,1)	71,9	(70 – 73,5)
<b>Foie, total</b>	14,1	(11,1 – 16,7)	5,7	(5 – 7,1)
<b>Masse sèche du foie</b>	4,1	(3,1 – 4,8)	1,5	(1,2 – 1,9)
<b>Foie, masse sèche sans graisse</b>	3,3	(2,6 – 3,9)	1,3	(1,1 – 1,9)
<b>Graisse du foie</b>	0,8	(0,5 – 1)	0,2	(0,15 – 0,22)
<b>Graisse du foie en % de la masse sèche</b>	18,3	(16,5 – 20,2)	12,4	(10,6 – 13,7)
<b>Eau dans la masse hépatique sans matières grasses en %</b>	75	(73,2 – 75,9)	75,9	(74,2 – 78,4)

**Tableau X**

Indices de la condition corporelle des Huîtres pie dans l'est de l'Écosse en janvier – février 1979 et 1982, d'après DAVIDSON et EVANS (1982).

	Ythan (normal)	Ythan (vague de froid)	Ythan (vague de froid)
	N = 1	N = 8	N = 5
<b>Masse corporelle totale (g)</b>	586	365,5 ± 33,6	394 ± 33,4
<b>Masse maigre (g)</b>	542,2	361,8 ± 33,2	391,9 ± 33,6
<b>Indice lipidique (%)</b>	7,48	1 ± 0,22	0,54 ± 0,1
<b>Indice musculaire (%)</b>	5,7	2,12 ± 0,42	2,73 ± 0,19





# 2

## Chapitre

# Les proies, les approches de la prédation

Qu'on les considère au niveau du genre ou des espèces, les Huîtres consomment une large gamme de proies qui présentent différents modes de vie dans des environnements intertidaux et terrestres. Néanmoins, il existe des similitudes dans les façons dont ils exploitent leurs proies, lesquelles sont discutées dans ce chapitre. Si les proies principales sont la Moule commune et la Coque commune, de nombreuses autres espèces entrent dans le régime alimentaire, soit comme proies principales à certains moments de l'année, soit comme proies secondaires. Ce chapitre décrit les grandes lignes de la prédation avant d'aborder plus en détail l'importance de la consommation des proies principales dans le **chapitre III**.

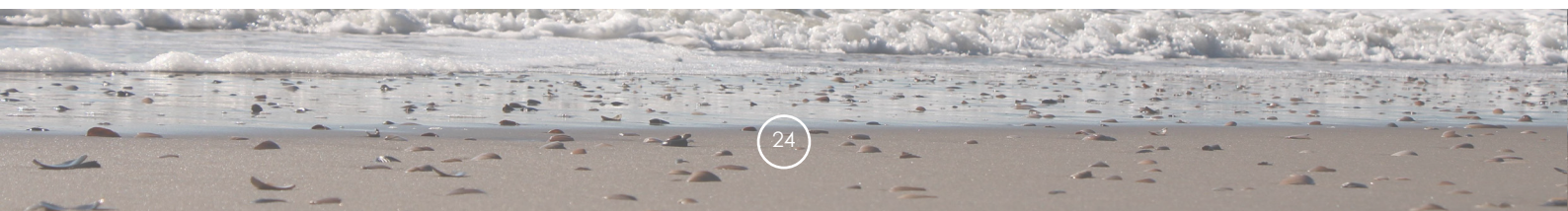


### II.1. La liste des proies

Les Huîtres pie ont évolué en se spécialisant sur les Mollusques (HULSCHER, 1996) et consomment préférentiellement *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* et, sur les estrans rocheux, *Patella* spp., *Littorina littorea*, *Littorina* spp. (SAFRIEL, 1985 ; ANNEZO et HAMON, 1989 ; ENS *et al.*, 1992, 1996b, 2004a ; GOSS-CUSTARD, 1996 ; LAURO et NOL, 1995 ; BOATES et GOSS-CUSTARD, 1989, 1992 ; ORR, 2013). Leur corps puissant et leur bec solide permettent de casser la coquille des bivalves qui vivent à la surface du substrat ou à sa proximité, comme les Coques communes et les Moules communes (HEPPLESTON, 1971b ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977a, 2006 ; ENS *et al.*, 1996a ; HULSCHER, 1996). Les Huîtres pie consomment également des Mollusques dotés de coquilles plus fines et moins résistantes comme *Scrobicularia plana*, *Macomangulus tenuis* et, bien que sa coquille soit plus résistante, *Donax vittatus* (BOATES et GOSS-CUSTARD, 1989, 1992 ; GITTINGS et O'DONOGHUE, 2015),

qui se protègent des prédateurs en s'enfonçant dans le sédiment.

Le régime alimentaire de l'Huître pie est généralement abordé par observation directe. Il a été également étudié, par le passé, par l'analyse des contenus stomacaux. En particulier, des études ont été menées sur les oiseaux prélevés sur différents sites du Royaume-Uni au cours des années 1960 et au début des années 1970, quand il était avancé que les Huîtres pie consommaient des quantités importantes de bivalves commercialisables. DARE et MERCER (1973) ont analysé le contenu stomacal de 2 308 oiseaux prélevés au cours de la période 1962-1968 à Morecambe Bay. Les Moules communes y constituent la proie quasi-exclusive et le régime alimentaire ne varie ni de manière saisonnière, ni de manière annuelle, ni en fonction de l'âge et du sexe des oiseaux alors que, sur les zones sablo-vaseuses, le régime comporte essentiellement la Coque commune et la Telline







**Figure 13** Le marquage des oiseaux avec des bagues de couleur a considérablement amélioré l'acquisition de résultats en permettant de suivre individuellement des individus sur de longues périodes © JOHN GOSS-CUSTARD.

de la Baltique, espèce qui a été consommée régulièrement après l'effondrement des densités de Coques communes consécutivement à l'hiver très rigoureux de 1963. Quelques oiseaux consomment également des Crabes enragés (*Carcinus maenas*) et des Crevettes grises (*Crangon crangon*), mais, très peu d'Annélides polychètes sont retrouvés car ils sont digérés très rapidement et leur présence, sous forme de soies ou de mandibules, n'est détectée qu'avec des loupes binoculaires.

En hiver, les oiseaux peuvent également se nourrir de vers de terre et, pendant la période de reproduction, de ce même groupe animal, ainsi que de tipules *Tipula* spp. (HEPPLESTON, 1971b). Les oiseaux qui se nourrissent de Néreis et de Scrobiculaires à marée basse sont souvent vus dans les champs à marée haute, à la recherche de proies terrestres (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1983).

La liste établie (**tableau XI**) est fondée en grande partie sur des observations directes sur le terrain, mais également sur l'analyse de restes de proies après le passage des oiseaux. Les proies peuvent également être identifiées à partir des contenus stomacaux d'oiseaux trouvés morts, bien que dans ce cas, il puisse y avoir un biais méthodologique car ils peuvent avoir consommé certaines proies uniquement parce qu'ils étaient dans l'impossibilité de capturer leurs proies habituelles.

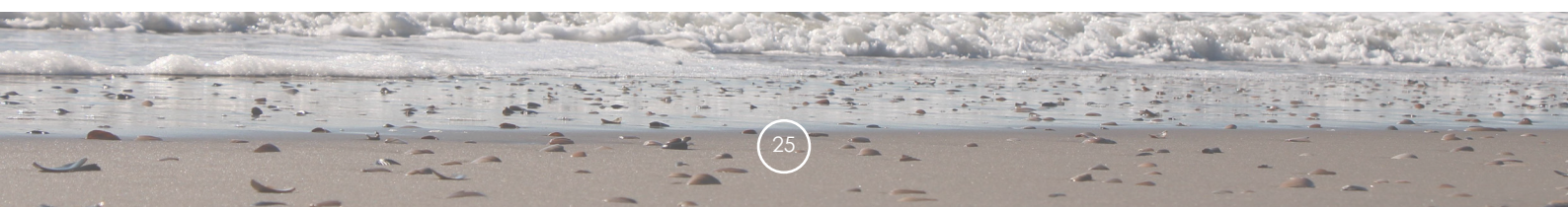


Tableau XI

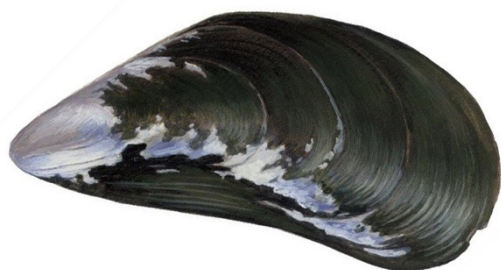
Espèces consommées. Ne sont présentés que les sites où la liste des espèces consommées a été clairement établie.

Espèces	Wash (WOODWARD <i>et al.</i> , 2015)	Morecambe Bay (DARE et MERCER, 1973) ; banc de Moules communes (n = 1247 contenus stomacaux)	Morecambe Bay (DARE et MERCER, 1973) ; banc de sable avec Moules com- munes (n = 283 contenus stomacaux)	Morecambe Bay (DARE et MERCER, 1973) ; banc de sable (258 contenus sto- macaux)	Morecambe Bay (DARE et MERCER, 1973) ; zones végétalisées (181 contenus stomacaux)	Côte allemande de la mer du Nord (SCHWEMMER et <i>al.</i> , 2012), (% de tubes digestifs avec présence de la proie)	Contenus stomacaux (en % de 115 oiseaux trouvés dans le Nord-Est de la mer des Wadden pendant une vague de froid. De nombreux contenus sto- macaux contiennent plus d'un type de proies d'après SCHWEMMER <i>et al.</i> , 2014		Baie du Mont Saint-Mi- chel, France. Expression des résultats en % de présence dans les fèces (de SMET <i>et al.</i> , 2013)
							Arum (n = 51)	Büsum (n = 64)	
Polychètes	X				0,4	50			73,3
<i>Hediste diversicolor</i>	X					29,2	5,9	3,1	
<i>Scoloplos armiger</i>	X						0	1,6	
<i>Pygospio elegans</i>	X								
<i>Spio martinensis</i>	X								
<i>Arenicola marina</i>	X					20,8	3,9	4,7	
<i>Nephtys hombergii</i>						4,2			
<i>Lanice conchilega</i>							2	9,4	
Oligochètes						41,7			
<i>Lombricus sp.</i>					97,8				
Mollusques						54,2			
<i>Mytilus edulis</i>	X	97,9	78,8	5,0		8,3	7,8	3,1	
<i>Cerastoderma edule</i>	X	1,5	19,8	68,6		20,8	3,5	37,5	
<i>Macoma balthica</i>	X	0,7	6,4	41,1		25			
<i>Mya arenaria</i>						4,2	2	1,6	
<i>Ensis ensis</i>							2	4,7	
<i>Abra alba</i>									6,7
<i>Nucula sp.</i>									6,7
Bivalve non identifié					1,2		0	7,8	
Gastéropodes						33,3			
<i>Peringia ulvae</i>						29,2	3,9	1,6	
<i>Littorina littorea</i>		1,4	4,6	1,5		12,5	5,9	10,9	
Crustacés non identifiés							5,9	3,1	
<i>Carcinus maenas</i> ou sp.		0,2	0,3	9,3					53,3
<i>Crangon crangon</i>		<0,1	0,7	7,0					
<i>Ligia oceanica</i>		<0,1							
Amphipode sp.					0,8				33,3
<i>Ostracode sp.</i>									73,3
Copépode sp.									13,3
Insectes						66,7			
<i>Carabus sp.</i>						41,7			
Coléoptères non identifiés					1,1		3,9	0	
<i>Hymenoptera sp.</i>						4,2			
Diptères					13,3				
Lépidoptères					11				
Dermaptères					0,5				
Insectes non identifiés							2	4,7	
Larves non identifiées						12,5			
Poissons							0	3,1	
Matériel végétal						66,7	23,5	26,5	
Graines						20,8			
Divers						4,2	3,9	1,6	
Gravillons							43,1	25	
Vide							37,3	25	





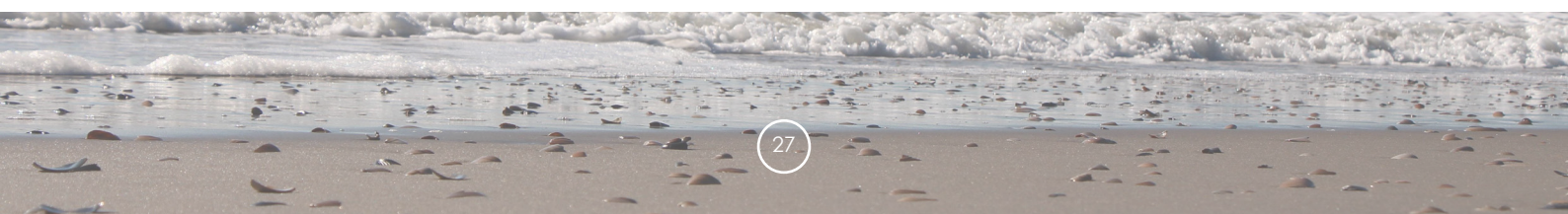
Les **figures 14 à 20** présentent les principales espèces consommées. Les deux premières, la Moule commune et la Coque commune, sont également très appréciées des êtres humains et on comprend ainsi pourquoi autant d'efforts ont été fournis pour connaître l'impact de la prédation sur ces espèces à forte valeur commerciale. La composition du régime alimentaire est corrélée à l'efficacité des oiseaux à capturer et à consommer ces proies (WANINK et ZWARTS, 1996).



**Figure 14** La Moule commune *Mytilus edulis* (photos GEMEL) : une des principales proies de l'Huître pie. Elle est essentiellement présente dans la zone intertidale, sur l'ensemble des substrats rocheux de l'Atlantique, de la Manche et de la mer du Nord, mais également sur des bouchots où elle est pratiquement inaccessible à l'Huître pie. Sa croissance est conditionnée par la salinité, la température, mais également la position sur le platier. Les Moules communes les plus hautes placées sont plus rarement baignées par les eaux marines, se développent moins bien et restent de taille inférieure aux individus situés plus bas sur l'estran (DIDIER LAURENT, LAMARE et MÜLLER in : DORIS, 27/03/2021 : *Mytilus edulis* LINNAEUS, 1758, <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/581>).



**Figure 15** La Coque commune *Cerastoderma edule* (photos GEMEL) : l'autre proie principale des Huîtres pie. Elle est présente dans les substrats sableux à sablo-vaseux des estuaires et des baies de l'Europe du Nord et de l'Ouest. Sa profondeur d'enfouissement n'est jamais supérieure à 3 à 5 cm selon la taille des coquillages parce que les deux siphons nécessaires à l'alimentation et à la respiration sont courts et passifs. La Coque commune a besoin d'être recouverte par la marée chaque jour afin de pouvoir se nourrir. Elle est très sensible aux vagues de chaleur mais résiste assez bien aux vagues de froid de courte durée.





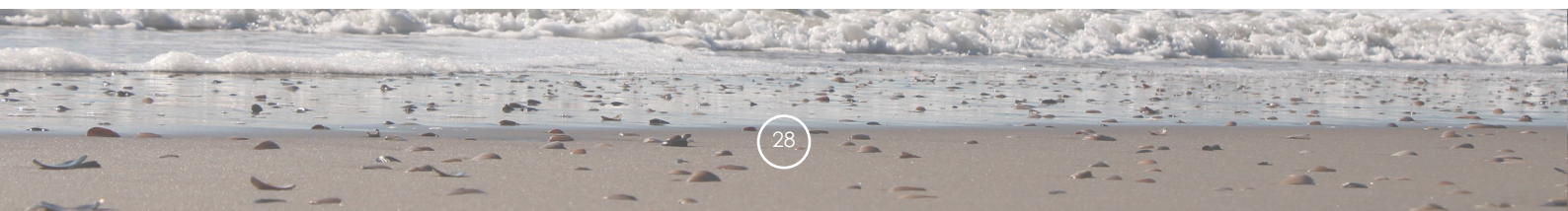


**Figure 16** La Telline de la Baltique *Macoma balthica* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranchesbis/bivalves4.html>)

Ce petit coquillage est noté sur les côtes de la Manche et de la mer du Nord, et globalement dans la partie nord de l'Atlantique. Les Tellines de la Baltique s'enfouissent dans le substrat en fonction de la température et disposent donc de longs siphons actifs leur permettant de rechercher leur nourriture en surface. De ce fait, elles sont peu ou pas accessibles aux Huîtres pie en hiver. La coquille peut être de différentes couleurs, de rose à jaune en passant par des teintes grisâtres. À noter sur la photographie de droite les deux siphons.



**Figure 17** La Scrobiculaire *Scrobicularia plana* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranchesbis/bivalves4.html>) est présente le long des côtes de la Norvège jusqu'au Sénégal. Proie moins fréquente que les trois précédentes dans le régime alimentaire, elle est également peu consommée par les êtres humains. Présente dans des substrats vaseux à sablo-vaseux, elle dispose d'un long siphon qui permet aux individus adultes de rester, en période hivernale, hors d'atteinte du bec des Huîtres pie (SCOUPPE, ZIEMSKI et MÜLLER in : DORIS, 21/01/2021 : *Scrobicularia plana* (DA COSTA, 1778), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/2060>). Sur la droite, la trace caractéristique du siphon sur le sédiment, en forme d'étoile ou de patte d'oie.







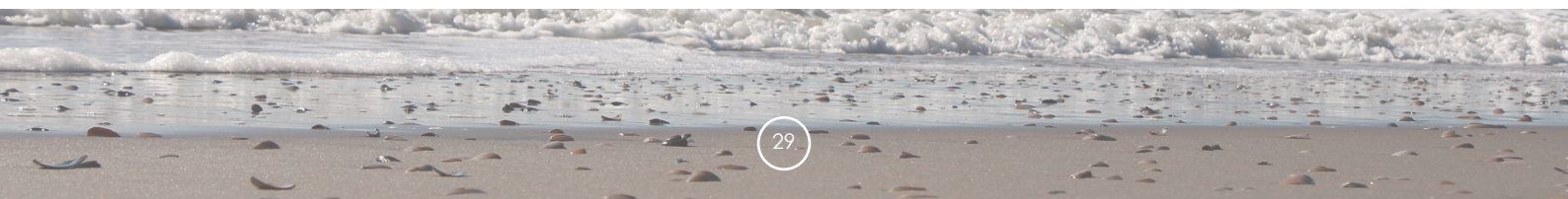
**Figure 18** La Mye commune *Mya arenaria* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranches/bivalves5.html>) est répandue sur les rivages de la Manche, de la mer du Nord et de la Méditerranée. Elle vit dans des substrats vaseux à sablo-vaseux et peut s'enfouir à de grandes profondeurs, la mettant à l'abri des prédateurs. Elle reste une proie peu fréquente.



**Figure 19** L'Huître plate *Ostrea edulis* n'est plus que ponctuellement présente, à l'état naturel, sur les côtes d'Europe occidentale. Par contre l'Huître du Pacifique *Crassostrea gigas* se répand, notamment dans la mer des Wadden, ce qui n'est pas sans conséquence sur la macrofaune benthique et donc sur le comportement des Huîtres pie en recherche alimentaire (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranches/bivalves5.html>)



**Figure 20** La Néréis *Hediste diversicolor* ([http://nature22.com/estran22/vers/annelides/annelides\\_errants.html#nereis](http://nature22.com/estran22/vers/annelides/annelides_errants.html#nereis)) peuple les substrats vaseux (photo de droite PATRICK TRIPLET) et donc calmes des estuaires et des baies de la mer Baltique à la Méditerranée. Elle est surtout accessible aux Huîtres pie en dehors de la période hivernale, lorsqu'elle reste proche de la surface des sédiments.







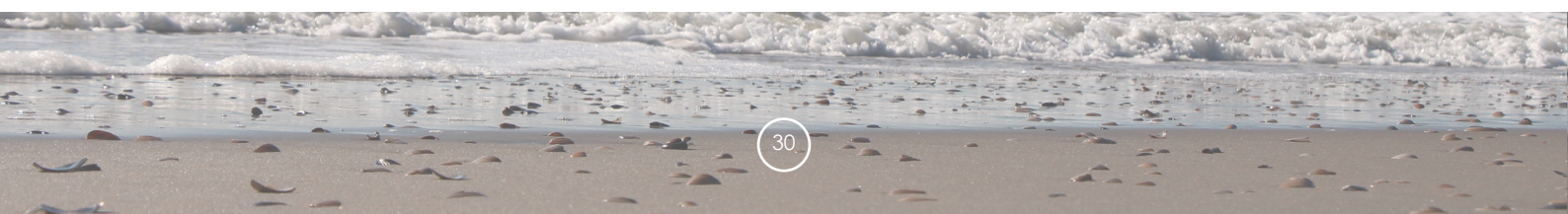
## II.2. La spécialisation sur les espèces

Les Huîtres pie tendent à se spécialiser sur une gamme limitée d'espèces proies (tableau XII). Le régime et la stratégie alimentaire varient selon leurs classes d'âge et de sexe. Ceux qui consomment des Mollusques se spécialisent avec une seule technique, ou stratégie alimentaire, pour accéder à la chair à l'intérieur des coquilles, pendant de longues périodes de temps, parfois pendant plusieurs années. Ils ont développé différentes techniques pour ouvrir les coquilles et enlever la chair, ce qui rend pratiquement toutes les tailles consommables (HULSCHER, 1982 ; WANINK et ZWARTS 1985, 1998). Dans l'estuaire de l'Exe, par exemple, les Huîtres pie adultes se spécialisent sur quatre espèces qui varient grandement dans leur taille et leur apport énergétique (BOATES et GOSS-CUSTARD, 1992) : le Bigorneau *Littorina littorea*, la Néreis *Hediste diversicolor*, la Scrobiculaire *Scrobicularia plana* et la Moule commune *Mytilus edulis*.

Le choix d'un mode de recherche dépend grandement de la meilleure façon de surmonter les défenses anti-prédateurs des proies recherchées. Ces défenses ne sont pas totalement efficaces car les proies doivent, de temps en temps, remplir leurs fonctions vitales telles qu'évacuer les déchets de la digestion ou se nourrir, ce qui inévitablement les expose au risque d'être attaquées par un prédateur à la surface du substrat. Par exemple, l'Arénicole *Arenicola* spp. vit dans des terriers trop profonds pour le bec de l'Huître pie et se nourrit de sédiments dont elle extrait la matière organique. Quand son tube digestif est plein, elle doit se retourner dans son terrier pour déféquer (figure 21), sinon cela bloquerait celui-ci, empêcherait l'eau chargée d'oxygène de l'atteindre et elle suffoquerait. C'est à ce moment que des oiseaux comme l'Huître pie et la Barge rousse (*Limosa lapponica*) ont l'opportunité momentanée de la capturer (SMITH, 1975 ; ZWARTS *et al.*, 1996f).



Figure 21 Tortillons correspondant à la défécation des Arénicoles © ALAIN PONSÉRO.





**Tableau XII**

Pourcentage de Moules communes, de Coques communes et d'autres proies dans le régime alimentaire de l'Huître pie, selon la biomasse consommée.

Localisation	Date	Moules communes (%)	Coques communes (%)	Autres (%)	Références
Mer des Wadden (Pays-Bas)	Octobre 1983	25	74	1	ENS <i>et al.</i> , 2006
Mer des Wadden (Pays-Bas)	Février 1984	32	60	8	ENS <i>et al.</i> , 2006
Mer des Wadden (Pays-Bas)	Mars 1984	27	70	3	ENS <i>et al.</i> , 2006
Mer des Wadden (Pays-Bas)			80	20	ATKINSON <i>et al.</i> , 2010
Mer des Wadden (Pays-Bas)			60	40	VAN DE POL <i>et al.</i> , 2010a
Estuaire de l'Exe (Royaume-Uni)	Hivers 1986-1991	93	7	0	DURELL <i>et al.</i> , 1993
Estuaire de l'Exe (Royaume-Uni)	Hivers 1986-1991	94	5	1	DURELL <i>et al.</i> , 1993

La spécialisation est ainsi accompagnée d'une grande flexibilité qui permet, au cours d'une même séquence, de capturer des proies de tailles différentes, et au cours d'une période déterminée, de passer d'une proie à une autre.

Le mélange spécialisation et flexibilité n'est pas réduit aux Huîtres pie (SUTHERLAND *et al.*, 1996). Pendant la saison de reproduction, les Huîtres de Corée se nourrissent, sur l'île de Yubu, sur des vasières contiguës aux zones de reproduction, plutôt que le long de la marée descendante, comme ils le font le reste de l'année (LEE *et al.*, 2018). Les oi-

seaux montrent une stratégie alimentaire flexible qui se traduit par des changements de site, de comportement alimentaire et de proies, afin d'obtenir le meilleur succès possible. Plusieurs méthodes de piquage et de forage sont utilisées pour capturer des polychètes sur les vasières, tandis qu'une seule méthode de piquage est employée essentiellement sur l'estran où les gastéropodes et les bivalves sont les proies principales (tableau XIII).

**Tableau XIII**

Comparaison du comportement de recherche de nourriture de l'Huître de Corée par type de site d'alimentation pendant la saison de reproduction en 2016 sur l'île de Yubu, en Corée (LEE *et al.*, 2018).

Technique de recherche de proies	Type d'habitat d'alimentation		Statistiques (test de Mann Whitney U)
	Marée descendante (n=81)	Vasière ouverte (n=21)	
Marche (pas/min)	62,33 ± 3,20	86,64 ± 5,09	U = 465,0 ; P < 0,05
Recherche de proies (tentatives/min)	16,59 ± 0,79	19,02 ± 1,29	U = 685,0 ; NS
Simple piquage	72,55 ± 3,90	49,53 ± 4,84	U = 447,0 ; P < 0,05
Multi-piquage	23,83 ± 3,57	45,54 ± 4,96	U = 418,5 ; P < 0,05
Sondage profond	2,39 ± 0,65	4,93 ± 1,22	U = 189,5 ; P < 0,05
Succès alimentaire (proies/min)	2,30 ± 0,18	0,58 ± 0,08	U = 189,5 ; P < 0,05



Les Huîtres de Finsch sont adaptés à la capture de bivalves estuariens alors que l'Huître variable a évolué pour se spécialiser sur des espèces proies trouvées dans des environnements rocheux, tels que les patelles et les chitons. La distribution de ces deux espèces se chevauche peu, en raison de leur adaptation à ces différents types de proies. L'Huître des Îles Chatham présente un comportement intermédiaire en lien avec sa morphologie,

ce qui le place entre le petit Huître de Finsch et le grand Huître variable. Sa flexibilité comportementale lui permet de s'alimenter efficacement dans des environnements allant des plages sableuses et graveleuses à des littoraux rocheux. L'utilisation différentielle des habitats a d'ailleurs, selon BAKER (1974), fortement contribué à la spéciation des Huîtres de Nouvelle-Zélande.



### II.3. Mode de recherche de proies

Les oiseaux utilisent soit la vision, soit le toucher pour chercher leurs proies, bien que les indices précis émanant de la proie sur laquelle ils dirigent leurs attaques sont loin d'être complètement compris. Les oiseaux sélectionnent les espèces en fonction de leur accessibilité (HULSCHER, 1982), car certaines sont capables de s'enterrer à des profondeurs différentes et des classes de tailles peuvent être hors de portée du bec (LEOPOLD *et al.*, 1989 ; ZWARTS et WANINK, 1991).

Les proies qui vivent à la surface du sédiment ou du substrat, telles que les Moules communes ou les patelles, sont protégées par des coquilles épaisses et sont considérées comme étant caparçonnées (ZWARTS *et al.*, 1996g). Le comportement de recherche pendant la période diurne suggère que les Huîtres pie utilisent la vue pour ce type de proies.

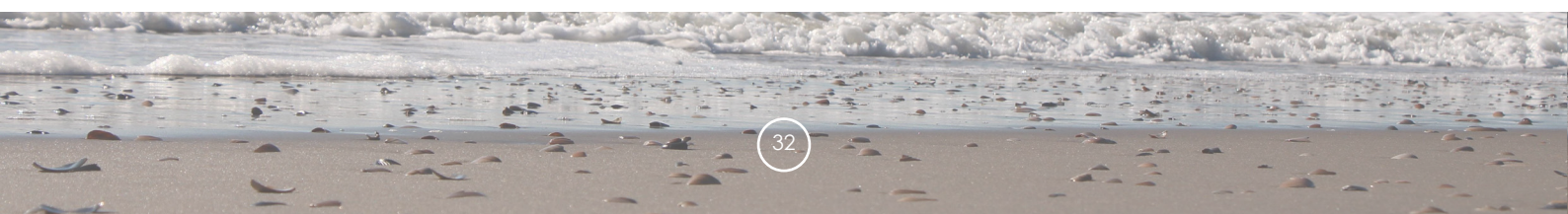


### II.4. Succès de capture

Une des raisons pour lesquelles autant de recherches de terrain ont été menées sur les Huîtres pie est qu'il s'agit d'une espèce particulièrement intéressante pour mesurer le rythme avec lequel les proies sont consommées. Le rythme de consommation ou succès de capture (*feeding rate*) est important pour améliorer notre compréhension du comportement et de l'écologie alimentaire, non seulement chez les Huîtres pie, mais également chez de nombreuses espèces d'oiseaux. Le succès de capture est généralement défini comme le nombre de proies consommées pendant un intervalle de temps de recherche active de nourriture, ce qui exclut le temps consacré à des

activités non alimentaires, comme le repos et l'entretien du plumage. L'unité de temps est souvent la minute.

L'abondance d'une proie dans un environnement alimentaire est un facteur essentiel affectant le succès de capture. La réponse fonctionnelle décrit comment le succès de capture change quand la densité des proies augmente et prend différentes formes (HOLLING, 1959). Par exemple, dans le Wash (figure 22), le succès de capture de Coques communes augmente rapidement quand la densité augmente jusqu'à environ 250 Coques communes/m<sup>2</sup> et varie peu ensuite (GOSS-CUSTARD, 1977a).





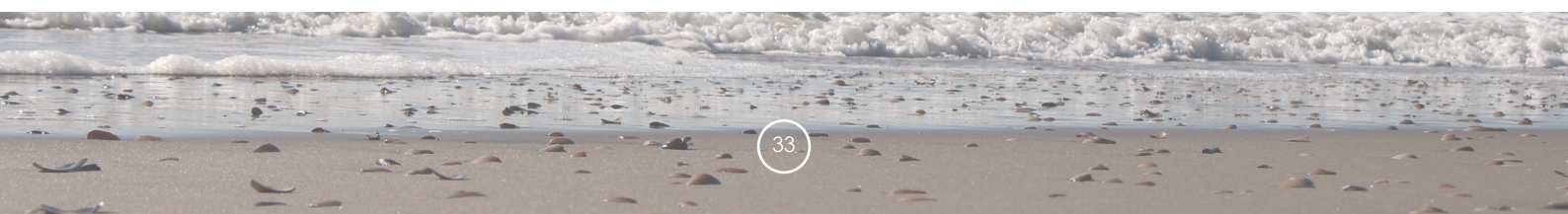


Au-delà de la densité, le succès de capture dépend de la taille des Coques communes (naissain ou coques inférieures à 20 mm).

Chez les Huîtres pie, le succès de capture ne suit pas la forme précise de la réponse de type II décrite par l'équation de disque (HOLLING, 1959) quand les oiseaux se nourrissent de Coques communes (HULSCHER, 1976 ; GOSS-CUSTARD, 1977a et b ; SUTHERLAND, 1980 ; NORRIS et JOHNSTONE, 1998a, b, c), de Moules communes (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006a) ou de Scrobiculaires (WANINK et ZWARTS, 1985). Cette équation suppose que le succès de capture est déterminé par deux facteurs. Le premier est le rythme avec lequel les prédateurs trouvent des proies, ce qu'on appelle le rythme de contacts (*encounter rate*). Le second est le temps que met le prédateur pour capturer, manipuler et consommer chaque proie (= temps de manipulation = *handling time*, voir paragraphe suivant). Quand la densité

de la proie augmente, le rythme de contacts et le succès de capture augmentent. Quand la densité de la proie augmente encore, le succès de capture ralentit et atteint une valeur maximale, ou asymptotique, à partir de laquelle il reste constant en dépit de l'augmentation de la densité de la proie. Ceci est une réponse purement mécanique (un oiseau atteint un seuil de proies consommées qu'il ne peut franchir) à la nécessité de disposer de temps pour rechercher, capturer, ouvrir et consommer une proie.

Dans l'équation de disque, l'asymptote est atteinte quand tout le temps d'alimentation est utilisé pour manipuler les proies de telle sorte qu'une proie est appréhendée immédiatement après que la précédente a été avalée ; un exemple simple est fourni par un pigeon qui picore dans un dépôt de grains de céréales et n'a donc pas besoin d'un temps de recherche.







**Figure 22** Le Wash. Photo page précédente : zone intertidale du Wash avec à l'horizon des pêcheurs à pied © John Goss-Custard. Photo : autre aspect du Wash dont l'immensité et le substrat très mou impliquent de nombreux efforts pour étudier les oiseaux © PATRICK TRIPLET.

L'explication de l'asymptote fournie par l'équation de disque a échoué à la fois chez les oiseaux sauvages et les oiseaux captifs. La totalité du temps d'alimentation n'est pas consacrée à la manipulation chez les oiseaux sauvages consommant des Moules communes et ainsi on ne peut pas déterminer le niveau de l'asymptote (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006a). En revanche, le rythme d'ingestion en captivité et pour des oiseaux consommant des Scrobi-

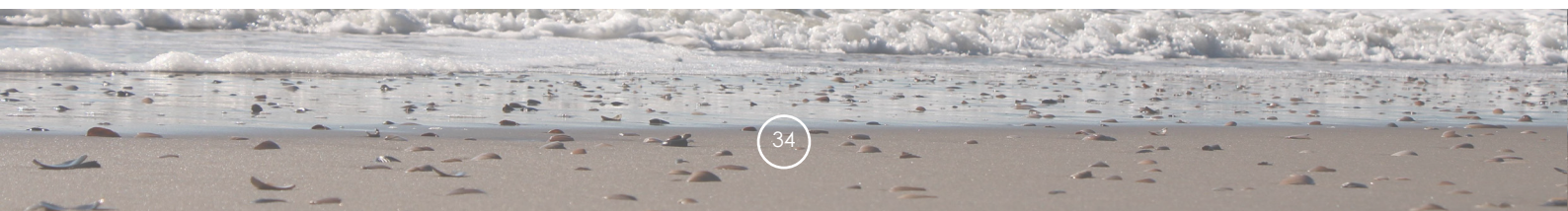
culaires, à de hautes densités de proies, dépasse l'asymptote prédite par l'équation du disque. Ceci se produit parce que les oiseaux sélectionnent de plus en plus des proies plus aisément manipulables au fur et à mesure que la densité augmente. Ce qui veut dire que les oiseaux deviennent plus sélectifs (WANINK et ZWARTS, 2001).



## II.5. Temps de manipulation et de consommation

Le temps de manipulation et de consommation d'une proie est ce que les auteurs de langue anglaise définissent simplement sous le terme de *handling time*. Il est mesuré à partir du moment où un oiseau détecte une proie et en-

treprend de la consommer, ce qui correspond, dans le cas d'un bivalve, à son ouverture et à l'enlèvement de la chair de la coquille. Il augmente rapidement avec la taille de la proie, qu'elle vive à la surface du sédiment ou en profondeur (ZWARTS *et al.*, 1996g). Le





temps de capture et de manipulation inclut :

- (i) le temps consacré à évaluer la vulnérabilité et la valeur de la proie et la décision d'attaquer ou non la proie ;
- (ii) le temps requis pour contrer les défenses de la proie, en l'extrayant du substrat, en insérant le bec entre les valves ou en brisant sa coquille ;
- (iii) le temps pris pour extraire et avaler la chair.

Dans le cas d'un annélide, il inclut le temps que l'oiseau met à l'extraire du substrat.

En fonction du type de proies, le temps peut également comprendre :

- (iv) le temps perdu à manipuler inutilement (*waste handling time*) quand les oiseaux échouent dans la consommation d'une proie qu'ils ont attaquée parce que, par exemple, la coquille s'avère

trop épaisse pour être ouverte (MEIRE et ERVYNK, 1986 ; ZWARTS *et al.*, 1996g) ;

- (v) la surveillance de son environnement pour repérer les oiseaux qui pourraient tenter de voler la proie qu'il ouvre (CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1998, 1999).

En général, le temps de manipulation augmente avec la taille de la proie : les coquilles épaisses des grands bivalves, par exemple, sont ouvertes ou brisées plus lentement que les coquilles fines des plus petites, et le temps nécessaire à l'extraction d'une plus grande quantité de chair est plus grand. La maîtrise et la manipulation des grands annélides à l'entrée de leur terrier peuvent être longues. Le temps de manipulation varie considérablement selon les espèces proies (**tableau XIV**). Bien qu'il s'agisse du Courlis cendré, la **figure 23** illustre les étapes nécessaires à la manipulation et à l'ingestion d'une proie de grande taille.

**Tableau XIV**

Quelques mesures de manipulation (en s) selon le type de proies chez les Huîtriers pie dans l'estuaire de l'Exe (BOATES et GOSS-CUSTARD, 1992).

	N	Temps moyen	Erreur standard	Coefficient de variation	Extrêmes
Moules communes	259	81,6	4,7	93,2	7-728
Bigorneaux	654	57,5	0,9	38,1	19-161
Palourdes	807	29,3	0,8	79,2	2-151
Annélides	787	1,6	0,0	59,5	0,5-9,9



**Figure 23** Une illustration, chez le Courlis cendré, du temps de capture et de consommation d'un Arénicole © JOHN GOSS-CUSTARD.



De nombreux autres facteurs peuvent avoir un impact sur le temps de manipulation (ZWARTS *et al.*, 1996g). Pour une longueur donnée, les proies protégées par un squelette externe, telles que les Moules communes et les Coques communes sont moins rapidement consommées qu'une proie dépourvue de squelette externe comme les annélides. Le temps de manipulation est plus élevé chez les oiseaux qui ouvrent les Moules communes et les Coques communes par martelage, plutôt qu'en insérant le bec entre les deux valves. Le temps de manipulation est également plus long chez les marteleurs ventraux qui arrachent la Moule au substrat puis fracassent la face ventrale (plate) de sa coquille que chez les Huîtres pie qui attaquent la face dorsale de la Moule *in situ* (CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990). Le temps moyen de manipulation chez les marteleurs peut fortement augmenter quand l'oiseau s'affaire sur une coquille trop épaisse pour son bec : ce temps perdu de manipulation qui s'accroît aussi selon la longueur de la Moule commune doit être inclus dans le calcul lorsqu'il s'agit de mesurer la rentabilité des classes de taille (MEIRE et ERVYNCK, 1986 ; CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990 ; ENS et ALTING, 1996a ; MEIRE, 1996a). Les oiseaux consommant des vers et des bivalves enfouis renoncent parfois à attaquer une proie. Le temps de manipulation perdu qui caractérise donc tous les régimes alimentaires demeure toutefois très court

(ENS *et al.*, 1996c). Si dans de nombreuses zones de leur aire de distribution, les Huîtres pie ouvrent principalement les Coques communes par insertion, certains utilisent la technique de martelage en dépit du fait qu'elle nécessite un temps de manipulation plus long (ENS *et al.*, 1996a).

En comparaison avec les proies dotées d'un exosquelette, les temps de manipulation sont très courts pour les proies au corps mou, tels que les Arénicoles et les Néreis. Nul temps perdu à ouvrir une coquille, extraire la chair de l'animal qu'elle protège, ces proies sont consommées d'un coup, dès leur capture sur ou dans le substrat (ZWARTS *et al.*, 1996f). Chez les bivalves enfouis, comme *Scrobicularia*, le temps de manipulation augmente avec la longueur des coquilles et avec la profondeur à laquelle il se terre dans le sédiment (WANINK et ZWARTS, 1985). Les temps de manipulation de ces proies sont donc plus longs en hiver quand elles vivent à de plus grandes profondeurs dans l'estran (ZWARTS et WANINK, 1991). En été, les bivalves vivent plus proches de la surface, ce qui permet de les consommer *in situ* sans qu'il soit besoin de les ramener sur le substrat. Un exemple est fourni par les Tellines de la Baltique qui vivent à de plus grandes profondeurs en hiver qu'en été (READING et MCGRORTY, 1978).

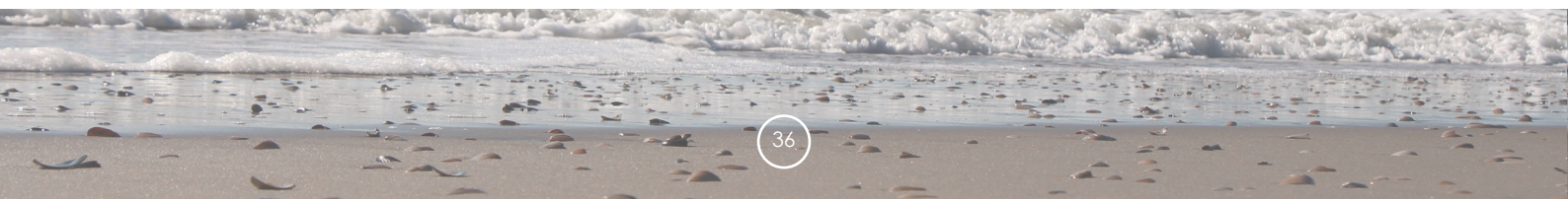


## II.6. Rythme d'ingestion

Connaître le succès de capture n'est généralement pas suffisant. En effet, il existe une énorme différence entre la consommation d'une Coque commune de 15 mm de longueur et celle d'une Coque commune de 30 mm, tout comme il existe une différence entre consommer une proie de grande taille et dix proies de petite taille. Généralement, la recherche est menée pour déterminer comment le rythme de consommation, appelé rythme d'ingestion (*intake rate*), de la chair des espèces proies étudiées, contribue à couvrir les besoins quotidiens des oiseaux en nourriture, gé-

néralement exprimés en énergie (kJ/24 h).

Le rythme d'ingestion est ainsi la somme des apports en matière organique de chaque proie pendant l'unité de temps qui a été définie. Il peut s'exprimer par périodes de 5 minutes, de 1 minute, voire par seconde d'alimentation, cette dernière forme d'expression étant souvent utilisée pour l'établissement des comparaisons d'un site à un autre ou de l'apport d'une espèce proie par rapport à une autre. On parle alors de rythme d'ingestion instantané. Un oiseau avec un rythme d'ingestion





instantané élevé est considéré efficace pour trouver et consommer des proies. Son efficacité alimentaire (*feeding efficiency*) est conditionnée par ses aptitudes individuelles quand il n'est pas soumis à l'interférence due à ses congénères ou à la menace de dérangements ou de prédation par des rapaces ou par des êtres humains se tenant à proximité.

Lorsque les proies sont sensiblement de taille identique, le rythme d'ingestion est le produit du succès de capture par la quantité de matière organique contenue dans chaque proie. Il est très dépendant de la masse des proies et de leur densité (ZWARTS *et al.*, 1996f ; **figure 24**) et de la vitesse de digestion (KERSTEN et VISSER, 1996b).

### Mesurer les apports en matière organique des proies

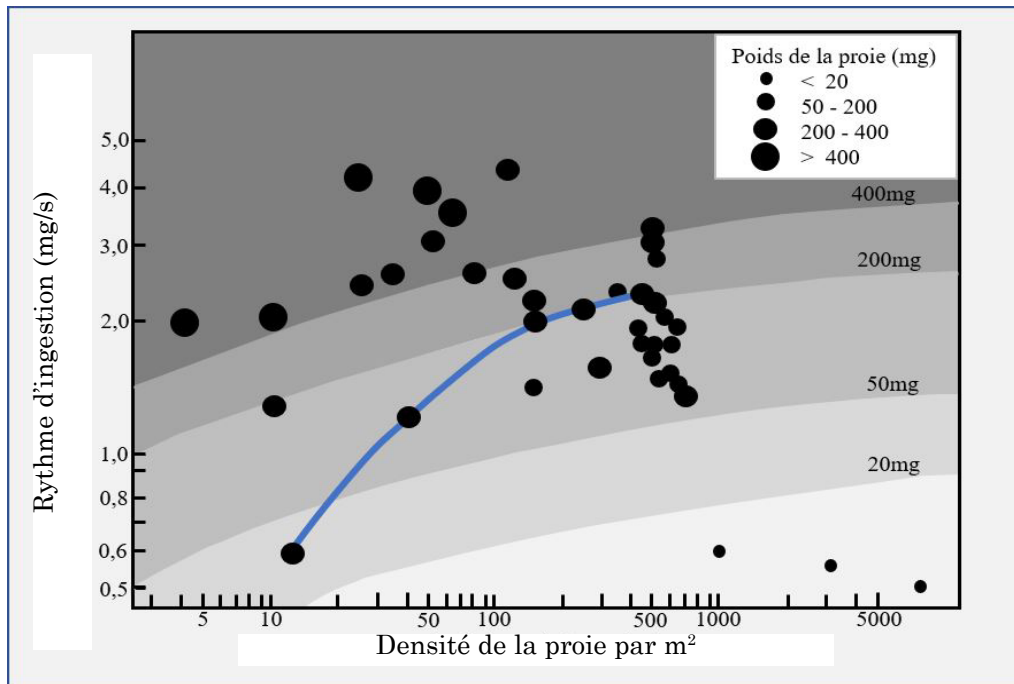
Choisir le moyen approprié de mesurer le contenu en chair des proies est très important ; des erreurs peuvent survenir lors de l'analyse des proies examinées en laboratoire (ZWARTS, 1991). Comme les Huitriers pie ne peuvent pas assimiler les éléments inorganiques d'une proie, le contenu de la chair doit être mesuré de telle façon qu'il inclut essentiellement la matière organique.

Ceci peut être fait de trois manières :

(i) Masse de chair fraîche d'un invertébré récemment prélevé dans la nature. Ceci inclut l'eau qu'il contient et le matériel inorganique de sa structure ou celui que l'animal a ingéré lorsqu'il s'alimentait.

(ii) Masse sèche : l'eau est évacuée de la chair. Ceci est obtenu en séchant la proie jusqu'à un poids stable. La proie est pour cela placée pendant 48 h, et parfois plus, dans une étuve à 70°C. La température est assez élevée pour évaporer toute l'eau mais suffisamment basse pour ne pas consumer le contenu organique de la proie, comme certaines graisses.

(iii) Masse sèche libre de cendres (MSLC) : Elle est mesurée en chauffant la matière sèche à 650 °C pendant deux heures jusqu'à ce qu'il ne reste que le matériel inorganique. À cette température, tout le matériel organique que peut assimiler un oiseau est brûlé. La MSLC est calculée en soustrayant le poids des cendres du poids de la masse sèche. Dans les études sur le rythme d'ingestion, MSLC est largement utilisée comme métrique car elle exclut les éléments qui ne contribuent pas à la valeur alimentaire de la proie, comme les grains de sable ou l'eau contenue par la proie.

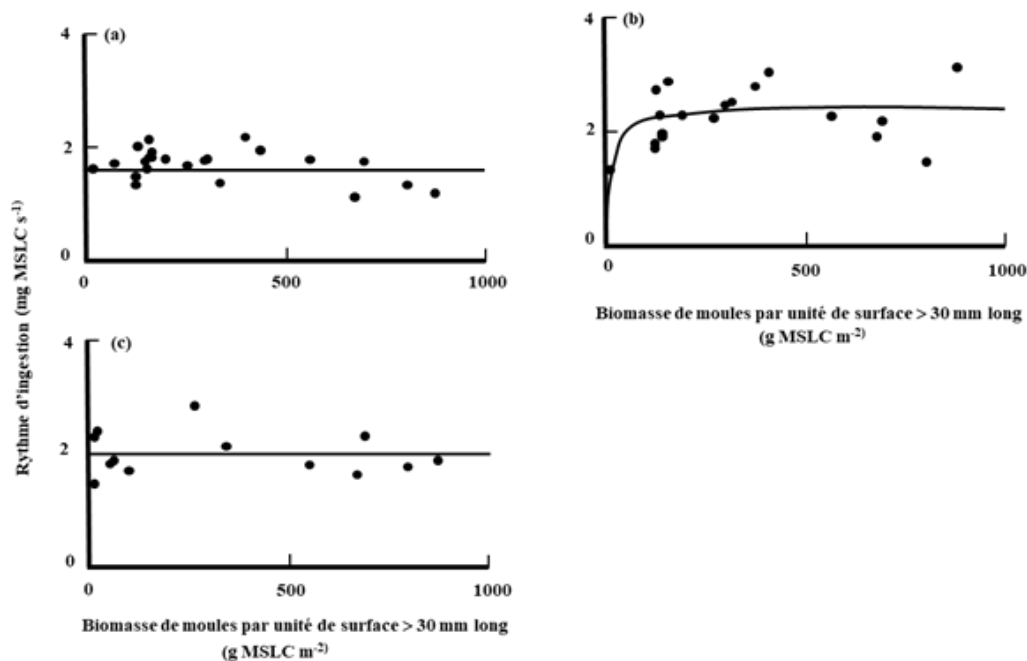


**Figure 24** Rythme d'ingestion des consommateurs de Coques communes en fonction de la densité et de la taille des proies, d'après ZWARTS *et al.*, (1996f).

Parce que nous, êtres humains, pouvons pourvoir à notre besoin quotidien en quelques minutes en allant au supermarché, il nous est facile de négliger le fait que pour les Huîtres pie, tout comme pour les autres espèces animales, la caractéristique critique de la recherche de nourriture est qu'il s'agit d'un processus continu. Ceci s'explique par le fait que la dépense d'énergie à équilibrer par la consommation est elle-même un processus continu limité par le temps. Si un oiseau a besoin de 600 kJ/jour et peut s'alimenter seulement 10 heures par jour, par exemple, il doit atteindre un rythme d'ingestion, pendant le temps de recherche alimentaire, supérieur à 60 kJ/h, ou 1 kJ/min. Comme de nombreux facteurs affectent le rythme avec lequel les Huîtres pie s'alimentent, il n'est pas approprié de penser l'acquisition de nourriture comme une ration quotidienne. La ration quotidienne est une quantité qui ne contient aucune information relative au rythme avec lequel les oiseaux peuvent trouver de la nourriture, au temps qu'ils mettent pour s'alimenter et aux relations avec les congénères ou des individus d'autres espèces. L'incapa-

cité de certains chercheurs à concevoir cela, par le passé, a conduit à des conséquences catastrophiques pour l'Huître pie et d'autres oiseaux estuariens (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2002a, 2004).

Des données extraites de la synthèse sur les rythmes d'ingestion (ZWARTS *et al.*, 1996f) et des études détaillées à Traeth Melynog (SUTHERLAND, 1982 a, b, c, d) montrent que les Huîtres pie sont capables de maintenir le rythme d'ingestion un niveau élevé à des densités de proies nettement inférieures à 50/m<sup>2</sup> si les Coques communes sont de grande taille et contiennent beaucoup de chair. Dans ces conditions, les Huîtres pie peuvent atteindre la valeur classique de 2 mg de masse sèche sans cendres par seconde de recherche alimentaire même si la densité de Coques communes est inférieure à 10/m<sup>2</sup>. Les Huîtres pie peuvent également atteindre un haut niveau de consommation quand les densités de Moules communes sont très basses (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006a). Pour les êtres humains, ces oiseaux sont extrêmement habiles à localiser des proies très rares.



**Figure 25** Réponses fonctionnelles des Huîtres pie inciseurs (a) ou marteleurs sur les faces dorsale (b) ou ventrale (c). Toutes les Moules communes de plus de 30 mm de long sont incluses, y compris celles qui ont des caractéristiques que les Huîtres pie évitent comme celles avec des coquilles épaisses et les Moules communes noires couvertes de balanes dans le cas des marteleurs ventraux. Les rythmes d'ingestion sont calculés en utilisant une valeur standard pour le contenu en chair de chaque classe de taille afin de supprimer la variation due aux changements saisonniers et spatiaux de contenu des proies (d'après GOSS-CUSTARD *et al.*, 2001).





La réponse fonctionnelle du rythme d'ingestion, quand elle est analysée en fonction de la densité ou de la biomasse (figure 25), peut prendre différentes formes, dépendant de la façon dont la densité et la taille des proies sont corrélées. Le rythme d'ingestion de Coques communes est positivement corrélé avec la taille des Coques communes mais pas avec la densité aux Pays-Bas (ENS *et al.*, 1996c), tandis qu'il augmente seulement avec une densité des Coques communes de taille supérieure à 22 mm dans l'estuaire de la Somme (TRIPLET, 1984).

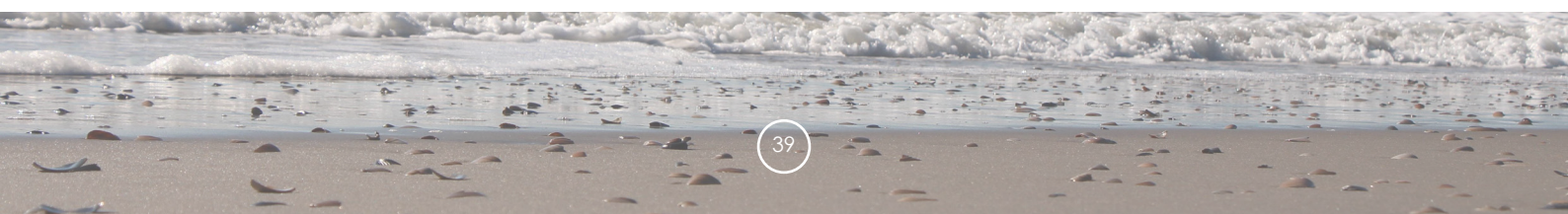
Les zones où les Huîtres pie ont les rythmes d'ingestion bas parce que les proies sont rares et/ou petites peuvent avoir une influence majeure sur la survie des oiseaux au cours de la saison de non reproduction. Les simulations avec le modèle MORPH (voir chapitre IX) pour le Wash montrent que ces faibles rythmes d'ingestion ne diminuent pas l'importance de l'alimentation sur les zones hautes de l'estran au cours de l'hiver. L'aptitude à se nourrir en haut de l'estran, même avec de très faibles valeurs du rythme d'ingestion, apparaît être très important pour la survie des Huîtres pie dans le Wash. La raison semble être que, même quand les rythmes d'ingestion qu'ils fournissent sont faibles comparativement à des valeurs plus typiques du

bas estran, supérieures à 2 mg de masse libre de cendres par seconde, la recherche alimentaire en haut d'estran bénéficie aux oiseaux qui disposent d'un temps plus long pour se nourrir (STILLMAN *et al.*, 2003, 2021).

La troisième raison pour laquelle le choix d'une valeur limite pourrait être faite sur la base du comportement alimentaire des Huîtres pie est que les Coques communes de taille inférieure à la taille commerciale, et, de fait, généralement non comptabilisées dans l'évaluation des stocks de l'espèce, participent de manière importante à la survie des Huîtres pie. Les simulations avec le modèle MORPH pour la population d'Huîtres pie consommateurs de Coques communes dans le Burry Inlet (voir le site figure 26), par exemple, montrent qu'elle peut se satisfaire de Coques de taille inférieure à 21 mm, sans valeur commerciale au Royaume-Uni (STILLMAN *et al.*, 2021). Cette taille varie selon les pays. En France, elle est de 28 à 30 mm. Dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden, les Coques communes sous la taille commercialisable de 21 mm peuvent constituer une importante contribution aux besoins alimentaires des Huîtres pie (GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2020a).



**Figure 26** Le Burry Inlet, sud-est de l'Angleterre. Vue d'une zone de pêche, à gauche © Ruth Callaway, Swansea University. A droite, vue sur un repositoir de la partie nord © PATRICK TRIPLET.







L'aptitude des Huîtres pie à rechercher leur nourriture avec succès sur des bancs de Coques communes récoltables présentant une densité bien inférieure à 50/m<sup>2</sup>, ainsi que l'importance de l'alimentation sur les zones hautes de l'estran en hiver suggèrent que l'ensemble des stocks de Coques communes et pas seulement les plus denses (densités supérieures à 50/m<sup>2</sup>) doit être pris en compte dans l'évaluation des ressources disponibles pour l'oiseau au début de la saison de non reproduction. La même conclusion s'applique aux Moules communes car les Huîtres pie sont aptes à maintenir des hauts niveaux de rythme d'ingestion sur les bancs les moins denses (**chapitre III**).

Le rythme d'ingestion dépend de différents éléments : de la taille des proies, de leur abondance

et donc de leur teneur en matière organique, de leur résistance aux tentatives d'ouverture, de la présence d'autres oiseaux à proximité et du temps qu'ils passent au transport de leur prise vers le point où ils pourront ouvrir et consommer leur proie sans risque de se la faire voler par un congénère (voir la séquence de déplacement, **figure 27**). Les oiseaux ne capturent et ne consomment pas n'importe quelles proies mais sélectionnent celles-ci parmi des gammes de tailles bien établies. Ils augmentent leur rythme d'ingestion en sélectionnant les proies dont la longueur est la plus rentable (SUTHERLAND, 1982d ; MEIRE et ERVYNCK, 1986 ; CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990). Des exemples seront donnés plus loin pour chaque type de proies.



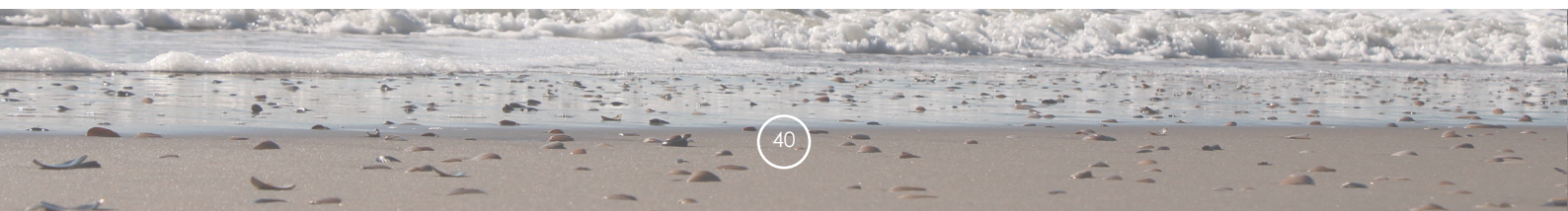
**Figure 27** Transport et consommation d'une Coque commune en baie de Saint-Brieuc © YANNICK CHEREL.



## II.7. Rythme d'ingestion en fonction des différentes proies

À la suite de la synthèse extensive de ZWARTS *et al.* (1996f, g), les comparaisons faites entre les rythmes d'ingestion et la contribution des différents types de proies sont généralement exprimées en mg MSLC/s. Les rythmes d'ingestion chez l'Huître pie varient de 1 à 4 mg MLSC/s pour une moyenne typique de 2 mg MLSC/s (**tableaux XV et XVI** et **figure 28**) et différent d'une saison à l'autre (**tableau XVII**). Que leurs rythmes d'ingestion puissent être plus élevés a été démontré chez des Huîtres pie captifs qui peuvent atteindre des rythmes aussi élevés que 16 mg MLSC/s (J. B. HULSCHER *in* ZWARTS *et*

*al.*, 1996h). Clairement, des processus naturels empêchent les Huîtres pie de consommer la chair de leurs proies au rythme maximum qu'ils sont capables d'atteindre. Le rythme d'ingestion y varie en fonction d'une gamme de facteurs dépendant des circonstances, de la résistance des proies aux tentatives d'ouverture, de la présence proche d'autres oiseaux à la densité de proies. Mais comme chez d'autres espèces de limicoles, le rythme d'ingestion dépend principalement de la taille de la proie et de la quantité de chair représentée, dans la mesure où la densité de proies n'affecte le rythme d'ingestion que si les proies sont







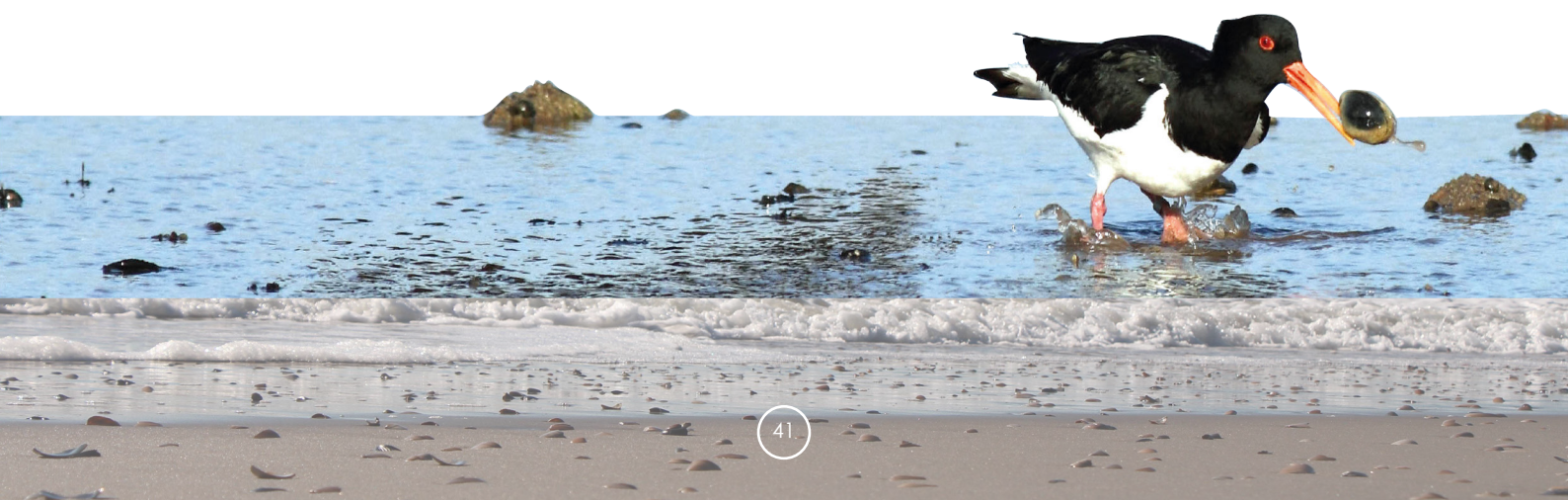
rare (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006a). Les oiseaux ne capturent pas et ne consomment pas toutes les proies qu'ils rencontrent (ZWARTS *et al.*, 1996h). Ils sélectionnent généralement celles garantissant une cadence de prises (SUTHERLAND et ENS, 1987), en fait les proies les plus grandes et celles dont l'ouverture ne présente pas de danger pour leur bec (SUTHERLAND, 1982d ; MEIRE et ERVYNCK, 1986 ; CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990).

Ce rythme élevé est limité dans le temps car les oiseaux ne peuvent consommer plus de 85 g de chair fraîche en une seule prise, soit 12 g de chair sèche, la digestion ne pouvant pas être supérieure à 4,4 mg/s de chair fraîche, soit 0,66 mg de masse sèche sans cendres par seconde (KERSTEN et VISSER, 1996a). Même un rythme d'ingestion aussi faible que 1 mg MSLC ne peut être soutenu au cours de la période de marée basse parce que le processus de digestion est égal à 0,68 mg MSLC/s (KERSTEN et VISSER, 1996a). Si le rythme d'ingestion est supérieur à cette valeur, ce qui se produit dans la plupart des cas (ZWARTS *et al.*, 1996f, h), le tube

digestif se remplit jusqu'à ce que l'oiseau soit dans l'incapacité de prendre d'autres proies. Les Huitriers pie doivent donc étaler leur quête alimentaire tout au long de la période de marée basse, adoptant des phases de repos afin de digérer les proies consommées. La période de marée basse qui dure rarement 5 à 6 h ne suffit pas aux oiseaux pour couvrir leurs besoins nutritionnels quotidiens (ZWARTS *et al.*, 1996h). Aussi, s'alimentent-ils durant les deux périodes de marée basse par 24 h et donc en partie la nuit lors des courtes journées d'hiver de l'hémisphère nord. Lorsque leur tube digestif est plein, que ce soit de jour ou de nuit, les oiseaux font une pause ou se livrent à des activités de confort jusqu'à ce qu'ils puissent de nouveau prendre de la nourriture. Les Huitriers pie forment fréquemment des reposoirs sur les zones intertidales à marée basse parce que, ayant jeûné à marée haute, ils trouvent à se nourrir dès la marée descendante. Quand la mer remonte, les oiseaux qui rejoignent leur reposoir de marée haute sont rassasiés.

*« Les Oiseaux qui sont dispersés dans nos champs ou retirés sous l'ombrage de nos forêts habitent les lieux les plus riantes et les retraites les plus paisibles de la nature ; mais elle n'a pas fait à tous cette douce destinée ; elle en a confiné quelques-uns sur les rivages solitaires, sur la plage nue que les flots de la mer disputent à la terre, sur ces rochers contre lesquels ils viennent mugir et se briser, et sur les écueils isolés et battus de la vague bruyante. Dans ces lieux déserts et formidables pour tous les autres êtres, quelques Oiseaux, tel que l'Huitrier, savent trouver la subsistance, la sécurité, les plaisirs mêmes et l'amour. »*

(CHENU, 1857).



**Tableau XV**

Rythme d'ingestion exprimé en mg de masse sèche sans cendres ingérée par seconde en fonction des différentes espèces consommées.

Espèce	Biomasse moyenne ingérée (mg/s)	Intervalle	Période	Année	Site	Références
Huître du Pacifique (peu dense)	1,16		Printemps	2007	Dornumer Nacken, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Huître du Pacifique (dense)	0,83		Automne	2007	Dornumer Nacken, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Huître du Pacifique (peu dense)	1,16		Automne	2007	Dornumer Nacken, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Moule commune	2,33 (inciseur)	0,83-3,5	Printemps	1974-1992	Différents sites	ZWARTS <i>et al.</i> , 1996g
Moule commune	1,16 (marteleur)	0,5-2	Printemps	1956-1984	Différents sites	ZWARTS <i>et al.</i> , 1996g
Moule commune	2,83 (inciseur)	1-4	Automne	1973-1992	Différents sites	ZWARTS <i>et al.</i> , 1996g
Moule commune	2,33 (marteleur)	1,16-4,33	Automne	1966-1986	Différents sites	ZWARTS <i>et al.</i> , 1996g
Moule commune	4,33		Automne	1993	Königshafen, Allemagne	HERTZLER, 1995 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Coque commune, Moule commune	2,5		Automne	1999	Ile de Mellum, Allemagne	UMLAND, 2000 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Coque commune	2,5	0,66-3,83	Printemps	1984	Différents sites	ZWARTS <i>et al.</i> , 1996g
Coque commune	2,33	0,5-4,5	Automne	1983-1986	Différents sites	ZWARTS <i>et al.</i> , 1996g
Coque commune, vasières mixtes	3,66		Printemps	2007	Dornumer Nacken, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Coque commune et Polychètes	0,66		Automne	2007	Dornumer Nacken, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Coque commune et Polychètes	1,66		Automne	1994	Neuharlingensie-ler Nacken, Allemagne	BRADTER, 1996 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Telline de la Baltique	2		Printemps	1998	Minsener Oog, Allemagne	WOLFF, 2000 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Telline de la Baltique	1,5		Automne	1998	Minsener Oog, Allemagne	WOLFF, 2000 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Polychètes, bivalves	1,5		Printemps	1999	Ile de Mellum, Allemagne	LEYRER, 2001 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013



**Tableau XVI**

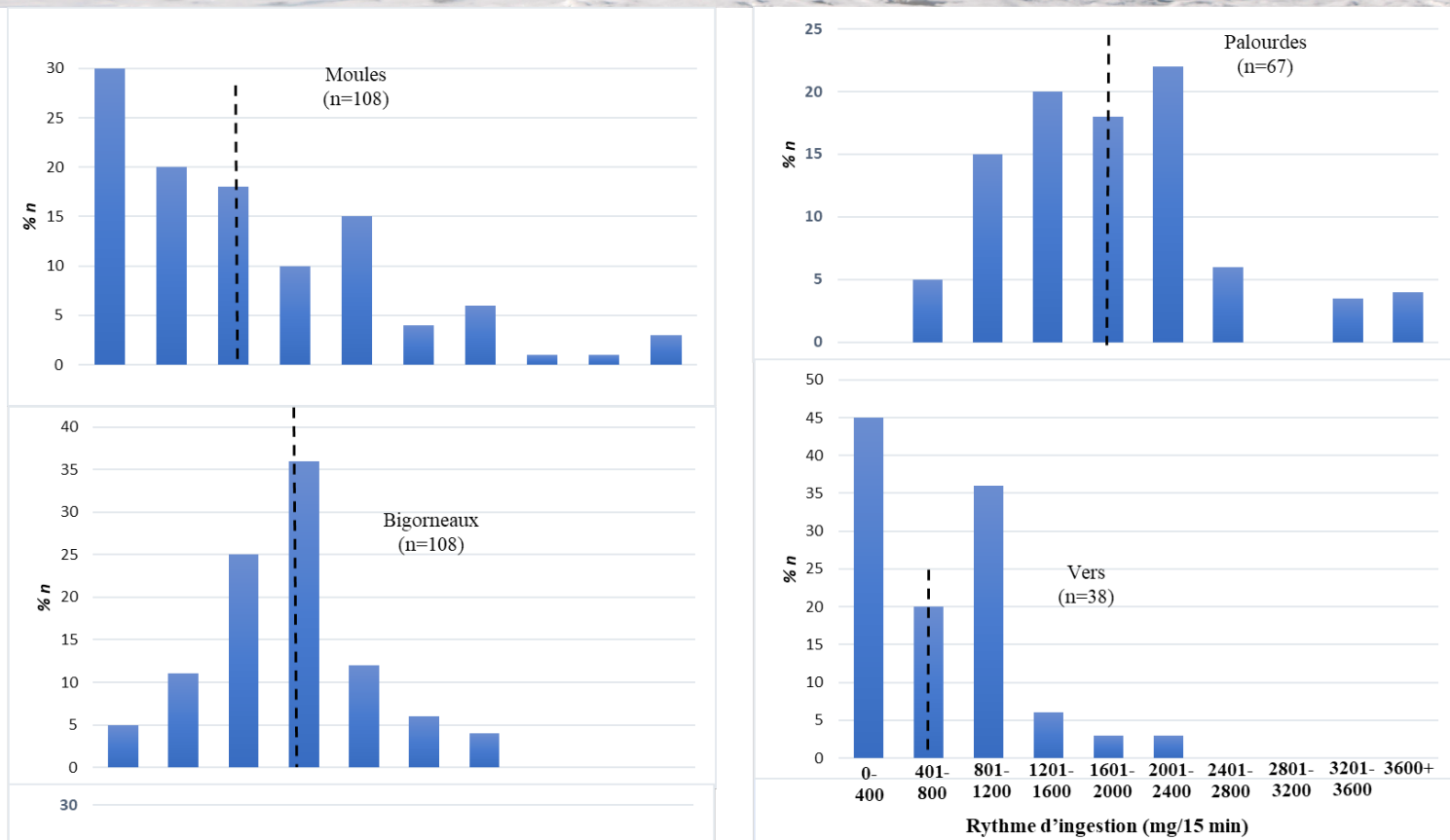
Rythme moyen d'ingestion (mg/s/  $\pm$  écart-type) et masse des espèces proies ;  
N est le nombre d'études (ZWARTS *et al.*, 1996g).

Espèces	Mg/s	Ecart-type	Poids proies	N études
<i>Anadara</i>	1,85		1637	1
<i>Arenicola</i>	2,96	1,64	216	2
<i>Cerastoderma</i>	2,17	0,93	230	48
Vers de terre	1,18	0,53	71	5
<i>Littorina</i>	1,14	0,27	138	8
<i>Macoma</i>	2,34	0,59	67	12
<i>Mya</i>	3,14	0,64	172	3
<i>Mytilus</i> (ventral)	2,04	0,92	418	26
<i>Mytilus</i> (dorsal)	2,10	0,93	513	27
<i>Mytilus</i> (inciseur)	2,05	0,69	409	48
<i>Hediste diversicolor</i>	2	0,95	67	23
<i>Patella</i>	2,35		120	1
<i>Scrobicularia</i>	1,74	0,75	178	11
<i>Tipula</i>	1,34	0,48	53	18
<i>Uca</i>	1,78		786	1
Toutes espèces	2,00	0,85		240

**Tableau XVII**

Rythme d'ingestion (mg MSLC/s) des Huîtres pie sur huit espèces proies  
en hiver (octobre à mars) et en été (avril à septembre (repris de ZWARTS et WANINK, 1993).

Espèces	Hiver			Été		
	Moyenne	Écart-type	N	Moyenne	Écart-type	N
<i>Macoma balthica</i>				2,42	0,66	9
<i>Scrobicularia plana</i>	1,72	0,61	8	2,20		1
<i>Cerastoderma edule</i>	2,19	0,98	12	2,58	0,86	6
<i>Mya arenaria</i>	2,65		1	2,91		1
<i>Mytilus edulis</i>	1,87	0,61	27	2,90	1,23	12
<i>Hediste diversicolor</i>	1,74	0,44	3	2,36	0,91	8
<i>Arenicola marina</i>				3,10		1
<i>Littorina littorea</i>	1,40					



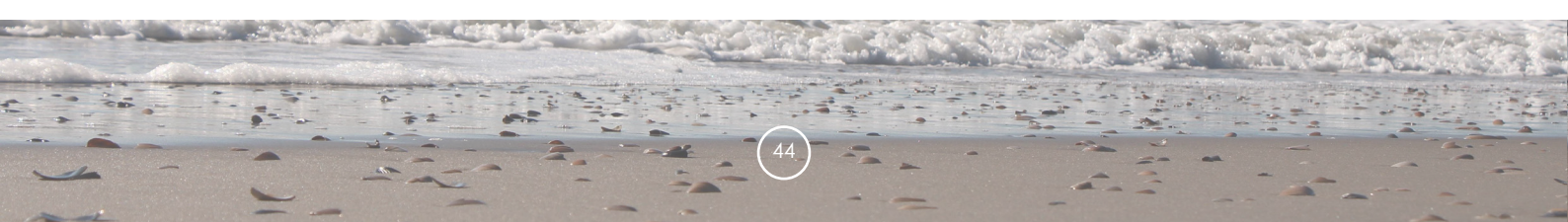
**Figure 28** Distribution des fréquences du rythme d'ingestion des Huîtres pie par rapport à leur spécialisation (BOATES et GOSS-CUSTARD, 1992).

Les rythmes d'ingestion atteints par les Huîtres pie en hiver sur les zones de haut estran sont généralement faibles en comparaison de ceux obtenus plus bas sur l'estran sur des proies plus grandes et plus charnues. Le rythme d'ingestion sur des Coques communes en haut estran, évalué six fois dans l'estuaire de l'Exe entre 1995 et 2019, est en moyenne de 0,576 mg MSLC/s (erreur standard  $\pm$  0,109 ;  $n = 6$  ; J. D. GOSS-CUSTARD, information non publiée). Le rythme d'ingestion d'autres espèces proies, comme les Néreis, les clams ou les bigorneaux, dans l'estuaire de la Somme, sur les vasières de Bangor Flat dans le nord du Pays de Galles et dans l'estuaire de l'Exe, sont respectivement de 0,593 mg MSLC/s (P. TRIPLET, information non publiée), 0,867 mg MSLC/s (CALDOW *et al.*, 2004) et 0,673 mg MSLC/s (STILLMAN *et al.*, 2000a). Toutes ces données obtenues sur le haut estran sont inférieures à 1 mg MSLC/s et donc en dessous du rythme d'ingestion classique des Huîtres pie consommant des Coques communes dont la valeur s'établit autour de 2 mg MSLC/s (ZWARTS *et al.*, 1996g).

La raison pour laquelle la taille de la proie a une telle importance sur le rythme d'ingestion est qu'il peut y avoir une grande différence de contenu en matière organique entre les classes de taille d'une même espèce proie, y compris dans la gamme limitée de tailles sélectionnées par les oiseaux (ZWARTS *et al.*, 1996g ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006a). Parce qu'il existe une relation exponentielle entre la longueur de la coquille et le contenu en chair (ZWARTS, 1991 ; TRIPLET 1994a), il y a une différence décuplée entre le contenu des Coques communes de 15 mm de long et celles de 30 mm, par exemple. Il en découle une relation exponentielle entre le rythme d'ingestion et la taille des proies comme l'illustre l'équation pour des consommateurs de Coques communes (ZWARTS *et al.*, 1996g) :

**Rythme d'ingestion =  $0,157 L^{0,775}$  où L est la longueur de la coquille exprimée en mm.**

Le terme efficacité alimentaire (*feeding efficiency*) signifie qu'un oiseau efficace est très bon pour trouver et consommer des proies, avec un rythme







d'ingestion instantané élevé quand seule sa propre aptitude détermine le rythme de consommation, et qu'il n'est donc pas importuné par des congénères

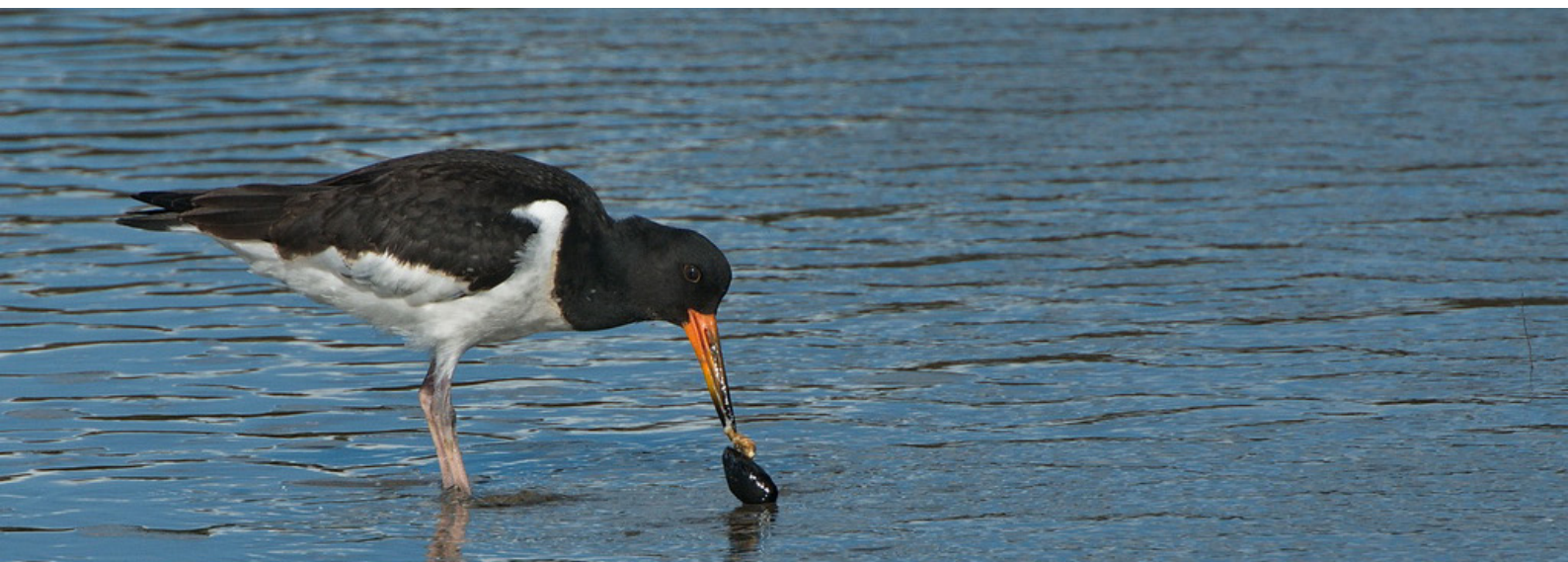
ni exposé à un dérangement ou à un risque imminent de prédation par un animal (rapaces) ou par un être humain.



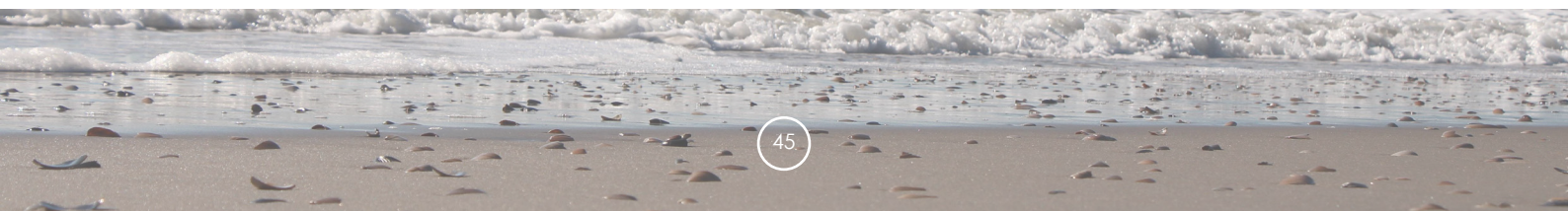
## II.8. Limites aux méthodes d'études

Quand on mesure le rythme d'ingestion, il est important d'estimer la taille des proies aussi précisément que possible. Ceci peut être fait de manière relativement facile chez les Huîtriers pie consommant des bivalves, et particulièrement des Moules communes, et cela est une des raisons pour lesquelles le comportement alimentaire de l'espèce a fait l'objet de si nombreuses études. Lorsqu'un Huîtrier pie s'attaque à une Moule commune, quelques secondes à quelques minutes lui sont nécessaires avant qu'il puisse en ingérer la chair. Pendant ce temps, l'observateur peut comparer la longueur de la moule avec celle du bec ou, si l'oiseau est bagué, avec la hauteur de la bague. La précision avec laquelle la longueur est estimée peut être vérifiée en collectant et en mesurant les coquilles ouvertes et laissées sur le subs-

trat. Des tests expérimentaux peuvent être menés pour estimer les longueurs des Moules communes présentées à distance par un opérateur muni d'un bec factice, bien que la marge d'erreur liée à cette approche ne soit pas négligeable. GOSS-CUSTARD *et al.* (1987) ont noté, dans des conditions expérimentales, que trois observateurs sur quatre surestimaient la longueur des grandes Moules communes et sous-estimaient celle des petites, un seul faisant des estimations non biaisées dans la gamme de tailles considérées (figure 29). Il est donc nécessaire de calibrer séparément les estimations de chaque observateur pour indexer leur biais individuel. Comme la relation entre la longueur de la coquille et la quantité de matière vivante est curvilinéaire, la moindre erreur a un impact considérable sur l'estimation de la quantité de chair ingérée d'une proie.



**Figure 29** Sur cette image, il semble relativement facile d'estimer la taille de la Moule commune par rapport à la longueur du bec. Cependant, dans la nature, les oiseaux sont sans cesse en mouvement et l'estimation doit être non seulement précise mais aussi obtenue rapidement, d'autant que la longueur du bec varie d'un individu à l'autre © SERGE NINANNE.



Cinq autres erreurs fréquentes lors du calcul du rythme d'ingestion ont été discutées (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2002a ; FERNANDO et LIU, 2004) :

(i) Mesurer le succès de capture à partir de la durée moyenne des intervalles entre deux captures, appelé intervalle inter-captures. Ceci peut significativement surestimer le succès de capture, particulièrement quand l'intervalle inter-captures est élevé.

(ii) Mesurer la taille des proies à partir des tailles de coquilles ouvertes sélectionnées au hasard sur la zone alimentaire. Comme les grandes proies sont plus visibles que les petites, cela peut conduire à une surestimation de la taille.

(iii) Utiliser des expressions linéaires pour la relation entre MSCL de la proie et sa longueur quand un ordre polynomial pourrait fournir une meilleure description. Ceci peut conduire à de grandes erreurs dans l'estimation de la masse moyenne de la proie car les expressions linéaires donnent souvent de faibles estimations pour les grandes proies dont la masse a des effets disproportionnés sur l'estimation du rythme d'ingestion.

(iv) Mesurer la MSLC des proies consommées à partir d'une longueur moyenne de toutes les proies consommées plutôt qu'à partir d'une distribution des fréquences fondée sur de petites classes de tailles. Ceci peut également conduire à des grandes erreurs dans l'estimation de la masse moyenne des proies en raison de la relation non linéaire entre la longueur et la masse.

(v) Mesurer la MSLC à partir d'équations reliant le logarithme de la masse au logarithme de la longueur sans appliquer une correction du biais introduit par la rétro-transformation des valeurs logarithmiques prédites de la masse des proies.

La plupart des recherches en écologie alimentaire des Huîtres ont été menées sur l'Huître pie, mais des recherches concernent d'autres espèces. L'Huître de Finsch se nourrit de Coques néo-zélandaises *Austrovenus stutchburyi*, de Moules néo-zélandaises *Modiolus neozelanicus*, de Polychètes, notamment de *Travisia olens* qui fournit la plus grande quantité d'énergie mais dont les effectifs sont réduits dès l'automne (BATTLE, 1996). Il capture également des bivalves, nommés Toheroa (*Paphies ventricosa*) protégés en raison de leur rareté (VALLYON, 2020). Les oiseaux les consomment lorsque leur taille est comprise entre 40 et 50 mm. En moyenne, un Huître de Finsch pique le sol  $3,3 \pm 4,2$  fois par minute, effectue  $6,9 \pm 5,2$  sondages peu profonds et rapides et  $2,2 \pm 1,9$  sondages profonds par minute. Il consomme en moyenne  $0,5 \pm 0,7$  proie par minute, soit 56 % de bivalves, 25 % de Polychètes 19 % de proies indéterminées, pour une mesure effectuée sur 71 oiseaux et 239 proies. 196 proies ont été extraites du substrat, 21 (10 %) sont prises à la surface et 22 (10 %) ne sont pas suffisamment visibles pour qu'il soit possible de décrire le mode de capture. La plupart des proies qui sont consommées dans le substrat sont des bivalves alors que les polychètes sont extraits du substrat avant d'être ingérés. Un picage comprend un seul mouvement de la tête, dans lequel le bec presque entièrement fermé pénètre dans le substrat à un angle d'environ  $70^\circ - 85^\circ$ , à une profondeur de 0-5 cm.



## II.9. Exploitabilité des proies

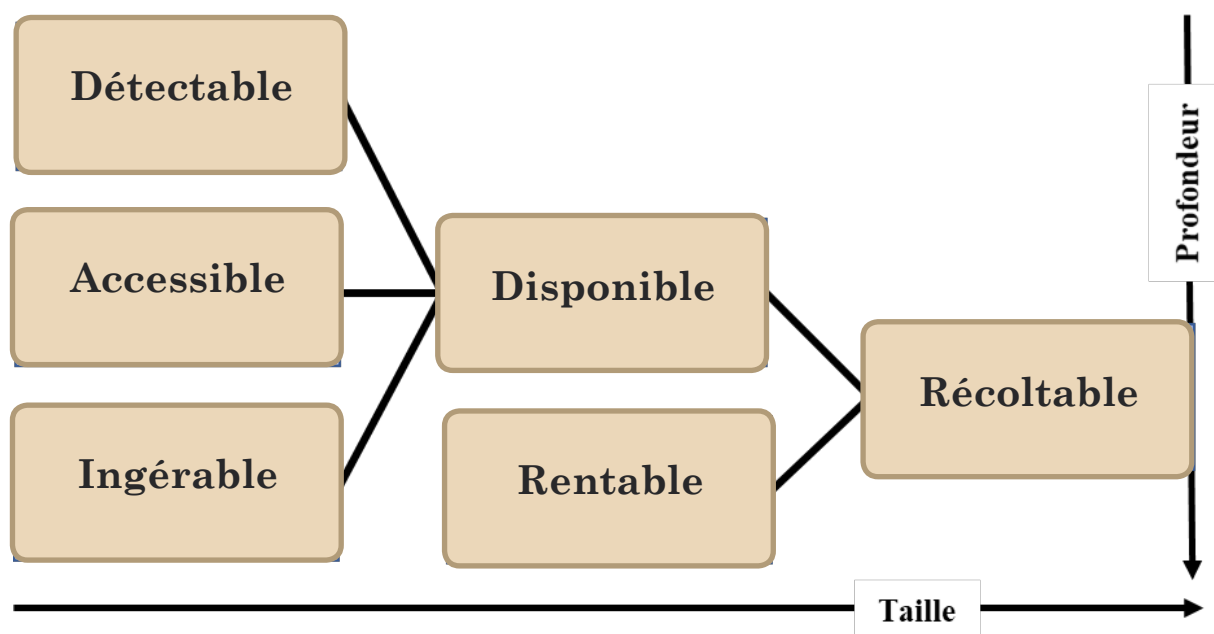
Pendant de nombreuses années, le mot « disponible » (*available*) a été utilisé pour distinguer les proies qui pouvaient être capturées par un limicole de celles qui ne le pouvaient

pas. Par exemple des vers situés à 10 cm de la surface du sédiment semblent pouvoir être disponibles pour un bec de 10 cm alors qu'à de plus grandes profondeurs, ils ne le sont pas. Il serait préférable





d'utiliser le terme « récoltable » (*harvestable*) (ZWAR-TS et WANINK, 1993, repris par ENS *et al.*, 1996). Comme l'illustre la **figure 30**, une proie récoltable est une proie qui est accessible, donc à la portée du bec, détectable, localisable grâce aux organes sensoriels du prédateur et ingérable, car sa taille et sa forme rendent son ingestion possible. Si la proie est également rentable, cela signifie qu'il est bénéfique de consacrer du temps afin d'assimiler les nutriments et l'énergie qu'ils procurent. Le terme disponible ne rend compte que d'une partie des conditions nécessaires à l'exploitation d'une proie (**figure 30**).



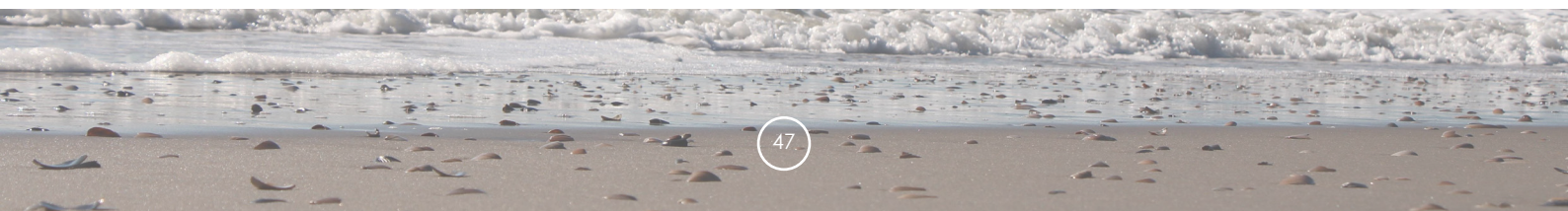
**Figure 30** Représentation des différentes catégories de proies en fonction de leur détectabilité, de leur accessibilité et de leur digestibilité (d'après ZWAR-TS et WANINK, 1993). Ce graphique s'applique à de nombreuses espèces de limicoles et non au seul Huîtrier pie.

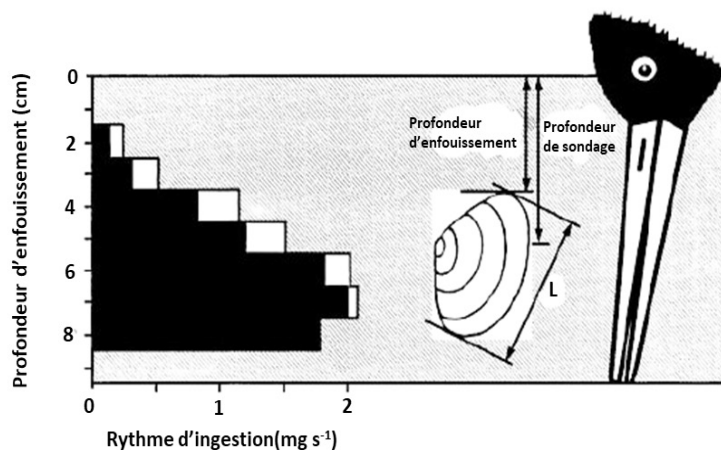


## II.10. Accessibilité des proies

Pour pouvoir être capturées, les proies doivent d'abord être à la portée du bec de l'Huîtrier pie et donc être accessibles. Ceci est illustré par un bivalve enfoui (**figure 31**). Bien que la pointe du bec puisse atteindre environ 9,5 cm si la tête est enfoncée jusqu'à l'œil, comme cela est

généralement le cas, l'oiseau doit utiliser la partie distale, de 1,5 à 2 cm environ pour appréhender la proie. Par conséquent, un bivalve est accessible si sa partie supérieure se situe de 7,5 à 8 cm de la surface du sédiment.





**Figure 31** Représentation schématique de l'accessibilité d'un bivalve enfoui et d'un Huître pie, montrant la définition de la profondeur d'enfouissement et la profondeur du sondage du bec et comment la longueur du bivalve est mesurée. À gauche est fournie une image des rythmes d'ingestion possibles en mg/s en fonction de la profondeur d'enfouissement et donc de la taille des bivalves (d'après WANINK et ZWARTS, 2001).

Tout comme HULSCHER (1982) l'a noté pour la première fois, les Huîtres pie sélectionnent en partie des espèces alternatives qui ne sont pas protégées par une coquille sur la base de leur accessibilité car les individus de certaines espèces sont capables de s'enterrer à des profondeurs que l'Huître pie ne peut atteindre (LEOPOLD *et al.*, 1989 ; ZWARTS et WANINK, 1993). Occuper un terrier afin d'être inaccessible et/ou indétectable est la façon principale par laquelle les espèces proies qui ne sont pas protégées par d'épaisses coquilles échappent aux Huîtres pie et aux autres prédateurs. Cette situation a conduit à des recherches extensives et intensives sur la relation entre le comportement des proies enterrées et la sélection des proies et des classes de taille prises par l'Huître pie.

*Macoma*, *Scrobicularia*, *Mya* and *Hediste* s'enfouissent plus profondément que les Coques communes (ZWARTS et WANINK, 1989a, b, 1991). Chez toutes ces espèces, la profondeur d'enfouissement augmente avec la taille. Chez les bivalves, la petite taille des siphons des jeunes individus les contraint à rester près de la surface du substrat à la différence des sujets plus âgés. Chez les annélides, les terriers étroits des petits individus s'effondreraient s'ils se développaient à de plus grandes profondeurs. Comme le risque d'être capturé par un prédateur diminue avec la profondeur, la majorité des grandes proies rentables se tient hors d'atteinte du bec de l'Huître pie. La proportion inaccessible va-

rie cependant tout au long de l'année. S'il n'y a pas de variation saisonnière de la profondeur à laquelle les Coques communes et les Myes communes sont trouvées, la profondeur à laquelle les quatre autres espèces se tiennent dans le sédiment est moins importante en été qu'au milieu de l'hiver. *Macoma* et *Scrobicularia*, par exemple, vivent en hiver deux fois plus profondément qu'en été. La profondeur d'enfouissement varie entre les saisons et les mois, mais de manière surprenante, elle n'est pas liée à la température ambiante.

L'effet que la variation saisonnière de la profondeur d'enfouissement a sur l'accessibilité des bivalves à fines coquilles est parfaitement illustré par *Scrobicularia*, dont le principal prédateur dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden est l'Huître pie. Pour les capturer sous la surface, les Huîtres pie insèrent le bec entre les valves, extrayant la chair *in situ*, ou ils tirent le coquillage du substrat avant de le consommer (HULSCHER, 1982 ; WANINK et ZWARTS, 1984 ; BOATES et GOSS-CUSTARD, 1989). Bien que la longueur du bec soit de 7 à 8 cm, il peut seulement prendre des bivalves quand le haut de la coquille n'est pas à plus de 6 cm en dessous de la surface du sédiment car l'oiseau utilise 1 à 2 cm de son bec pour saisir la coquille. Les bivalves dissimulés à des profondeurs supérieures à 6 cm sont donc hors de portée. Sur cette base, le pourcentage de *Scrobicularia* de la taille prise par les Huîtres pie varie entre 0 et 40 % au cours de l'année (ZWARTS et WANINK, 1991).





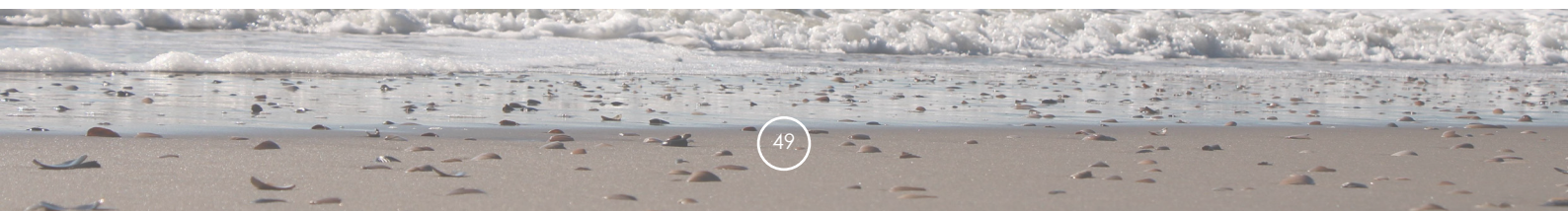
D'autres espèces proies de l'Huître pie montrent des variations saisonnières de comportement. C'est le cas de l'Annélide polychète *Hediste diversicolor* (ESSELINK et ZWARTS, 1989). Tout comme les bivalves, les grandes Néreis vivent plus profondément que les petites, se terrant dans le substrat jusqu'à environ 15 cm. La profondeur du terrier de ces invertébrés est liée à la température de la mer, mais comme chez certains bivalves fouisseurs, elle dépend aussi de leur condition corporelle. Les individus en mauvaise condition vivent dans des terriers relativement peu profonds dont ils doivent sortir plus fréquemment que leurs congénères bien portants ; ils encourent de fait des risques supplémentaires. Les vers s'alimentent soit en filtrant l'eau lors des deux premières heures d'exondation des vasières après le reflux de la marée, soit en sortant partiellement du sédiment. Se nourrir en surface présente un grand risque car les prédateurs tels que les Huîtres pie peuvent alors les capturer.

L'influence saisonnière du comportement des proies sur le régime alimentaire se maintient tout au long de la saison de reproduction. Les Huîtres pie se reproduisant sur l'île de Schiermonnikoog dans la mer des Wadden dépendent à la fois des Tellines de la Baltique et des Néreis. Ces deux espèces sont tellement rentables que des oiseaux tendent à se spécialiser sur l'une ou l'autre pendant de longues périodes de temps (BUNSKOEKE *et al.*, 1996 ; ENS *et al.*, 1996b). Les mâles s'orientent plutôt vers les Tellines de la Baltique, les femelles sur les Néreis, même si les deux sexes montrent une efficacité comparable devant les deux proies. Ceci pose la question de savoir pourquoi les deux sexes ne consomment pas les deux proies ou un mélange des deux au lieu de se spécialiser. Les oiseaux capturent principalement des Tellines de la Baltique à la fin du printemps puis optent pour les Néreis en début d'été. Ce changement de régime alimentaire peut être dû à une augmentation de la profondeur d'enfouissement et à une diminution de la condition corporelle des Tellines de la Baltique ou à une augmentation de l'activité de surface des Néreis, ou les deux. Quelle que soit l'hypothèse, les changements dans le comportement des proies sont déterminants. Bien que les individus se focalisent sur les Tellines de la Baltique ou sur les Néreis, le choix de leurs proies est lié au phénomène de la marée (DE VLAS *et al.*, 1996). Les Tellines de la Baltique prédominent dans le régime en début et en fin de la marée basse tandis

que les Néreis constituent la proie principale tout au long de la période de marée basse. L'activité de surface de ces invertébrés pendant la période d'exposition, de même que le besoin des Huîtres pie d'adopter différents modes de recherche pour *Macoma balthica* et *Hediste diversicolor*, expliquent le changement de régime à marée basse.

Le changement observé dans la consommation des proies par les Huîtres pie, des annélides aux bivalves, est consécutif au fort déclin de rentabilité des annélides ; il se traduit par une forte diminution de la quantité ingérée par unité de temps (BOATES, 1988 ; BOATES et GOSS-CUSTARD, 1989). Celle-ci est due à la baisse saisonnière de la biomasse des annélides en lien avec leur cycle reproducteur et à la diminution de la taille des proies. La densité d'annélides diminue après leur ponte en raison de leur consommation par d'autres espèces prédatrices ; leur disponibilité diminue encore à l'automne quand ils se retirent au fond de leur terrier et deviennent moins accessibles aux prédateurs.

Sur les fonds vaseux de l'estuaire de l'Exe, dans le sud-ouest de l'Angleterre, les Huîtres pie cessent de consommer des polychètes *Hediste diversicolor* au cours de l'automne pour s'orienter vers la recherche de Scrobiculaires *Scrobicularia plana*. Il se produit d'abord une baisse des apports liés à la consommation des vers (de 17 à 4 mg par seconde de manipulation) et une diminution de la quantité de vers consommés (de 1 300 à moins de 200 mg par périodes de 15 min) avant et pendant le changement de régime. Ces diminutions sont attribuables à des changements saisonniers de la taille et de la valeur nutritive des vers accessibles aux oiseaux. Le succès de capture des vers varie peu avant ou pendant le changement de régime. Les Huîtres pie semblent changer de régime en réaction à des modifications des bénéfices liés à la consommation des vers plutôt qu'en réaction à des modifications relatives à des bénéfices liés aux deux espèces de proies. Aucun Huître pie ne semble jamais avoir eu un régime mixte composé à la fois de vers et de palourdes ; cela pourrait expliquer pourquoi il faut six semaines à une population pour changer complètement de régime (BOATES, 1988 ; BOATES et GOSS-CUSTARD, 1989).





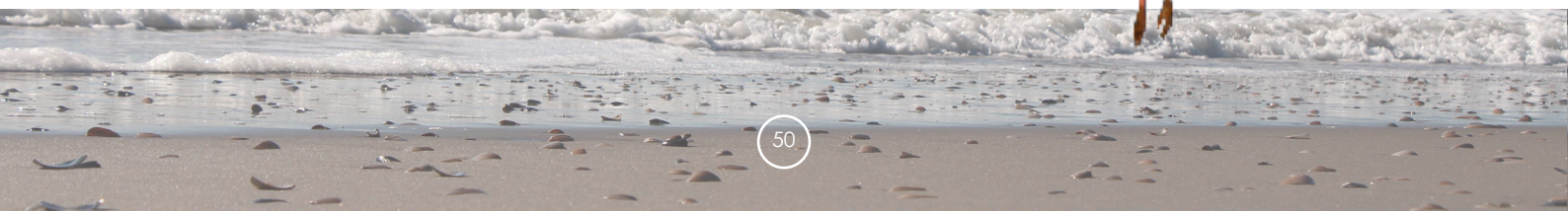
## II.11. Détectabilité des proies

---

Les Huîtriers pie détectent leurs proies, soit à la vue, soit au toucher, quoique cette distinction apparaisse assez simpliste. Ainsi, les oiseaux recherchant des bivalves enfouis pratiquent la technique du multi-piquage rapide (*sewing*) et peuvent utiliser le toucher pour localiser les proies au-dessous de la surface. Si de telles proies ne sont pas directement visibles elles doivent, comme discuté plus haut, maintenir un contact avec la surface pour l'alimentation, la respiration et pour l'expulsion des déchets : il en découle inévitablement des manifestations de présence qui permettent aux oiseaux de les repérer (SWENNEN et VAN DER BAAN, 1959). C'est à partir de tels indices qu'un Huîtrier pie utilisant la méthode de recherche par multi-piquage rapide parvient à localiser les meilleurs endroits où il peut sonder profondément. Bien qu'il semble probable que les oiseaux localisent une proie particulière lorsque leur bec entre en contact avec une coquille, la possibilité qu'ils utilisent le goût, l'odorat ou l'ouïe ne peut pas être exclue, en particulier parce que détecter les proies au goût est répandu chez les oiseaux et que cela a été établi chez d'autres espèces de limicoles (GERRITSEN *et al.*, 1983 ; HEEZIK *et al.*, 1983).

Les Huîtriers pie s'alimentant de jour sur des proies vivants à la surface, comme des Moules communes et des patelles, les localisent à la vue. Mais, la nuit, voire la journée, ils utilisent probablement le toucher pour débusquer les Moules communes cachées sous des algues ou couvertes de vase (ENS, 1982 ; SITTERS, 2000). Pour cela, ils sont probablement aidés par les corpuscules de Herbst concentrés à la pointe de leur bec (HEPPLESTON, 1970). Lorsqu'il a localisé une Coque, un Huîtrier pie réoriente souvent sa tête ou / et son corps de sorte que son bec soit parallèle à l'ouverture des valves, prenant en considération les manifestations de surface pour le faire (HULSCHER, 1976). Les bivalves qui s'enfoncent profondément dans le sol, tels

que *Macoma* et *Scrobicularia* laissent des traces en forme d'étoile à la surface du sédiment avec leur siphon inhalant (HUGHES, 1969 ; HULSCHER, 1982). Que les Huîtriers pie utilisent de tels indices pour localiser leurs proies a été démontré pour les Tellines de la Baltique (HULSCHER, 1982). Les oiseaux utilisant la méthode du multi-piquage rapide ont un plus grand succès dans la capture de proies lorsque des traces distinctes sont laissées sur l'estran que des oiseaux s'alimentant sur des zones sans traces (HULSCHER, 1982). De même, le taux de succès d'un oiseau s'alimentant sur une vasière artificielle semée de Tellines de la Baltique est plus bas le jour sur les parcelles qui ont été lissées. Son succès alimentaire est également plus bas la nuit. Ces observations suggèrent que la présence de traces sur le substrat permet aux oiseaux de localiser des Tellines de la Baltique enfouies ; il est probable que des indices de présence laissés en surface guident les oiseaux dans la recherche des individus enfouis de nombreuses autres espèces (HULSCHER, 1996).







## II.12. Digestibilité des proies

---

La valeur énergétique d'une proie dépend de la part de l'animal qui peut être assimilée par l'appareil digestif. Comme les Huîtriers pie sont supposés évaluer leurs proies sur la base de l'énergie contenue plutôt que sur la quantité des quelques nutriments qu'elles contiennent, l'efficacité de l'assimilation (*assimilation efficiency*) est mesurée comme le pourcentage du contenu énergétique que les oiseaux assimilent. Le contenu inorganique de la proie a une influence considérable sur l'efficacité de l'assimilation des proies par les limicoles et varie selon les espèces entre 65 % et 85 % (KERSTEN et PIERSMA, 1987 ; ZWARTS et DIRKSEN, 1990). Cette variation est liée au contenu non organique de la proie et dérive de deux sources. La première, générale-

ment la plus importante, est constituée des parties chitineuses, telles que les *chaeta* (poils chitineux) des annélides. L'autre source est constituée par les particules inorganiques situées dans le tube digestif des proies ou qui sont collées à leur corps. Ceci explique vraisemblablement pourquoi les limicoles lavent leurs proies avant de les avaler. Pour les annélides et la chair des bivalves enfouis et contenant de la vase, la valeur de l'efficacité de l'assimilation couramment acceptée est 75 % tandis que pour les Huîtriers pie qui extraient la chair d'un bivalve avant de l'avalier, elle est de 85 %, la différence étant liée à la présence de particules vaseuses non digestibles (KERSTEN et PIERSMA, 1987).



## II.13. Rentabilité des proies

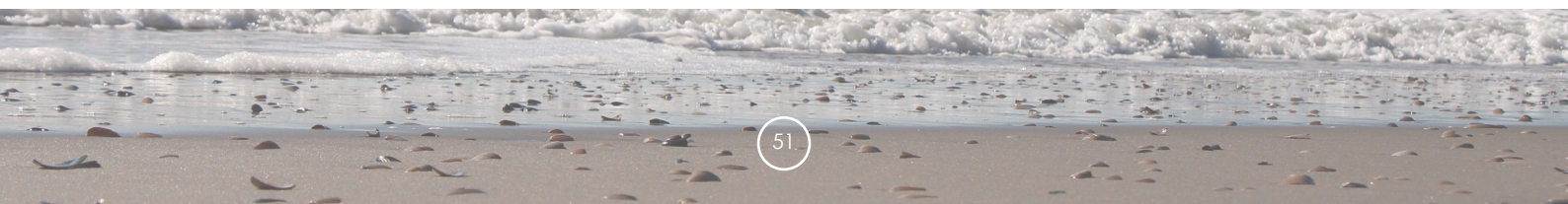
---

La rentabilité d'une proie (P) est le ratio entre la valeur de la source alimentaire, généralement définie par son contenu en énergie (E) et le temps de manipulation (h) avant de reprendre sa recherche alimentaire. L'équation s'écrit :

$$P = E/h$$

La prévision que les oiseaux sélectionnent les proies les plus rentables est fondée sur le principe qu'ils cherchent à maximiser le rythme d'ingestion lors de leur recherche alimentaire. Ceci s'appuie également sur l'hypothèse selon laquelle plus vite l'oiseau aura satisfait ses besoins quotidiens en nourriture, plus il disposera de temps pour se consacrer aux autres activités essentielles telles que l'entretien de son plumage, la vigilance face à

des sources de dérangement ou des prédateurs potentiels, le repos et l'affirmation de sa dominance sur les autres individus. Cette prévision peut être inversée : pour maximiser la quantité de temps dont il a besoin pour se consacrer à ces autres activités essentielles, l'oiseau doit minimiser le temps qui lui est nécessaire pour couvrir ses besoins alimentaires quotidiens. Cela passe par la maximisation de son rythme d'ingestion. Il peut le faire de différentes façons : par exemple, en recherchant ses proies dans les habitats, aux périodes de la journée et aux stades de la marée où le rythme d'ingestion est le plus élevé. Cela peut également être fait en choisissant les plus rentables parmi les proies détectables et accessibles.



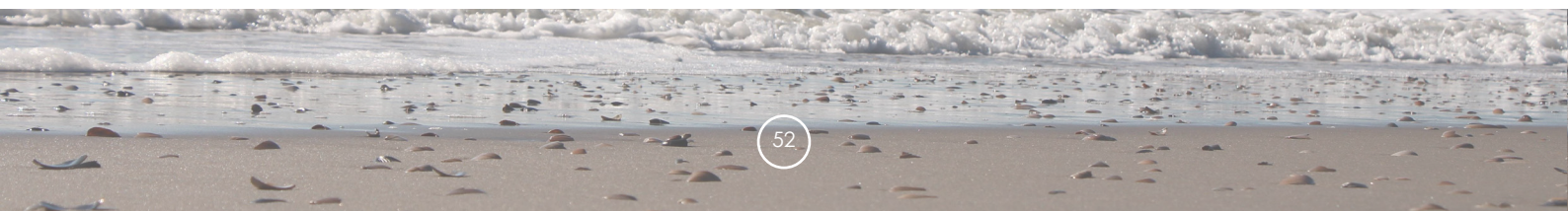


Dans les années 1970, le terme « optimiser le rythme d'ingestion » était fréquemment utilisé à la place de maximiser le rythme d'ingestion. Cela vient probablement des économistes chez lesquels maximiser le profit est optimal pour les personnes concernées. De ce fait, l'hypothèse souvent exprimée quand cette notion a été transférée à la recherche alimentaire est que maximiser le rythme d'ingestion est également optimal pour la valeur adaptative (*fitness*). Mais il a été très tôt réalisé que tel n'était pas le cas. Par exemple, il y a des circonstances dans lesquelles un oiseau pourrait être capable d'augmenter son rythme d'ingestion pour réduire le risque de faim mais seulement en réduisant ses chances de survie d'une autre façon. Ainsi, un oiseau peut augmenter son rythme d'ingestion en recherchant ses proies sur une parcelle où celles-ci sont grandes et profitables. Cependant, si le risque pour l'oiseau d'être capturé par un prédateur est plus élevé que partout ailleurs, il peut réduire ses chances de survie en s'alimentant ici même si le risque de faim est réduit. De même, un oiseau peut augmenter fortement son rythme d'ingestion en sélectionnant de grands bivalves avec des coquilles épaisses. Cependant, en faisant cela, il augmente grandement les chances d'endommager son bec et il peut être préférable en matière de survie de consommer de plus petites proies qui fournissent un rythme d'ingestion plus bas. De ce fait, pour maximiser sa *fitness*, un oiseau doit tenir compte de nombreux paramètres et pas seulement de la manière de maximiser le rythme d'ingestion. Il doit établir un compromis entre le risque de faim et le risque occasionné par d'autres menaces potentielles pour sa *fitness*, telles que la prédation ou un dommage au bec. Désormais, le mot « optimal » est rarement utilisé.

Les prédateurs exploitent les proies les plus rentables, ce qui réduit leur disponibilité hivernale (CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990 ; SUTHERLAND et ENS, 1987 ; ENS *et al.*, 1996c). La rentabilité prend également en compte le temps perdu par les oiseaux quand ils renoncent à ouvrir ou à ingérer une proie qu'ils ont commencé à manipuler. Ce temps souvent très court, notamment dans le cas des vers et des Tellines de la Baltique (ENS *et al.*, 1996b), peut être très long pour les Huîtres pie ouvrant les Moules communes par martelage sur la face dorsale, et plus encore sur la face ventrale (MEIRE et

ERVYNCK, 1986 ; CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990). Les Huîtres pie sélectionnent également les moules les moins couvertes par des balanes, soit parce qu'ils ne peuvent pas les ouvrir notamment quand la face ventrale est couverte, soit parce qu'ils ne discernent pas leur proie (MEIRE, 1987).

Quand la taille de la proie diminue, cela se traduit par une augmentation du nombre de proies consommées par unité de temps et une baisse de la densité d'individus s'alimentant sur le site, ce qui entraîne également une diminution des interactions entre les congénères. Le temps de manipulation diminue avec la diminution de la taille de la proie, en partie parce que les petites proies peuvent être ingérées plus rapidement que les grandes, mais aussi parce que les oiseaux lèvent moins fréquemment la tête lorsqu'ils manipulent des petites proies et les transportent moins souvent et sur de plus courtes distances que les grandes. Comme le nombre d'Huîtres pie tentés de voler les proies des congénères diminue avec la taille de la proie, et qu'en conséquence diminue le temps de manipulation (STILLMAN *et al.*, 1996a, 1997), ces tendances dans le comportement agonistique peuvent être prédites des rythmes d'ingestion des agresseurs (potentiels) et de leurs victimes. Pour autant, les préférences des Huîtres pie pour différentes proies ne suivent pas un ordre prévisible fondé sur le rythme d'ingestion ; ils ne sélectionnent pas toujours les espèces proies qui fournissent le rythme d'ingestion le plus élevé. Par exemple, dans l'estuaire de l'Exe, la quantité globale de nourriture ingérée n'est pas la plus élevée chez les oiseaux se nourrissant de Moules communes (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1984a). De plus, quoique les rythmes d'ingestion soient plus élevés chez les oiseaux qui consomment des Scrobiculaires que chez ceux qui consomment des annélides, les Huîtres pie semblent préférer ces derniers. L'étude de BOATES et GOSS-CUSTARD (1992) diffère de bien d'autres car elle concerne plusieurs proies et non une seule et montre que dans ces conditions, les Huîtres pie orientent leur effort vers les proies qui maximisent leur rythme d'ingestion. La base de la sélection des espèces proies et celle de la sélection des différentes classes de taille au sein d'une espèce proie pourraient être, selon ces auteurs, totalement différentes.







## II.14. Sélection de la taille des proies

Afin de faire les choix les plus rentables, chaque Huîtrier pie doit sélectionner une taille spécifique de proies qui va lui fournir le maximum d'énergie avec un temps de capture et de consommation le moins élevé possible. Chaque oiseau a donc à se déterminer sur les tailles minimales et maximales des proies en-dessous ou au-dessus desquelles la capture et la consommation ne sont plus rentables (LEOPOLD *et al.*, 1989). Répondre à cette exigence est particulièrement approprié quand un oiseau recherche une proie au toucher. Un oiseau cherchant au hasard peut prendre toutes les proies qu'il rencontre, un processus dénommé sélection passive (ZWARTS *et al.*, 1996g). De manière alternative, il peut rejeter certaines des proies qu'il découvre et ainsi exercer une sélection active (ZWARTS *et al.*, 1996g).

Cet aspect a été étudié chez les Huîtriers pie confrontés à différentes classes de taille des bivalves enfouis. Si les oiseaux peuvent localiser les proies sous la surface du sédiment par un sondage profond aléatoire, la probabilité de contact d'une proie dépend des densités relatives des différentes classes de taille ainsi que de deux autres facteurs (HULSCHER, 1982). Le premier est la profondeur à laquelle se tient la proie, ce qui la rend ou non accessible au bec de l'oiseau. Le second est la surface du sédiment sondée par le bec : la zone tactile (*touch area*). Celle-ci est l'équivalent de sa surface mesurée sur le plan horizontal (HULSCHER, 1982). Elle a été mesurée en photographiant le dessus d'un bivalve tel qu'il apparaît naturellement, une fois le substrat retiré (HULSCHER, 1982) ou son plan vertical, le bivalve étant positionné dans de la pâte à modeler (WANINK et ZWARTS, 1985).

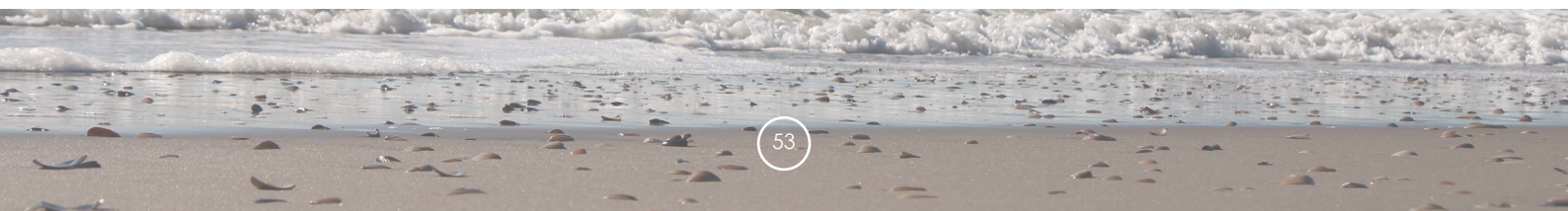
La zone tactile réelle est, en fait, plutôt plus large que les estimations fournies par ces deux méthodes car la surface de la pointe du bec de l'oiseau doit également être prise en compte. Cet élargissement de la zone tactile a été estimé à partir des empreintes de bec laissées sur la vase par des Huîtriers pie en

alimentation (HULSCHER, 1982). Avec l'espace étroit entre les mandibules inférieure et supérieure incluses, la surface de sondage équivaut à un rectangle de 11 x 1,4 mm (HULSCHER, 1982). Cet ajout à la zone de contact du bivalve lui-même permet d'estimer la zone réelle, ou « zone de contact effective » investiguée par la pointe du bec d'un Huîtrier pie qui sonde le substrat.

### La théorie de la recherche alimentaire et de la rentabilité

À la fin des années 1960, une nouvelle discipline appelée écologie du comportement commença à utiliser des modèles mathématiques pour prédire les choix attendus des animaux confrontés à différents types de proies (MACARTHUR et PIANKA, 1966 ; EMLEN, 1966). Chez les Huîtriers pie, par exemple, un oiseau recherchant sa nourriture sur une vasière peut contacter différentes espèces proies, chacune d'entre elles pouvant apparaître avec plusieurs classes de taille. La théorie de la rentabilité ou théorie de la recherche optimale (*Optimal foraging theory, OFT*) vise à prédire lesquelles de ces proies potentielles et de ces classes de taille seront sélectionnées. La théorie part de l'hypothèse qu'un prédateur recherchant ses proies va faire les choix qui maximisent son rythme d'ingestion. Cette règle de décision de maximisation de la quantité est dérivée de l'hypothèse que plus un oiseau en alimentation satisfait rapidement ses besoins en énergie et en nutriments, plus il a de temps pour d'autres activités essentielles, telles que les activités de confort, les soins parentaux et le fait d'être en alerte contre des attaques des prédateurs.

Prenons un Huîtrier pie se nourrissant sur un banc de Coques communes comprenant deux classes de taille, une grande de 30 mm et une très petite de 15 mm. Quand un oiseau recherche ses proies, il détecte des Coques communes de petite ou de grande taille selon des séquences non prévisibles.



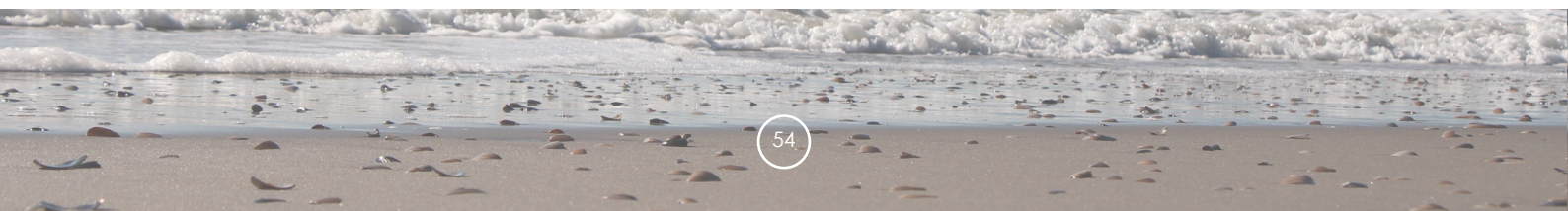


Doit-il prendre chaque grande et chaque petite Coque commune qu'il contacte ou juste les petites, ou juste les plus grandes ou une proportion des deux. Pour simplifier la modélisation, il était initialement présumé que l'oiseau cherche à une vitesse constante. On préjugeait aussi qu'au début de la période de recherche alimentaire modélisée, le rythme d'ingestion est connu à la fois de l'oiseau et du modélisateur. Dans le cas de notre Huîtrier pie, un taux typique de 0,05 kJ/s est attendu. L'oiseau contacte d'abord une grande Coque : devrait-il la prendre ? La théorie montre que la décision dépend du quotient entre l'apport énergétique de la proie (E) et son temps de manipulation (h) qui correspond au temps nécessaire à un oiseau pour détecter, capturer, ouvrir la Coque commune et consommer sa chair. Si la rentabilité E/h des grandes Coques communes est égale ou supérieure à 0,05 kJ/s, l'oiseau devrait les consommer parce que, pendant la période de manipulation de cette Coque commune, il va maintenir son rythme d'ingestion (IR) au-dessus de sa moyenne courante de 0,05 kJ/s. Après avoir consommé cette Coque commune, l'oiseau va contacter une petite Coque commune qui, bien que plus rapide à manipuler et ouvrir, est d'un moindre apport énergétique. Sa rentabilité E/h n'est que de 0,02 kJ/s. Si l'oiseau prend cette proie, son rythme d'ingestion tombera au-dessous de la moitié de sa valeur moyenne de 0,05 kJ/s réduisant de fait sa rentabilité moyenne. Il est simplement non valable de dépenser du temps à ouvrir et à extraire de la chair des Coques communes de petite taille car pour obtenir la même quantité d'énergie qu'avec une seule grande Coque commune, il lui faudrait de nombreuses coques de petite taille, ce qui demanderait au total plus de temps de recherche et de consommation. L'oiseau devrait donc ignorer les petites Coques communes et se déplacer. La règle de décision générale, donc, est que les oiseaux ne doivent accepter que les proies dont la rentabilité est égale, ou excède, le rythme d'ingestion moyen actuel (IR), que les oiseaux ont acquis au cours de la période précédente de recherche alimentaire. Bien que la longueur de la période sur laquelle l'oiseau calcule son rythme d'ingestion quand il fait cette évaluation est inconnue, de même que le changement des conditions de marée, de météorologie, de réduction progressive de la ressource alimentaire au fil du temps, la théorie de la recherche optimale peut néanmoins

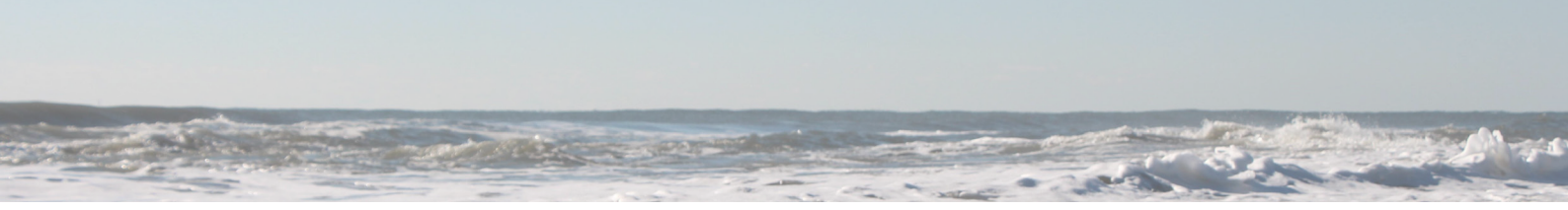
permettre des prédictions utiles et vérifiables.

Une proie est rentable si  $E/h \geq IR$ . Qu'un prédateur sélectionne une telle proie est une prédiction facilement testée et l'a été de nombreuses fois chez l'Huîtrier pie. Il en va de même pour certaines autres prédictions de la théorie, telles que toutes les proies rentables qu'un oiseau contacte devraient être prises tandis que toutes les proies non rentables, avec  $E/h < IR$ , devraient être ignorées. Une autre prédiction pouvant être testée est que les petites Coques communes ne devraient être prises que quand les grandes Coques communes sont si rares et donc détectées si peu fréquemment que l'IR moyen des oiseaux diminue à 0,02 kJ/s, ce qui correspond à la rentabilité des petites Coques communes. Quand le rythme d'ingestion diminue au-dessous du seuil de 0,02 kJ/s, toutes les petites Coques communes qu'un oiseau détecte devraient être prises. Le rythme d'ingestion n'est jamais maximisé en prenant seulement une proportion d'une classe de taille une fois qu'elle est devenue rentable. Ignorer les proies qui pourraient être rentables à un moment donné conduirait seulement à abaisser le rythme d'ingestion en étendant le temps consacré à la recherche entre deux captures. L'hypothèse de base de la théorie que les oiseaux maximisent leur rythme d'ingestion peut être testée d'autres manières, par exemple en explorant si les oiseaux s'alimentent sur des zones et aux stades nyctéméral et tidal pendant lesquels les taux d'ingestion sont les plus élevés.

La théorie a été très utile car elle a stimulé de nombreuses recherches sur les règles de décision utilisées par les prédateurs se nourrissant ainsi que sur l'identification des circonstances dans lesquelles les règles de décisions de maximisation du rythme d'ingestion ne s'appliquent pas. Le terme « optimal » a été inclus dans l'appellation initiale de théorie (optimale) de recherche alimentaire sur la base de l'hypothèse que maximiser IR devrait toujours maximiser la valeur adaptative des oiseaux. Mais cette simple croyance a rapidement été contrée par les preuves que de nombreux choix faits par les prédateurs, dont les Huîtriers pie sont contraints par d'autres facteurs susceptibles d'affecter leur valeur adaptative ; par exemple la nécessité que le rythme d'ingestion soit équilibré avec le risque d'être attaqué par un prédateur







(GOSS-CUSTARD, 1970). Comme les prédateurs ne le font pas nécessairement en maximisant leur rythme d'ingestion, les modèles de maximisation du rythme d'ingestion sont désormais juste une classe particulière de modèles au sein du domaine de la théorie de la recherche alimentaire.

Les Huîtres pie exploitent un large éventail de taille de proies, comme cela est illustré par les différentes espèces du genre et les différentes espèces proies (**tableaux XVIII et XIX**). Parmi les plus petites proies consommées figurent les Coques communes de 8 mm de long qui ne contiennent que 3,3 mg MSLC (MEIRE, 1996a). Parmi les plus grandes, se trouvent les coques géantes, les Arches, du genre *Anadara*, une source essentielle des oiseaux hivernant au banc d'Arguin en Mauritanie : ces Arches peuvent avoir une longueur moyenne de 78 mm et contenir 3 300 mg MLSC (SWENNEN, 1990). En captivité, les oiseaux peuvent consommer des Myes communes de 88 mm de long contenant 4 200 mg MLSC (ZWARTS *et al.*, 1996h), presque 1 300 fois plus que les plus petites Coques communes dans l'aire d'étude de MEIRE (1996a) !

LEOPOLD *et al.* (1989) ont testé la sélection de la taille des Moules communes et des Coques communes dans des conditions semi-naturelles. Ils ne trouvent pas de sélection de taille pour les Coques communes dont la taille des individus capturés diffère seulement de 1 mm par rapport à la population vivante. Les oiseaux choisissent les zones alimentaires en fonction de leur statut avec les dominants s'alimentant là où les proies sont les plus charnues. Chez les consommateurs de Moules communes, la sélection n'est pas orientée sur la taille mais plutôt sur la facilité à ouvrir les coquilles. La sélection de la taille des proies (Coques communes et Moules communes) s'arrête à partir du moment où il faut choisir un habitat. Celui-ci est la priorité de l'oiseau. Puis il a à choisir un ou deux types de proies et les différentes classes de taille qui correspondent généralement à des classes d'âge (SUTHERLAND, 1982d).

Dans une analyse extensive des nombreuses études sur la taille des bivalves enfouis capturés par des Huîtres pie recherchant leurs proies au toucher, ZWARTS *et al.* (1996f) ont montré que la sélection passive, telle que décrite par le modèle du toucher aléatoire développé par HULSCHER (1982), ne tient


pas compte, à elle seule, des classes de taille prises par les oiseaux se nourrissant de *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* et *Cerastoderma edule*. Dans tous les cas, il y a une taille minimale, ou seuil de rejet (*rejection threshold*), en dessous de laquelle les plus petits bivalves ne sont pas pris, même s'ils sont détectés par la pointe du bec sondant au hasard. La conséquence est qu'il y a un rejet actif des plus petites classes de taille. Les Huîtres pie semblent préférer certaines classes de taille d'espèces proies particulières à d'autres et la théorie de la rentabilité est susceptible de fournir une explication aux choix des oiseaux.

La théorie de la rentabilité indique que les prédateurs sont capables de distinguer parmi les proies celles qui ont la rentabilité la plus élevée. La taille des Moules communes et des Coques communes n'est pas l'élément de sélection le plus important (LEOPOLD *et al.*, 1989). Par contre, la qualité des zones alimentaires (qui correspond aux zones où les proies ont le plus de contenu) précède et détermine la sélection de taille des proies. Les oiseaux dominants sont trouvés dans les zones de haute qualité et consomment les proies les plus grandes (LEOPOLD *et al.*, 1989).

En accord avec la théorie de la rentabilité (STEPHENS et KREBS, 1986), les Coques communes les plus grandes sont les plus recherchées, ce qui implique de changer de zone alimentaire si la zone actuelle ne fournit plus les proies les plus rentables. La théorie stipule que toutes les proies qui sont rencontrées doivent être consommées si la densité totale de proies est faible. Elle prédit aussi que la proie la moins rentable ne sera capturée qu'en fonction de l'abondance et de la densité des proies plus rentables.

Là où il existe une sélection active pour une gamme limitée de taille des proies, l'analyse doit se focaliser sur trois questions (LEOPOLD *et al.*, 1989) :

- (i) qu'est-ce qui détermine la taille minimale ?
- (ii) qu'est-ce qui détermine la taille maximale ?
- (iii) est-ce que les oiseaux sélectionnent une combinaison de classes de taille conformément aux prédictions de la théorie de la rentabilité ?



Les Huîtres pies ne consomment jamais de Tellines de la Baltique de taille inférieure à 10 mm mais sélectionnent des individus de 18 mm et plus (HULSCHER, 1982), ce que confirment ZWARTS *et al.*, (1996g) qui indiquent que les proies plus petites peuvent cependant être prises quand les proies de grande taille sont rares. La sélection des proies concerne également *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria*, *Cerastoderma edule* (voir HILGERLOH *et al.*, 1997). Tout comme les petites Tellines de la Baltique, les petites Coques communes de moins de 10 mm et les *Mya arenaria*, *S. plana* et *M. edulis* de taille inférieure à 15 à 20 mm ne sont pas consommées. Les très grandes proies ne le sont pas non plus, notamment *M. edulis* et *C. edule* au printemps (ENS *et al.*, 1996c), ce qui semble être lié au risque de dommage au bec.

Il existe une tendance chez les oiseaux à consommer les individus de classe de taille définies (tableaux XVIII and XIX). Il ne peut être supposé qu'une

sélection active s'opère pour les classes de taille moyenne. Par exemple, sur la côte de la Tasmanie, l'Huître à long bec se nourrit de Mactres roussissantes *Mactra rufescens* que les oiseaux localisent visuellement dans le sable quand ces bivalves sont couverts d'une fine couche d'eau à marée basse (TAYLOR et TAYLOR, 2005). Il est peu probable que les oiseaux soient capables d'une quelconque sélection car il ne semble y avoir aucune possibilité pour qu'ils puissent évaluer la taille de leur proie avant la capture. Mais, en fait, ils peuvent ne pas avoir besoin de faire une sélection entre les classes de taille. Bien que le temps requis pour capturer et consommer une Mactre roussissante dépende de la longueur de la coquille, la rentabilité est indépendante de cette taille. Comme toutes les classes de taille sont de valeur nutritionnelle équivalente, la sélection d'une gamme de taille particulière n'augmenterait pas le rythme d'ingestion des oiseaux (TAYLOR et TAYLOR, 2005).



Huître à long bec © NATHALIE SANTA MARIA



**Tableau XVIII** Intervalles de taille des différentes proies consommées par les Huîtres pie.

Espèces	Tailles prélevées (mm)	Références
Moule ( <i>Mytilus edulis</i> )	10-35	DRINNAN, 1958
	20-60	
	10-35	NORTON-GRIFFITHS, 1967
	20-60	
	14-38	HEPPLESTON, 1971b
	20-50	
	20-70	
	25-60	SUTHERLAND et ENS, 1987
	20-45	LEOPOLD <i>et al.</i> , 1989
	30-59	GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 2006
	35-50	NAGARAJAN <i>et al.</i> , 2002a
	28-48	CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990
	20-70	CALDOW <i>et al.</i> , 2007a
51 (taille médiane)	HILGERLOH et SIEMONEIT, 1999	
Coque ( <i>Cerastoderma edule</i> )	15-39	TRIPLET, 1994a
	15-22	NORRIS et JOHNSTONE, 1998a
	30-45	MEIRE, 1993
	> 15	BROWN et O'CONNOR, 1974
	16-26	QUINN et KIRBY, 1993
	> 10	SUTHERLAND, 1982c
	> 20-25	Hulscher, 1996
	15-45	CALDOW <i>et al.</i> , 2007a
Telline de la Baltique ( <i>Macoma balthica</i> )	15-20	GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 1977b
	> 10	HULSCHER, 1982
Scrobiculaire ( <i>Scrobicularia plana</i> )	21-39	ZWARTS et WANINK, 1989
Mye ( <i>Mya arenaria</i> )	17-45	ZWARTS et WANINK, 1984
Palourde japonaise ( <i>Venerupis philippinarum</i> )	16-50	CALDOW <i>et al.</i> , 2017b CLARKE <i>et al.</i> , 2019
Anodonte chinoise ( <i>Sinanodonta woodiana</i> )	64-98	URBAŃSKA <i>et al.</i> , 2013

Pour compléter ce panorama, le **tableau XIX** fournit les classes de taille des proies consommées par les autres espèces du genre *Haematopus*. Les grandes similitudes tiennent aux faibles écarts de taille existant entre les différentes espèces de ce genre.



L'Huître pie de Bachman se nourrit de Moules communes *Mytilus edulis* de taille variant entre 21,3 et 72,3 mm, avec une taille moyenne de 50 mm. La distribution de tailles des Moules communes prélevées est différente de celle notée chez les Moules communes vivantes. Ces Huîtres pie n'utilisent que 25 % du temps de présence sur les gisements quand les Moules communes sont vulnérables, pour s'alimenter à un rythme de 0,9 moule par minute en moyenne. Les oiseaux utilisent la méthode de l'insertion (*stabbing*) pour les ouvrir (HARTWICK et BLAYLOCK, 1979).

Huître pie de Bachman © FLORENT LECOURTIER.

**Tableau XIX**

Comparaison des classes de tailles de Moules communes et de patelles consommées par trois espèces d'Huîtres (Hockey et Underhill, 1984, modifié).

Espèces	Patelles			Moules communes		
	Proies	Taille (mm)	Références	Proie	Taille (mm)	Références
<i>H. ostralegus</i>	<i>Patella vulgata</i> , <i>P. aspera</i>	20-25	FEARE, 1971	<i>Mytilus edulis</i>	20-35	HEPPLESTON, 1971b
	<i>Patella</i> spp.	27-31	HARRIS, 1965	<i>Mytilus edulis</i>	25	NORTON-GRIFFITHS, 1967
<i>H. bachmani</i>	<i>Acmaea pelta</i>	26	WEBSTER, 1941	<i>Mytilus edulis</i>	45-50	HARTWICK et BLAYLOCK, 1979
	<i>A. digitalis</i>	25	WEBSTER, 1941	<i>Mytilus edulis</i>	41	WEBSTER, 1941
	<i>A. mitra</i>	23	WEBSTER, 1941	<i>M. californianus</i>	40	WEBSTER, 1941
	<i>Acmaea</i> spp.	10-30 (13)	HARWICK, 1976	<i>Mytilus</i> spp.	40-60 (49)	HARWICK, 1976
				<i>Mytilus edulis</i>	39	NORTON-GRIFFITHS, 1967
<i>H. moquini</i>	<i>P. granularis</i>	25-35	HOCKEY et UNDERHILL, 1984	<i>Perna perna</i>	35-45	RANDALL et RANDALL, 1982
	<i>P. granularis</i>	35-45	HOCKEY et UNDERHILL, 1984	<i>Perna perna</i>	40-45	HOCKEY et UNDERHILL, 1984
	<i>P. argenvillei</i>	30-40	HOCKEY et UNDERHILL, 1984	<i>Choromytilus meridionalis</i>	35-45	HOCKEY et UNDERHILL, 1984
	<i>P. cochlear</i>	25-35	HOCKEY et UNDERHILL, 1984	<i>C. meridionalis</i>	50-60	HOCKEY et UNDERHILL, 1984
	<i>P. longicosta</i>	35-40	HOCKEY et UNDERHILL, 1984	<i>Aulacomya ater</i>	30-40	HOCKEY et UNDERHILL, 1984
	<i>Cellana capensis</i>	25-30	HOCKEY et UNDERHILL, 1984			

Pour maximiser le rythme d'ingestion, un oiseau doit évaluer si le fait d'arrêter de chercher des classes de taille déterminées va augmenter ou diminuer son rythme d'ingestion actuel, c'est-à-dire s'il est rentable de le faire. La relation entre la longueur d'un bivalve (L) et sa masse sèche libre de cendres (MSLC) est de la forme :

$$\log \text{MSLC} = -b + a * \log L.$$

Les valeurs de b étant principalement incluses dans l'intervalle 2,5 – 3,5 (ZWARTS, 1991), le contenu en chair des proies augmente rapidement avec la longueur. Le **tableau XX** illustre le fait que la valeur de l'énergie (kJ/g MSLC) de la chair est très similaire chez les différentes espèces proies (ZWARTS et WANINK, 1993). Par conséquent, la façon avec laquelle E/h change avec l'augmentation de la taille des proies dépend fortement de la relation quantitative entre le temps de manipulation (h) et la taille des proies.

**Tableau XX**

Paramètres permettant le calcul de l'équation  $\log \text{MSLC} = -b + a * \log L$  en mer des Wadden. Ces deux paramètres peuvent prendre des valeurs différentes, en fonction du site et des possibilités de croissance des invertébrés. Leurs valeurs sont donc à calculer pour chaque site étudié.

Espèce	b	a	Énergie (kJ g <sup>-1</sup> MSLC)
<i>Macoma balthica</i>	3,2138	5,4291	22
<i>Scrobicularia plana</i>	2,8557	5,368	21,9
<i>Cerastoderma edule</i>	3,1996	5,4178	22,2
<i>Mya arenaria</i>	3,0794	5,6009	21,7

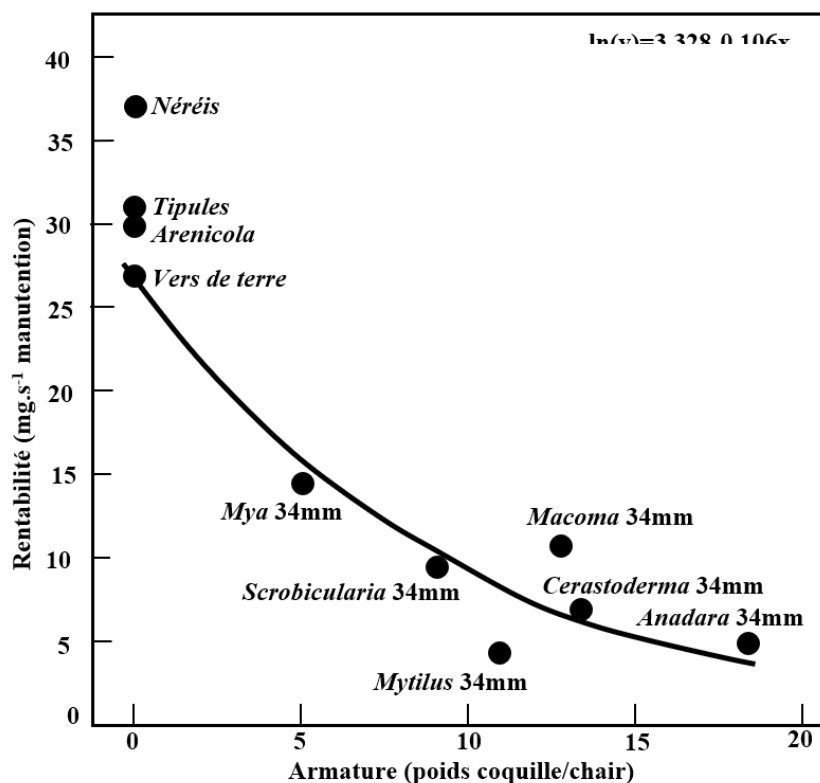
Comme l'exposant b de l'expression logarithmique du temps de manipulation par rapport à la longueur de la proie varie entre 1 et 2, tandis que la masse de la chair varie entre 2,5 et 3,5, la masse





charnue de la proie augmente plus rapidement avec la longueur de la proie que ne le fait le temps de manipulation. À travers une gamme d'espèces proies, la masse des proies varie d'un facteur 1 000 alors que, dans la même gamme, le temps de manipulation augmente d'un facteur 100. En conséquence, la rentabilité des proies augmente d'un facteur 5 à 10 sur les classes de taille consommées, chez les proies dotées d'un exosquelette comparativement à celles au corps mou (ZWARTS *et al.*, 1996f).

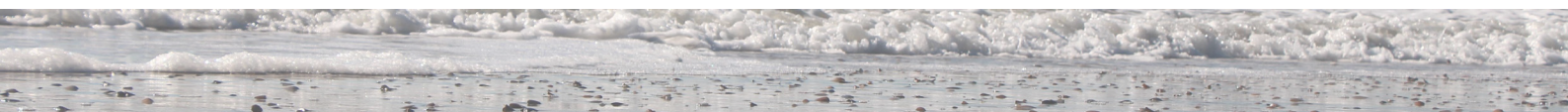
Cela prend quatre fois plus de temps pour manipuler la chair d'une proie avec exosquelette qu'une proie au corps mou avec la même valeur énergétique. La rentabilité des proies au corps mou est donc supérieure. Ceci est montré sur la **figure 32** : en reliant la masse de la chair au degré de protection des proies protégées par un exosquelette, la rentabilité des proies principales diminue avec une augmentation du rapport de la masse de la chair sur celle de la coquille.



**Figure 32** Rentabilité en fonction de l'indice de coquille chez les proies contenant 200 mg de chair. La longueur de la coquille des bivalves est indiquée. L'exosquelette est standardisé chez les proies en utilisant le ratio de la masse de la coquille sur celle de la chair pour la classe de taille qui contient 200 mg MSLC de chair. Le nom des espèces est indiqué au niveau de chaque point (d'après ZWARTS *et al.*, 1996f).

La théorie de la rentabilité prédit les choix qu'un Huître pie maximisant son rythme d'ingestion devrait faire quand il rencontre une gamme de classes de taille d'une espèce proie donnée. Pour illustrer cela, supposons que la rentabilité d'une proie augmente avec sa longueur, ce qui est souvent défini comme « taille de la proie », dans l'ensemble de la gamme de taille que l'oiseau peut rencontrer. Considérons d'abord la taille minimale des proies

qu'un Huître pie maximisant son rythme d'ingestion doit capturer. Pour cela, nous devons supposer qu'un Huître pie se nourrissant s'attend à un rythme d'ingestion d'une certaine valeur dans la zone alimentaire où il évolue. Cela ne veut pas dire qu'il a une connaissance globale des rythmes d'ingestion potentiels sur l'ensemble de sa zone d'hivernage.





Il est seulement supposé qu'un oiseau a un rythme d'ingestion fondé sur son expérience immédiate ou préalable des N minutes précédentes, ou période de prospection. Nous ne connaissons pas la valeur de N mais cette méconnaissance n'affecte pas notre capacité à tester la théorie de la rentabilité. Nous avons juste besoin de supposer que, en se fondant sur une période de prospection d'une durée indéterminée, l'oiseau a un rythme d'ingestion espéré qui est sans cesse réajusté au cours de la recherche des proies.

Supposons que le rythme d'ingestion moyen d'un Huîtrier pie au cours d'une période de recherche alimentaire de, par exemple, 30 minutes est de 2 mg MSLC/s avec des grosses proies. Les petites proies qu'il rencontre ont une MSLC de 50 mg et le temps de manipulation est de 50 s. Sa rentabilité est donc de 50/50 ou 1 mg MSLC/s. Il fait donc un choix non rentable en prenant de telles petites proies. D'un autre côté, s'il continue de s'alimenter en ignorant les petites proies, il peut espérer, sur la base de son expérience récente, atteindre un rythme d'ingestion de 2 mg MSLC/s. Pour maximiser le rythme d'ingestion, l'oiseau devrait donc rejeter les proies de 50 mg aussi rapidement que possible et en chercher d'autres plus grosses. Si la nouvelle proie que l'oiseau repère présente une MSLC de 200 mg et que cela lui prend 100 s pour la manipuler, alors la rentabilité E/h sera 2 mg MSLC/s, et il devrait la prendre car cela ne va pas réduire son rythme d'ingestion. Par conséquent, l'oiseau devrait rejeter toute proie qui a une rentabilité inférieure à 2 mg MSLC/s, le seuil minimal d'acceptation des proies.

Dans la même logique, il devrait toujours prendre n'importe laquelle des proies qu'il rencontre avec une rentabilité supérieure à 2 mg MSLC/s. Ignorer de telles proies pourrait inévitablement réduire son rythme d'ingestion. Celui-ci est égal à la résolution de l'équation :

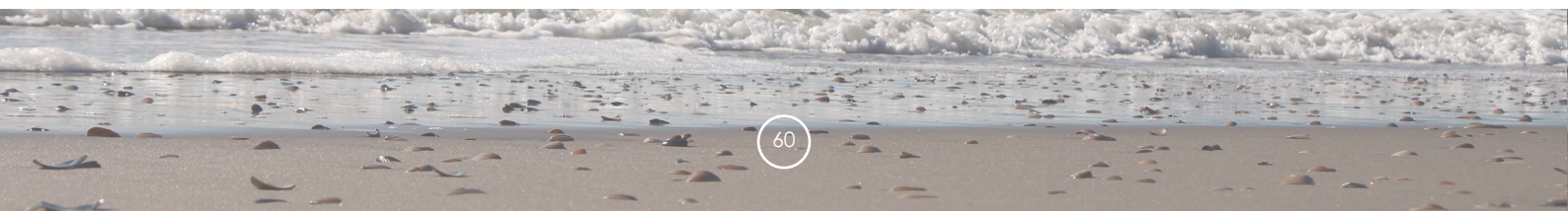
### **MSLC consommés/temps d'alimentation (en s)**

Le numérateur devrait rester le même tandis que le dénominateur pourrait augmenter, réduisant ainsi le rythme d'ingestion. En supposant que la digestibilité des proies est homogène quelle que soit leur taille, la fréquence de distribution des tailles des

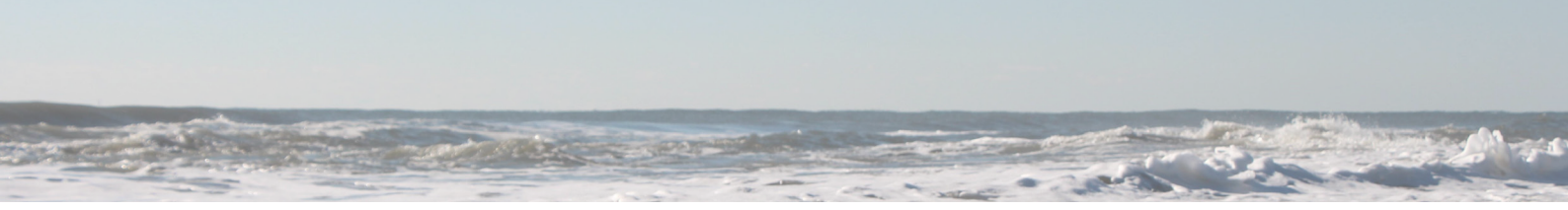
proies capturées au-dessus du seuil minimum devrait être la même que celle des proies que les Huîtriers pie sont capables de détecter et d'atteindre sur ou dans le sédiment.

En comparant avec minutie les résultats attendus de la théorie de la rentabilité quant à la sélection de taille des proies, *in situ* mais également au cours d'expériences menées en captivité, ZWARTS *et al.* (1996f) ont trouvé que les Huîtriers pie rejettent généralement les petites proies et que les seuils de taille des petites proies correspondent parfaitement avec les prédictions de la théorie de la rentabilité. De plus, comme prédit par cette théorie, le seuil minimum de rejet n'est pas fixe mais varie selon le rythme d'ingestion moyen au cours de la phase alimentaire. Ainsi, il apparaît que le seuil minimum de la taille augmente quand le nombre de grandes proies augmente. Cela a été vérifié par SUTHERLAND (1982b), par exemple, qui a trouvé que les Huîtriers pie prenaient moins de petites Coques communes quand l'abondance des grandes Coques communes augmentait. ZWARTS *et al.* (1996f) ont, pour leur part, observé que lorsque des proies grandes et rentables sont accessibles, les Huîtriers pie augmentent leur rythme de recherche afin d'augmenter leur probabilité de contact avec les classes de tailles les plus rentables. Ainsi, si le rythme d'ingestion augmente de moins de 10 mg/s quand un Huîtrier pie recherche ses proies au rythme de 120 pas/minute, il peut passer à 40 mg/s lorsque sa vitesse de recherche passe à 260 pas/minute (HOEKSTRA, 1988). La synthèse de ZWARTS *et al.* (1996f) établit que, quand de grandes proies sont disponibles, le rythme d'ingestion est élevé (3-4 mg MSLC/s) et les bivalves de taille petite à moyenne sont rejetés en raison de leur faible rentabilité. Mais quand seules de petites proies sont accessibles, le rythme d'ingestion descend à 1 mg MSLC/s et très peu de proies sont prises. En conséquence, le rythme d'ingestion dépend d'abord de la taille de la proie. Cette conclusion est supportée par deux revues du rythme d'ingestion des limicoles, incluant les Huîtriers pie (ZWARTS *et al.*, 1996f ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006a).

La distribution des tailles des proies au-dessus du seuil coïncide avec la distribution des plus grandes classes de taille accessibles dans ou sur le substrat (HULSCHER, 1996 ; ZWARTS *et al.*, 1996f). Ceci est cohérent avec la théorie de la rentabilité et a été noté dans les études sur l'Huîtrier pie consommateur de *Scrobicularia*, *Mya* et *Mytilus* ouvertes par inser-







tion. À l'inverse, les oiseaux ouvrant les Moules communes par martelage de la face ventrale s'attaquent rarement à celles de longueur supérieure à 60 mm (MEIRE et ERVYNCK 1986 ; CAYFORD et GOSS-CUSTARD 1990). Une partie du rejet des plus grandes Moules communes est expliquée par :

- (i) la présence de balanes sur les coquilles ;
- (ii) la très grande épaisseur de la coquille des plus grandes Moules communes.

Alors que la raison de l'aversion des oiseaux pour les Moules communes fortement recouvertes de balanes reste inexplicée, il existe différentes hypothèses pour expliquer le rejet des plus grandes proies, par les Huîtres pie prenant des Moules communes mais également par ceux capturant des Coques communes. Les Huîtres pie martelant les Moules communes sur la face ventrale perdent beaucoup de temps à ouvrir les grandes et abandonnent leurs tentatives plus fréquemment qu'ils ne le font avec de plus petites (MEIRE et ERVYNCK, 1986). Si le temps de manipulation perdu n'est pas pris en compte dans le calcul de la rentabilité (E/h), celle-ci est réduite pour les Moules communes de plus de 50 mm. Une autre possibilité de rejet des proies avec un exosquelette robuste est le risque de dommage au bec qui se produit lors d'attaques d'une coquille épaisse. Les Huîtres pie rejettent de nombreuses grandes Coques communes mais le font si rapidement que le temps de manipulation perdu ne réduit probablement pas leur rentabilité (SUTHERLAND, 1982d ; TRIPLET, 1994a ; JOHNSTONE et NORRIS, 2000a). Le risque de dommage au bec augmente rapidement avec la taille de la Coque, suggérant qu'éviter les grandes Coques communes, bien que non rentable sur du court terme, est une précaution nécessaire contre le risque à long terme d'un dommage du bec (RUTTEN *et al.*, 2006), un risque assez fréquent dans le milieu naturel (SWENNEN, 1984).

La rentabilité n'est pas le seul facteur influençant le choix des tailles de proies qui ressort des études de la sélection saisonnière de taille des Moules communes. Si la théorie de la rentabilité explique grandement les tailles des bivalves capturés en hiver, elle ne permet pas d'expliquer le changement pour de très petites proies au printemps. Les changements dans la composition en éléments nutritifs des invertébrés pendant la saison de reproduction constituent une des hypothèses non encore testées

(CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990 ; ENS *et al.*, 1996a).

Chez la plupart des espèces benthiques macrobenthiques, la croissance est dépendante du temps d'exposition sur l'estran à marée basse, avec, de plus, des effets liés à la qualité du sédiment. En particulier, la quantité d'argile serait un des éléments intervenant dans la croissance des invertébrés de différentes espèces (WANINK et ZWARTS, 1993). Selon ces auteurs, les limicoles pourraient utiliser les variations spatiales de taux de croissance des invertébrés pour optimiser l'exploitation de cohortes de même âge. Ainsi, la prédation sur les bivalves appartenant aux grandes classes de taille pourrait affecter leur vitesse de croissance et leur taille moyenne, comme cela a été montré chez la Moule commune (ZWARTS et DRENT, 1981). Les Huîtres pie peuvent avancer le moment à partir duquel ils commencent à exploiter une cohorte de leurs proies en sélectionnant des zones particulières des bancs où leur croissance est rapide (WANINK et ZWARTS, 1993).

L'évaluation la plus complète de la théorie de la rentabilité permettant de prédire le régime alimentaire des Huîtres pie *in situ* en hiver a été fournie par ZWARTS *et al.* (1996i). Ces auteurs ont utilisé cette théorie, en combinaison avec des mesures détaillées des ressources alimentaires fluctuantes, pour prédire le rythme d'ingestion et le choix des proies des Huîtres pie s'alimentant le long des côtes de la Frise en mer des Wadden (figure 33), chaque année de 1977 à 1986. Avec l'hypothèse que les oiseaux se spécialisent sur une espèce proie et maximisent leur rythme d'ingestion, la théorie de la rentabilité prédit que les oiseaux n'auraient pas dû consommer de Moules communes mais *Mya arenaria* pendant deux courtes périodes, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* au cours de la plupart des étés et des Coques communes pratiquement tous les hivers. Les données obtenues sur les oiseaux s'alimentant confirment ces prédictions. Le fait qu'en hiver *Scrobicularia* et *Macoma* s'enfouissent profondément dans le sédiment réduit considérablement l'intérêt de leur exploitation par l'Huître pie, l'accroissement du temps de leur recherche et de leur manipulation en profondeur diminuant fortement le rythme d'ingestion prédit.



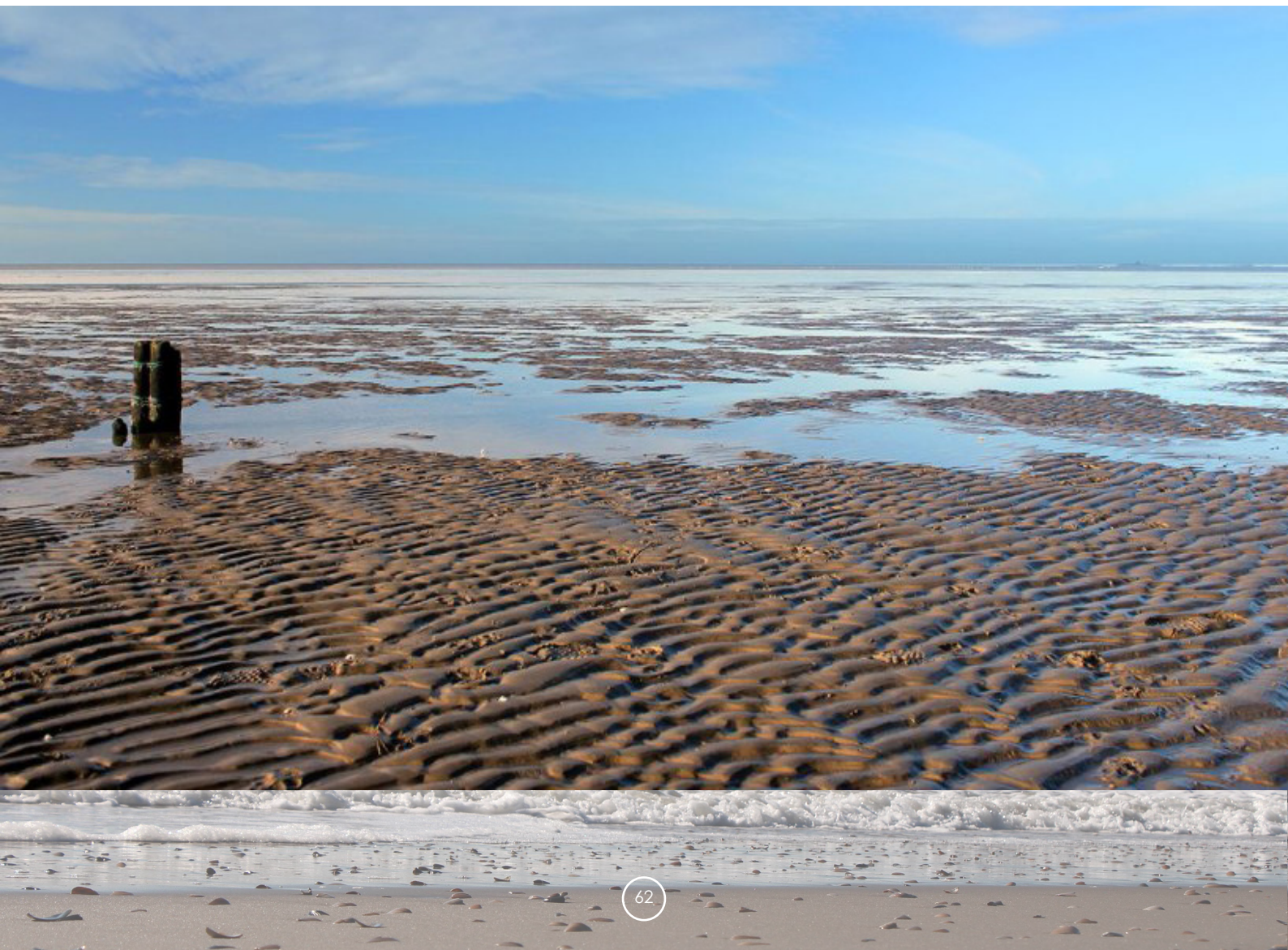


Ainsi, la variation saisonnière du rythme d'ingestion est très importante pour les proies pouvant s'enfouir par rapport aux proies accessibles en surface comme les Coques communes et les Moules communes. En conséquence, les Huîtres pie délaissent les proies vivant profondément dans le sol, de l'hiver au printemps et se rabattent sur les proies plus proches de la surface afin de maximiser leur rythme d'ingestion. Ils ne se nourrissent pas de petites proies, même quand elles forment des bancs très denses, parce que leur rentabilité est faible et que le rythme d'ingestion est inférieur à 1 mg MSLC/s. Ils doivent contenter leurs besoins énergétiques pendant les périodes limitées d'alimentation dans les zones soumises au rythme tidal. En dépit de la très grande variation annuelle de biomasse des différentes espèces proies dans la mer des Wadden, la quantité totale de ressources disponibles pour eux doit être suffisante chaque année pour qu'ils puissent rester sur la zone,

jusqu'à ce que la glace saisisse les vasières. Cependant, leur survie ne serait pas assurée si leur régime alimentaire devait se limiter à une ou deux proies seulement. Pour survivre, il leur faut pouvoir compter sur au moins 3 ou 4 espèces proies au long de l'année. Ils ne trouvent ces ressources qu'en se déplaçant sur des dizaines de km<sup>2</sup>, notamment en mer des Wadden. Étant donné la grande flexibilité alimentaire des Huîtres pie, il est probable que la plupart des oiseaux se spécialisent et adaptent leur comportement et la forme de leur bec aux conditions actuelles d'alimentation.

La théorie de la rentabilité peut souvent, mais pas toujours, prendre en compte les choix faits par les Huîtres pie entre les différentes classes de taille de la même espèce proie, mais cela n'a pas été probant quant à la sélection faite entre les diverses espèces proies, comme cela a été noté chez une autre espèce de limicoles, le Chevalier gambette

**Figure 33** Les vasières de la mer des Wadden où tant d'études sur les limicoles et en particulier l'Huître pie ont été menées  
© KARINA MANNOTT (<https://www.holland.com/fr/tourisme/destinations/regions/la-region-des-wadden/la-mer-des-wadden.htm>).





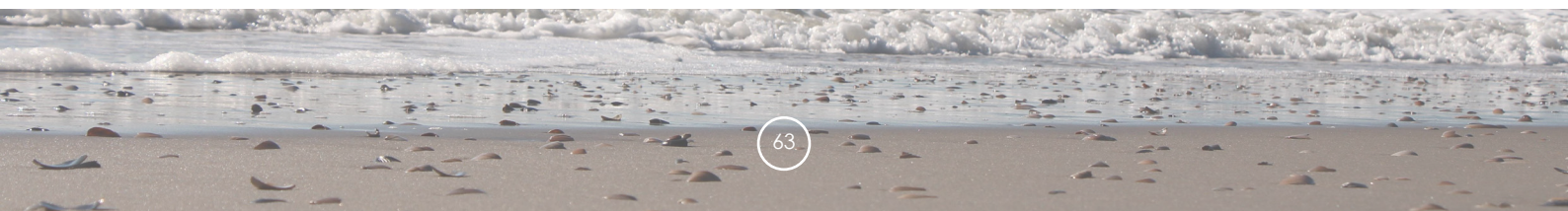


*Tringa totanus* (GOSS-CUSTARD, 1977b, c). Chez les Huîtriers pie, par exemple, BOATES et GOSS-CUSTARD (1992) ont comparé les rythmes d'ingestion des adultes dans l'estuaire de l'Exe où les oiseaux prennent quatre espèces proies : la Moule, le Bigorneau *Littorina littorea*, la Néreis et la Scrobiculaire. Le rythme d'ingestion maximum a été obtenu par les oiseaux consommant des Scrobiculaires. Cependant, cette proie n'est prise que par une minorité d'oiseaux alors que la grande majorité se nourrit de Moules communes (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1983). La théorie de la rentabilité pourrait être inadéquate en elle-même pour expliquer le choix des Huîtriers pie chez lesquels de nombreux processus interactifs peuvent affecter le choix du régime, tels que les contraintes liées à la morpho-

logie et à la pointe du bec, les aptitudes à s'alimenter dont l'acquisition est longue (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987a) et les changements à long terme dans la capacité compétitive des individus (CALDOW *et al.*, 1999). Si elle semble s'avérer pertinente à certains égards, notamment pour les décisions à court terme, elle l'est moins en ce qui concerne les décisions à long terme qui, sur une échelle de temps de plusieurs années, déterminent la valeur adaptative tout au long de la vie (VAN DE POL *et al.*, 2010a).



**Figure 34** Une enseigne de restaurant en Angleterre... dont l'Huîtrier pie n'est pas l'invité du menu.





# 3

## Chapitre

# La consommation des différentes proies

Le **chapitre II** a présenté les différentes espèces proies, les définitions des termes employés dans les études et a fourni des informations générales sur la stratégie alimentaire de l'Huîtrier pie. Le **chapitre III** examine plus en profondeur la manière dont chaque espèce proie entre dans le régime alimentaire. Les plus communes étant également les mieux étudiées font l'objet d'un traitement plus approfondi que les autres.



### III.1 La consommation de Moules communes

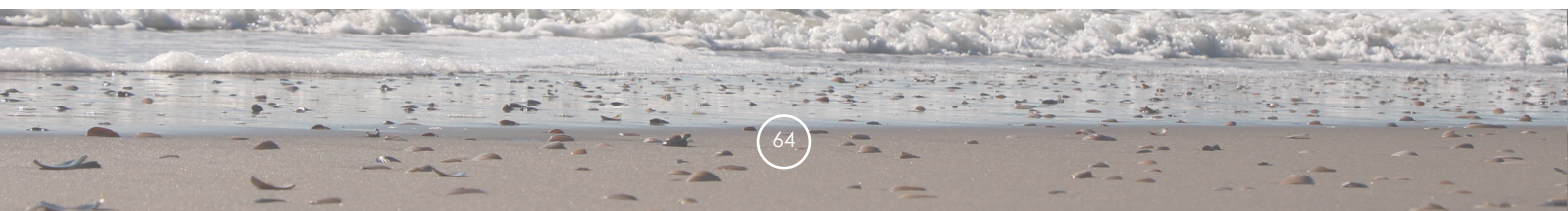
#### III.1.1. Quelques éléments de connaissances sur les Moules communes

Les Moules communes sont des bivalves qui vivent dans l'eau de mer mais qui peuvent être trouvés jusque dans des eaux saumâtres (**figure 36**). Elles peuplent les côtes de l'Atlantique Nord et du Pacifique Nord en Amérique du Nord, en Europe et dans différentes eaux tempérées et polaires. Ces moules peuvent être notées en zones intertidale ou subtidale sur une grande variété de substrats, des rochers, des cailloux, des galets mais aussi des sédiments plus fins, vaseux, sablo-vaseux et sableux. Elles vivent fixées au substrat grâce au byssus qu'elles fabriquent. Les Moules communes peuvent supporter de larges variations de salinité, de dessiccation, de température et de concentration en oxygène. Les bancs de moules jouent un rôle important dans le bon fonctionnement des écosystèmes côtiers en agissant sur la dynamique sédimentaire. Elles sont une source importante de nourriture pour de nombreuses espèces d'oi-

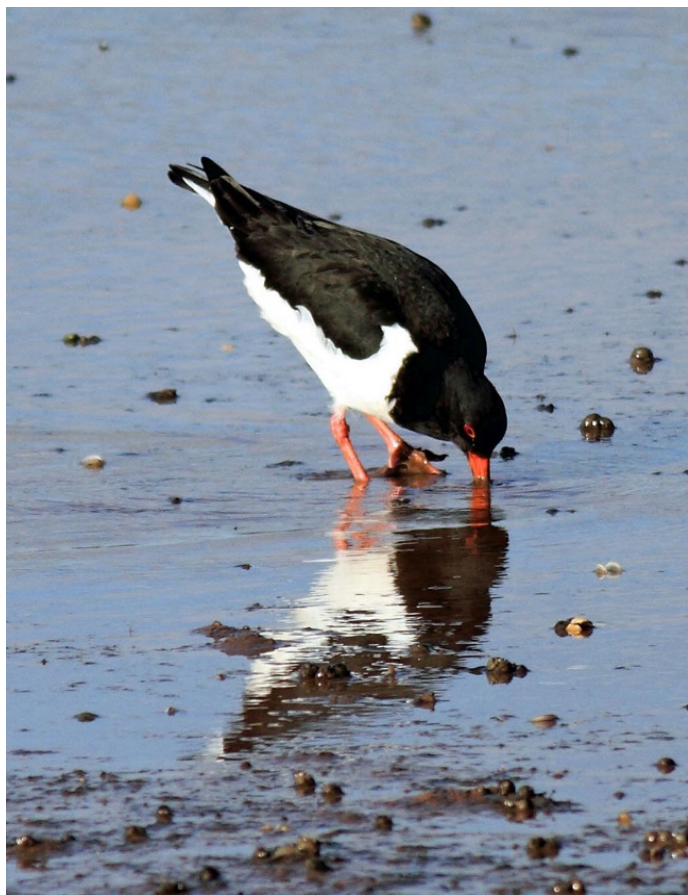
seaux et fournissent un support pour une diversité biologique élevée en raison de l'interconnexion entre les gisements et les sédiments accumulés qui fournissent de nombreux micro-habitats et enrichissent le milieu en matière organique (SEED et SUCHANEK, 1992). Les Moules communes qui se nourrissent par filtration, principalement de micro-algues, de débris organiques suspendus et de zooplancton, jouent un rôle vital dans les estuaires en captant les bactéries et les toxines.

#### III.1.2 Trouver et ouvrir des Moules communes

DEWAR (1908, 1913), DRINNAN (1958), NORTON-GRIFITHS (1967), puis HEPPLESTON (1971b) ont fourni les premières descriptions des trois méthodes employées pour ouvrir les Moules communes, méthodes qui ont ensuite largement été décrites et reprises (ZIERITZ *et al.*, 2012) et illustrées par SITTERS (2000) à l'origine des **figures 39, 40 et 41**. Les noms des différentes parties d'une Moule commune sont







**Figure 35** Sondage profond à la recherche d'une proie © JOHN GOSS-CUSTARD.



**Figure 36** La Moule commune (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranches/bivalves1.html>).

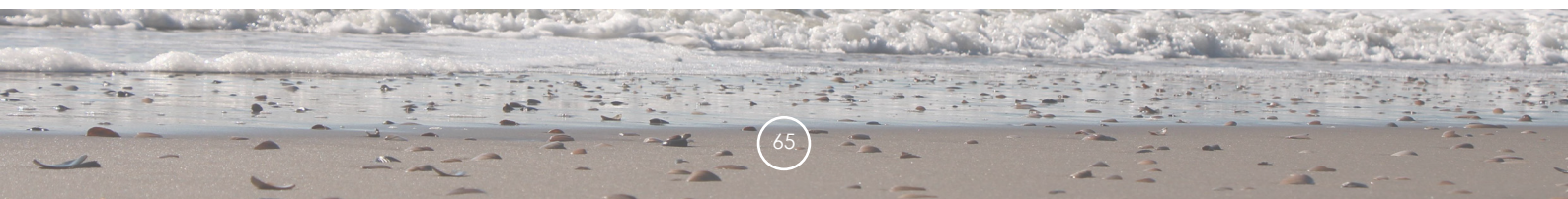
fournis **figure 37** pour une meilleure compréhension et la séquence de capture d'une Moule commune est présentée **figure 38**.

Dans la première méthode, les oiseaux insèrent le bec entre les deux valves (**figure 39**). En anglais, des oiseaux sont appelés *stabbers*, ce que nous traduisons ici par inciseur, mot français qui désigne un appareil permettant d'insérer des éléments, des feuilles, des instruments, plutôt que poignardeur, la traduction habituelle. Les oiseaux qui utilisent cette méthode recherchent des Moules communes immergées sous quelques cm d'eau. À ce moment-là, elles sont légèrement ouvertes, afin de pouvoir excréter des produits métaboliques, les oiseaux peuvent y insérer le bec et couper les muscles adducteurs sans endommager la coquille (ZWARTS et DRENT, 1981 ; SITTERS, 2000).

Cette méthode permet d'ouvrir les plus grandes Moules communes *in situ*. Si la Moule commune

est à découvert et que ses valves sont fermées pour éviter la déshydratation, l'Huîtrier pie insère la pointe de son bec entre les coquilles. Ce geste est souvent suivi d'un mouvement vigoureux d'un côté à l'autre, appelé *prising* en anglais ; l'oiseau tente d'élargir la fente entre les deux valves afin d'aller couper le muscle adducteur. Les inciseurs cassent rarement la coquille.

De jour, ils repèrent les Moules communes essentiellement à la vue, alors que la nuit ils les détectent au toucher par un sondage continu de leur bec légèrement entrouvert. SITTERS (2000) a également noté que certains oiseaux de l'estuaire de l'Exe étaient des inciseurs ventraux qui remontent d'abord la Moule commune à la surface, la retournent et poussent le bec entre les deux valves au point où les filaments du byssus sortent de la coquille sur la face ventrale.

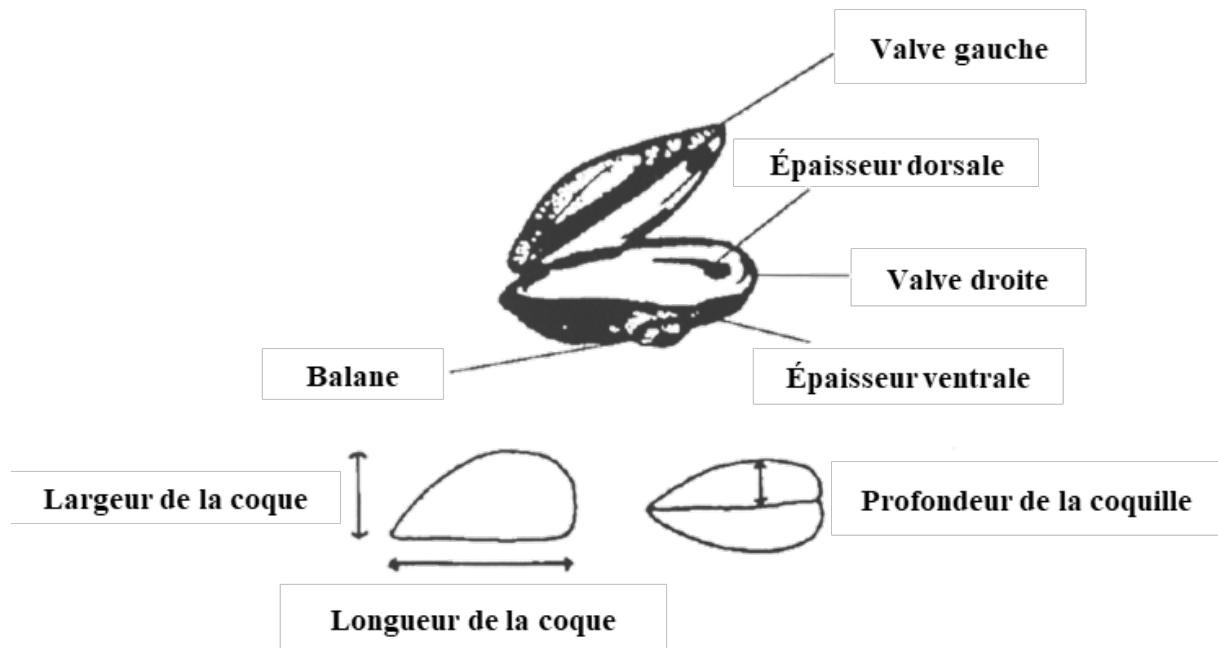




La nuit, le succès de capture augmente considérablement entre l'automne et l'hiver, avec pour résultat un quasi-doublement du rythme d'ingestion, si on le compare à celui de la période diurne hivernale. Comme la période de temps nécessaire à un Huîtrier pie pour localiser une Moule commune est plus réduite la nuit en hiver, SITTERS (2000) a émis l'hypothèse que les Moules communes bâillent plus la nuit en hiver qu'à l'automne, se rendant ainsi plus vulnérables à une capture. Ceci est une ex-

plication crédible car les ressources alimentaires des Moules communes sont alors réduites et ces bivalves peuvent avoir à s'alimenter pendant des périodes plus longues, donc valves entrouvertes, pour obtenir les quantités nécessaires à leur équilibre énergétique. Les Moules communes doivent étendre leur temps d'alimentation la nuit plutôt que le jour, ce qui peut représenter une adaptation contre la prédation diurne (SITTERS, 2000).

Les deux autres méthodes impliquent de marte-

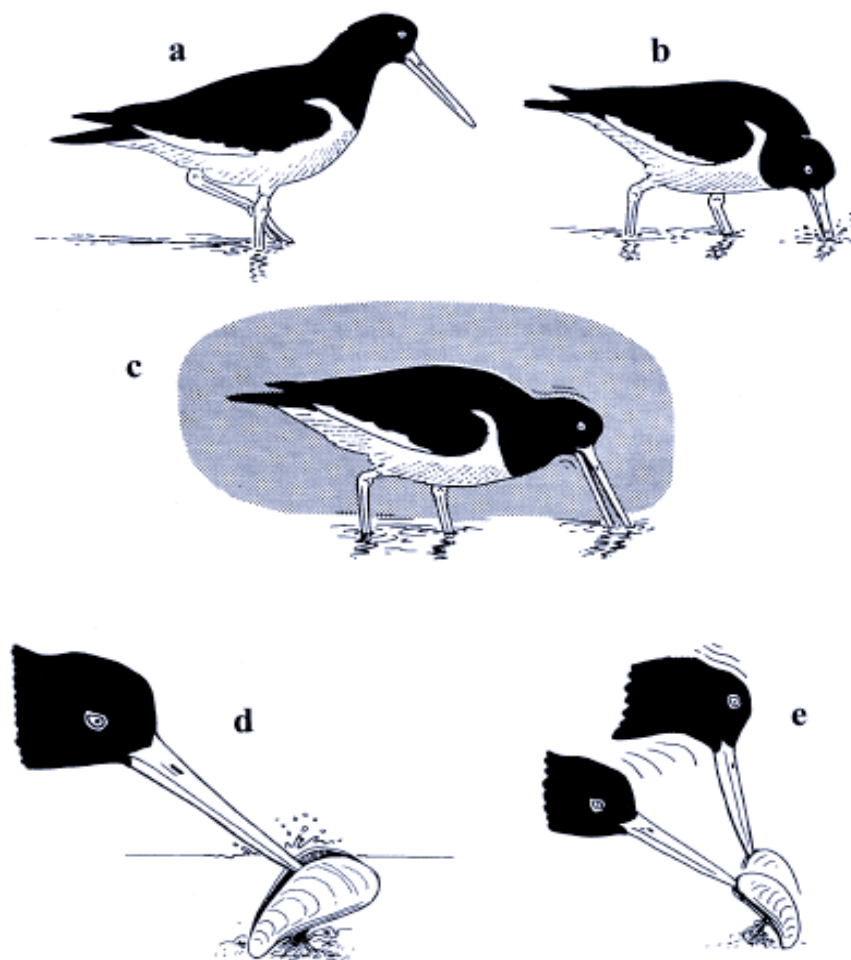


**Figure 37** Détermination des valves droite et gauche et des mesures faites sur les moules, extrait de NAGARAJAN *et al.* (2002a).



**Figure 38** Une séquence de capture, de manipulation et d'ingestion d'une Moule commune © JOHN GOSS-CUSTARD.



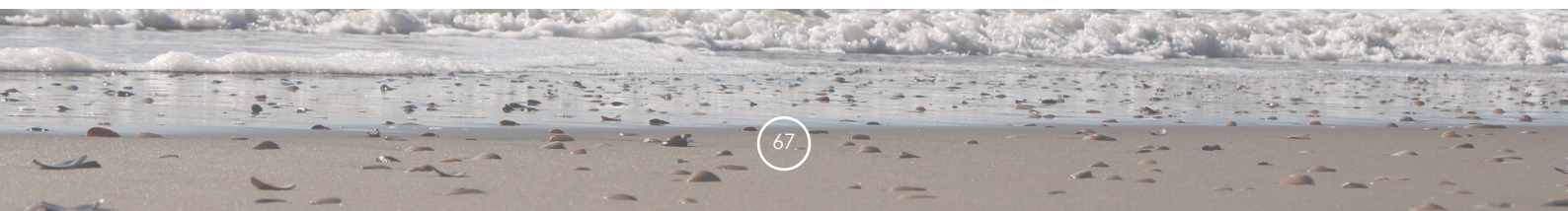


**Figure 39** Le comportement de recherche alimentaire des inciseurs : la recherche de jour et de nuit se fait principalement dans l'eau (a). De jour, les Moules communes sont localisées principalement de manière visuelle (b). La nuit, elles sont détectées au toucher par un sondage permanent dans l'eau avec le bec maintenu légèrement ouvert (c). Le bec s'insère entre les valves, le muscle adducteur postérieur est coupé pendant ce processus (d). Si la Moule commune ne fait que bâiller légèrement, la pointe du bec est enfoncée de force entre les valves et le muscle adducteur est coupé par pincement (e) (extrait de SITTERS, 2000).

ler la coquille (NORTON-GRIFFITHS, 1967). Il s'agit de taper sur celle-ci jusqu'à ce qu'elle se brise et que les oiseaux puissent y faire pénétrer le bec pour couper le muscle adducteur. Les Huîtres pie spécialistes de ces méthodes semblent chercher à vue et s'attaquent aux bivalves dont les coquilles sont plus fines que la moyenne (DURELL et GOSS-CUSTARD, 1984 ; MEIRE et ERVYNCK, 1986 ; ENS et ALTING, 1996a ; MEIRE, 1996b).

La moins courante de ces deux méthodes consiste à marteler la partie dorsale de la Moule commune *in situ*. Les marteleurs dorsaux (figure 40) localisent les Moules communes visuellement, de jour comme de nuit. En tapant la coquille avec la pointe

de leur bec, ils peuvent juger de leur vulnérabilité. Ce comportement suggère que les Huîtres pie sont, d'une façon ou d'une autre, capables d'estimer l'épaisseur des coquilles et de sélectionner les Moules communes desquelles ils peuvent se nourrir (SITTERS, 2000). Ils martèlent les Moules communes *in situ* soit à proximité du point où le muscle adducteur postérieur est attaché à l'intérieur de la coquille ou par-dessus, à proximité de la bordure postérieure dorsale de la coquille. Dans les deux cas, un trou est fait dans la coquille. L'oiseau y insère la pointe du bec et le tord jusqu'à ce que le muscle adducteur soit coupé. Les valves se séparent alors et l'oiseau peut extraire la chair. Contrairement aux marteleurs ventraux et aux in-





ciseurs, les marteleurs dorsaux continuent à localiser leurs proies la nuit, à la vue plutôt qu'au toucher (SITTERS, 2000). En conséquence, leur succès de capture nocturne diminue avec l'intensité décroissante de la lumière ambiante. Ainsi, rechercher et trouver une Moule commune par nuit noire prend plus de temps que par nuit de pleine lune. Le succès de capture est toujours plus élevé en journée que la nuit, et même s'ils prennent des Moules communes légèrement plus grandes la nuit, le rythme d'ingestion des marteleurs dorsaux est toujours plus bas. La dépendance à l'intensité de la lumière nocturne peut expliquer la raison pour laquelle le martelage dorsal semble être la méthode d'alimentation la moins commune. La plupart des sites d'hivernage ne sont pas illuminés comme l'est l'estuaire de l'Exe qui est utilisé par de nombreux marteleurs.

La deuxième méthode concerne les marteleurs ventraux (figure 41). Elle consiste à extraire la Moule commune du substrat et à l'ouvrir sur place s'il s'agit d'une petite moule ou, si elle est grande, à la transporter jusqu'à une surface favorable (l'enclume) pour procéder à son ouverture (HEPPLESTON, 1971b) ; l'oiseau martèle alors la coquille sur sa face ventrale (NORTON-GRIFFITHS, 1967 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982a) jusqu'à la casser et pouvoir ainsi insérer le bec dans la zone fracassée. L'enclume est souvent localisée au même endroit, ce qui conduit à des accumulations. De jour, les marteleurs ventraux localisent les Moules communes à la vue. La nuit, ils les localisent au toucher en sondant du bec le substrat ou les algues de manière continue. Contrairement aux marteleurs dorsaux, les marteleurs ventraux doivent sectionner les filaments de byssus qui retiennent les Moules communes au substrat avant de pouvoir attaquer la coquille (SITTERS, 2000). Les Huîtriers pie de l'estuaire de l'Exe attaquent généralement les Moules communes sur la valve droite qui est plus fine que la valve gauche (NAGARAJAN *et al.*, 2002a).

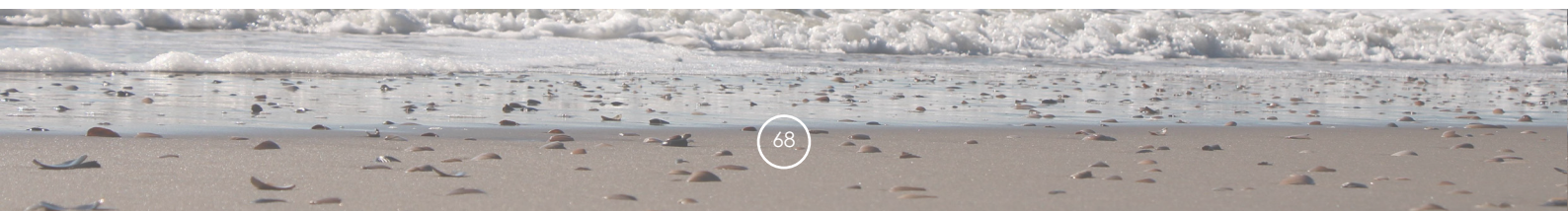
Les travaux de SITTERS (2000) fournissent d'intéressantes comparaisons entre les trois méthodes. Chez les marteleurs ventraux, le rythme de capture est 17 % plus élevé au cours de la période diurne que pendant la période nocturne parce qu'il faut plus de temps à l'Huîtrier pie pour localiser et consommer une Moule commune la nuit que le jour. Toutefois, comme les bivalves consommés la nuit sont plus grands que ceux capturés pendant la journée, il y

a peu de différence entre les rythmes d'ingestion diurne et nocturne.

Les marteleurs ventraux et les inciseurs qui cherchent des Moules communes dans l'estuaire de l'Exe effectuent des sondages unitaires et bien espacés pendant le jour. La nuit, les marteleurs ventraux sondent de manière continue dans les algues brunes, les inciseurs dans l'eau (SITTERS, 2000). Qu'ils utilisent le toucher quand ils sondent est confirmé par la mise en évidence du fait que le rythme de découverte de Moules communes la nuit n'est pas affecté par l'intensité de la lumière. En revanche, les marteleurs dorsaux piquent les Moules communes la nuit de la même façon que le jour et leur rythme de localisation des bivalves décroît avec l'intensité de la lumière (SITTERS, 2000).

Ces données illustrent la raison pour laquelle il pourrait ne jamais être possible d'expliquer le choix d'une méthode d'alimentation chez les consommateurs de Moules communes, avec une théorie simple, unique, telle que la théorie de la rentabilité. Comme SITTERS (2000) l'a discuté de manière complète, une comparaison simple entre les données brutes de rythmes d'ingestion propres aux différentes techniques pour ouvrir les Moules communes ne prend pas en considération les autres facteurs potentiellement importants, dont l'ampleur varie selon les méthodes de recherche alimentaire dont la liste minimale inclut :

- (i) le coût énergétique pour casser une Moule commune, qui prend du temps et demande de la force chez les marteleurs ventraux, comparativement aux deux autres techniques d'alimentation ;
- (ii) les différents risques de dommages au bec spécifiques à chacune des trois méthodes ;
- (iii) les différentes sensibilités des marteleurs et des inciseurs aux interférences (voir plus loin) qui se produisent quand des oiseaux se volent des proies les uns aux autres (STILLMAN *et al.*, 1997), avec la possibilité que ces interférences pourraient être réduites la nuit (SITTERS, 2000) ;
- (iv) l'importance relative des périodes nocturnes et diurnes durant lesquelles la probabilité d'être







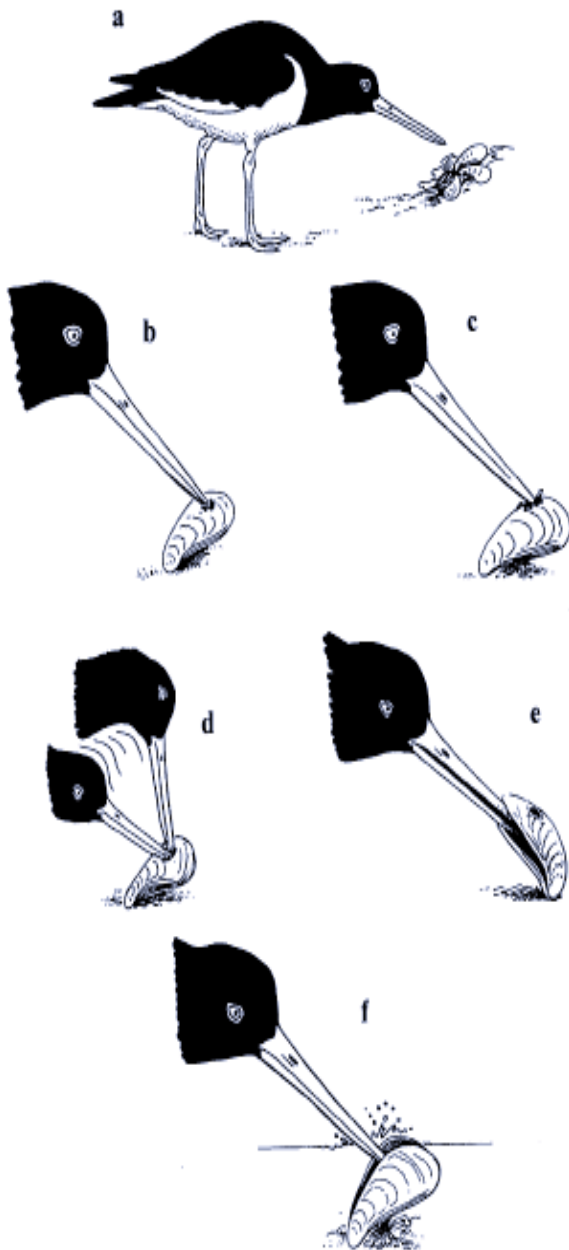
attaqués par des prédateurs et des cleptoparasites, comme les Corneilles noires *Corvus corone*, peut varier ;

(v) les différences liées à l'âge et au sexe dans la structure du bec et le choix d'une méthode de recherche alimentaire (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987a, b, c ; DURELL *et al.*, 1993).

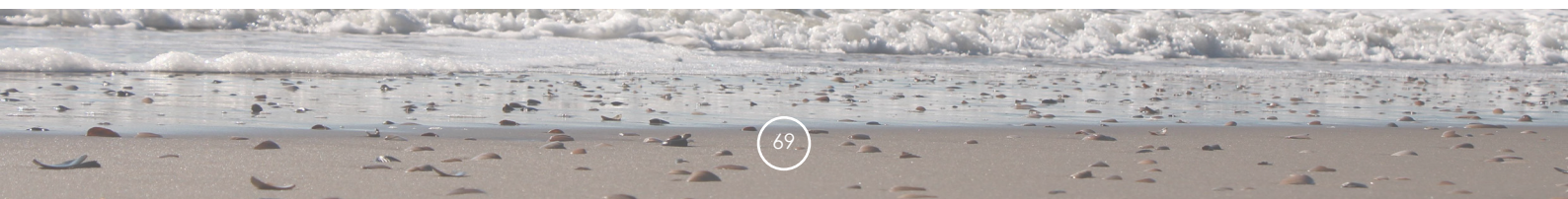
Bien que les consommateurs de Moules communes n'utilisent qu'une seule technique pour les casser (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982b), ils n'adoptent pas une technique définitive pour la vie, comme cela était

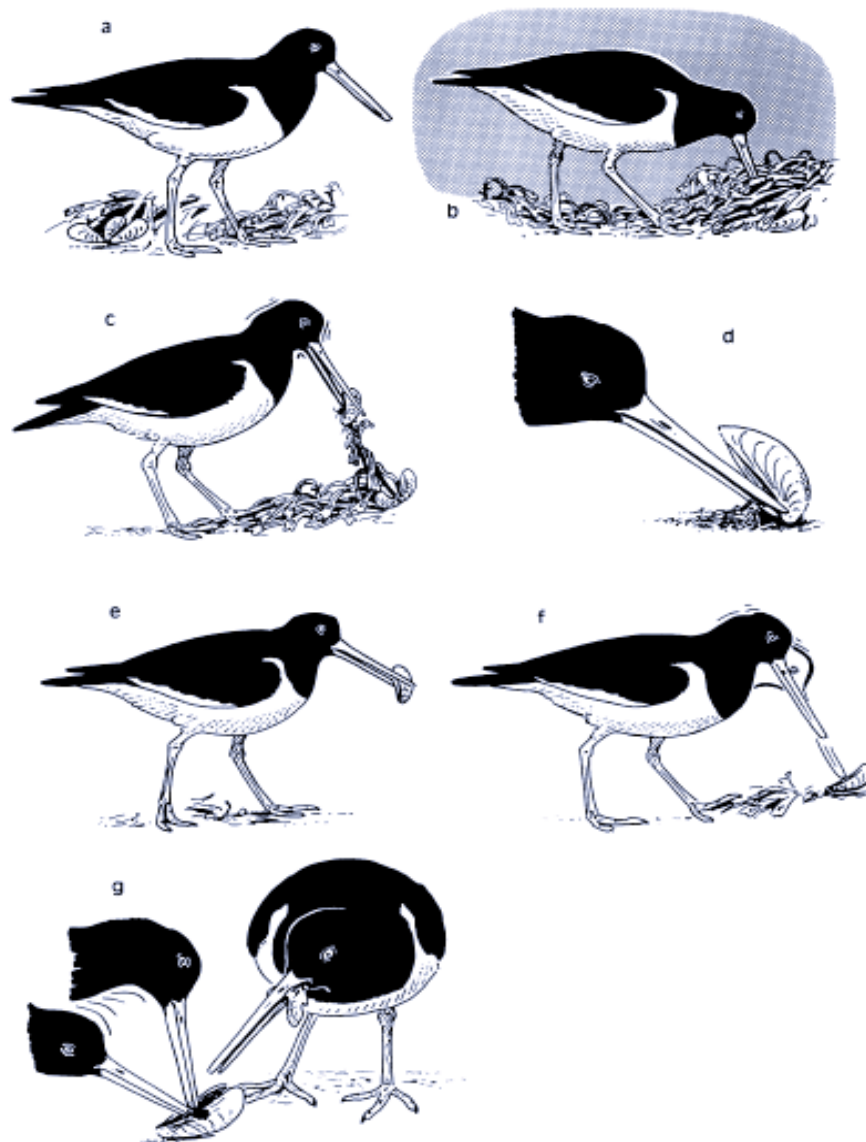
supposé auparavant (NORTON-GRIFFITHS, 1967). Alors qu'ils deviennent mûres et plus expérimentés, ils se spécialisent généralement sur une méthode mais peuvent encore utiliser une méthode alternative (GOSS-CUSTARD et SUTHERLAND, 1984 ; SUTHERLAND *et al.*, 1996).

DEWAR (1908) a entamé les recherches modernes sur le comportement alimentaire des Huîtres pie, mais il a fallu un siècle avant que nous comprenions correctement les différences surprenantes dans les choix alimentaires des individus.



**Figure 40** Le comportement de recherche alimentaire des marteleurs dorsaux : tant de jour que de nuit, les Moules communes sont localisées visuellement (a) et martelées in situ soit sur le côté ou à proximité du point d'ancrage du muscle adducteur postérieur (b), soit en haut dans la région de la marge dorsale postérieure (c). Dans tous les cas, un trou est percé dans la coquille. L'oiseau y insère la pointe du bec qu'il fait pivoter jusqu'à ce que le muscle adducteur soit coupé (d). Les valves s'entrouvrent. L'oiseau plonge le bec dans l'ouverture pour se saisir de la chair (e). De jour, environ un quart des Moules communes sont attaquées avec succès par insertion du bec entre les valves à la manière d'un inciseur (extrait de SITTERS, 2000).





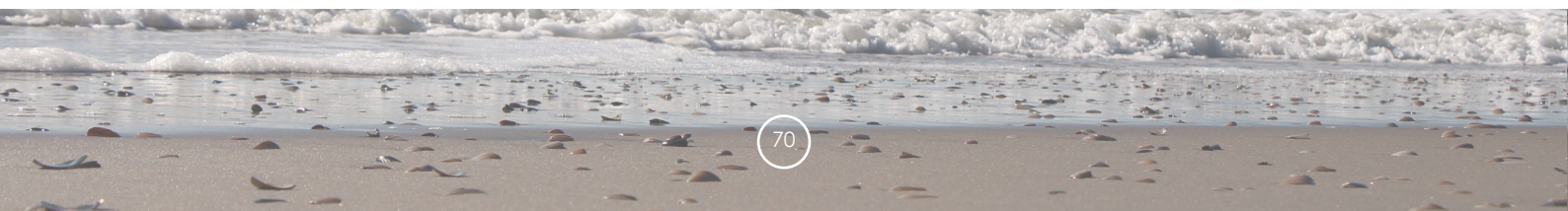
**Figure 41** Le comportement de recherche alimentaire des marteleurs ventraux : de jour, ils recherchent leurs proies à la vue, en se déplaçant sur le banc de Moules communes (a). La nuit, ils localisent les moules au toucher en enfonçant leur bec de façon continue dans les algues (b). Les Moules communes sont enlevées du banc soit en étant arrachées au substrat (c) soit en coupant le byssus (d). La Moule commune est emportée à l'écart sur un terrain découvert (e). Elle est posée dos au sol, la face ventrale (plate) étant et martelée (f) jusqu'à ce qu'elle se fracture et que l'oiseau ait accès à la chair (g) ou qu'il abandonne (extrait de SITTERS, 2000).

### III.1.2. Caractéristiques des Moules communes consommées par l'Huîtrier pie

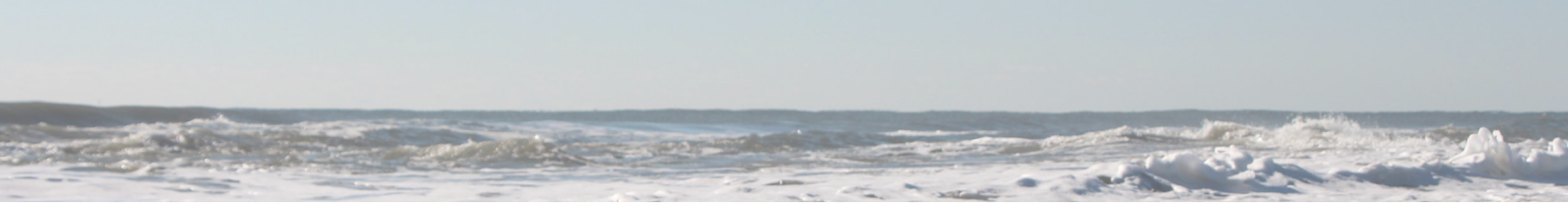
#### À une petite échelle spatiale

La théorie de la rentabilité a été fréquemment fructueuse pour prédire quelles Moules communes les Huîtriers pie doivent sélectionner. Par exemple, la longueur moyenne des Moules communes capturées dans l'Oosterschelde (Pays-Bas) est de 30 à

45 mm (MEIRE, 1993). Ces résultats peuvent être compris dans le cadre de la théorie de la rentabilité de la recherche alimentaire quand la détectabilité et l'accessibilité des différentes catégories de longueur des Moules communes sont prises en compte. Les oiseaux sélectionnent les bivalves avec des coquilles fines, et l'épaisseur moyenne des Moules communes ouvertes est inférieure à celle des Moules communes présentes (DURELL







et GOSS-CUSTARD, 1984 ; MEIRE et ERVYNCK, 1986 ; SUTHERLAND et ENS, 1987 ; CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990 ; NAGARAJAN *et al.*, 2002a ; ZIERITZ *et al.*, 2012).

MEIRE (1996c) a exploré l'importance de l'épaisseur de la coquille des Moules communes chez les marteleurs ventraux. Un bec artificiel d'Huître pie a été utilisé pour mesurer le nombre de coups de bec, et donc le temps nécessaire pour casser des coquilles de différentes épaisseurs. Le nombre de coups de bec requis pour ouvrir une Moule commune augmente de manière supra-proportionnelle (de 1 à 85) quand l'épaisseur de la coquille sur la face ventrale augmente de 0,45 à 1,25 mm. Combinés avec les mesures faites *in situ* du temps de manipulation et du temps de manipulation perdu de proies de différentes longueurs, les résultats montrent que la rentabilité décroît fortement quand l'épaisseur de la coquille augmente mais, et cela est important, que la relation précise diffère entre les classes de tailles 30-35 mm, 35-45 mm, 40-45 mm et 45-50mm. Comme cela est prédit par la théorie de la rentabilité, au sein de chaque classe de taille, les Moules communes avec des coquilles très épaisses ne sont pas capturées par l'Huître pie car la combinaison du temps réel et du temps perdu de manipulation pour leur ouverture les rend non rentables. Comme le prédit également la théorie de la rentabilité, l'épaisseur maximale des coquilles des bivalves que les oiseaux capturent augmente avec leur longueur tout comme la quantité de chair qu'elles contiennent. La plus grande quantité de chair dans les grandes Moules communes les rend rentables même si le temps requis pour casser les coquilles les plus grandes est plus long. L'épaisseur maximale de la coquille que les Huîtres pie peuvent ouvrir augmente d'environ 0,50 mm chez les Moules communes de 22,5 mm à 0,85 mm chez les Moules communes de 47,5 mm (MEIRE, 1996c).

L'utilisation d'un bec artificiel a permis à MEIRE (1996c) d'estimer la rentabilité de très grandes Moules communes que les Huîtres pie ne prennent que rarement dans la nature (MEIRE, 1993). Ceci montre que, mis à part le risque d'abîmer le bec, il n'est pas rentable pour un marteleur ventral de s'attaquer aux très grandes Moules communes (RUTTEN *et al.*, 2006). De ce fait, la fréquence des

longueurs de Moules communes prises par les marteleurs ventraux montre un pic à une taille intermédiaire d'environ 45 mm (DRINNAN, 1958 ; NORTON-GRIFFITH, 1967 ; ENS, 1982 ; MEIRE et ERVYNCK, 1986 ; SUTHERLAND et ENS, 1987 ; CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990 ; ENS et ALTING, 1996a ; ZWARTS *et al.*, 1996f, g ; FERNANDO et LIU, 2004).

Le temps de manipulation et le temps de manipulation perdu ont été mesurés dans de nombreuses études synthétisées par ZWARTS *et al.* (1996f). Le temps de manipulation augmente chez les marteleurs dorsaux et les inciseurs quand la taille des Moules communes augmente mais est plus court que chez les marteleurs ventraux qui prennent des Moules communes de la même taille (ZWARTS *et al.*, 1996f). Chez un marteleur ventral, le temps de manipulation est de  $74,9 \pm 2,7$  s pour les Moules communes de 40 - 50 mm de long,  $87,2 \pm 2,5$  s pour celles de 50 - 60 mm de long, et  $88,2 \pm 2,7$  s pour celles de 60 - 70 mm de long (LE ROSSIGNOL *et al.*, 2011). Le temps de manipulation moyen pour toutes les Moules communes consommées est de  $83,8 \pm 1,5$  s. Quand, après l'avoir martelée, les oiseaux abandonnent une Moule commune, ils le font après, respectivement pour les trois classes de taille,  $15,3 \pm 1,4$  s,  $16,4 \pm 1,2$  s,  $14,6 \pm 1,4$  s, le temps moyen étant de  $16,7 \pm 0,8$  s. La plupart des Moules communes sont ainsi rejetées pendant et non avant le début du martelage.

Le temps de manipulation augmente aussi chez les marteleurs dorsaux et les inciseurs quand la taille de la Moule commune attaquée augmente, mais est plus court que chez les marteleurs ventraux qui capturent des Moules communes de même taille (ZWARTS *et al.*, 1996f). Le pourcentage de Moules communes que les Huîtres pie rejettent augmente également chez les marteleurs dorsaux et les inciseurs quand la taille de la Moule attaquée augmente, mais avec une probabilité plus basse que chez les marteleurs ventraux. Dans l'étude de CAYFORD et GOSS-CUSTARD (1990), par exemple, environ 75 % des Moules communes de 55 à 60 mm de long sont abandonnées par les marteleurs ventraux, 55 % par les marteleurs dorsaux et 20 % par les inciseurs. Le temps de manipulation perdu augmente dans le même sens pour les trois méthodes. Comme les coûts en temps pour la manipulation réussie ou abandonnée sont moins élevés



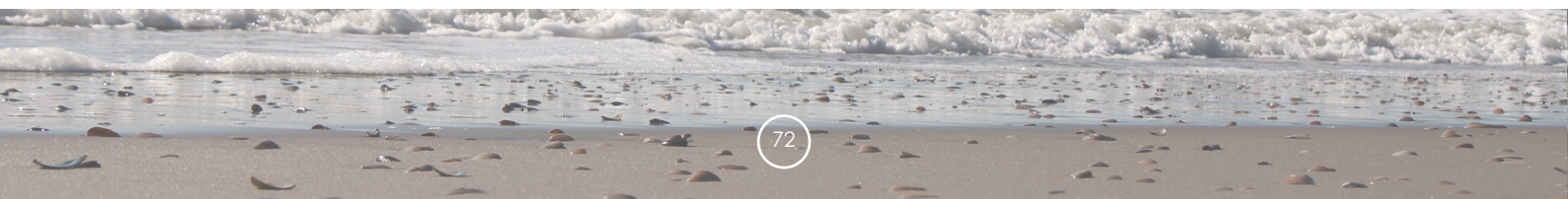
chez les marteleurs dorsaux et les inciseurs que chez les marteleurs ventraux, la rentabilité E/h (voir encadré) des grandes Moules communes est d'autant plus grande. Par exemple, en décembre, la rentabilité des Moules communes de 55-60 mm est approximativement 50 % plus élevée pour un marteleur dorsal que pour un marteleur ventral. Par conséquent, les classes de taille les plus rentables pour les marteleurs dorsaux en hiver sont comprises entre 55 et 60 mm, la plus grande classe de taille présente sur les moulières, alors que pour les marteleurs ventraux, elle est de 45-50 mm (CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990). La théorie de la rentabilité explique donc la tendance des marteleurs ventraux à prendre des Moules communes de classes de taille intermédiaire et celle des marteleurs dorsaux à en prendre de plus grandes (CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990).

MEIRE et ERVYNCK (1986) ont paramétré un modèle de recherche alimentaire rentable pour les Huîtres pie pratiquant le martelage ventral en août et septembre quand le contenu des Moules communes est maximal. Le modèle incorpore le rythme de contacts avec des Moules communes accessibles qui mesurent plus de 20 mm. Il prend également en compte l'énergie acquise par des Moules communes de chaque classe de taille et les coûts en temps associés à leur consommation. Ces auteurs ont montré, comme le prédit la théorie de la rentabilité, que les Huîtres pie de l'Oosterschelde ignorent les Moules communes les plus petites et donc les moins rentables à l'automne.



Le même type de modèle de rentabilité a été utilisé par CAYFORD et GOSS-CUSTARD (1990) pour analyser les tailles des Moules communes prises par des marteleurs au cours d'une année pendant laquelle le contenu en chair varie considérablement. Par exemple, il diminue de 50 % entre août et mars chez les plus grandes classes de taille. Ce modèle montre que, de l'automne à l'hiver, les marteleurs ventraux et dorsaux incluent dans leur régime uniquement quatre ou cinq classes de taille rentables pour maximiser leur rythme d'ingestion, comme le prédit la théorie de la rentabilité. Mais les oiseaux ne le font pas au printemps, quand ils prennent de très petites Moules communes, généralement de moins de 20 mm. Le modèle prédit que les oiseaux devraient continuer à prendre de grandes proies au printemps en dépit de leur perte de chair au moment du frai. Cette apparente préférence non rentable pour les petites classes de taille au printemps et en début d'été a également été observée chez les Huîtres pie consommateurs de Coques communes et de Moules communes dans la mer des Wadden (ENS *et al.*, 1996a). L'échec de la théorie de la rentabilité fondée sur la seule énergie pour prédire ces changements dans la préférence pourrait être expliqué par les changements dans la composition biochimique de la chair des Moules communes en raison du frai ou d'une augmentation saisonnière de la charge en parasites (CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990 ; ENS *et al.*, 1996a). Ces deux idées, bien entendu, sont des explications *post hoc* pour une découverte qui était contre-intuitive et aucune des hypothèses n'a, pour le moment, été testée. En dépit de son succès notable, la théorie de la rentabilité fondée sur le gain énergétique n'a donc pas tenu compte de tous les choix faits par les oiseaux dans leur milieu naturel.

CAYFORD et GOSS-CUSTARD (1990) n'ont pas pu inclure les inciseurs dans leur modèle de recherche alimentaire rentable en raison de l'incertitude portant sur les caractéristiques des Moules communes attaquées par les oiseaux. De fait, il leur était impossible d'estimer le taux de contact avec les proies accessibles, un élément essentiel du modèle. Cela était uniquement possible avec les marteleurs dorsaux et ventraux car de nombreux éléments sont connus sur ce qui rend ces Moules communes accessibles et attractives aux oiseaux. DURELL et GOSS-CUSTARD (1984), MEIRE et ERVYNCK (1986),



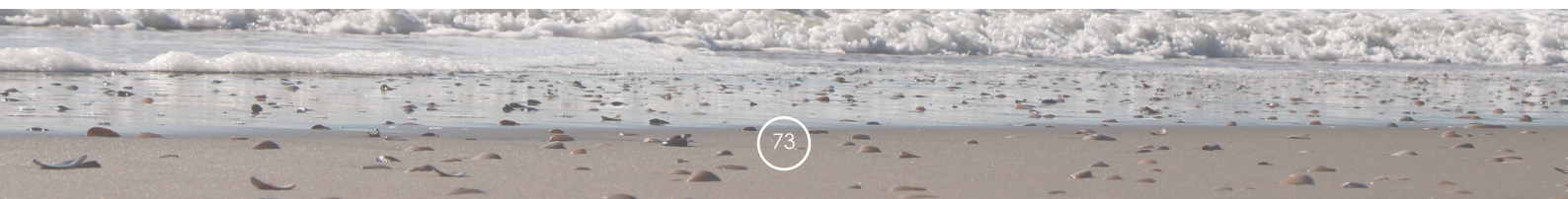




SUTHERLAND et ENS (1987), CAYFORD et GOSS-CUSTARD (1990), ENS et ALTING (1996a) et BEADMAN *et al.*, (2003) ont émis l'hypothèse que l'épaisseur de la coquille est le facteur le plus important pour les marteleurs quand ils sélectionnent les Moules communes. Les marteleurs ventraux évitent de prendre des Moules communes dont la face ventrale est couverte de trop nombreuses balanes (CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990 ; MEIRE, 1993 ; ENS et ALTING, 1996a ; ZWARTS *et al.*, 1996f). En conséquence, dans des modèles de rentabilité pour les marteleurs ventraux, les seules Moules communes acceptables comme proies sont celles qui ne sont pas totalement recouvertes par des balanes et dont la coquille est plus fine que la coquille moyenne de la classe de taille considérée (MEIRE et ERVYNCK 1986 ; CAYFORD et GOSS-CUSTARD, 1990).

Néanmoins, d'autres facteurs doivent être pris en considération. Les Moules communes ouvertes par des marteleurs sont plus triangulaires et moins allongées que celles non ouvertes ou ouvertes par des inciseurs (ZIERITZ *et al.*, 2012). Les marteleurs ventraux ont une forte préférence pour les Moules communes de couleur marron (DURELL et GOSS-CUSTARD, 1984 ; MEIRE et ERVYNCK, 1986 ; ZWARTS et WANINK, 1993 ; ENS et ALTING, 1996a ; NAGARAJAN *et al.*, 2002b ; SITTEERS, 2000). Ils sélectionnent les Moules communes les moins accrochées au substrat (NAGARAJAN *et al.*, 2002b ; SITTEERS, 2000) et dont la face ventrale est aplatie, en particulier quand elles mesurent de 35 à 45 mm de long (NAGARAJAN *et al.*, 2002c). 72 % des Moules communes prises par des marteleurs ventraux sont ouvertes sur la valve droite et 57 % d'un échantillon de Moules communes non ouvertes prises au hasard sur un banc ont une coquille plus fine sur la valve droite que sur la valve gauche (NAGARAJAN *et al.*, 2002d). Même si la différence d'épaisseur entre les deux valves n'est souvent que de 0,036 mm, et même si les oiseaux ne peuvent évaluer l'épaisseur de la coquille sur sa face ventrale quand ils retirent une Moule de son socle, attaquer la valve droite plutôt que la gauche et la droite de manière identique sans prendre en compte l'épaisseur de la coquille, réduit de 15,5 % le nombre de coups de bec nécessaires pour casser la coquille et est donc une stratégie efficace. Il a été estimé que cela augmentait le rythme d'ingestion de 3,6 % (NAGARAJAN *et al.*, 2002a).

Bien que les Huîtres pie soient capables de reconnaître les Moules communes qui ont des coquilles épaisses avant de les ouvrir (LE ROSSIGNOL *et al.*, 2011), leur moyen de les distinguer demeure inconnu. Avec tant de facteurs associés à la sélection des Moules communes chez les marteleurs ventraux, il est difficile d'établir, sans expérimentation sur des oiseaux captifs, quels facteurs guident la décision des oiseaux. Les marteleurs ventraux attaquent également les Moules communes dont la face ventrale porte quelques balanes (DURELL et GOSS-CUSTARD, 1984 ; MEIRE et ERVYNCK, 1986 ; ENS et ALTING, 1996a), mais ce n'est pas parce qu'elles ont une coquille plus fine sur la face ventrale (ENS et ALTING, 1986a). Des régressions logistiques multiples sur la sélection des Huîtres pie dans l'estuaire de l'Exe montrent que l'épaisseur de la face ventrale et la couleur de la coquille influencent le choix, indépendamment l'une de l'autre (NAGARAJAN *et al.*, 2002b). Les oiseaux attaquent plus fréquemment les Moules communes à coquille marron que celles à coquille noire. Cette préférence est indépendante tant du nombre de balanes présentes sur la coquille que de l'épaisseur de la coquille sur la face ventrale. La couleur de la coquille semble être aussi importante dans le choix des marteleurs ventraux que son épaisseur. Pour des raisons inconnues, des moules ont des coquilles noires et d'autres des coquilles marron, indépendamment de leur âge (NAGARAJAN *et al.*, 2002b). Les moules à coquille marron contiennent moins d'eau que celles ayant une coquille noire. En les sélectionnant, les Huîtres pie consomment donc moins d'eau qu'ils ne l'auraient fait avec Moules communes à coquille noire (NAGARAJAN *et al.*, 2002a). Ces auteurs considèrent que cette préférence évite aux oiseaux de remplir d'eau leur tube digestif et leur permet d'emmagasiner plus de chair. En évitant l'ingestion de l'eau excédentaire, les Huîtres pie augmentent leur rythme d'ingestion de 2 à 18 %, en fonction de la taille des Moules communes qu'ils capturent (NAGARAJAN *et al.*, 2002a). Ceci peut être particulièrement important en hiver quand les Huîtres pie de l'estuaire de l'Exe, comme de nombreux autres sites, éprouvent de grandes difficultés à satisfaire leurs besoins énergétiques durant le temps dont ils disposent (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b).





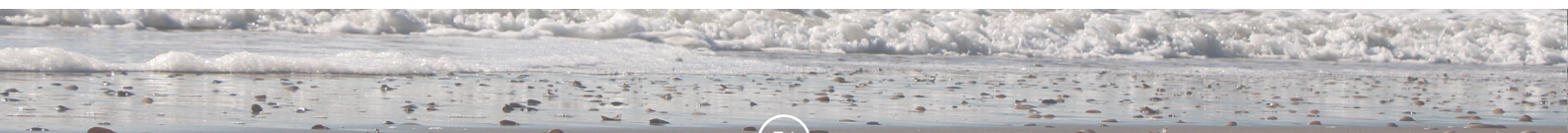
LE ROSSIGNOL *et al.* (2011) ont regardé ce qu'il se passait au niveau de la structure des coquilles fines qui rendent les Moules communes vulnérables au martelage. Les coquilles sont faites de trois couches. La couche externe, la plus fine, dite péristracum, la couche médiane prismatique et la couche interne nacrée. Les observations révèlent que la finesse de la couche prismatique des coquilles ouvertes par les Huîtres pie diffère de celle des coquilles collectées au hasard sur les zones d'alimentation, alors que l'épaisseur des couches intérieure et extérieure ne diffère pas. Une régression logistique binaire montre que les oiseaux ouvrent les Moules communes qui ont une fine couche prismatique et, de manière indépendante, mais dans une moindre mesure, une fine couche de nacre. Par conséquent, l'épaisseur de la couche prismatique détermine grandement la vulnérabilité des coquilles face aux Huîtres pie. La couche de nacre est la plus solide et la couche prismatique qui la recouvre agit comme un absorbeur de chocs envers le martelage. Casser une Moule commune efficacement requiert de transpercer la couche de nacre ; cela est possible si la couche prismatique est suffisamment fine pour permettre à la pointe du bec de l'atteindre avec assez de force pour y parvenir (LE ROSSIGNOL *et al.*, 2011).

La résistance des Moules communes sur la face ventrale augmente de manière linéaire avec l'épaisseur de la coquille et est également affectée, de manière indépendante, par la longueur ou la largeur des Moules communes, selon qu'elles sont petites, moyennes ou grandes (NAGARAJAN *et al.*, 2006a). L'épaisseur de la coquille et la résistance de ces Moules communes varient également entre l'automne et l'hiver, mais de manière très différente sur les faces ventrale et dorsale. L'épaisseur moyenne de la coquille ventrale augmente de la fin septembre à la mi-novembre, reste constante jusqu'à début décembre, puis diminue fortement pour atteindre son minimum mi-décembre (NAGARAJAN *et al.*, 2006b). L'augmentation de l'épaisseur a d'abord été interprétée comme étant liée à la sélection de coquilles fines par les Huîtres pie.

En dépit de son impact plutôt limité en automne et en hiver sur l'abondance globale des Moules communes (MEIRE, 1996a ; HILGERLOH *et al.*, 1997 ; STILLMAN *et al.*, 2000a), la prédation sélective des oiseaux pourrait se traduire par l'augmentation des

mesures de l'épaisseur moyenne des coquilles qui restent après mi-novembre. Mais il n'existe aucune preuve d'un processus qui éliminerait de manière sélective les Moules communes à coquille épaisse après cette date et la diminution subséquente de l'épaisseur de la coquille ventrale vient donc d'un amincissement global des coquilles à la veille de l'hiver. Un autre effet non prévu est que, alors que la résistance des coquilles d'épaisseur standard reste constante jusqu'à mi-janvier, elle augmente pour atteindre son maximum mi-mars. Les auteurs ont également discuté des processus biochimiques qui sont probablement impliqués dans la production de tels effets sur l'épaisseur et la dureté de la coquille et focalisent sur le rôle possible du calcium (NAGARAJAN *et al.*, 2006b).

L'épaisseur dorsale de la coquille des Moules communes d'un même banc varie de manière différente de celle de l'épaisseur de la coquille ventrale (NAGARAJAN *et al.*, 2008). Elle diminue de l'automne au milieu de l'hiver puis recommence à augmenter. Une régression multiple suggère que le maximum de la variation saisonnière dans l'épaisseur dorsale de la coquille est corrélé avec les changements de la salinité de l'eau mais également avec la température de l'eau pour les plus grandes classes de taille prises par les Huîtres pie. En dépit de l'enlèvement sélectif d'un nombre significatif de Moules communes à la coquille épaisse par les marteleurs dorsaux, la densité de Moules communes à la coquille fine qui leur sont disponibles peut varier au cours de l'hiver en raison des changements de salinité et de température de l'eau de l'estuaire (NAGARAJAN *et al.*, 2008).



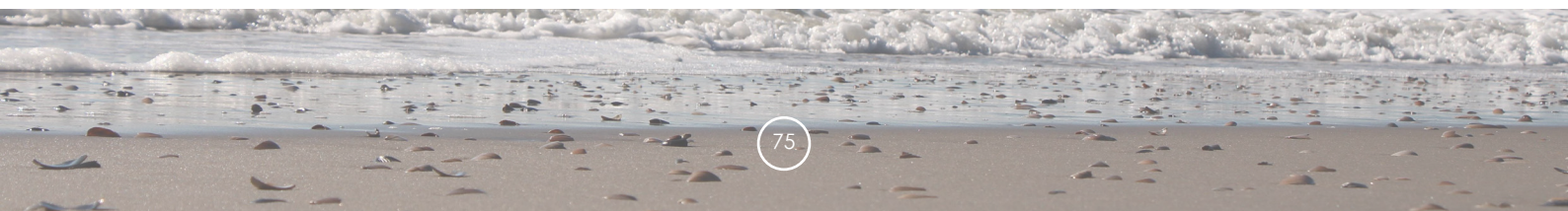




En plus des changements saisonniers de composition biochimique des coquilles, la croissance des Moules communes peut également contribuer aux changements de ressources alimentaires pour les marteleurs en automne et en hiver (HILGERLOH et SIEMONEIT, 1999). À partir d'expérimentations de terrain avec des bivalves marqués retenus dans des cages, McGRORTY (1997) a montré que les Moules communes de l'estuaire de l'Exe continuent leur croissance tout l'hiver. Ceci rend possible une plus grande disponibilité des ressources alimentaires recherchées par les oiseaux parce que les petits individus peuvent atteindre une taille attractive tandis que ceux de taille moyenne passent dans les classes de taille bien plus rentables. D'un autre côté, cela peut également réduire les ressources de certains oiseaux parce que les plus grandes Moules communes peuvent croître jusqu'à des longueurs qui les rendent moins accessibles pour les marteleurs ventraux. Un autre volet de cette histoire complexe et évolutive est que la prédation exercée sur les individus appartenant aux classes de taille supérieure pourrait permettre à leurs congénères plus petits d'accéder à plus de ressources alimentaires en réduisant la compétition que les adultes exercent sur eux. Bien qu'influencée par de nombreux facteurs comme la température, le temps d'immersion à marée haute, l'action des vagues et du courant, la salinité (CRAEYMEERSCH *et al.*, 1986), une densité de population réduite devrait permettre aux petites Moules communes de croître plus rapidement qu'elles ne l'auraient fait dans et en dehors des classes de taille sélectionnées par les Huîtres pie. L'effet net de tous ces processus interactifs sur la capacité des oiseaux à satisfaire leurs besoins alimentaires en automne et en hiver doit encore être évalué.

Ces processus interactifs subtils et parfois complexes n'ont pas encore été intégrés dans les modèles de stratégie de recherche de nourriture, fondés sur la théorie de la rentabilité. Une, et possiblement importante, omission des modèles concerne le contenu en chair des Moules communes. Actuellement, il est explicitement et tacitement supposé que les Moules communes prises par les Huîtres pie ont le même contenu moyen que celles présentes sur le banc sur lequel les oiseaux s'alimentent. On sait que pour les bivalves enfouis, les proies accessibles peuvent contenir moins de chair que la moyenne (ZWARTS et WANINK, 1991). Des tests ont été faits pour vérifier

si la même chose se produisait chez les consommateurs de Moules communes. Cette question a été spécialement étudiée pour des Moules communes prises par des marteleurs car de nombreux éléments sont déjà connus sur les facteurs explicatifs de la prédation, particulièrement la couleur et l'épaisseur de la coquille, qui rendent la proie accessible et rentable pour les oiseaux. Le contenu en chair des Moules communes de couleur marron ne diffère pas de celui des Moules communes noires de même longueur qui sont collectées sur le même emplacement et au même moment (NAGARAJAN *et al.*, 2000c). Il n'y a pas de relation entre l'épaisseur de la coquille sur la face ventrale et le contenu en chair des Moules communes (DURELL et GOSS-CUSTARD, 1984). Ces deux études aboutissent au fait que les marteleurs ventraux de l'estuaire de l'Exe peuvent prendre des Moules communes d'un contenu énergétique moyen. Des études ultérieures ont confirmé cette découverte pour des Moules communes prises par des marteleurs ventraux mais pas pour des marteleurs dorsaux. À un niveau donné de l'estran et au sein d'un même agglomérat de Moules communes, des individus d'une longueur donnée ont des coquilles plus épaisses sur la face dorsale et contiennent jusqu'à 20 % de chair en moins que leurs proches congénères dans les zones à forte densité (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1993a). À l'inverse, il y a légèrement plus de chair dans les Moules communes qui ont une coquille fine sur la face ventrale, bien que cet effet soit tellement faible qu'il peut être considéré comme négligeable. Ni l'épaisseur de la coquille ni le contenu en chair ne sont affectés selon que la Moule est au bord ou au milieu de l'agglomérat. Il a été conclu que de nombreuses données publiées sur le rythme d'ingestion des consommateurs de Moules communes sont biaisées par une hypothèse erronée selon laquelle des proies à teneur moyenne en chair sont capturées (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1993a) et il s'agit généralement d'une source sérieuse de biais dans les estimations du rythme d'ingestion qu'il reste à résoudre.



### À grande échelle spatiale

Supposer que les oiseaux ont consommé des Moules communes à teneur moyenne en chair introduirait certainement des biais importants. Cependant, ces valeurs moyennes ont été utilisées aux plus grandes échelles spatiales d'un banc ou de plusieurs bancs de Moules communes. GOSS-CUSTARD *et al.* (1993a) ont comparé le contenu en chair des Moules communes à deux échelles spatiales : sur l'ensemble d'un banc de Moules communes et dans des zones à différents niveaux de l'estran au sein d'un même banc. En comparaison des Moules communes installées en bas d'estran, celles en haut d'estran sont plus petites et, pour une longueur donnée, contiennent moins de chair et ont des coquilles plus épaisses à la fois sur les faces ventrale et dorsale, excepté, dans ce dernier cas, lorsque les faces dorsales sont exposées à l'érosion par le sédiment transporté par l'eau, dans les zones de haut estran exposées à l'action érosive des vagues. BEADMAN *et al.* (2003) attribuent cette différence à des conditions de croissance moins favorables en haut d'estran et/ou à un risque de prédation plus élevé sur les Moules communes à coquille fine. Dans l'estuaire de l'Exe, les Moules communes à de hauts niveaux de l'estran sont également très fortement infestées par le Trématode parasite de l'Huître pie, *Psilostomum brevicolle*. D'un autre côté, à la fois dans et entre les 12 bancs de Moules communes de l'estuaire de l'Exe, la plupart des Moules communes de haut estran ont 10 % de chances en moins que les Moules communes de bas estran d'être cachées par une couche de vase, ce qui les rend probablement plus détectables. Mais en dehors d'être 10 % moins visibles, les Moules communes les plus rentables, et donc les meilleures zones de recherche, semblent se situer dans les plus bas niveaux de l'estran (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1993a).

Ces tendances dans les caractéristiques des Moules communes sont liées à la hauteur de l'estran et donc au temps durant lequel elles sont découvertes toutes les 12 heures et 44 minutes d'un cycle tidal. Elles expliquent pourquoi les Huîtres pie qui exploitent les bancs de Moules communes de l'estuaire de l'Exe suivent généralement la marée descendante jusqu'aux niveaux les plus bas de l'estran (J. D. GOSS-CUSTARD, non publié). Quelle que soit la méthode d'alimentation, la grande taille et la plus grande quantité de chair dans les Moules communes et, dans le cas des marteleurs, les coquilles les plus fines, au niveau inférieur et moyen de l'estran, les rendront plus rentables que sur les zones de haut estran. Ces variations spatiales à grande échelle de la morphologie des Moules communes peuvent également influencer la méthode d'alimentation à différents niveaux de l'estran et sur différents bancs de Moules communes. Par exemple, à Titchwell (Royaume-Uni), les marteleurs s'alimentent sur les zones de l'estran moyen inférieur où les coquilles de Moules communes sont les plus fines, alors que la plupart des Moules communes ouvertes qu'ils ont collectées plus haut sur l'estran avaient des coquilles plus épaisses et étaient ouvertes par insertion (ZIERITZ *et al.*, 2012). Il est probable que de telles différences spatiales dans les méthodes alimentaires soient répandues, bien que, à ce jour, cela ait été peu étudié.

### III.1.5. Rythmes de captures et d'ingestion

Le succès de capture de l'Huître pie a été étudié à la fois chez des oiseaux sauvages et captifs. Il peut varier de manière saisonnière, ce qui implique que les études doivent se dérouler sur plusieurs mois (tableau XXI).

**Tableau XXI**

Mise en évidence de la variation mensuelle du succès de capture de Moules communes par périodes de 5 minutes (d'après HEPPLESTON, 1971a).

Mois	N observations	N Moules communes /5 minutes	N Moules communes consommées par marée basse	Masse sèche ingérée avec cendres (mg)	Masse humide (mg)
Octobre	247	3,77	401	66,16 (± SE 2,48)	443
Novembre	152	2,75			
Décembre	204	2,61	272	46,20 (± SE 3,18)	241
Janvier	180	3,8			





Un Huîtrier pie met en moyenne trois minutes pour ouvrir une Moule de très grande taille en martelant sa surface ventrale pour trouer la coquille. Les Huîtriers pie peuvent trouver des Moules communes très rapidement même quand ces dernières sont présentes à de très basses densités ( $< 50/m^2$ ) et consacrent généralement la plus grande partie de leur temps d'alimentation à manipuler les proies pour les ouvrir et les consommer plutôt qu'à les chercher (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006a). Par exemple, dans la baie de Heist, en Belgique, les Huîtriers pie consacrent 70,2 % de leur temps à ouvrir et à consommer des Moules communes alors que les oiseaux qui avalent des annélides intacts n'y consacrent que 28,6 % de leur temps (TASSIE *et al.*, 2011).

Les juvéniles ont généralement des rythmes d'ingestion plus faibles que les adultes s'alimentant sur la même zone, soit parce qu'ils n'ont pas les aptitudes qui leur permettraient d'exploiter efficacement les proies, soit parce qu'ils sont en désavantage compétitif avec les adultes dominants (WUNDERLE, 1991). Les seules études qui traitent des effets de ces deux facteurs ont été menées sur les oiseaux consommant des Moules communes dans l'estuaire de l'Exe (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987a, b, c). Les résultats montrent que l'influence relative des deux facteurs change entre août, quand les juvéniles arrivent sur les zones d'hivernage, et

le milieu de l'hiver, quand les oiseaux peinent à combler leurs besoins énergétiques. En août, les juvéniles se nourrissent lentement car ils n'ont pas encore acquis les capacités, soit de localiser, soit de capturer les Moules communes vulnérables. Ils se nourrissent à un rythme deux fois moins important que les adultes (44 %) qui recherchent leur nourriture sur les mêmes places. Les jeunes ont si peu de succès à trouver des Moules communes par eux-mêmes qu'ils tentent régulièrement de voler celles ouvertes par des adultes qui se trouvent à portée. Il est intéressant de constater qu'en fin d'été les adultes leur abandonnent souvent les Moules communes sans contester, ce qui n'est pas le cas en automne et en hiver. Cependant, l'aptitude à s'alimenter des oiseaux juvéniles augmente au cours de l'automne de sorte qu'en décembre, leur rythme d'ingestion équivaut à celui des adultes s'alimentant au même endroit et au même moment. Par exemple, les adultes consomment plus de grandes Moules communes que les juvéniles en fin d'été mais en février, la taille des proies prises par les adultes et les immatures ne diffère que légèrement. Pour autant, les jeunes, très vulnérables par leur faible dominance, n'échappent pas aux interférences avec leurs congénères plus âgés. En moyenne, ceci réduit de moitié leur rythme d'ingestion qui reste donc bas comparativement à celui des adultes, comme en août, mais pour une autre raison.



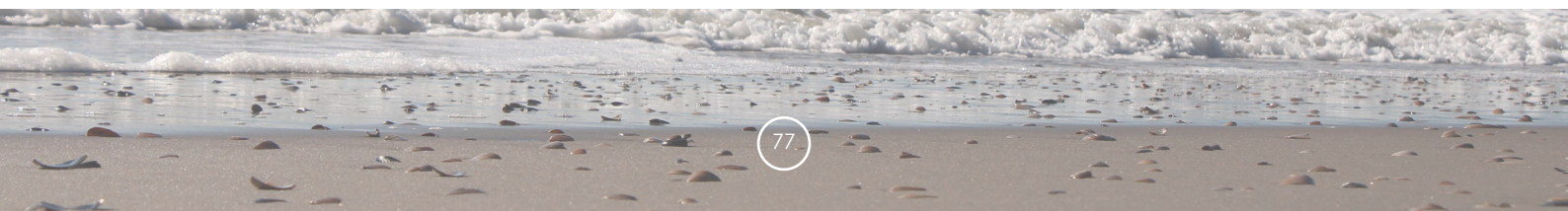
## III.2. La consommation de Coques communes

### III.2.1. Quelques éléments de connaissances sur la Coque commune

La Coque commune (*Cerastoderma edule*, **figure 42**) est un bivalve consommé par l'Huîtrier pie sur l'ensemble de son aire de distribution hivernale, jusque sur le littoral atlantique de la France (BOCHER *et al.*, 2014). Les Coques communes sont enfouies dans des substrats que l'on peut qualifier de sablo-vaseux. Le temps de recouvrement est au minimum de 4 heures par période de marée basse (ZWARTS, 1988).



**Figure 42** La Coque commune *Cerastoderma edule* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranchesbis/bivalves2.html>).





La Coque commune est un organisme fondamental du fonctionnement des habitats non végétalisés. Sa présence stabilise le sédiment, augmente la quantité de fines et permet l'implantation du naissain. Cependant, la présence de fortes densités de Coques communes adultes réduit la probabilité d'un recrutement important (DABOUINEAU *et al.*, 2015 ; BEUKEMA et DEKKER, 2018).

Les Coques communes sont enfouies dans le sédiment à une faible profondeur qui ne varie pas avec la saison. Dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden, par exemple, la partie supérieure des coquilles des Coques communes consommées par les Huîtres pie se situe à 1 à 2 cm de la surface tout au long de l'année (ZWARTS et WANINK, 1993). Parce que les Coques communes ne sont habituellement pas visibles par les êtres humains, cette très importante espèce n'a pas été étudiée avec le même détail que les Moules communes. Néanmoins, il est clair que les activités de recherche alimentaire des consommateurs de Coques communes et de Moules communes présentent de nombreuses similitudes.

### III.2.2. Trouver et consommer des Coques communes

Un Huître pie qui, de jour, recherche des Coques communes se déplace lentement sur l'estran, scrutant leurs manifestations en surface, tels que les jets d'eau provenant du siphon exhalant. L'Huître pie pique la surface du sédiment à intervalles réguliers, probablement pour tester la présence de bivalves. La nuit, les indices discrets d'une telle présence visibles sur le sédiment, sont probablement difficiles à voir et les oiseaux les détectent au toucher comme ils le font parfois au cours de la journée (JOHNSTONE et NORRIS, 2000a). Ils effectuent pour cela des piquages multiples et des sondages au cours de séquences continues ; le bec est enfoncé dans les premiers centimètres du sédiment. La méthode est souvent désignée sous le terme de labour (*ploughing*) ou de multi-piquage car le comportement rappelle le mouvement répétitif de l'aiguille d'une machine à coudre.

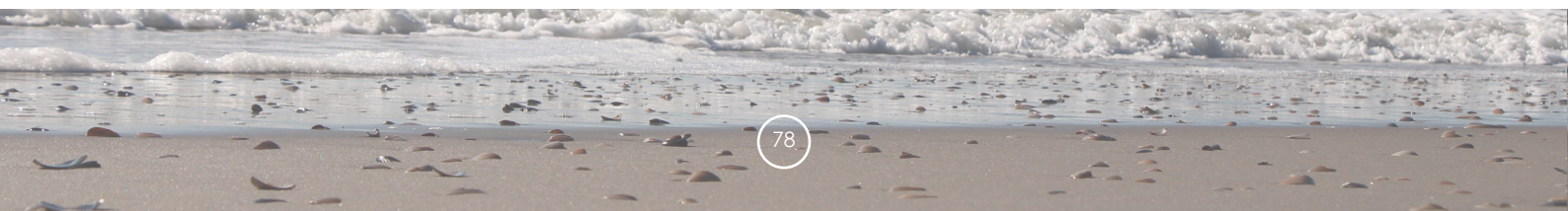
La Coque commune est, avec la Moule commune, l'espèce la plus consommée par les Huîtres pie. Dans l'estuaire de la Somme, la consommation des Coques communes est à son minimum en juin (17,1 %) mais

elle culmine à 96,9 % en février, tandis que la consommation de Tellines de la Baltique est à son maximum en juin (80,5 %) et à son minimum en décembre (2,7 %), selon SUEUR (1987).

DRINNAN (1957) est le premier à avoir décrit les relations entre l'Huître pie et la Coque commune et son travail fait encore autorité. Les Coques communes peuvent être ouvertes de deux façons : la première, en insérant le bec entre les deux valves et, après avoir fait levier pour augmenter leur écartement en coupant le muscle adducteur, ce que les Anglais définissent comme « *prising* » ou insertion, la seconde, en martelant la coquille jusqu'à la briser. Les deux méthodes ne sont pas utilisées de manière équivalente sur les différents sites. Le martelage est la technique la plus fréquente dans les îles Britanniques. Il représente 91 % des ouvertures de Coques communes dans le Burry Inlet (**tableau XXII**) alors qu'il n'est que de 7 à 9,4 % dans l'estuaire de la Somme (**tableau XXIII**). Bien que scientifiquement cela n'ait pas été encore étudié, il est possible que le comportement d'insertion et de martelage soit dépendant de la forme de la coquille. Les Coques communes plus bombées, comme on en trouve dans le Burry Inlet, se prêtent à une ouverture par martelage, alors que les Coques communes de l'estuaire de la Somme, par exemple, sont plus aplaties et le martelage ne semble pas la technique la plus appropriée pour les ouvrir.

Il est intéressant de noter que, pour des raisons inconnues, les temps de manipulation des marteleurs à Traeth Melynog sont approximativement moitié moins importants que pour les Coques communes de même taille dans la mer des Wadden (ENS *et al.*, 1996). De même, pour des raisons également inconnues, le pourcentage de Coques communes capturées et rejetées non ouvertes dans l'estuaire de la Somme est relativement élevé (15 à 20 %), comparativement aux 9 % rapportés par SUTHERLAND (1982d). Des deux techniques, il semble que l'insertion permette de capturer le plus grand nombre de Coques communes (**tableau XXIV**).

Les marteleurs hivernant dans le Burry Inlet, dans le sud du Pays de Galles et à Traeth Melynog, dans le nord du Pays de Galles, transportent les Coques communes jusqu'à une enclume de substrat dur pour les ouvrir (DAVIDSON, 1967 ; SUTHERLAND, 1982d). À en juger par leur comportement





**Tableau XXII** Distribution exprimée en % de Coques communes consommées par les Huîtres pie selon qu'elles ont été ouvertes par martelage (n=2 790 coquilles analysées) ou par insertion (n=271 coquilles analysées), d'après JOHNSTONE ET NORRIS (2000a).

Classe de taille	0-7 mm	7-15 mm	15-22 mm	22-29 mm	> 29 mm
% martelées	0	52	38	9	1
% insérées	0	13	9	35	43

**Tableau XXIII** Pourcentage d'Huîtres pie (nombre total d'observations) ouvrant les Coques communes par martelage de la coquille dans l'estuaire de la Somme (TRIPLET *et al.*, 1998a).

	1995/1996	1996/1997	1997/1998
<b>Adultes</b>	9,4 (495)	7,0 (258)	8,2 (488)
<b>Immatures</b>	7,9 (444)	0,7 (298)	8,1 (518)

**Tableau XXIV** Nombre de captures par périodes de 5 minutes chez les oiseaux ouvrant les Coques communes par insertion § du bec entre les valves (I) ou en martelant la coquille (M) dans l'estuaire de la Somme. Le faible nombre de données pour les immatures utilisant le martelage au cours de l'hiver 1996/1997 ne permet pas de comparaison (TRIPLET *et al.*, 1998b).

	1995/1996	1996/1997	1997/1998
<b>Adultes (I)</b>	7,4 ± 6,7	1,9 ± 1,6	2,1 ± 2,1
<b>Adultes (M)</b>	3,5 ± 3,5	2,6 ± 1,6	2,7 ± 1,6
<b>Immatures (I)</b>	4,5 ± 5,6		2,2 ± 1,9
<b>Immatures (M)</b>	4,5 ± 3,6		3,0 ± 1,7

de recherche alimentaire à Traeth Melynog, les Huîtres pie utilisent des indices visuels pour trouver les Coques communes pendant la journée mais les détectent au toucher la nuit (SUTHERLAND, 1982d). Le jour, les oiseaux se déplacent lentement, piquant par intermittence le sédiment, alors que de nuit, ils utilisent le multi-piquage, une différence également notée chez les oiseaux captifs (HULSCHER, 1976). À Traeth Melynog ils prennent des Coques communes plus petites la nuit, avec un contenu en matière organique plus bas de 25 % par rapport à ce qu'ils consomment la journée (SUTHERLAND, 1982d).

### II.2.3. Caractéristiques et taille des Coques communes consommées par l'Huître pie

La théorie de la rentabilité a eu un succès mitigé à prédire les classes de taille consommées par les

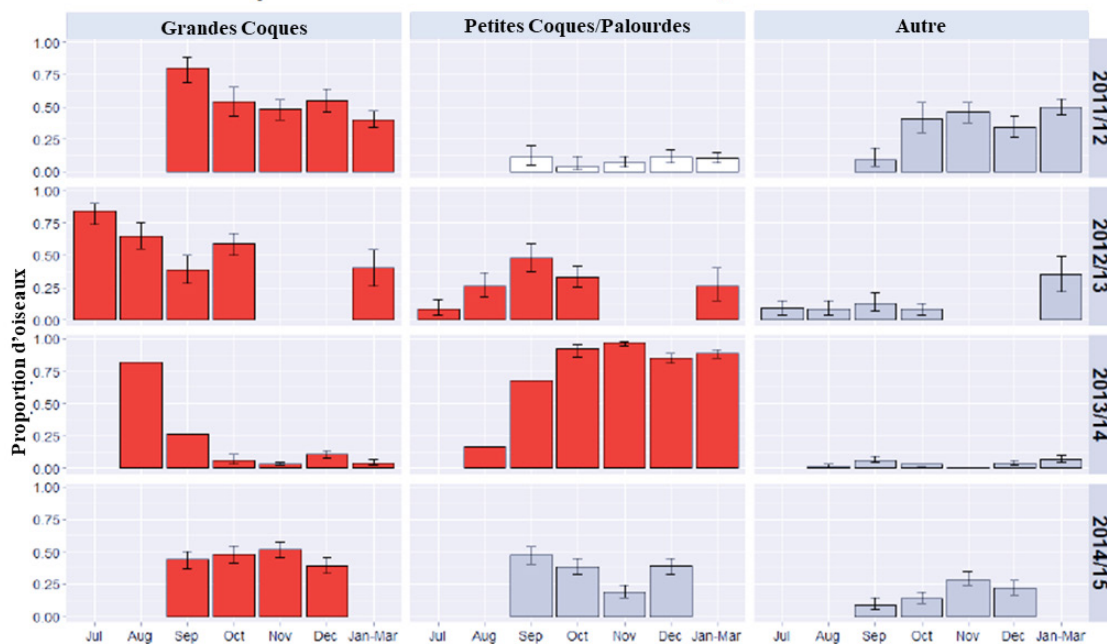
Huîtres pie. À Traeth Melynog, la rentabilité des Coques communes augmente avec leur taille car le temps de manipulation augmente avec la taille des Coques communes à un rythme plus bas que l'augmentation supra-proportionnelle de leur contenu. Conformément aux prédictions de la théorie de la rentabilité, les Huîtres pie sélectionnent les Coques communes les plus grandes et les plus rentables et le nombre de grandes prises augmente avec leur densité (SUTHERLAND, 1982d). Le pourcentage de Coques communes abandonnées augmente également avec la taille des Coques communes prises et bien que le temps de manipulation dépensé pour cela ne soit pas inclus dans les calculs, la rentabilité relative des différentes classes de taille ne semblerait pas affectée car seules de petites quantités de Coques communes sont rejetées (SUTHERLAND, 1982d ; ZWARTS *et al.*, 1996f).

Tous les oiseaux ne consomment pas que des grandes Coques communes ; une partie d'entre eux consomment également de plus petites et d'autres proies (figure 43). La proportion de consommateurs de grandes Coques communes diminue au cours des mois hivernaux alors que celle des consommateurs de petites Coques communes et d'autres proies augmente concomitamment. En fin d'hiver, la diminution du nombre de proies rentables et la nécessité de se reporter sur des proies qui le sont moins peut conduire les oiseaux à un déséquilibre physiologique voire à la nécessité de changer de site d'hivernage (GITTINGS *et al.*, 2015). Les Huîtres pie rejettent des Coques communes plus petites que 20 à 25 mm car elles sont peu rentables (HULSCHER, 1996 ; SUTHERLAND, 1982d). Les Huîtres pie consommateurs de Coques communes au Pays de Galles trouvent de fortes densités de Coques communes sur les parties hautes de l'estran mais les plus grosses proies se situent en bas d'estran (SUTHERLAND, 1982b) et finalement les oiseaux se concentrent entre les deux où leur rythme d'ingestion sera le plus élevé (SUTHERLAND, 1982c).

Le choix des Coques communes par les Huîtres pie peut être établi par comparaison entre la structure des coquilles des Coques communes consommées et la structure de celles vivant dans le substrat. Plusieurs critères permettent de s'assurer que les coquillages ramassés appartiennent à des Coques communes consommées sur place (O'CONNOR et BROWN, 1977 ; SUTHERLAND, 1982b ; TRIPLET, 1994) :

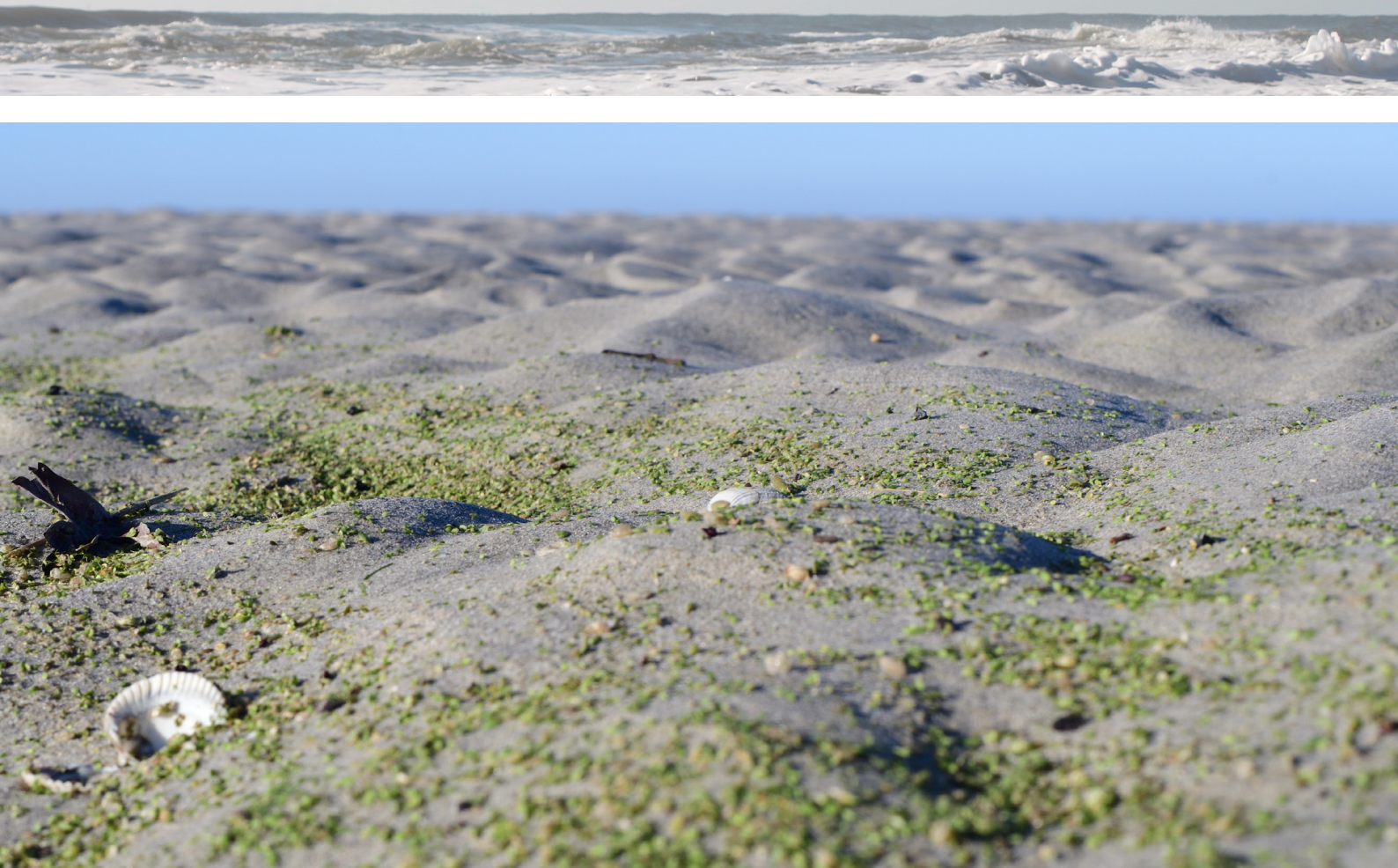
- (i) présence de quelques lambeaux de chair et de muscles adducteurs sectionnés, permettant d'éliminer les cas dus à un nettoyage de Coques communes mortes par des espèces détritivores et nécrophages (Crevette grise *Crangon vulgaris*, Crabe vert *Carcinus maenas*) pendant la période de marée haute précédant le ramassage des coquilles ;
- (ii) présence des deux valves ouvertes à angle droit (pouvant l'une et/ou l'autre comporter une cassure plus ou moins importante) et absence d'algues vertes (la présence de celles-ci étant synonyme d'une mort datant déjà de plusieurs jours) ;
- (iii) présence éventuelle de traces de pas d'Huîtres pie autour de la coquille.

On évite, par ces précautions, le ramassage de coquilles ayant pu être roulées par les flots du point de consommation à celui de ramassage (figure 44).



**Figure 43** Proportion d'Huîtres pie consommateurs de grandes ou de petites Coques communes, et d'autres proies au cours des mois hivernaux, pendant quatre saisons hivernales consécutives à Dundalk Bay, République d'Irlande (d'après GITTINGS *et al.*, 2015). Histogrammes rouges, Coques communes ; histogrammes blancs, Palourdes ; histogrammes grisés : autres proies.





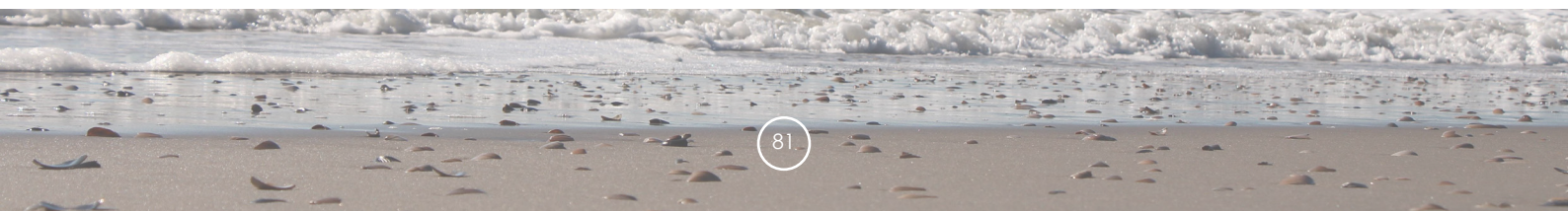
**Figure 44** Rechercher des coquilles sur le sable peut être fastidieux et requiert de respecter un protocole © PATRICK TRIPLET.

La rentabilité dépend non seulement de la densité des Coques communes mais également de leur taille et de leur contenu en chair. À très faibles densités de Coques communes, les Huîtres pie consomment les plus grandes, contenant beaucoup de chair, relativement à leur taille, mais le succès de capture est faible. À forte densité, de nombreuses petites Coques communes sont prises mais elles renferment peu de chair. À des densités médianes de 25-150 Coques communes au m<sup>2</sup> la rentabilité est à son maximum.

Le rejet de la plupart des petites Coques communes non rentables excepté quand les grandes sont rares (BROWN et O'CONNOR, 1977 ; ENS *et al.*, 1996c) suggère que, quand ils évaluent et rejettent les petites proies, les oiseaux se comportent en accord avec les prédictions de la théorie de la rentabilité (ZWARTS *et al.*, 1996f).

Il existe deux exceptions connues à la théorie de la rentabilité appliquée aux consommateurs de Coques communes. Premièrement, comme cela se produit chez les consommateurs de Moules communes, et également pour des raisons inconnues, au prin-

temps, les Huîtres pie prennent principalement de petites Coques communes même si, en termes d'énergie, elles sont moins rentables que celles prises pendant l'hiver (ENS *et al.*, 1996a). Deuxièmement, les Huîtres pie sélectionnent généralement des Coques communes de taille médiane (de 25 à 31 mm) et, en dépit de leur plus grande rentabilité, ignorent souvent les plus grandes qui ont plus de 2 ans (DRINNAN, 1957 ; DAVIDSON, 1967 ; GOSS-CUSTARD, 1977a ; O'CONNOR et BROWN, 1977 ; SUTHERLAND, 1982 a et b ; LEOPOLD *et al.*, 1989 ; NORRIS, 1999 ; NORRIS et JOHNSTONE, 1998a) même si les capturer pourrait augmenter leur rythme d'ingestion. Les oiseaux consomment des Coques communes de taille intermédiaire comme un compromis entre avoir un rythme d'ingestion élevé et le risque d'ingérer de grands nombres de parasites, qui sont disproportionnellement abondants dans les grandes Coques communes (GOATER *et al.*, 1995 ; NORRIS, 1999 ; NORRIS et JOHNSTONE, 1998a) et/ou réduire le risque de se détériorer le bec, ce qui pourrait augmenter leur risque de mourir (SWENNEN et DUIVEN, 1983). L'observation de DAVIDSON (1967), dans le Burry Inlet, d'Huîtres pie qui n'ouvrent de très





grandes coquilles que lorsqu'elles sont légèrement entrouvertes ou béantes, parce qu'elles sont moribondes à cause de basses températures, laisse suggérer que le risque de dommage au bec est la raison la plus importante du rejet de ces grandes Coques communes.

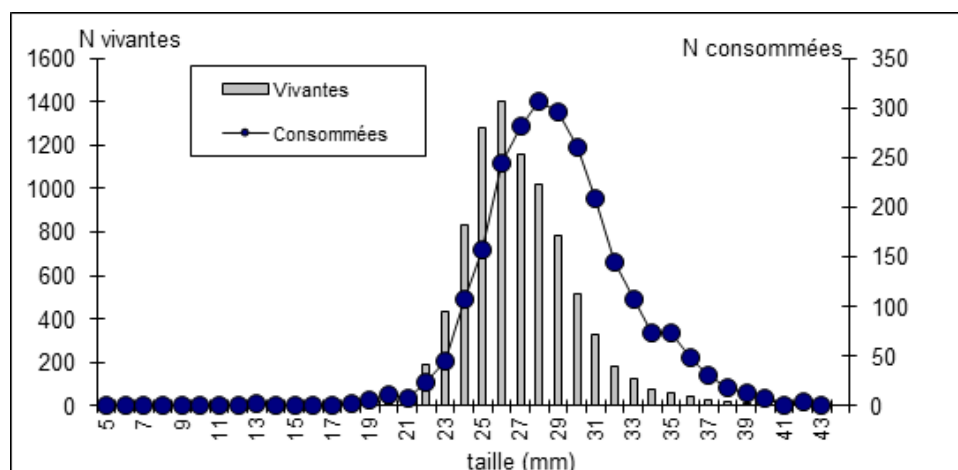
Un rejet similaire de petites Coques communes a également été montré par la collecte de coquilles ouvertes par les Huîtres pie dans l'estuaire de la Somme (figure 45). Les oiseaux rejettent généralement les Coques communes d'une taille inférieure à 20-25 mm parce qu'elles ne sont pas rentables, en comparaison des plus grandes (HULSCHER, 1996 ; SUTHERLAND, 1982d) et, comme le prédit la théorie de la rentabilité, ils ne prennent ces petites Coques communes que lorsque les grandes deviennent rares (GITTINGS *et al.*, 2015).

Dans le Burry Inlet, la rentabilité augmente avec la longueur des Coques communes. La petite minorité des oiseaux qui insèrent le bec dans les Coques communes prennent les plus grandes classes de taille pendant tout l'hiver, comme le prédit la théorie de la rentabilité (JOHNSTONE et NORRIS, 2000a et b). Au contraire, les oiseaux qui martèlent les coquilles pour les trouser prennent plus de petites proies que prévu par la théorie de la rentabilité tôt en saison hivernale et cessent de pratiquer ainsi en fin d'hiver quand ils sont davantage sous la pression du manque de ressources et nécessitent un rythme d'ingestion plus élevé, obtenu en capturant des Coques communes de plus de 15 mm

(JOHNSTONE et NORRIS, 2000a). L'explication est que le martelage s'accompagne d'un risque que les oiseaux n'acceptent que lorsqu'ils y sont forcés. Le risque à prendre de grandes Coques communes n'est pas restreint aux marteleurs, car, après avoir fait l'objet d'une tentative d'ouverture par insertion, des Coques communes peuvent fermer leurs valves autour du bec et conduire les oiseaux à mourir de faim, comme cela a été rapporté chez des oiseaux sauvages (HULSCHER, 1988).



**Figure 46** Jeune Huître pie venant de capturer une Coque  
© JEAN-MICHEL LECAT.



**Figure 45** Comparaison entre les Coques communes vivantes dans le substrat et celles prélevées par les oiseaux, selon les ramassages de coquilles effectués en respectant différents critères attestant que les coquilles sont bien issues de la prédation de l'Huître pie (voir encadré). La comparaison est établie sur 8 757 Coques communes vivantes et 2 484 coquilles ramassées dans l'estuaire de la Somme.



### III.2.4. Temps de capture et de consommation

Chez les consommateurs de Coques communes, le temps de capture et de consommation peut s'exprimer selon l'équation exprimée en  $s$  (ZWARTS *et al.*, 1996f) :

$$0,817 \text{ Coque}^{0,637}$$

où la Coque est exprimée en masse sèche sans cendres, celle-ci dépendant de la taille des proies. Comme cela est prévisible, le temps de manipulation augmente avec la taille des proies (voir ZWARTS *et al.*, 1996f), ce qui a été démontré à Traeth Mellynog (figure 47 ; SUTHERLAND, 1980, 1982c) et dans l'estuaire de la Somme (TRIPLET, 1994 ; figure 48). Sur ce dernier site, pour des Coques communes de 10 à 30 mm de longueur, les temps d'ouverture et de consommation sont inférieurs à ceux définis par SUTHERLAND (1982c ; figure 49). En revanche, pour des Coques communes de 35 mm, le temps observé (35 s) est supérieur aux 28 s trouvées par ce der-

nier auteur. La théorie de la rentabilité s'est révélée peu performante pour prédire les classes de taille consommées par les Huîtres pie. En effet, ce temps d'ouverture et de consommation de Coques communes de grande taille entraîne une diminution du gain instantané de nourriture, le rapport entre la quantité de matière organique ingérée et le temps nécessaire à son ouverture et sa consommation (figure 49), raison pour laquelle les oiseaux ne consomment pas les plus grandes classes de taille de Coques communes. L'absence de sélection des Coques communes les plus grandes a également été notée par différents auteurs (DRINNAN, 1957 ; DAVIDSON, 1967 ; GOSS-CUSTARD, 1977 ; O'CONNOR et BROWN, 1977 ; SUTHERLAND, 1982 a et b ; LEOPOLD *et al.*, 1989). S'attaquer à une Coque de grande taille, nécessitant 20 à 30 s d'ouverture, amène l'Huître pie à perdre en vigilance et l'expose au risque de se faire subtiliser sa proie par un Goéland cendré *Larus canus* ou une Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus* (TRIPLET et ÉTIENNE, 1986, TRIPLET, 1993, 1994b).

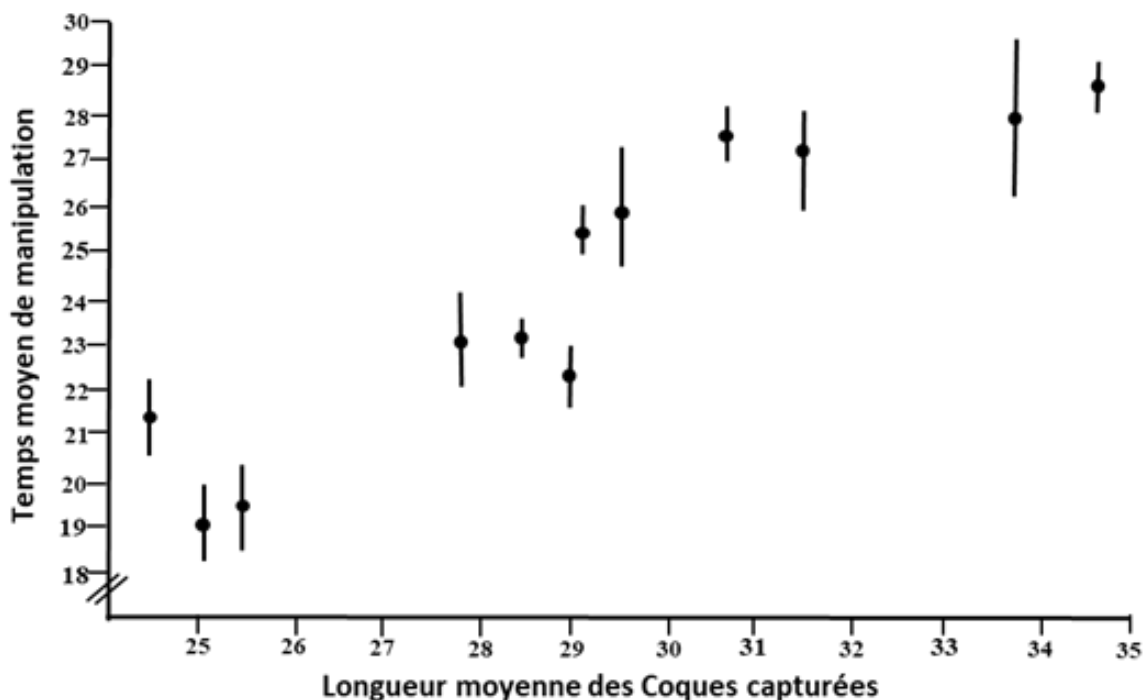
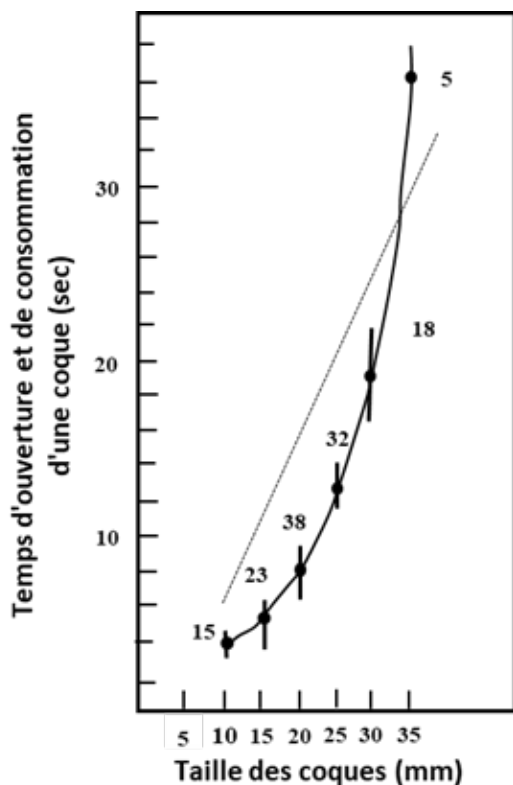
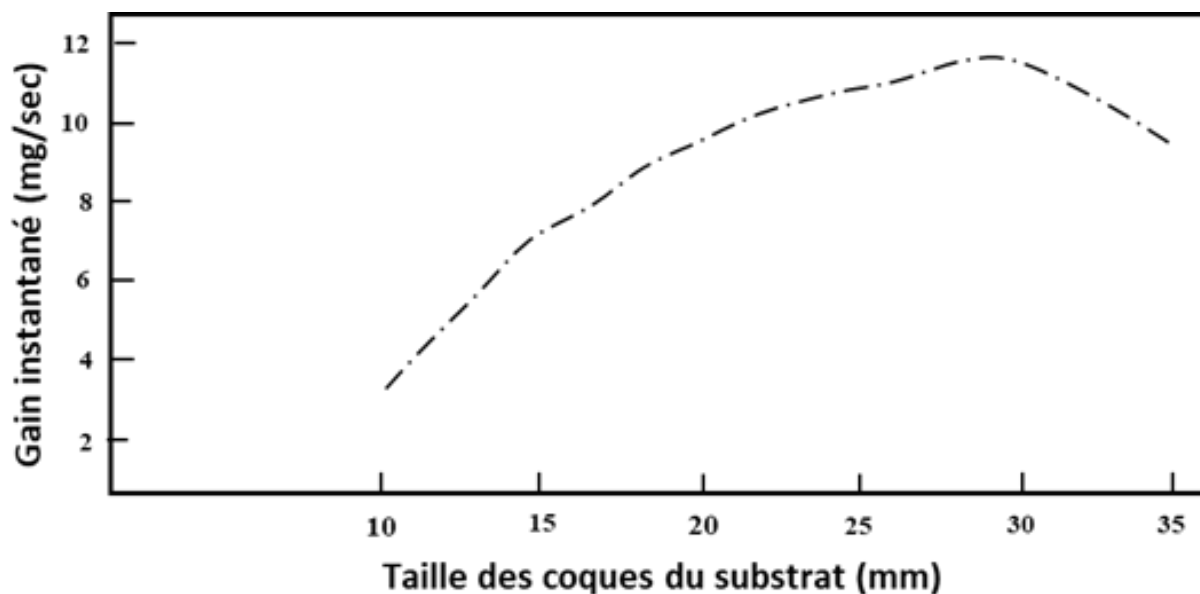


Figure 47 Temps moyen de capture et de consommation des Coques communes en fonction de leur longueur (d'après SUTHERLAND, 1980).



**Figure 48** Temps de capture et de consommation d'une Coque en fonction de sa taille (estuaire de la Somme, automnes-hivers 1982-1990. En pointillés, droite de Sutherland (1982c). Le nombre de mesures est indiqué pour chaque point, d'après TRIPLET, 1994a.



**Figure 49** Gain instantané de matière organique en fonction de la taille des Coques communes (estuaire de la Somme, automnes-hivers 1982-1990), d'après TRIPLET, 1994a).

NORRIS et JOHNSTONE (1998a) ont étudié, dans le Burry Inlet, des Huîtres pie ouvrant des Coques communes par martelage de la coquille, pour des densités de conspécifiques comprises entre 0 et 2 363 oiseaux/ha, avec une moyenne de 284,8 oiseaux/ha. Le terme de conspécifique est employé ici pour indiquer qu'un individu réagit à la densité

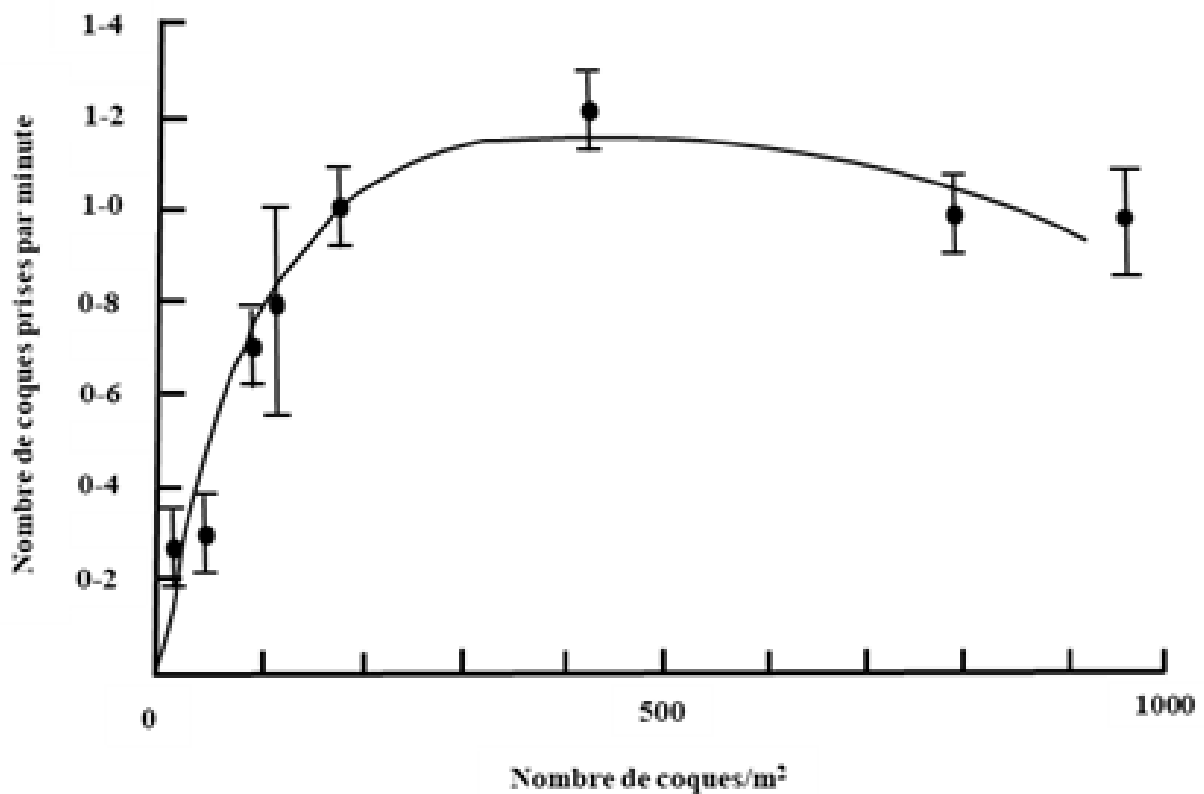
des oiseaux de son espèce qui se trouvent autour de lui. Cette densité totale s'obtient en ôtant du calcul l'oiseau étudié car il ne peut être affecté par sa propre présence. Ainsi, si sur 1 ha de zone alimentaire sont comptés 100 oiseaux, la densité de conspécifiques est de 99. Le temps de consommation n'est pas dépendant de la densité de conspé-





cifiques mais la probabilité d'ouvrir avec succès une Coque commune diminue quand cette densité augmente car les oiseaux abandonnent leurs proies plus facilement. Pour ces auteurs, bien que le comportement de recherche alimentaire soit affecté, la densité de compétiteurs a un effet négligeable sur les quantités globales ingérées. Le cleptoparasitisme intraspécifique est rare (1,5 % des 586 Coques communes notées), bien qu'il puisse être rentable pour les individus qui s'y livrent (STILLMAN *et al.*, 1997). Ceci semble lié au fait que ceux-ci peuvent ajuster leur comportement avec un coût minimal en matière de réduction de leur rythme d'ingestion (SWENNEN *et al.*, 1989 ; NORRIS et JOHNSTONE, 1998a).

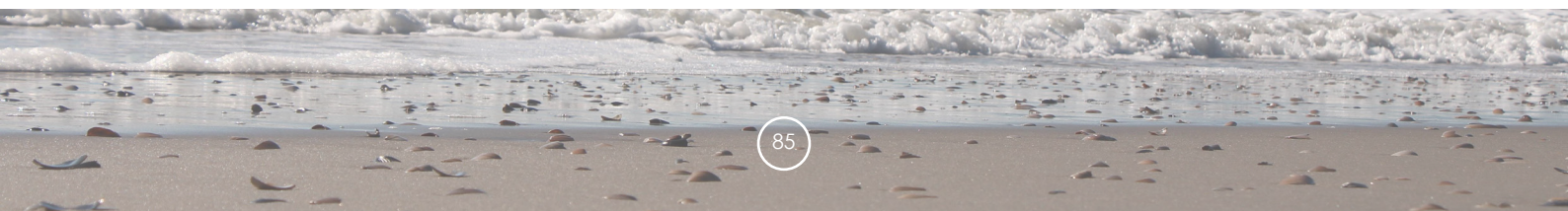
Le rythme d'ingestion de Coques communes présente une corrélation positive avec leur taille mais pas avec la densité (ENS *et al.*, 1996c). Pourtant, dans l'estuaire de la Somme, le succès de capture et le rythme d'ingestion augmentent quand la densité de Coques communes augmente et quand les Coques communes sont d'une taille supérieure à 22 mm (TRIPLET, 1984). Dans le Wash, le rythme d'ingestion augmente quand la biomasse par unité de surface augmente et les Huîtres pie sont les plus nombreux là où la biomasse au m<sup>2</sup> est la plus élevée (figure 50 ; GOSS-CUSTARD, 1977a). Le rythme d'ingestion augmente également avec le reflux de la marée car la taille des Coques communes est plus élevée dans les bas niveaux (ENS *et al.*, 1996c).



**Figure 50** Succès de capture de Coques communes dans le Wash en fonction de la densité dans le substrat (d'après GOSS-CUSTARD, 1977a).

NORRIS et JOHNSON (1998c) ont apporté des preuves sur le fait que les hypothèses relatives au comportement, fondées simplement sur l'équation de disque de HOLLING (1959), étaient souvent trop simplistes et inappropriées. Les Huîtres pie consommant des Coques communes dans le Burry Inlet ne tentent pas de maximiser leur rythme d'ingestion en toutes circonstances, comme le sup-

pose l'équation de disque. Ces auteurs ont montré que les Huîtres pie qui localisaient les Coques communes au toucher ajustaient leur rythme d'ingestion en fonction de facteurs qui varient au cours de l'hiver et qu'ils ne pouvaient maximiser leur rythme que lorsqu'ils rencontraient des difficultés à satisfaire leur demande en énergie.





NORRIS et JOHNSON (1998c) concluent que les Huîtriers pie ne pourraient donc pas toujours maximiser leur rythme d'ingestion. Cette conclusion est également rapportée par SWENNEN *et al.* (1989) sur une vasière expérimentale semée de Coques communes et soumises à des périodes variables d'alimentation. Quand le temps d'alimentation est court, les oiseaux augmentent leur vitesse de recherche et diminuent à la fois le temps de manipulation et le temps perdu de manipulation. En conséquence, le rythme d'ingestion augmente quand la durée de la marée basse est réduite et que le maximum n'est pas atteint quand plus de temps est disponible pour l'alimentation.

### III.2.5. Consommation et ressources alimentaires au cours de la saison hivernale

Chez les consommateurs de Coques communes, le succès de capture suit généralement la forme de la réponse fonctionnelle de HOLLING (1959) de type II (HULSCHER, 1976 ; GOSS-CUSTARD, 1977a ; SUTHERLAND, 1980 ; NORRIS et JOHNSTONE, 1998c). Comme les exemples des figures 51 et 52 l'illustrent, le suc-

cès de capture de Coques communes augmente rapidement quand la densité de Coques communes augmente de 0 à 50-100 ind./m<sup>2</sup> mais varie plutôt peu ensuite quand la densité passe de quelques centaines à 1 000 Coques communes/m<sup>2</sup>. Quand le rythme de consommation est défini en termes de biomasse consommée par unité de temps, la forme de la fonction peut être différente, dépendant largement de comment les tailles des Coques communes varient avec leur densité. Ces tailles varient assez peu dans la gamme de densités de Coques communes notées dans l'étude menée dans le Wash de telle sorte que la réponse fonctionnelle du rythme d'ingestion a la même forme générale que la réponse fonctionnelle du succès de capture. Ceci n'est pas le cas à Traeth Melynog, cependant, où le rythme d'ingestion atteint un pic à de très faibles densités numériques des Coques communes (figure 53). Ceci se produit parce que, là où les Coques communes sont rares, il y en a également des grandes et fortement rentables comparativement à de petites Coques communes qui prédominent dans les endroits où elles sont numériquement abondantes (SUTHERLAND, 1982b, c, d).

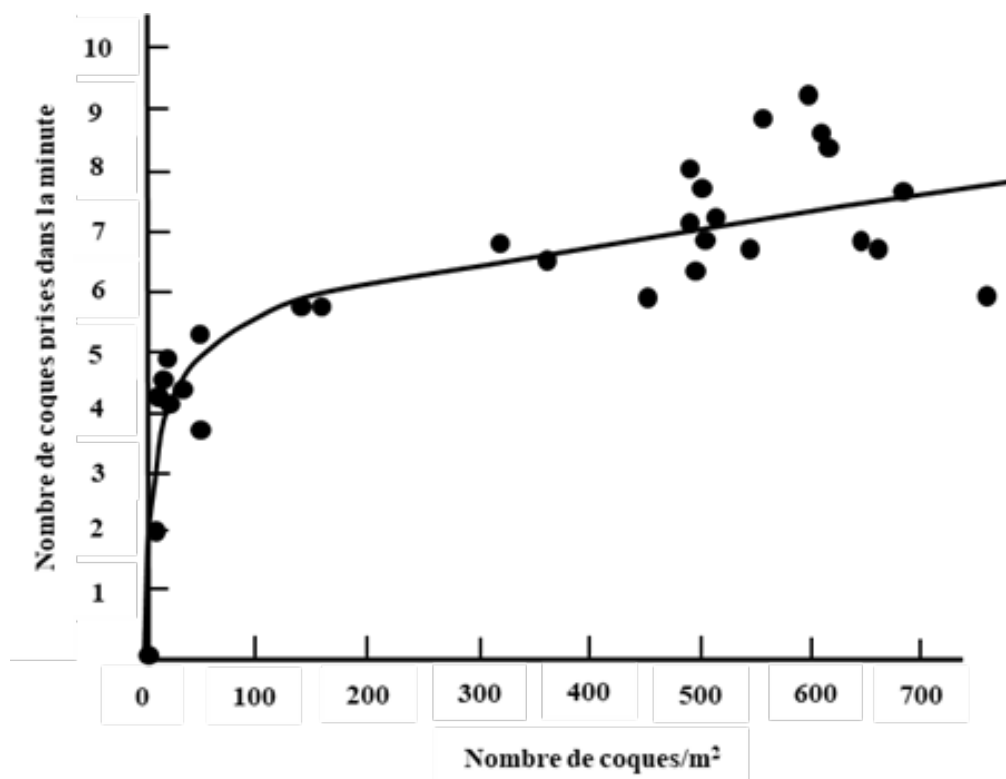
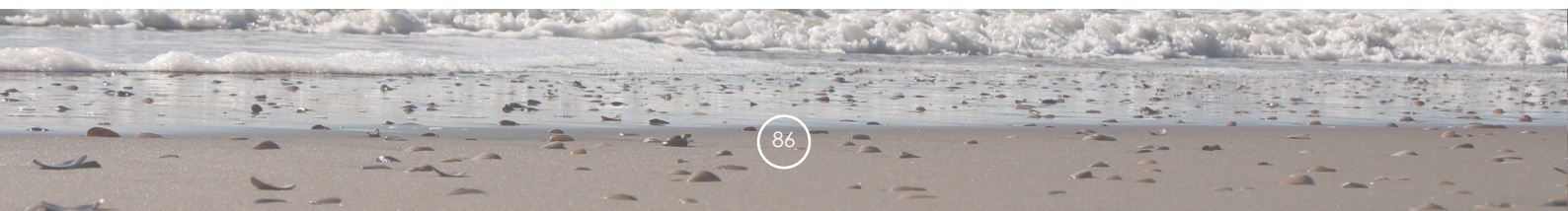


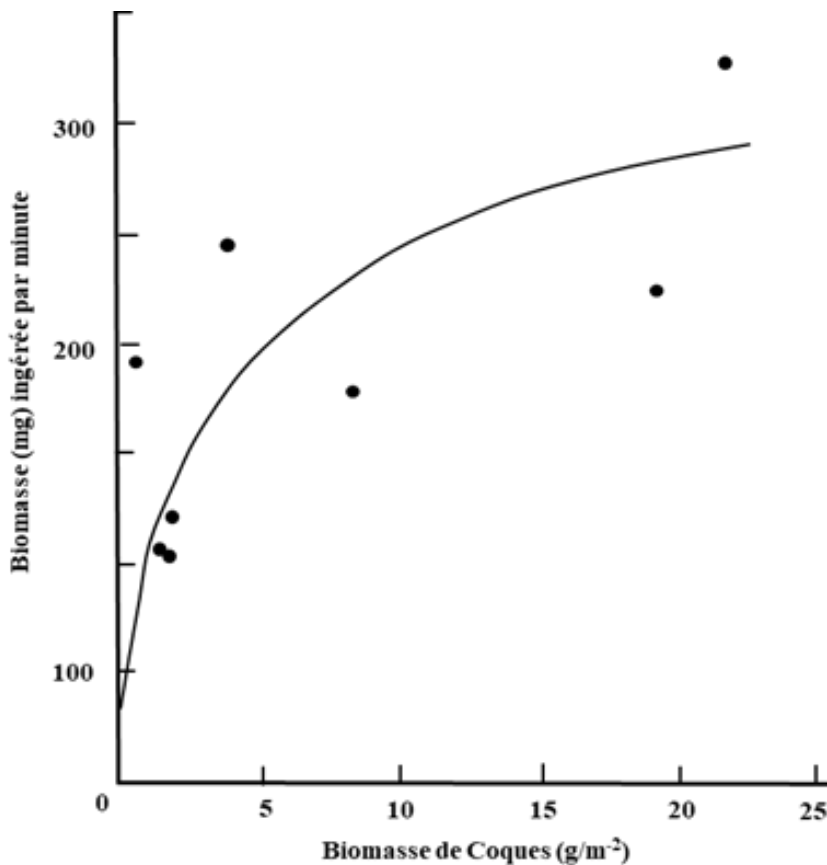
Figure 51 Succès de capture de Coques communes par séquences de 10 minutes en fonction de la densité de Coques communes à Traeth Melynog (d'après SUTHERLAND, 1980).





Il est également peu probable que la réponse fonctionnelle définie comme le rythme d'ingestion corrélié avec la densité de biomasse des Coques communes ait une forme unique. Cela dépend de la relation entre la taille et la densité numérique des proies et leur contribution à la biomasse. Bien que des densités très élevées de très petites Coques communes puissent produire une très importante densité de biomasse (quantité de matière organique par unité de surface), le rythme d'ingestion sera relativement bas en raison de l'influence do-

minante de la taille des proies sur le rythme d'ingestion. Bien que celui-ci augmente quand la densité de biomasse augmente dans le Wash (figure 52 ; GOSS-CUSTARD, 1977a), cette découverte ne peut pas être supposée s'appliquer partout. En conséquence, chaque fois que les ressources alimentaires sont suivies dans l'espace ou dans le temps, la densité numérique, la distribution des tailles et le contenu en chair des Coques communes, ainsi d'ailleurs que d'autres espèces, devraient être mesurés séparément.



**Figure 52** Rythme d'ingestion (en mg/minute) en fonction de la biomasse de Coques communes (en g par m<sup>2</sup>) dans le Wash, (d'après GOSS-CUSTARD, 1977a).

### III.2.6. Variations saisonnières dans la recherche alimentaire des Coques communes

La nécessité de faire la distinction entre l'influence séparée et indépendante de la densité numérique et de la taille et du contenu en chair des Coques communes dans les activités alimentaires a été illustrée dans différentes études sur la distribution des Huîtriers pie sur les zones alimentaires. Dans l'estuaire de la Somme, par exemple, les oiseaux se concentrent sur des zones présentant des biomasses élevées de Coques communes par m<sup>2</sup>, c'est-à-dire des zones où la taille moyenne des Coques communes est élevée plutôt que dans des zones

de hautes densités de Coques communes (TRIPLET, 1984). Les densités d'oiseaux y sont aussi élevées que sur les zones à Moules communes (50 à 100 oiseaux/ha, selon ZWARTS, 1981 ; entre 78 et 258/ha, selon DAAN et KOENE, 1981). Ce résultat contraste avec les densités relatées par SUTHERLAND (1982 b et c).

Il est également nécessaire de faire la part des choses entre l'influence séparée et indépendante de la densité numérique, de la taille des proies et du contenu en chair sur le rythme d'ingestion lorsqu'on explore les changements de comportement alimentaire des consommateurs de Coques



communes pendant la saison de non-reproduction. Au cours de l'hiver, les Coques communes perdent une partie de leur masse car leurs ressources trophiques diminuent. En examinant principalement des études néerlandaises, ZWARTS (1991) a conclu qu'en moyenne les Coques communes d'une longueur donnée au sein des classes de tailles prises par les Huîtres pie perdent environ 28 % du contenu en chair qu'elles contiennent en septembre. La valeur équivalente pour les Coques communes dans le Burry Inlet à la fin des années 1990 était 50 % (NORRIS et JOHNSTONE, 1998c). Cette comparaison entre deux estimations qui diffèrent de presque deux fois illustre combien il est important, dans n'importe quelle étude sur l'évolution saisonnière des ressources alimentaires et/ou des rythmes d'ingestion, de mesurer le contenu des Coques communes à des intervalles réguliers dans l'ensemble de l'aire d'étude. Bien entendu, mesurer les changements de taille des Coques communes prises par les Huîtres pie est également important.

Comme le rythme d'ingestion dépend principalement du contenu en chair des Coques communes

dans une vaste gamme de densités numériques, l'abondance des Coques communes dans le sédiment devient importante seulement quand elle est basse. Dans le Burry Inlet, les Huîtres pie optent pour des proies alternatives seulement quand les densités de Coques communes de deuxième hiver passent en dessous de 100/m<sup>2</sup>, et probablement descendent jusqu'à moins de 50/m<sup>2</sup> (HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977). Comme cela est prédit par la théorie de la rentabilité, là où il y a initialement à l'automne une grande gamme de classes de taille, les Huîtres pie prennent les classes de taille les plus petites et les moins rentables si l'abondance des grandes Coques communes plus rentables tombe à de très faibles densités au cours de l'hiver (GITTINGS *et al.*, 2015).

Les oiseaux orientent leur prédation vers d'autres classes d'âge que les Coques communes de deuxième hiver, lorsque la densité atteint moins de 100 par m<sup>2</sup>. C'est à ce moment-là également que des oiseaux peuvent s'orienter vers d'autres proies comme *Macoma balthica* ou *Hediste diversicolor* (HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977).



### III.3. La consommation de Myes communes

#### III.3.1. Quelques éléments de connaissances sur la Mye commune

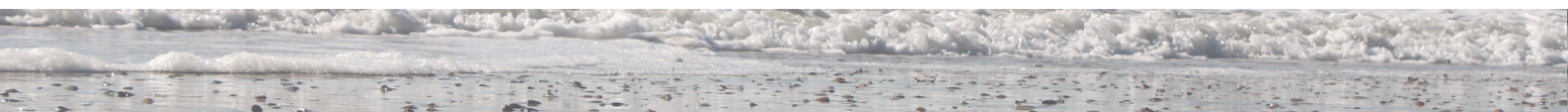
Il existe peu d'études de l'Huître pie se nourrissant au détriment des Myes communes *Mya arenaria*. Ceci est en partie dû au fait que cette espèce ne constitue généralement qu'une prise mineure pour l'Huître pie, en regard d'autres espèces telles que la Moule commune et la Coque commune mais aussi parce que les Myes communes qui peuvent vivre profondément dans le sédiment sont difficiles à étudier sur le terrain.

Des travaux expérimentaux sur des Huîtres pie captifs et un travail de terrain intensif le long des côtes de la Frise dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden suggèrent que la théorie de la

rentabilité combinée avec des études de terrain sur la disponibilité des proies fournissent des explications crédibles sur le comportement alimentaire des oiseaux pendant la saison de non reproduction (ZWARTS et WANINK, 1984).

Comme chez les autres espèces de bivalves prélevées communément par l'Huître pie le naissain des Myes communes est très aléatoire d'une année à l'autre ; sa survie les hivers suivants est, par ailleurs, très variable.

Si les populations locales de Myes communes sont généralement composées d'individus appartenant à une même classe de taille, on y rencontre toujours des individus plus grands qui sont les survivants des recrutements de plusieurs années précédentes.





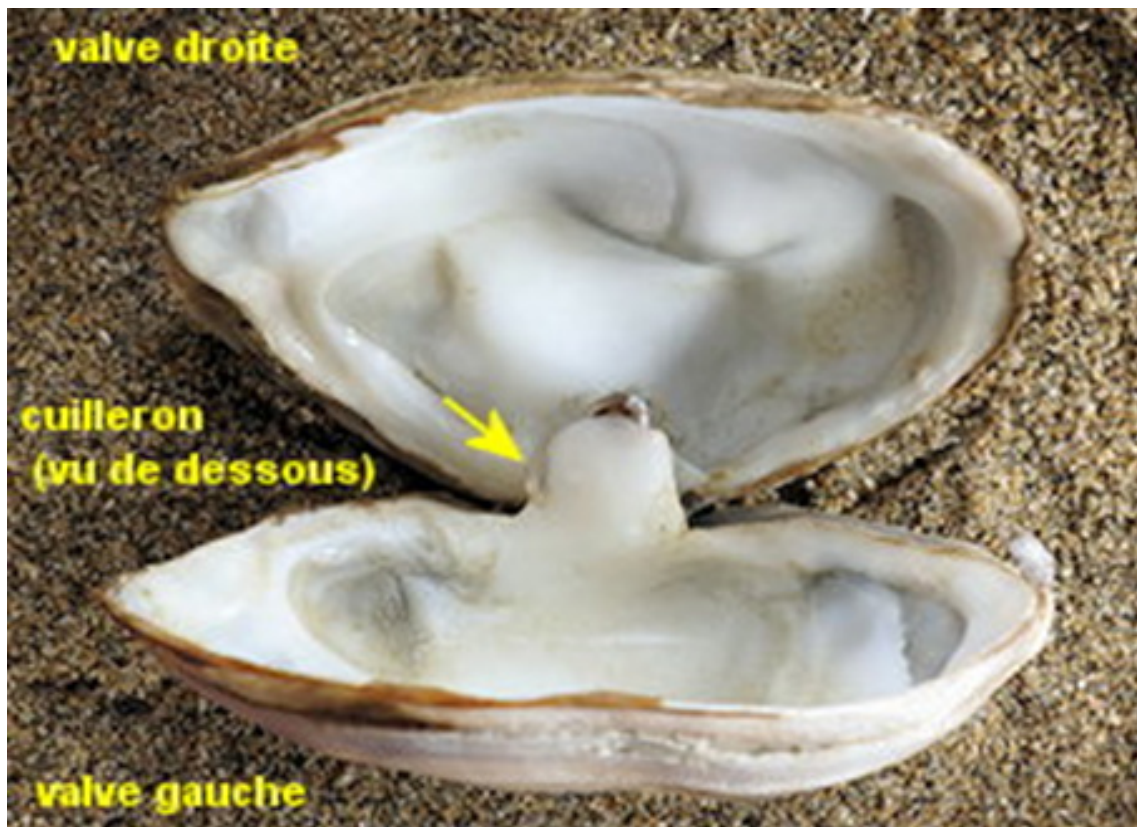


Figure 53 La Mye commune *Mya arenaria* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranches/bivalves5.html>).

De ce fait, les Huîtres pie se nourrissant de Myes communes ont généralement un choix à faire entre les différentes classes de taille.

### III.3.2. Trouver et consommer des Myes communes

Dans le milieu naturel, les grandes Myes communes peuvent s'enfouir jusqu'à 30 cm sous la surface du substrat et sont donc hors d'atteinte de l'Huître pie. Leur distribution verticale a été mesurée en utilisant un carottier de 40 cm de long ; les investigations ont montré que peu de Myes communes de plus de 40 mm de long s'enfouissent dans les 7 premiers cm du sédiment, à portée du bec d'un Huître pie. Celles qui sont suffisamment proches de la surface pour être prélevées ont des siphons très maigres ; elles sont en mauvaise condition physique et 20 % moins charnues que leurs congénères de même longueur vivant hors d'atteinte de l'Huître pie (ZWARTS et WANINK, 1991). La défense anti-prédateur des grandes Myes communes qui s'enfouissent à une profondeur que ne peut atteindre l'Huître pie est efficace. La combi-

raison de la théorie de la rentabilité et les études de terrain sur les adaptations anti-prédateurs des proies que constituent les Myes communes fournissent une explication crédible à la sélection des classes de taille prises au cours de l'hiver (ZWARTS et WANINK, 1984). Les captures sont en moyenne de 3,63/min, valeur calculée sur 870 minutes. Le temps de capture et de consommation moyen est de 5,83 s et la quantité ingérée est de 8,74 mg/s. Les oiseaux s'alimentent 88 % de leur temps et la densité d'oiseaux est de 1,26/ha. L'épuisement de la ressource par les Huîtres pie de la population de deuxième hiver de Myes communes a été estimé être une des principales causes de la forte diminution dans l'abondance de cette classe d'âge au cours de l'hiver.

### III.3.3. Une conséquence inattendue

En prélevant des Myes communes, les Huîtres pie privent les Courlis cendrés *Numenius arquata* de la possibilité de les exploiter les hivers suivants, ceux-ci étant capables de prendre les bivalves de grande taille, d'au moins trois hivers, aux grandes



profondeurs où ils vivent. La ressource alimentaire des Courlis cendrés au cours d'un hiver est réduite par la prédation qu'exerce une espèce compétitrice au cours de l'hiver précédent. Normalement, ces deux espèces interagissent rarement mais ZWARTS et WANINK (1984) ont montré que ce n'était pas toujours le cas. Ces chercheurs infatigables ont enfoui de nombreuses grandes Myes communes dans le sédiment à des profondeurs que les Huîtres pie peuvent atteindre. Très rapidement, un Huître pie a établi son territoire sur cette zone alimentaire expérimentale et a exclu, non seulement les congénères, mais également les Courlis cendrés. Normalement, les Huîtres pie hivernants ne contestent que les proies. Mais ce fait montre qu'ils défendent également un espace, comme ils le font régulièrement en été quand la ressource alimentaire est défendable, comme d'autres espèces de limicoles (GOSS-CUSTARD, 1970). Les Huîtres pie ne sont donc pas inflexibles dans le comportement alimentaire comme cela a trop souvent été avancé.

### III.3.4. Taille des proies

En hiver, les Huîtres pie des côtes de la Frise prennent des Myes communes de 15 à 40 mm pour une longueur moyenne de 28,2 mm (ZWARTS et WANINK, 1984). Dans le milieu naturel, ils ne prennent pas toute la chair, mais extraient juste le siphon et une partie du corps, laissant 22 % de la chair totale dans la coquille. La raison en est

inconnue. Comme le temps de manipulation est de 5,83 s et que la masse moyenne extraite est de 51 mg MSLC, la rentabilité moyenne des Myes communes est de 8,75 mg MSLC/s de manipulation. Les mesures de temps de manipulation chez un oiseau captif montrent que la rentabilité augmente fortement quand la longueur du bivalve augmente de 10 mm à 40-45 mm et que, pour maintenir un rythme d'ingestion moyen de 2,65 mg MSLC/s, les oiseaux ne doivent pas capturer des Myes communes de longueur inférieure à 15,5 mm. Comme les études de terrain montrent que les Huîtres pie ne consomment pas de bivalves de 15 mm de long, on peut supposer qu'ils ignorent les petites Myes communes, comme le prédit la théorie de la rentabilité (ZWARTS et WANINK, 1984).

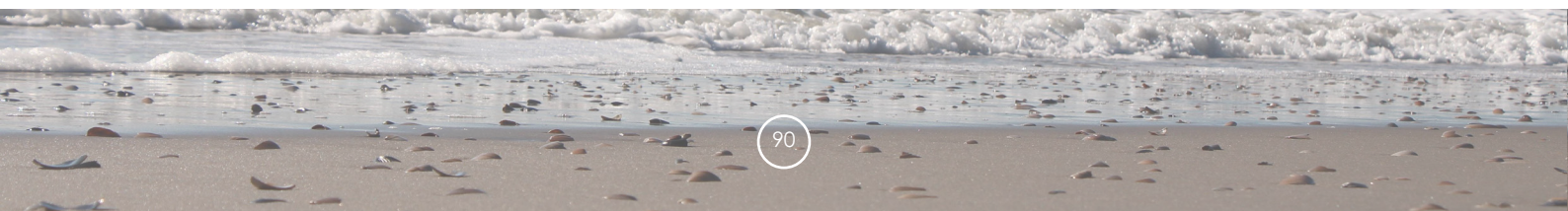
Le seuil de taille supérieure, cependant, ne s'accorde pas bien avec les prédictions de la théorie de la rentabilité. La rentabilité des Myes communes de taille supérieure ou égale à 90 mm de long est plusieurs fois plus élevée que ce qui est enregistré sur le terrain. Si le choix des oiseaux était seulement fondé sur la rentabilité, ils devraient donc prendre des Myes communes plus grandes qu'ils ne le font. Notons toutefois que cette évaluation a été faite sur la base de temps de manipulation mesurés sur les oiseaux captifs à qui l'on a proposé des Myes communes de toutes les tailles, enfouies dans le substrat à une profondeur constante et accessibles à tous les oiseaux.

## III.4. La consommation de Scrobiculaires

### III.4.1. Quelques éléments de connaissances sur la Scrobiculaire

La consommation de Scrobiculaires (*Scrobicularia plana* ; figure 54) a essentiellement été étudiée en mer des Wadden par Leo ZWARTS et son équipe. Quand la mer se retire, *Scrobicularia* est très active avec son siphon à la surface du sédiment mais son activité décline rapidement avec l'assè-

chement du sédiment, excepté là où sa surface demeure humide (ROSA *et al.*, 2007), ce qui peut être un facteur limitant de l'accès à l'espèce lors de la phase alimentaire.







**Figure 54** La Scrobiculaire *Scrobicularia plana* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamel-libranchesbis/bivalves4.html>).

### III.4.2. Trouver et consommer des Scrobiculaires

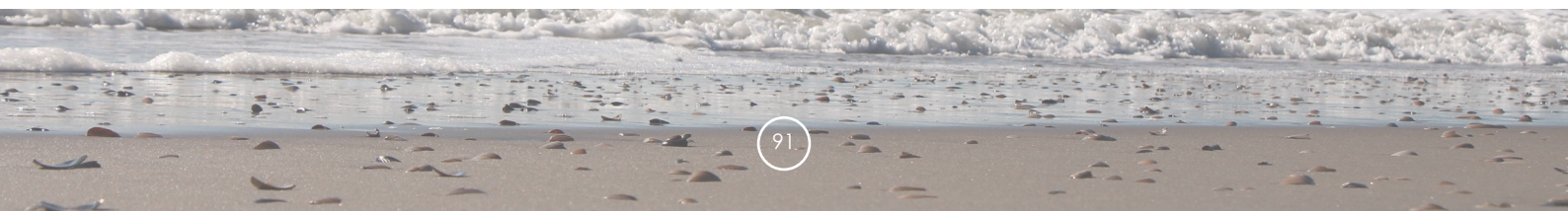
Pour ouvrir un de ces bivalves, l'Huître pie insère le bec entre les deux valves et en extrait la chair, soit *in situ* sans tirer la coquille du sédiment, soit après l'en avoir extraite (HULSCHER, 1982 ; WANINK et ZWARTS, 1985 ; BOATES et GOSS-CUSTARD, 1989 ; ZWARTS et WANINK, 1991).

Les Scrobiculaires doivent également se rapprocher de la surface du substrat quand le siphon a été coupé et consommé par un prédateur à la surface, par exemple un poisson plat. La consommation de siphons ne réduit pas plus la profondeur d'enfouissement que celle des bivalves en mauvaise condition physique et qui doivent être capables de collecter leurs ressources alimentaires sur de plus grandes surfaces de sédiments (ZWARTS, 1986). La consommation des siphons en elle-même n'a pas d'effet significatif sur la condition des bivalves. Bien entendu, en se déplaçant juste sous la surface du sédiment, un bivalve en mauvaise condition augmente ses chances d'être pris par un Huître pie. Au cours de la seule période printanière de 1980, par exemple, 22 % de la mortalité de *Scrobicularia* sur la zone d'étude de WANINK et ZWARTS (2001) sont attribués aux Huîtres pie. Clairement, pour les Scrobiculaires, il est vi-

tal de développer aussi rapidement que possible un siphon assez long pour vivre à une profondeur de sécurité autant qu'il est possible. Cette priorité pour les Scrobiculaires jeunes et petites explique la raison pour laquelle le poids des siphons des petites Scrobiculaires représente jusqu'à 50 % de leur poids total, à comparer avec les 30 % chez les bivalves plus larges (ZWARTS et WANINK, 1985).

### III.4.3. Taille des proies

Le risque d'être capturées par des Huîtres pie est plus bas pour les Scrobiculaires de plus de 30 mm qui se terrent dans le sol à 4-6 cm de profondeur, comparativement aux Myes communes de même taille vivant à proximité de la surface (WANINK et ZWARTS, 1985 ; ZWARTS, 1986). Comme cela est prédit par la théorie de la rentabilité, la raison est que le temps de manipulation augmente avec la profondeur, ce qui les rend moins rentables (WANINK et ZWARTS, 1985). Comme la profondeur d'enfouissement augmente avec la taille, les grands bivalves sont moins exposés que les petits au risque d'être consommés, ceux en mauvaise condition physique exceptés, sauf lorsqu'ils remontent pour augmenter la surface de sédiment sur lequel leur siphon peut rechercher de la nourriture (ZWARTS et WANINK, 1991).







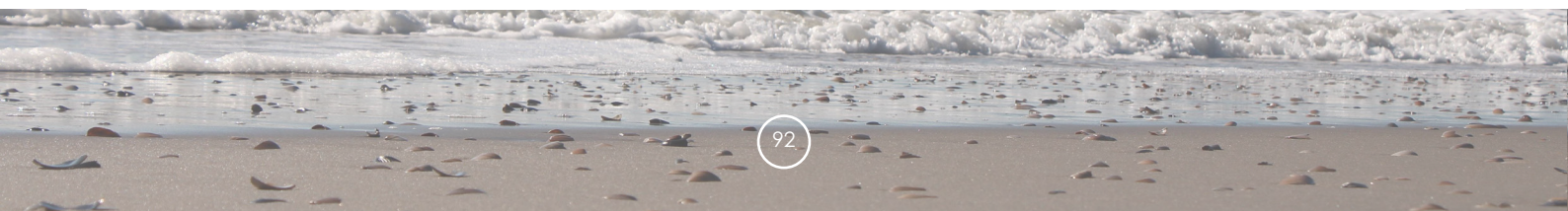
Le contenu en chair des Scrobiculaires de la taille visée par les Huîtres pie varie entre 180 mg environ de matière sèche sans cendres en hiver et 270 mg en été. Cependant, les bivalves en mauvaise condition physique vivent plus près de la surface que leurs congénères en bonne condition. Par conséquent, le contenu en chair des *Scrobicularia* réellement prises par les Huîtres pie est 10 % moins important que celui des bivalves moyens en été et jusqu'à 30 % moindre en hiver (ZWARTS et WANINK, 1991). Il apparaît qu'une Scrobiculaire affamée vit à plus faible profondeur dans le substrat qu'une congénère disposant de réserves énergétiques, cela afin d'étendre son siphon sur une grande surface de sédiment et d'améliorer sa collecte de particules alimentaires (ZWARTS, 1986). S'alimenter en surface est une activité extrêmement risquée pour ces invertébrés car les prédateurs, tels que l'Huître pie, les capturent dès qu'ils sont visibles à la surface. *Scrobicularia* troque le risque de mourir de faim contre celui d'être capturée par un prédateur selon l'état de ses réserves énergétiques.

Les variations saisonnières de la profondeur d'enfouissement, la condition corporelle des Scrobiculaires et le compromis qui est fait entre l'alimentation et l'évitement des prédateurs ont une

influence considérable sur le régime alimentaire des oiseaux dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden (ZWARTS *et al.*, 1996f). L'augmentation de la profondeur d'enfouissement de *Scrobicularia* et de *Macoma* en hiver, période critique pour la survie, rend peu rentable le coût d'exploitation de ces bivalves, compte tenu du temps qu'il faut aux oiseaux pour les trouver et les extraire du sédiment. La condition corporelle médiocre et donc la faible valeur nutritive des individus accessibles ne fait qu'ajouter au manque de rentabilité de ces proies en hiver en comparaison des mois d'été. À l'inverse, les Coques communes ne montrent pas de changement saisonnier de profondeur d'enfouissement (ZWARTS et WANINK, 1989) et les Moules communes restent en surface toute l'année. C'est pourquoi les Huîtres pie hivernant en mer des Wadden consomment principalement des espèces vivant en surface ou à proximité de la surface et plus particulièrement des Moules communes et des Coques communes. Ils ne s'orientent vers des proies vivant plus profondément dans le substrat qu'au début de la saison de reproduction quand celles-ci leur permettent d'atteindre un rythme d'ingestion élevé dont ils ont alors besoin (ZWARTS *et al.*, 1996a, f, i).



**Figure 55** Ces Scrobiculaires manifestement toutes mortes de manière simultanée mais de cause inconnue témoignent de leur abondance locale dans l'estuaire de la Somme © PATRICK TRIPLET.







## III.5. La consommation de Tellines de la Baltique

### III.5.1. Quelques éléments de connaissances sur la Telline de la Baltique

L'importance des interactions entre le comportement d'une espèce proie et son exploitation par les Huitriers pie est très bien illustrée par le bivalve fouisseur *Macoma balthica* (figure 56). Dans la mer des Wadden, les Tellines de la Baltique de toutes les tailles sont trouvées à une profondeur qui est à la portée de la pointe du bec de l'Huitrier pie, même en hiver quand elles sont enfouies plus profondément (ZWARTS et WANINK, 1993). Cependant, tandis qu'en été les Tellines de la Baltique prises se tiennent à moins de 4 cm de profondeur, la plupart sont à des profondeurs supérieures à 4 cm en hiver (ZWARTS et WANINK, 1993 ; ZWARTS *et al.*, 1996f). Les Tellines de la Baltique sont, de ce fait, très communes dans le régime des Huitriers pie en été mais moins au cours de la période de non reproduction, et particulièrement au cours des mois d'hiver, de décembre à mars. C'est ainsi que la plupart des recherches sur les Huitriers pie consommateurs de Tellines de la Baltique dans le nord

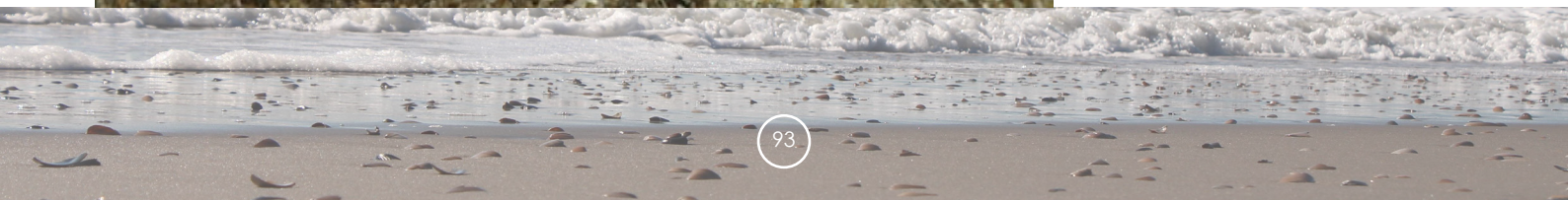
de l'Europe ont été menées en été et ont produit des résultats qui peuvent être appliqués au cours de la saison de non-reproduction que ces oiseaux passent plus au sud.

### III.5.2. Trouver et consommer des Tellines de la Baltique

La détection des Tellines de la Baltique s'effectue principalement par sondage car la vue est peu efficace en l'absence de traces évidentes sur le substrat (HULSCHER, 1982 ; ZWARTS, 1997). Les Tellines de la Baltique sont donc recherchées par la méthode du multi-piquage, c'est-à-dire avec le bec légèrement entrouvert de quelques millimètres ; celui-ci est enfoncé dans le substrat à raison de 3 à 7 sondages du sol par seconde (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977a ; HULSCHER, 1982 ; ZWARTS *et al.*, 1996f). La recherche est généralement orientée par les marques que les Tellines de la Baltique laissent à la surface du sédiment (HULSCHER, 1982).



**Figure 56** La Telline de la Baltique *Macoma balthica* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranchesbis/bivalves4.html>).





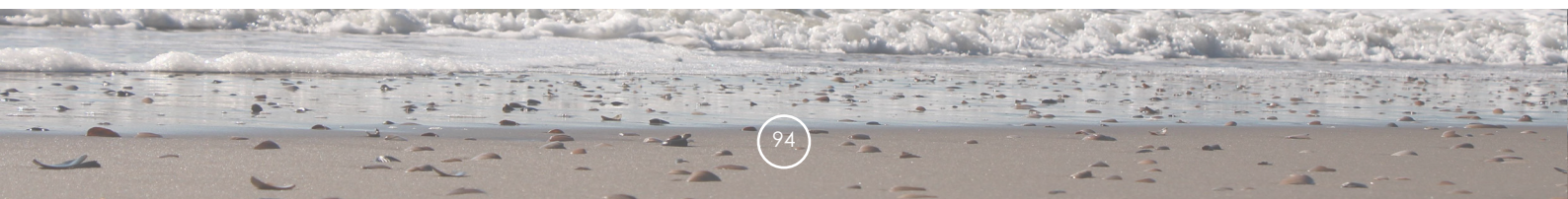
Quand ils ont détecté une proie, les mâles et les femelles d'Huîtres pie de la partie néerlandaise de la mer des Wadden extraient la chair de différentes manières. Les femelles les consomment sans les sortir du substrat, contrairement aux mâles, avec un temps de consommation plus court que celui des mâles qui compensent en prenant des bivalves de plus grande taille et plus charnus. Le temps passé à détecter une proie est similaire chez les mâles et les femelles, ce qui fait que, globalement, la quantité ingérée par unité de temps est identique chez les deux sexes. Les bivalves extraits sont ouverts par martelage et comme le bec des mâles est plus petit que celui des femelles, la différence de morphologie peut expliquer la raison pour laquelle les mâles extraient plus les Tellines de la Baltique que les femelles, principalement parce que le martelage est synonyme d'un bec tronqué qui réduit l'efficacité à consommer les proies *in situ* (HULSCHER, 1982).

Dans une étude sur les Huîtres pie se reproduisant à Schiermonnikoog (partie néerlandaise de la mer des Wadden), ENS *et al.*, (1996b) et HULSMAN *et al.* (1996) ont trouvé que, bien que les Néréis et les Tellines de la Baltique soient des proies hautement rentables, les oiseaux tendent, à tout moment, à ne se concentrer que sur une seule espèce : les mâles sur les Tellines de la Baltique et les femelles sur les Néréis. Les mâles s'affairent sur une zone de recherche plus petite que les femelles qui doivent beaucoup se déplacer pour localiser le maximum de manifestations de surface des Néréis. Les Néréis et les Myes communes sont, d'une manière générale, moins accessibles que les Tellines de la Baltique car elles vivent plus profondément dans le substrat et en tout cas hors d'atteinte d'un bec d'Huître pie (ZWARTS et WANINK, 1991). Néréis gagne la surface quand les vasières sont exondées mais peut prestement se réfugier dans sa galerie pour se mettre hors d'atteinte de l'Huître pie. À l'inverse, bien que les Tellines de la Baltique puissent se retirer dans leur coquille, la plupart restent accessibles à l'Huître pie en raison de leur faible profondeur d'enfouissement (HULSCHER, 1982 ; ZWARTS et WANINK, 1993). La théorie de la rentabilité est inopérante pour expliquer cette différence de régime entre les sexes. Cette théorie est également inopérante pour expliquer la tendance des individus à se concentrer sur une espèce à la

fois. La spécialisation semble la meilleure explication en raison des différents rythmes de recherche des Huîtres pie sur ces deux proies. Il a été émis l'hypothèse que les Tellines de la Baltique enfouies étaient plus cryptiques (c'est-à-dire cachées) que les Néréis qui sortent régulièrement à la surface pour s'alimenter. *Macoma balthica* est considérée comme plus cryptique que *Hediste diversicolor* et *Mya arenaria*. Les Huîtres pie femelles, qui cherchent à un rythme plus rapide que les mâles, capturent beaucoup moins de proies cryptiques mais un plus grand nombre de proies autres que les mâles. Les prédateurs se déplaçant rapidement peuvent être incapables de chercher sur l'ensemble de l'aire qu'ils couvrent, ou chercher de manière inefficace en ne voyant pas toutes les manifestations de surface (SPEAKMAN, 1986). L'hypothèse est qu'il est incompatible de chercher simultanément les deux proies, en se déplaçant lentement et au toucher pour les Tellines de la Baltique et en se déplaçant rapidement et à la vue pour les Néréis ; ceci explique pourquoi les individus se spécialisent sur une espèce à la fois, une idée développée pour les prédateurs en général par GENDRON et STADDON (1983) et SPEAKMAN (1986). Mais pourquoi des individus se spécialisent sur une espèce plutôt que sur une autre reste une question ouverte.

La vitesse de recherche de Tellines de la Baltique est plus lente et le nombre de coups de bec est plus élevé par unité de distance que dans le cas des Néréis. Dans la recherche par sondage, le succès des oiseaux est essentiellement fondé sur la chance. Les oiseaux en quête de Néréis marchent vite parce qu'ils doivent réagir efficacement à toute manifestation d'une proie en surface avant qu'elle s'enfonce dans le sol (ENS *et al.*, 1996b) mais également parce que cette chasse exige de se tenir à distance des congénères dont les vibrations liées au piétinement alertent les Néréis et provoquent leur fuite dans le sol (TRIPLET, 1989).

Dans la population reproductrice néerlandaise, les Huîtres pie prennent principalement des Tellines de la Baltique en début de printemps mais à la fin du printemps, ils optent pour un régime dominé par les Néréis (figure 57). L'hypothèse dérivée de la théorie de la rentabilité avancée pour expliquer ce changement saisonnier de régime est que les oiseaux chercheraient l'espèce proie qui



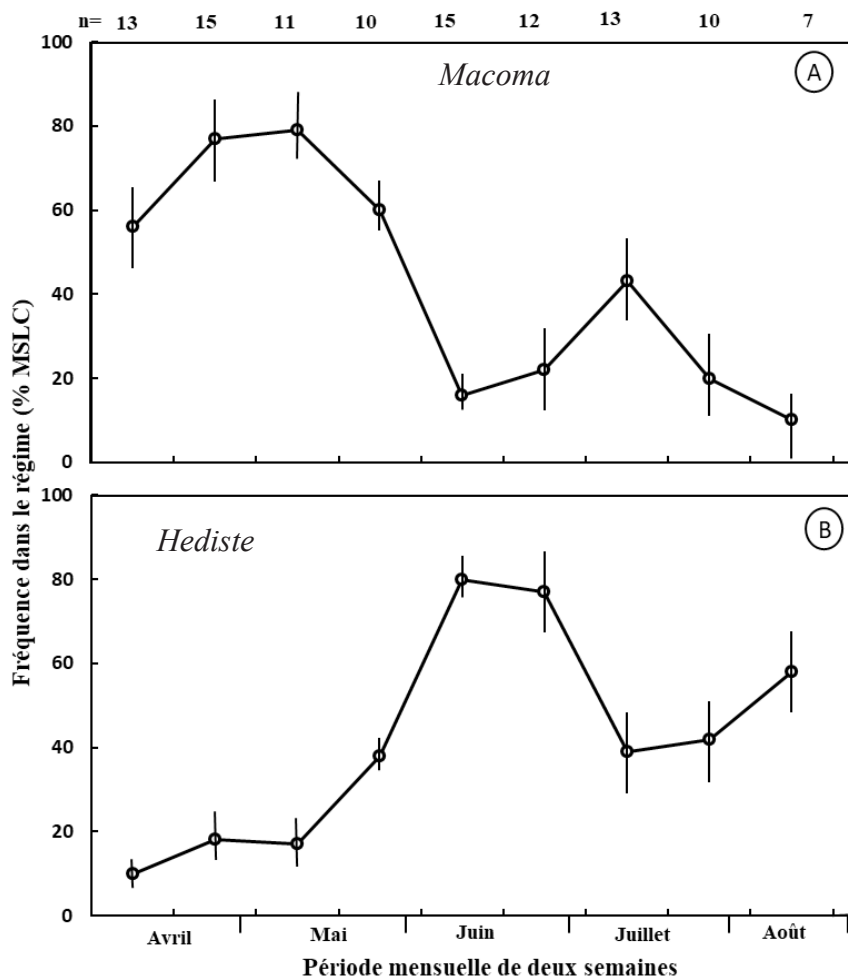




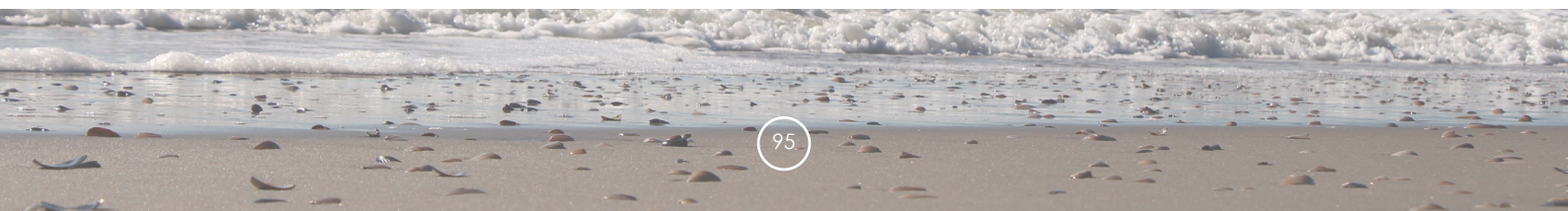
leur apporte le rythme d'ingestion le plus élevé pour une période déterminée de la saison de reproduction. Des données confirment cette hypothèse, d'autres non. Par exemple, bien que la consommation de Tellines de la Baltique soit plus rentable en début de saison printanière tandis que la consommation de Néreis l'est plus au début de la saison estivale, les différences sont petites et non significatives (figures 57 et 58). BUNSKOEKE *et al.*, (1996) en concluent que la tendance la plus claire est une diminution dans le rythme d'ingestion pour les deux régimes spécialisés au cours de l'été. Pour comprendre le changement de régime de la population au cours de l'été, il est nécessaire de comparer les rythmes d'ingestion obtenus en prenant chaque espèce proie chez les oiseaux considérés individuellement plutôt que dans la population prise dans son ensemble. Les individus changent leur régime à différents moments de l'été, de sorte qu'un oiseau peut obtenir le rythme d'ingestion le

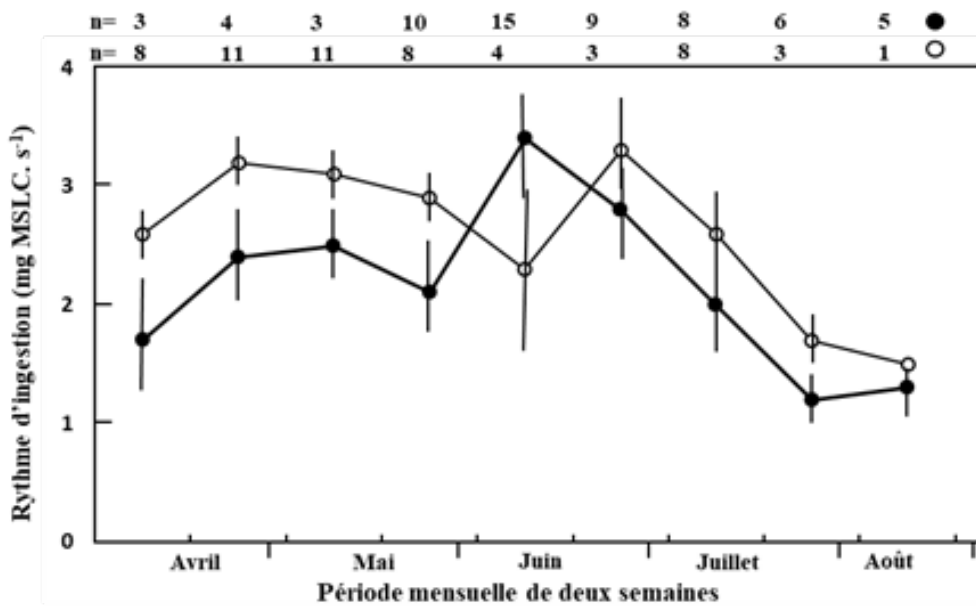
plus élevé avec des Tellines de la Baltique, alors que, dans le même temps, un autre pourra maximiser son rythme d'ingestion en prenant des Néreis. La raison pour laquelle les oiseaux changent leur préférence est liée à une augmentation de la profondeur à laquelle s'enfoncent les Tellines de la Baltique et à une diminution de leur condition corporelle en été ou / et à une augmentation de l'activité de surface des Néreis (BUNSKOEKE *et al.*, 1996).

Outre le changement saisonnier, la consommation de Tellines de la Baltique prédomine en début et en fin de cycle tidal tandis que les Néreis sont la proie principale à marée basse (DE VLAS *et al.*, 1996). Si le rythme d'ingestion des Tellines de la Baltique ne varie pas pendant toute la marée basse, celui des Néreis qui est élevé après l'émersion, diminue jusqu'à la fin de la marée basse, ce qui est dû à son activité de surface (DE VLAS *et al.*, 1996).



**Figure 57** Préférence alimentaire (% biomasse consommée  $\pm$  SE), en moyenne par demi-mois, en 1986 (BUNSKOEKE *et al.*, 1996).





**Figure 58** Rythme d'ingestion (mg MSLC par seconde d'alimentation  $\pm$  SE) moyen par période de 15 jours pour des oiseaux s'alimentant de Néréis ou de Tellines de la Baltique (BUNSKOEKE *et al.*, 1996).

Les études, et la difficulté à expliquer les résultats, illustrent une nouvelle fois la nécessité d'analyser les circonstances dans lesquelles une proie est à la fois détectable et accessible. Celles-là sont assez difficiles à mesurer chez des oiseaux qui consomment des proies protégées par un exosquelette et des proies qui en sont dépourvues, et dont les défenses anti-prédateurs impliquent le comportement d'enfouissement. Les proies infestées de parasites échappent à cette généralisation ; en effet, le fait d'être parasitées les conduit à rester en surface, exposées à la vue des Huîtres pie et probablement des êtres humains. Les Huîtres pie sont les hôtes dans le cycle de vie d'une grande variété de parasites de bivalves. Bien que les effets sur les Huîtres pie de la plupart de ces parasites demeurent inconnus, les oiseaux semblent rejeter les Tellines de la Baltique infestées par le Trématode *Parvatrema affinis*. Ce rejet actif d'une proie par un prédateur a été décrit pour la première fois dans le système Huître pie – Telline de la Baltique (HULSCHER, 1982). Certains parasites des proies des Huîtres pie peuvent modifier le comportement de leurs hôtes de sorte qu'ils deviennent plus détectables et/ou accessibles aux oiseaux. Ceci pourrait faciliter leur passage à l'hôte suivant. HULSCHER (1982) a montré que les Tellines de la Baltique parasitées par *Parvatrema* s'enfouissent moins profondément dans le substrat, ce qui les rend au moins aussi accessibles que s'ils étaient en mauvaise condition (ZWARTS et WANINK, 1991, 1993). Par conséquent, les bivalves infectés peuvent être accessibles toute l'année. Une hypo-

thèse alternative à l'association entre l'infestation par *Parvatrema* et la profondeur d'enfouissement est que les Tellines de la Baltique en mauvaise condition vivent plus près de la surface et donc sont plus à risque d'être infestées (EDELAAAR *et al.*, 2003). Une fois encore, distinguer les causes des effets est problématique. Mais quelle que soit la cause de la plus grande accessibilité des Tellines de la Baltique infestées et peut-être aussi de *Scrobicularia plana* (HULSCHER, 1973), le risque pour les oiseaux d'être infectés par *Parvatrema* est accru.

Au printemps les femelles consomment des Néréis, des Myes communes et quelques Tellines de la Baltique alors que les mâles consomment des Tellines de la Baltique, et cette différence s'observe même quand ils se nourrissent au même endroit (HULSMAN *et al.*, 1996). Les femelles présentant une vitesse de recherche plus importante que les mâles (ENS *et al.*, 1996b), Il est possible de comparer les rythmes d'ingestion des oiseaux en fonction de leur proie préférée et de l'espèce secondaire qui est capturée :

- (i) spécialistes de Néréis sur Néréis : rythme d'ingestion de  $1,95 \pm 0,52$  mg MSLC/s (n = 26) ;
- (ii) spécialistes de Néréis sur Telline de la Baltique :  $2,48 \pm 0,72$  mg MSLC/s (n = 12) ;
- (iii) spécialistes de Telline de la Baltique sur Telline de la Baltique :  $2,78 \pm 0,28$  mg MSLC/s (n = 40).





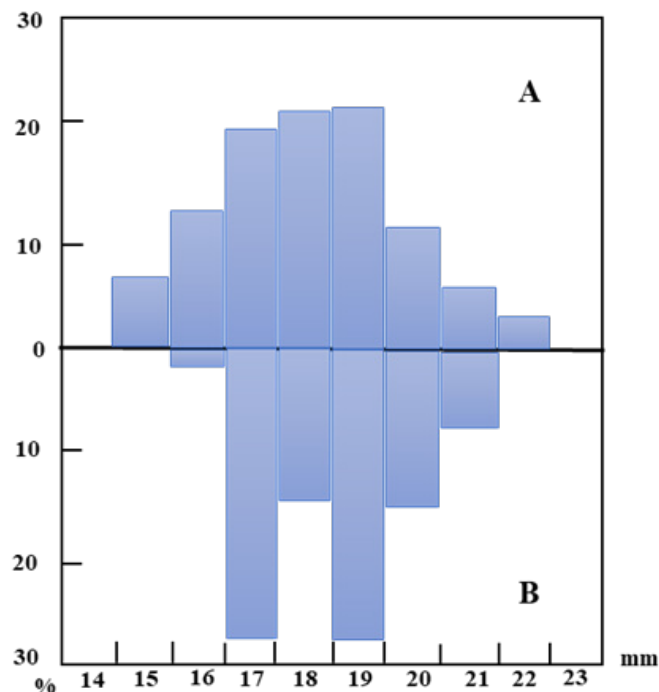
Enfin, il n'est pas inutile de rappeler le comportement anti-prédateur mis en évidence par l'analyse d'une même population de bivalves fractionnée entre une zone dont les prédateurs sont exclus et une zone que ceux-ci peuvent explorer. Des résultats probants ont été obtenus en comparant une sous-population soumise à la prédation dans une réserve naturelle et une sous-population, dans le même habitat, mais où la chasse aux oiseaux d'eau empêche la libre consommation des proies par les Huîtres pie. Les secteurs soumis à la prédation présentent les densités les plus faibles. Les densités sont plus importantes à l'extérieur de la réserve et la longévité des animaux y est la plus élevée. Les Tellines de la Baltique sont par ailleurs plus profondément enfouies dans la zone soumise à la prédation où la densité d'oiseaux est élevée qu'en zone chassée où les densités d'oiseaux sont moindres. La prédation a ainsi des effets directs sur la dynamique des populations (EDELAAR *et al.*, 1999).

### III.5.3. Taille des proies

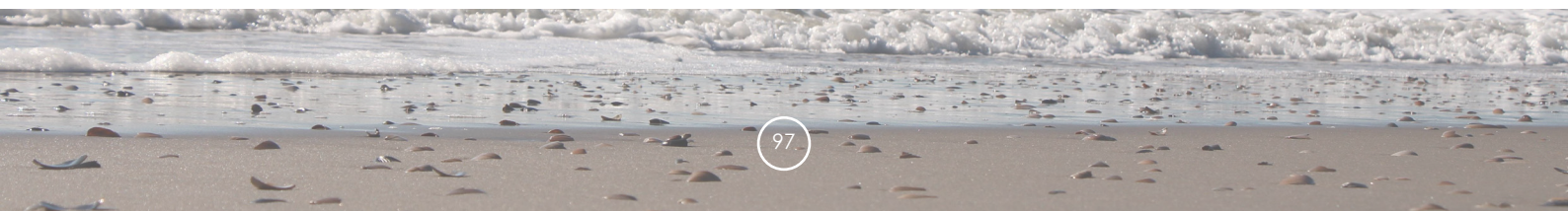
Les plus grandes Tellines de la Baltique ont une probabilité plus élevée d'être repérées. Les proies inférieures à 11 mm sont rejetées activement. Les Tellines de la Baltique sont majoritairement détectées au toucher par les Huîtres pie qui sélectionnent de manière passive les individus les plus grands. Certaines grandes proies peuvent cependant être vues grâce aux traces qu'elles laissent à la surface du sédiment. Les Tellines de la Baltique sont ouvertes avec l'objectif de ne pas casser la coquille, ce qui pourrait occasionner des pertes de chair. La méthode consiste à pincer la proie pour insérer le bec entre les valves. Il faut à l'Huître en moyenne 8,9 s pour ouvrir et consommer une Telline de la Baltique *in situ* et 15,1 s pour la consommer lorsqu'elle est sortie du substrat. La Telline de la Baltique n'est pas une proie susceptible d'assurer 100 % des besoins énergétiques annuels des oiseaux, elle est surtout d'un apport local et saisonnier, en particulier au printemps, en complément aux Coques communes ou aux Moules communes.

Peu d'études sont consacrées aux différences morphologiques existant entre les Tellines de la Baltique prélevées et celles présentes au même endroit dans le substrat. Dans l'estuaire de la

Somme, les principales caractéristiques de la prédation sur cette espèce ont été notées le 28 octobre 1982 (TRIPLET, 1988) sur deux oiseaux pratiquant « les coups de bec multiples » (*multiple pecks*) tels que décrits par HULSCHER (1982). Le premier capture 2,08 Tellines de la Baltique par minute ( $n = 7,4$  minutes) et le deuxième 3,27 Tellines de la Baltique par minute ( $n = 6,25$  minutes), ce qui correspond à des valeurs supérieures à celles annoncées par HULSCHER (1982) : 1,93/minute pour des oiseaux reproducteurs contre 1,51/minute pour des non-reproducteurs. Les bivalves exploitables étaient d'une taille supérieure à 14 mm, bien que des individus fussent consommés également sans extraction apparente de la coquille, comme les Huîtres pie peuvent le faire pour de petites Coques communes (BROWN et O'CONNOR, 1974). La comparaison des tailles des Tellines de la Baltique présentes dans le substrat et de celles capturées par l'Huître pie ne révèle pas de sélection pour les tailles élevées (figure 59).



**Figure 59** Comparaison de la taille des Tellines de la Baltique consommées (B ;  $n = 124$  mesures) par rapport aux bivalves présents dans le substrat (A ;  $n = 325$  mesures) dans l'estuaire de la Somme (TRIPLET, 1988).





## III.6. La consommation d'huîtres

### III.6.1. Quelques éléments de connaissances sur les Huîtres

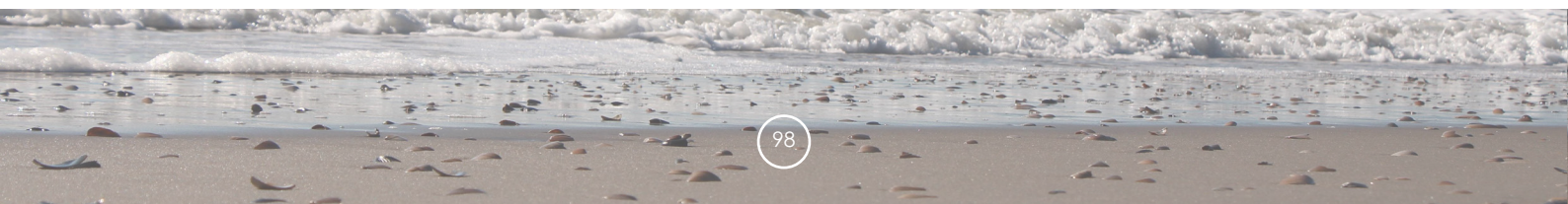
Malgré son nom, l'Huîtrier pie n'est pas ou n'est plus un spécialiste de la consommation d'Huîtres (figures 60 et 61). Il est pourtant probable qu'il ait communément consommé ce coquillage lors des siècles passés lorsque l'Huître plate, l'espèce européenne *Ostrea edulis*, abondait. Après sa disparition, l'Huîtrier pie s'est orienté vers d'autres proies mais il ne dédaigne pas l'Huître comme le montrent quelques études consacrées à cette prédation.

À l'époque récente, une étude s'est attachée à cette consommation en France (LUNAIS, 1975). Avant ce travail, les seules données concernant la consommation d'huîtres en Europe provenaient d'une expérience menée en captivité en Grande-Bretagne (DEWAR, 1922a et b), ainsi que d'une note de TOMKINS (1947).

La présence d'importants bancs d'Huîtres du Pacifique *Crassostrea gigas* dans de nombreuses zones intertidales européennes par suite de l'élevage pour la consommation humaine, peut avoir des implications pour l'ensemble des écosystèmes littoraux et pas seulement pour les Huîtriers pie. En dépit de la présence de cette espèce depuis plus de 20 ans, son impact sur l'écosystème n'est encore que faiblement connu. Depuis le début du XXI<sup>e</sup> siècle, les Huîtres s'installent préférentiellement sur les bancs de Moules communes et finissent par les supplanter (SCHEIFFARTH *et al.*, 2007). Dans l'estuaire de l'Exe, les Huîtres du Pacifique ont remplacé presque entièrement la grande population intertidale de Moules communes qui y était établie depuis des décennies si bien qu'il est impossible de déterminer si la disparition des Moules communes est induite par la colonisation des Huîtres ou *vice versa* (GOSS-CUSTARD, 2017a).

Dans trois régions de la mer des Wadden, l'étendue des bancs de Moules communes et leur biomasse montraient un déclin à long terme qui a commencé bien avant que les Huîtres du Pacifique commencent à se répandre (NEHLS et BÜTTGER, 2007). Bien qu'on ne puisse exclure une compétition entre les deux espèces à l'échelle locale, le déclin des bancs de Moules communes à grande échelle ne paraît pas attribuable au seul développement des Huîtres du Pacifique. Des études sur la structure de la communauté de macrofaune des bancs d'Huîtres du Pacifique (NEHLS et BÜTTGER, 2007) montrent une communauté diversifiée qui, à bien des égards, est similaire à ce stade de développement à celle qui est associée à des bancs de Moules communes. De ce fait, des développements ultérieurs des Huîtres du Pacifique pourraient conduire à des changements dans l'ensemble des communautés associées.

L'Huître du Pacifique est aussi devenue plus abondante dans l'Oosterschelde tout comme dans la mer des Wadden. Elle s'implante sur les bancs de Moules communes et semble entrer en compétition « trophique » avec les Coques communes et les Moules communes dont elle consomme probablement les larves. La condition physiologique des Moules communes – leur contenu en chair ajusté par rapport à la longueur – décroît quand l'abondance des Huîtres du Pacifique augmente et les densités de trois des quatre espèces de limicoles, dont l'Huîtrier pie, qui se nourrissent de Moules communes diminuent (WASER *et al.*, 2016). Elle est donc perçue comme une menace potentielle pour les oiseaux consommateurs de Moules communes et comme une raison potentielle de changement majeur dans l'écosystème estuarien dans son ensemble. L'Huître du Pacifique elle peut également contribuer à la réimplantation des bancs de Moules communes (VAN DE POL *et al.*, 2014). Pour l'heure, les Huîtriers pie n'exploitent pas systématiquement cette ressource.







**Figure 60** L'Huître plate *Ostrea edulis* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranches/bivalves1.html>).

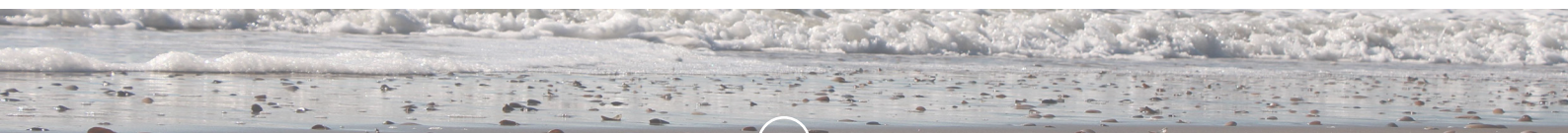


**Figure 61** L'Huître creuse *Crassostrea gigas* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/lamellibranches/bivalves1.html>).

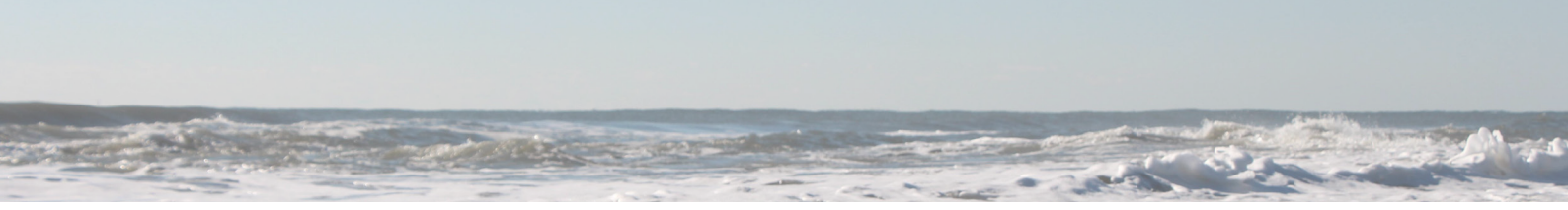
Le suivi des conséquences a été réalisé intensivement dans la région du Delta (Oosterschelde) aux Pays-Bas où l'Huître du Pacifique a été introduite en 1964 (SMAAL *et al.*, 2009). La première production, faible, de naissain a été enregistrée en 1975 avec des températures estivales relativement élevées. Elle a été suivie, en 1976, une autre année chaude, par une production importante de naissain qui est considérée comme le début d'une expansion rapide et qui contribue actuellement à la distribution de l'espèce, tant dans le delta que dans la mer des Wadden. Les récifs très stables formés par les Huîtres du Pacifique sont supposés conduire à des changements dans les populations d'espèces benthiques suspensivores comme les Moules communes (SMAAL *et al.*, 2005, 2009). Les Huîtres du Pacifique sont des ingénieurs d'écosystèmes (PADILLA, 2010 ; VAN DER ZEE *et al.*, 2012) et la formation de récifs peut transformer des assemblages d'invertébrés benthiques, non seulement celui des bancs de Moules communes mais aussi celui des peuplements de vasières intertidales (HERBERT *et al.*, 2016). Actuellement, l'impact potentiel de ces récifs sur les populations d'oiseaux littoraux est peu connu.

### III.6.2. Trouver et consommer des Huîtres

LUNAI (1975) relate des observations de consommation d'huîtres *Ostrea edulis* et *Gryphaea angulata* dans les années 1960 et 1979 en baie de Morlaix et en Charente-Maritime (France). De jour, les oiseaux fréquentaient un parc ostréicole un bref moment pendant et après l'émersion des huîtres à marée descendante, lorsque les bivalves bâillent encore et sont les plus faciles à capturer. Au total, la prédation ne peut s'exercer que 20 à 30 minutes par marée. BESSON (2014) a également analysé la prédation sur les huîtres dans l'ouest Cotentin. Le type d'huîtres attaquées par les oiseaux correspond aux calibres des huîtres de 30 mois jusqu'à la taille marchande. Les poches attaquées ne présentent aucun dégât matériel. L'hypothèse émise est que les oiseaux arrivent à plonger leur bec dans les huîtres quand celles-ci sont encore ouvertes à fleur d'eau. Les huîtres peuvent être ouvertes par forçage. L'Huître pie repère un bivalve entrouvert et y introduit le bec, puis il force latéralement la coquille en faisant levier avec le bec ou en s'appuyant sur un substrat solide, comme par exemple d'autres huîtres. Il lui arrive également de transporter la proie sur quelques mètres afin de trouver un appui solide. Le muscle adducteur est coupé après une manipulation qui dure de quelques secondes à 1 à







2 minutes selon la taille et la résistance de la proie. Le forçage est utilisé surtout pendant les 10 à 15 premières minutes après l'émergence et permet un rythme d'ingestion élevé.

Les Huîtres pie capturent des Huîtres du Pacifique dans la mer des Wadden de jour et probablement de nuit (MARKERT *et al.*, 2013). Ces auteurs ont montré que les oiseaux insèrent le bec entre les valves des Huîtres entrebâillées ou piquent la marge externe fragile des Huîtres quand elles sont fermées. Dans les deux cas, le bec est utilisé comme levier entre les deux valves jusqu'à casser la partie externe de la coquille : 60 % des ouvertures se font sur la zone opposée à la charnière, 26 % sur la zone opposée aux muscles adducteurs et 14 % à côté du muscle adducteur. À marée basse, des Huîtres pie martèlent également les coquilles pour les briser. Les oiseaux dans cette zone d'étude ont été observés pour la première fois en train de prendre des huîtres neuf ans après que l'espèce s'est implantée dans la zone, un laps de temps analogue aux huit années pendant lesquelles l'Huître de Bachman au Canada a appris comment se nourrir d'huîtres (BUTLER et KIRBYSON, 1979). Une coïncidence de temps ne peut cependant pas être la règle.

Les premiers tests de possibles effets de la colonisation de l'estran par l'Huître du Pacifique sur la présence des Huîtres pie ont été menés en mer des Wadden en comparant les densités de cet oiseau sur ses bancs et sur ceux de Moules communes, l'habitat d'alimentation des Huîtres pie qui semble le plus susceptible d'être affecté par le développement de l'Huître du Pacifique. Dans le nord-ouest de l'Europe, la densité d'oiseaux sur les bancs de Moules communes mûres est en moyenne de 35 oiseaux/ha (ZWARTS et DRENT, 1981 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982b ; ENS et CAYFORD, 1996 ; ENS *et al.*, 2004a). Dans les parties néerlandaises et allemandes de la mer des Wadden, la densité d'Huîtres pie sur des bancs mixtes de Moules communes et d'Huîtres du Pacifique avec plus de 10 % de taux de recouvrement des Huîtres du Pacifique varie entre 1,2 et 8,69 oiseaux/ha (VAN KLEUSEN *et al.*, 2012 ; MARKERT *et al.*, 2013 ; WASER *et al.*, 2016). Comme les valeurs moyennes enregistrées dans ces deux dernières études sont, respectivement, 4,14 (pour les années 2005 à 2007) et 4,71 (2010 à 2013) oiseaux par ha, il semble que, typiquement, les bancs de Moules communes très couverts par les Huîtres du Paci-

fique supportent environ 4 à 5 oiseaux/ha, soit 10 à 15 % des effectifs qu'attirent les bancs de Moules communes normaux. La faible densité d'Huîtres pie sur les bancs d'Huîtres peut être due au rythme d'ingestion lent ou à la perte d'espaces alimentaires contenant des Moules communes. La transformation progressive des bancs de Moules communes en bancs dominés par l'Huître du Pacifique paraît susceptible de réduire ce qui a jusqu'à récemment été une composante importante des ressources alimentaires des oiseaux dans les estuaires européens. Globalement donc, les bancs d'Huîtres sont moins attractifs que les bancs de Moules communes tels qu'ils existaient avant 2002 (WASER *et al.*, 2016).

### III.6.3. Taille des proies

La longueur moyenne des Huîtres du Pacifique consommées au printemps est de  $30,5 \pm 7,7$  mm (17-73) et à l'automne de  $46,6 \pm 11,3$  mm (22-68 mm) ; les Huîtres mettent en moyenne  $19,25 \pm 14,32$  s (11-54 s ; N = 8) pour ouvrir des Huîtres de différentes classes de taille (MARKERT *et al.*, 2013). La rentabilité de l'Huître du Pacifique implantée sur les côtes européennes n'est pas encore connue. Les plus grands spécimens, qui peuvent mesurer jusqu'à 30-40 cm de longueur ne peuvent être ouverts par les oiseaux (NEHLS et BÜTTGER, 2007). Comme la taille habituelle des Huîtres est comprise entre 8 et 20 cm (NEHRING, 2006), seule une fraction d'entre elles est accessible aux Huîtres pie. Le rythme de capture par forçage est de 1,2 huître/mn/oiseau (0,9 - 1,39) et par forçage ou par martelage sur les Huîtres closes il est de 0,78/mn/oiseau (0,68 - 0,88), ce qui représente, en masse fraîche, respectivement 4,2 gr/mn/oiseau (3,1 - 4,9) et 2,7 (2,4 - 3,0).

Les Huîtres pie se nourrissant de Moules communes atteignent des rythmes d'ingestion de 1,17 - 2,50 mg MSLC/s alors que quand ils se nourrissent d'Huîtres, leur rythme d'ingestion est de 1,17 - 1,83 mg MSLC/s, ce qui est pratiquement identique (MARKERT *et al.*, 2013). Sur les bancs de Moules communes où les Huîtres sont abondantes, les rythmes d'ingestion avoisinent 0,83 mg MSLC/s ce qui est bas en comparaison des 2 mg MSLC/s habituels des consommateurs de Moules communes et de Coques communes (ZWARTS *et al.*, 1996a, f). La conséquence est que les basses densités d'Hu-





triers pie sur les bancs de Moules communes où les Huîtres sont très répandues peuvent être dues à la fois à la perte d'habitats d'alimentation de zones à Moules communes et à une réduction du rythme d'ingestion quand les oiseaux se nourrissent sur des agglomérats d'Huîtres. On observe dans ces conditions que de nombreux oiseaux se déplacent vers d'autres habitats alimentaires pour prendre d'autres proies. À l'inverse, GITTINGS et O'DONOGHUE (2012, 2016) n'ont détecté aucun effet de la présence d'Huîtres du Pacifique sur la distribution des Huîtres pie sur des sites du sud de l'Irlande. Les Huîtres pie se nourrissant d'Annélides polychètes sur un récif d'Huîtres du Pacifique dans l'est de l'Angleterre ont un rythme d'ingestion très élevé de 3 mg MSLC/s qui est largement plus élevé que le rythme d'ingestion des oiseaux se nourrissant sur des vasières adjacentes, incluant une zone d'où les Huîtres du Pacifique ont été supprimées (HERBERT *et al.*, 2018). La raison de ce résultat inattendu est que les récifs d'Huîtres du Pacifique hébergent des vers en abondance et de grande taille, ce qui autorise les oiseaux à atteindre de très hauts rythmes d'ingestion. Ces données contradictoires illustrent qu'il y a encore beaucoup à apprendre sur les effets de la propagation de l'Huître du Pacifique

sur les Huîtres pie et, également, sur d'autres limicoles et sur l'ensemble de l'écosystème côtier.

La plupart des études sur les Huîtres consommant des huîtres concernent l'Huître d'Amérique et l'Huître de Virginie *Crassostrea virginica* (DEWAR, 1921, 1922a, b). Les huîtres et les clams fournissent 90 % des proies sur la côte sud-est des États-Unis (TOMKINS, 1947). De récentes études ont montré que les Huîtres de Bachman peuvent ouvrir des huîtres de plus de 16 cm de longueur (BUTLER et KIRBYSON, 1979).

Les Huîtres d'Amérique réagissent à la diminution des densités d'Huîtres de Virginie en consommant un plus grand nombre d'espèces proies et en augmentant la durée de leur recherche, mais ils n'ont augmenté ni la fréquence de leurs coups de bec, ni la durée de manipulation de leurs proies. Parmi les changements saisonniers observés dans le comportement de recherche de nourriture des oiseaux, ils choisissent de plus grosses huîtres et les manipulent plus longtemps en hiver qu'à l'automne, mais en tirent plus de profit et augmentent leur rythme d'ingestion (TUCKWELL et NOL, 1997).



Huître d'Amérique © TORE GREBBERG.



## III.7. La consommation de patelles *Patella* spp.

### III.7.1. Quelques éléments de connaissances sur les patelles

Les patelles (figures 62 et 63) sont largement répandues sur les côtes du nord-ouest de l'Europe, soit de manière solitaire, soit en amas (COLEMAN *et al.*, 1999). Deux espèces *Patella vulgata* et *Patella depressa* figurent parmi les proies régulières de l'Huîtrier pie.

### III.7.2. Trouver et consommer des patelles

Les patelles se « collent » aux rochers nus et secs à marée basse ; dans les flaques d'eau, où l'absence de risque de dessiccation ne contraint pas l'animal à l'immobilité, il ne se fixe à un support qu'à l'approche d'un prédateur, tel un Huîtrier pie. Les Huîtres pie présents sur la côte rocheuse du Yorkshire en Angleterre ont plus de succès à capturer des patelles sous l'eau que sur des rochers nus (FEARE, 1971). Il semble que les oiseaux testent d'abord la résistance de l'accroche de la patelle en la tapant ou en la piquant (COLEMAN *et al.*, 1999) avant d'employer une des différentes méthodes d'extraction. NAGARAJAN *et al.* (2015) ont ainsi relevé quatre techniques grâce auxquelles les Huîtres pie, sur l'île de Lundy, consomment les patelles des surfaces rocheuses, leur pourcentage de fréquence

d'occurrence étant indiqué entre parenthèses :

(i) *frappe parallèle* (74 %), l'Huîtrier pie abaisse la tête et tape sur le bord inférieur de la partie antérieure de la coquille avec le bec fermé, soit en déplaçant la patelle, soit en la tournant autour de son axe. Une poussée à la marge de la coquille avec le bec fermé est généralement suffisante pour arracher une *Patella vulgata* au rocher mais cela peut parfois demander plusieurs coups de bec. Les coquilles de *P. depressa* cassent généralement, et les Huîtres pie insèrent le bec dans la fracture et extraient la patelle du rocher ;

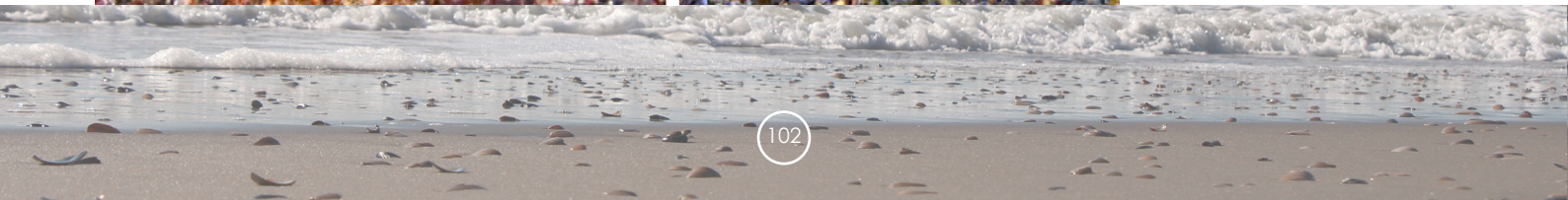
(ii) *extirpation* (16 %) si le rocher est humide et si la patelle n'est pas fortement accrochée à sa surface, l'Huîtrier pie est capable d'enfoncer ou de glisser la pointe du bec sous la coquille avant de faire levier pour la déloger ;

(iii) *martelage* (9 %), occasionnellement les Huîtres pie peuvent utiliser leur bec pour trouser l'apex de la coquille et obtenir l'accès direct à la chair ;

(iv) *extraction* (1 %) en tirant sur les algues qui se développent sur le sommet de l'apex de la coquille. Les Huîtres pie peuvent déloger les mollusques tandis qu'ils sont sous l'eau et actifs et pas solidement attachés au rocher.



**Figure 62** La Patelle commune *Patella vulgata* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/gasteropodes/gasteropodes1.html>).







**Figure 63** La Patelle déprimée *Patella depressa* (<http://nature22.com/estran22/mol-lusques/gasteropodes/gasteropodes1.html>).

La patelle détachée d'une manière ou d'une autre, l'oiseau insère son bec sous le bord de la coquille et la renverse pour prélever la chair. De manière alternative, elle peut être transportée sur une courte distance sur un site où elle est maîtrisée jusqu'à la section de son muscle adducteur (DEWAR, 1913 ; FEARE, 1971 ; HULSCHER, 1996 ; COLEMAN *et al.*, 1999 ; NAGARAJAN *et al.*, 2015).

Sur l'île de Lundy, les Huîtres pie attaquent indifféremment la Patelle commune *P. vulgata* et la Patelle à pied noir *P. depressa*, mais montrent, pour ces deux espèces, une claire préférence pour des classes de tailles particulières. Bien qu'ils puissent capturer des patelles de plus de 80 mm de long, les oiseaux tendent à sélectionner des individus d'environ 40 mm (NAGARAJAN *et al.*, 2015). Sur la côte du Yorkshire en Angleterre, les Huîtres pie prennent des patelles de 20 à 40 mm de long avec une nette préférence pour celles de 20-30 mm (FEARE, 1971). Contrairement aux prévisions de la théorie de la rentabilité, les oiseaux de Lundy évitent les patelles plus grandes, même si elles ont une plus haute rentabilité. NAGARAJAN *et al.* (2015) ont réalisé que les mesures de temps de manipulation qu'ils ont été capables de collecter sur des Huîtres pie prenant de grandes patelles ont été obtenues dans un petit nombre d'occasions quand les patelles étaient sur des surfaces humides et donc non attachées fermement. Les oiseaux n'attaquaient pas les grandes patelles sur les surfaces sèches, aucun temps de manipulation ne pouvant donc, dans ces conditions, être obtenu. Si cela avait

été possible, la rentabilité des grandes patelles aurait pu être grandement réduite et la préférence des oiseaux pour les plus petites patelles aurait pu ne pas constituer un écart par rapport aux prédictions de la théorie de la rentabilité (NAGARAJAN *et al.*, 2015). Les oiseaux ne consomment donc pas les individus qui pourraient leur apporter la plus grande quantité de chair mais ceux dont la capture et la consommation exigent un temps moyennement élevé, dépendant des conditions du substrat (figure 64 ; FEARE, 1971 ; COLEMAN *et al.*, 1999, 2004 ; NAGARAJAN *et al.*, 2015).

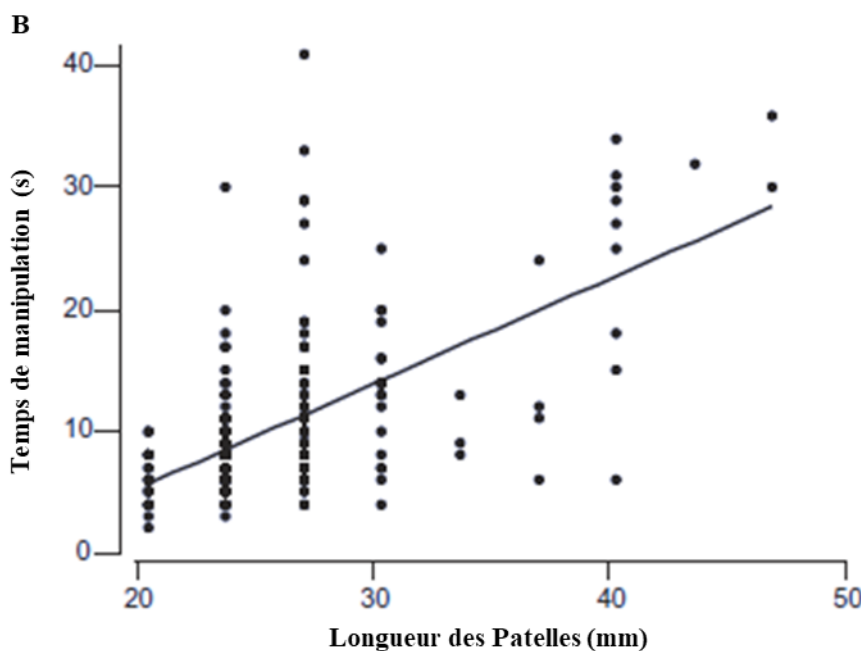
On voit une fois encore que des observations de terrain bien conduites sur la biologie et le comportement de l'espèce étudiée sont des pré-requis essentiels pour conduire un test solide de prédiction de la théorie générale, comme a pu le montrer le suivi des Huîtres pie à Lundy (EDWARDS *et al.*, 2021). Cette recherche montre que la rentabilité des patelles décollées par les oiseaux des rochers éclaboussés par les vagues qui leur permettent d'être plus actives est deux fois plus importante que celles arrachées aux surfaces rocheuses humides et sèches. Les données obtenues par EDWARDS *et al.* (2021) montrent que les consommateurs de patelles ont un mode de recherche alimentaire tactile et flexible mais aussi qu'ils sont capables d'augmenter la rentabilité de leur proie en adaptant leur effort de capture aux conditions d'habitat qu'ils rencontrent à un moment donné.



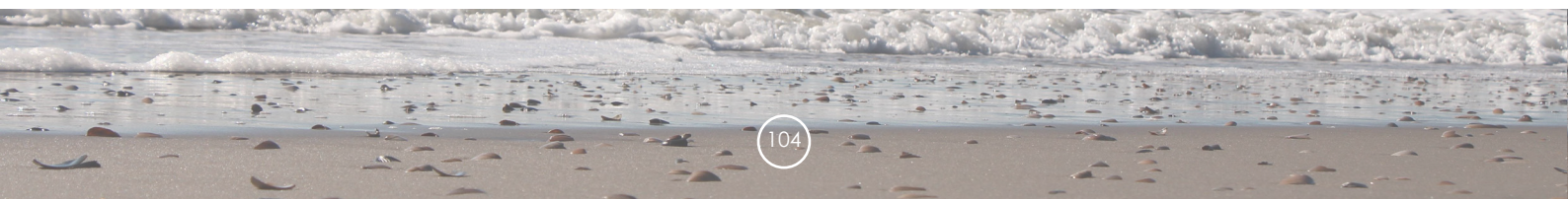
Les défenses contre les prédateurs peuvent être physiologiques, morphologiques, comportementales ou relever d'une combinaison des trois (COLEMAN *et al.*, 2004). Elles sont induites, au moins en partie, par la perception qu'à la proie du risque de prédation qui plane sur elle. Un des comportements anti-prédateur consiste à se regrouper. COLEMAN *et al.* (2004) ont démontré, grâce à une expérience menée en laboratoire, que cette stratégie peut être adoptée par les patelles. Des patelles agglomérées semblent capables de capter les vibrations émises lors d'une attaque menée contre l'une d'elles et de réduire leur vulnérabilité à la prédation, en se plaquant plus fortement à la surface du substrat. Les expériences montrent que les patelles sensibilisées à une attaque simulée sont 1,3 à 2,5 fois plus difficiles à décoller du substrat que des patelles témoins ignorantes de cette attaque. Il ressort de cette étude qu'une patelle peut être avertie d'un danger, sans être elle-même attaquée, simplement en se tenant à proximité d'une congénère attaquée. Au-delà de ce résultat inattendu, les manifestations d'une attaque menée sur un individu ne sont pas seulement perçues par son voisin mais aussi par des membres du groupe plus distants avec un effet durable (supérieur à 10 minutes). Pour des prédateurs de patelles, comme l'Huître pie, les résultats suggèrent que, bien que les groupes de patelles soient plus faciles à

trouver, leurs agrégats peuvent ne fournir qu'une seule opportunité pour le prédateur. Ceci fournit une explication crédible au fait que les Huîtres pie montrent une préférence pour les zones où les patelles sont isolées ou en faible densité (COLEMAN *et al.*, 1999), le gain énergétique étant identique que la patelle soit solitaire ou en amas. Une autre explication, non exclusive, est que les patelles solitaires sont pour un Huître pie plus faciles à détacher du substrat que les patelles regroupées qui offrent moins de prises aux oiseaux.

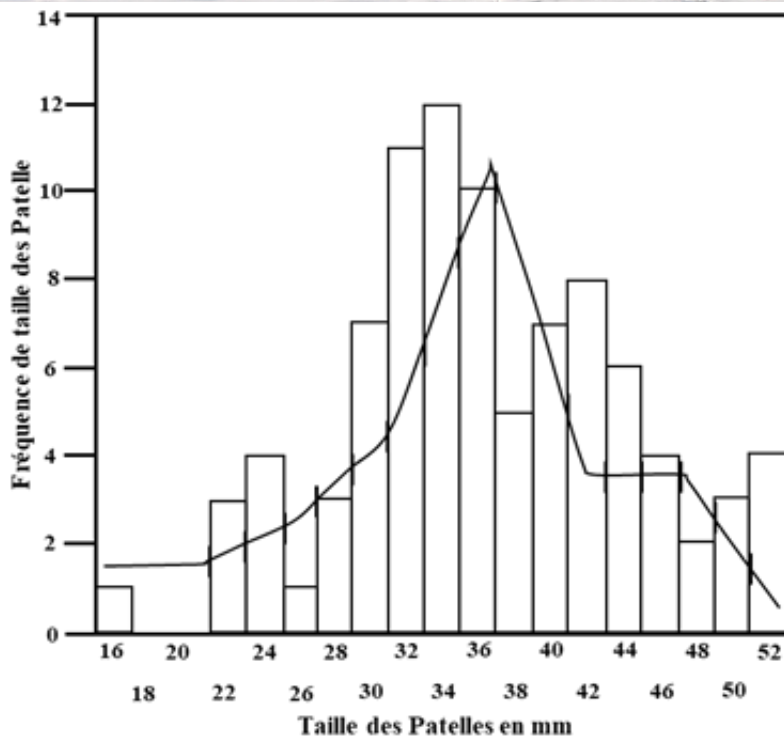
L'intérêt des études sur les Huîtres pie recherchant leurs proies sur des côtes rocheuses de par le monde tient en grande partie à leur rôle possible de prédateurs supérieurs au sein des communautés biologiques de l'estran. En tant que prédateurs se nourrissant de patelles herbivores sur ces habitats rocheux, les Huîtres ont un impact direct et indirect sur l'environnement local en maintenant la diversité spécifique, la composition, l'abondance, la structure de taille et d'âge, les interactions proies-prédateurs et le comportement des proies. Il n'y a ainsi que peu de compétition alimentaire entre l'Huître pie et le Goéland argenté *Larus argentatus* lorsque la proie est la patelle car les deux espèces consomment des proies de tailles différentes (figure 65 ; HARRIS, 1965).



**Figure 64:** Temps de capture et de consommation de patelles en fonction de leur longueur (NAGARAJAN *et al.*, 2015).







**Figure 65** Taille des patelles (toutes espèces) prises par les Huîtres pie (traits continus) et structure de taille des populations des différentes espèces (COLEMAN *et al.*, 1999).

De nombreuses études ont été menées sur l'impact de la prédation exercée par les Huîtres autres que l'espèce eurasiennne sur les communautés biologiques des estrans rocheux. Par exemple, BAZTERICA *et al.* (2007) ont analysé le broutage des patelles et le maintien d'espaces nus sur des estrans rocheux secs, balayés par le vent de Patagonie en Argentine et ont conclu que sur les estrans humides et rocheux, un contrôle fort de la population de patelles était exercé par les Huîtres (*H. palliatus* et *H. ater*).

L'Huître de Bachman se nourrit de Patelles boucliers *Collisella pelta* dans les zones intertidales à raison de 2 Patelles boucliers/m<sup>2</sup>/an ; cette prédation a une influence majeure sur la micro-distribution de ces mollusques (FRANK, 1982). Sur les zones accessibles aux oiseaux, il est peu probable qu'une Patelle bouclier qui a atteint la taille de 10 à 14 mm puisse survivre à l'hiver. Ceci a pour effet de modifier la distribution de taille des Patelles bouclier ainsi que leur recrutement qui peut ne pas être suffisant pour permettre aux oiseaux de se nourrir chaque année sur ces zones (FRANK, 1982). Cet Huître consomme également d'autres espèces de patelles pour lesquelles il marque soit une sélection soit un évitement. Le succès de capture est de 0,35 à 0,97 patelle par minute, ce qui représente un niveau de prédation susceptible d'affecter de

manière significative la dynamique de population des espèces de patelles et conduit à la raréfaction de certaines espèces au profit d'autres (LINDBERG *et al.*, 1987). Les individus de *Collisella pelta* sont capturés et consommés en six fois moins de temps quand les températures sont élevées ou en période de longues marées basses, ce qui indique que les proies sont sujettes des conditions qui prévalent dans le milieu (POUND *et al.*, 2020).

LINDBERG *et al.* (1987) ont étudié 4 des 5 espèces de patelles (*Collisella digitalis*, *C. scabra*, *C. Limatula*, *Lottia gigantea*) sans trouver de prédation différentielle que ce soit par sélection ou par évitement de l'Huître de Bachman. L'effet de la combinaison de la distribution des oiseaux et de la prédation différentielle pourrait avoir des conséquences importantes sur l'écologie des communautés des substrats rocheux en supprimant des individus de certaines espèces sur le substrat et en favorisant l'implantation d'espèces au détriment d'autres (*C. scabra* remplaçant, par exemple, *Collisella digitalis*).

L'Huître de Moquin consomme des bivalves comme *Donax serra* (WARD, 1993) ou des moules comme *Perna perna*, *Choromytilus meridionalis* et *Aulacomya ater* mais également des patelles *Patella granularis* et *P. argenvillei* (HOCKEY et



Huîtrier de Moquin ©  
LARS PETERSSON.

Lars Petersson  
www.oiseaux.net

BRANCH, 1983, 1984 ; HOCKEY et UNDERHILL, 1984). Sur les zones rocheuses, la densité d'oiseaux peut atteindre 75 individus/km. Les densités de patelles sont réduites dans les zones accessibles aux oiseaux à un point tel que ces mollusques ne peuvent plus contrôler le développement des algues par leur action de broutage. La croissance des patelles et des algues est plus rapide sur les îles que sur le continent et une partie des patelles devient rapidement inaccessible aux oiseaux en raison de leur taille trop importante. La production de gamètes étant proportionnelle à la taille des patelles, les individus de grande taille non exploitables par les oiseaux produisent la quantité nécessaire pour assurer la pérennité de l'espèce. L'Huîtrier attaque les patelles plutôt par

leur partie postérieure. Lorsqu'il consomme des *Patella granularis*, il attaque préférentiellement des individus à coquille piriforme plutôt que ceux protégés par une coquille de forme elliptique car la partie charnue est probablement plus facile à repérer. Les patelles en forme de poire sont plus abondantes dans les zones inaccessibles aux Huîtriers, indiquant que la prédation est suffisante pour impacter la forme et vraisemblablement la composition phénogénétique des populations de patelles (HOCKEY et BRANCH, 1983). L'Huîtrier de Moquin consomme moins de proies la nuit que le jour ; *Patella granularis* prédomine dans le régime nocturne (HOCKEY et UNDERHILL, 1984).





### III.8. La consommation de Gastéropodes (bigorneaux et nucelles)



Les principaux Gastéropodes pris par les Huîtriers pie sont les bigorneaux *Littorina* spp. et les nucelles *Nucella* spp. (voir figures 66 et 67). Lorsque les Huîtriers pie tentent de casser les coquilles, les attaques sont, selon les sites, couronnées de succès dans 21 à 61 % des cas (DEWAR, 1910). Sur la côte du Yorkshire, en Angleterre, seuls les bigorneaux isolés, de longueur moyenne égale à  $21,1 \pm 2,0$  mm sont capturés alors que leurs agrégations ne sont pas attaquées, et que la taille moyenne des animaux adultes est de  $20,3 + 1,6$  mm (FEARE, 1971). Quand un bigorneau est capturé, l'Huîtrier pie le retourne et pique l'opercule pour ouvrir la coquille sans transporter la proie, ce qui lui prend 14 secondes en moyenne voire jusqu'à 35 secondes. Les gonades et la glande digestive

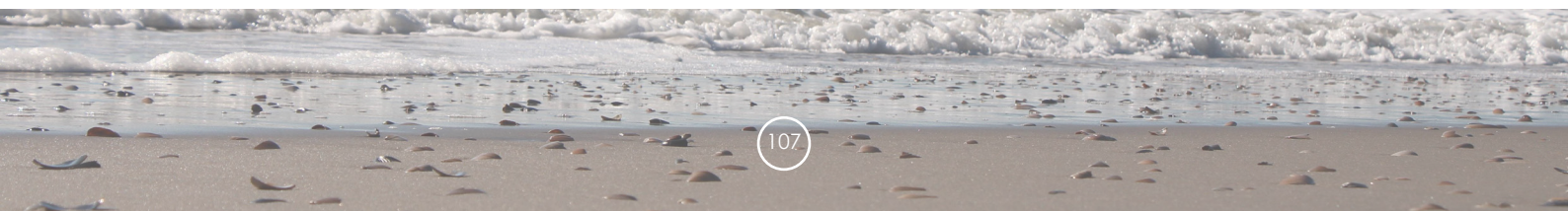
restent intactes dans la coquille non endommagée. 13 % des *Nucella lapillus* consommés par les Huîtriers pie sont parasités par des larves de Trématodes *Parorchis acanthus*, comparés à une prévalence de 5 % dans l'ensemble de la population (FEARE (1971)). La rapidité avec laquelle un Huîtrier pie attaque un bigorneau après l'avoir retourné suggère que le succès des attaques réside dans le temps nécessaire à un bigorneau pour rentrer dans sa coquille. Le temps de réaction des bigorneaux infestés par *Parorchis acanthus* n'est pas significativement différent de celui d'un bigorneau non infesté et les bigorneaux infestés ne sont donc pas sélectionnés en raison de réactions plus lentes (FEARE, 1971).



**Figure 66** Le Bigorneau *Littorina littorea*  
(<http://nature22.com/estran22/mollusques/gasteropodes/gasteropodes2.html>).



**Figure 67** Le Pourpre *Nucella lapillus*  
(<http://nature22.com/estran22/mollusques/gasteropodes-bis/gasteropodes3.html>).







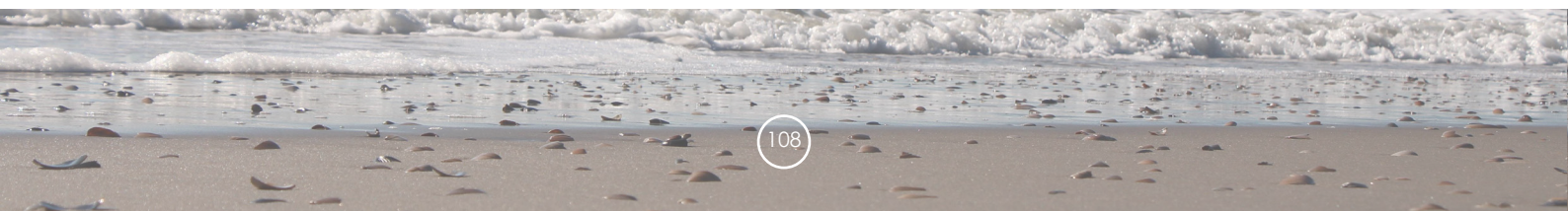
### III.9. La consommation de Crabes

Rares sont les études ayant apporté des éléments sur cette prédation. Les crabes sont consommés ouverts par la face ventrale ; l'Huîtrier pie poignarde le ganglion supra-œsophagien, puis enlève les parties molles du thorax (HULSCHER, 1996).

Quand ils recherchent des crabes, les Huîtriers d'Amérique se déplacent parallèlement à l'eau et détectent leurs proies visuellement. Quand un crabe est capturé, il est emporté sur une zone sèche pour y être consommé. Il est alors retourné et le bec est inséré dans la partie ventrale, ce qui immobilise le crabe et permet l'extraction des parties consommables (BACHMANN et MARTÍNEZ, 1999). Ce comportement est similaire à celui de l'Huîtrier pie.



**Figure 68** Le Crabe vert *Carcinus maenas* est consommé peu fréquemment par les Huîtriers pie (<http://nature22.com/estran22/crustace/crabes/crabes.html#carcinus>).







## III.10. La consommation de Néreis

### III.10.1. Quelques éléments de connaissances des Néreis

Selon les qualités drainantes de leur substrat, certaines vasières intertidales restent couvertes d'une fine lame d'eau pendant toute la période de marée basse, tandis que d'autres sont drainées rapidement après le reflux. Comme l'humidité de la surface du sédiment affecte l'activité des Néreis et des autres macro-invertébrés, le drainage du substrat a une influence considérable sur les limicoles en alimentation. Grâce à des enregistrements vidéo et des expériences de drainage contrôlé, ROSA *et al.* (2007) ont comparé l'activité de surface des Néreis avec celle d'une autre espèce proie principale des limicoles dans l'estuaire du Tage, Portugal, *Scrobicularia* dont les siphons sont consommés. Néreis était beaucoup plus actif dans les sédiments bien drainés et à la fin de la période de marée basse pendant laquelle les sédiments s'assèchent progressivement. Ces modes d'activité sont comparables à ceux rapportés dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden (ESSELINK et ZWARTS, 1989). En revanche, dans les sédiments sans eau en surface, ROSA *et al.* (2007) n'ont observé pratiquement aucune activité de surface. L'activité des

Scrobiculaires qui a son pic au tout début de la marée basse décline rapidement avec l'assèchement du sédiment, excepté sur les places mal drainées que couvre une fine couche d'eau tout au long de la marée basse. De ce fait, les espèces de limicoles qui se nourrissent essentiellement de siphons de Scrobiculaires dans le Tage, telles que le Chevalier gambette *Tringa totanus* et le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* (MOREIRA, 1996), tendent à suivre la marée descendante et à se regrouper sur ces zones gorgées d'eau en permanence. Tout comme les Huîtres pie captifs étudiés par ZELJVELD (2006), ils effectuent probablement de fréquentes rotations et parcourent de faibles distances entre les proies successives lorsqu'ils s'alimentent sur des zones densément peuplées de proies détectables et accessibles. Quant aux espèces qui préfèrent les Néreis, elles ne suivent pas la partie humide du reflux de la marée et restent sur les zones bien drainées. Bien que peu d'Huîtres pie se nourrissent dans la zone étudiée par ROSA *et al.* (2007), la conclusion que les rythmes d'activité de leurs proies sont liés à l'humidité du sédiment influence grandement les modes d'alimentation des limicoles, y compris de l'Huître pie.

**Figure 69** : La Néreis *Hediste diversicolor* ([http://nature22.com/estran22/vers/annelides/annelides\\_errants.html#nereis](http://nature22.com/estran22/vers/annelides/annelides_errants.html#nereis)).





### III.10.2. Trouver et consommer des Néreis

Les Néreis se révèlent sensibles aux vibrations et peuvent s'enfoncer rapidement et profondément dans leur terrier à l'approche d'un oiseau (EVANS, 1987) ; ceci expliquerait que les oiseaux chassent seuls ou en petits groupes, le but étant de réduire les vibrations de surface (GOSS-CUSTARD, 1977a). L'Huître pie se déplace sans cesse sur un substrat favorable et recherche visuellement tout indice de présence de proies. Dans l'estuaire de la Somme (TRIPLET, 1989), les oiseaux se déplacent en ligne droite sur environ 20 à 40 m puis font demi-tour en zigzaguant, le bec piquant le sol à intervalles réguliers. Le déplacement en ligne droite est un moyen d'apprécier sur la distance parcourue la richesse en néréidés. Ensuite, les allées et venues en tous sens permettent de circonscrire la surface à prospector utilement. Les coups de bec au sol informent l'oiseau sur la composition du substrat ainsi que sur la richesse en proies potentielles. Quand un annélide est détecté visuellement, le bec pique au sol pour le saisir et, si nécessaire, s'y enfonce jusqu'à la base. L'Huître pie tire lentement l'annélide à la surface, de sorte à le conserver entier, comme le fait l'Huître de Moquin (HOCKEY, 1979).

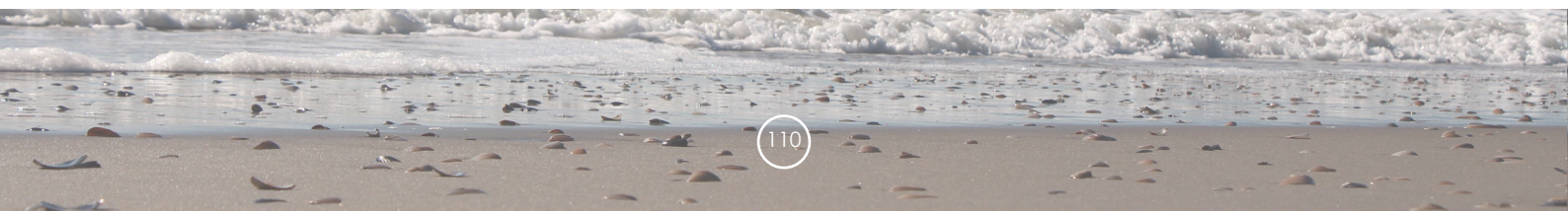
Dans l'estuaire de la Somme, le nombre de proies capturées par minute s'élève à  $1,43 \pm 0,77$  lors du piquage et à  $1,21 \pm 0,48$  par enfoncement du bec. La différence entre ces valeurs n'est pas significative. Ces valeurs sont très inférieures à celles de ZWARTS (1988) qui sont respectivement 18,4 et 3,4 néréidés par minute pour le piquage en surface et pour les captures avec le bec enfoncé. Il n'existe pas sur ce site de différence significative entre les tailles des Néreis capturés selon ces deux techniques alors que ZWARTS (1978) et HULSCHER (*in* TRIPLET, 1989) notent que les Huîtres pie en mer des Wadden capturent des annélides d'autant plus grands que le bec est enfoncé plus profondément dans le substrat.

De nombreux juvéniles passent leur premier hiver dans l'estuaire de l'Exe. Quand l'automne arrive, ils délaissent les Moules communes pour d'autres proies, en particulier des Néreis (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1983). Des comparaisons ont été faites entre les rythmes d'ingestion des juvéniles et des adultes se nourrissant sur le même endroit

pour tester si, comme chez les consommateurs de Moules communes, les juvéniles qui prennent des Néreis en fin d'été ont des rythmes d'ingestion faibles par rapport aux adultes. L'interférence est beaucoup moins intense sur les vasières parce que les densités d'oiseaux sont plus faibles et que, étant rapidement manipulés, les vers ne constituent pas des cibles rentables pour les oiseaux qui attaquent (BOATES et GOSS-CUSTARD, 1992 ; STILLMAN *et al.*, 1997). De ce fait, de nombreux juvéniles passent probablement des Moules communes aux Néreis pour échapper à la compétition croissante qui s'exerce sur les bancs de Moules communes à l'approche de l'hiver (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987c, 1988).

DURELL *et al.*, (1996b) ont testé l'hypothèse selon laquelle les juvéniles se nourrissant de Néreis à l'automne sont tout aussi inefficaces, en comparaison des adultes, que ceux qui se nourrissent de Moules communes à la même période de l'année. Une étude précédente sur les juvéniles se nourrissant de Néreis dans l'estuaire de la Somme a montré que, contrairement à cette hypothèse, les jeunes atteignent des rythmes d'ingestion plus élevés que les adultes (TRIPLET, 1989). Cependant, il faut noter que cette étude a été conduite en hiver et que les oiseaux adultes considérés sont des consommateurs de Coques communes qui, confrontés à la rareté saisonnière de leurs proies, se sont rabattus sur des Néreis. À l'inverse, les Huîtres pie adultes sur les vasières de l'estuaire de l'Exe sont des spécialistes de la consommation de vers.

DURELL *et al.* (1996b) ont mesuré l'efficacité des juvéniles consommant des Néreis. Leur succès de capture est supérieur à celui des adultes mais ils se saisissent de proies plus petites que ces derniers, ce qui rend le rythme d'ingestion comparable dans les deux classes d'âge (**tableau XXV**). Les interactions entre les oiseaux sont peu fréquentes et la densité mesurée par la distance au plus proche voisin n'a pas d'effet sur le rythme d'ingestion des adultes et des immatures. Le nombre de picages au sol des juvéniles est plus élevé mais il n'y a pas de différence dans la proportion de picages infructueux ni dans le nombre de pas effectués. Les juvéniles s'avèrent donc aussi efficaces que les adultes dans la consommation de Néreis. Les interactions entre les oiseaux étaient peu fréquentes et la den-





sité d'oiseaux n'avait pas d'effet sur les rythmes d'ingestion ni des adultes, ni des jeunes. Aussi, les estimations des rythmes d'ingestion étaient essentiellement sans interférence. Il n'y avait pas de différence entre les juvéniles et les adultes dans les proportions de piquages couronnés de succès et les oiseaux se déplaçaient à la même vitesse. Hormis le fait que les juvéniles aient pris des vers de plus

petite taille que les adultes, rien dans leur comportement alimentaire ne laissait penser qu'ils étaient moins aptes que les adultes à se nourrir de Néreis. Par conséquent, contrairement aux oiseaux se nourrissant de Moules communes, les Huîtres pie juvéniles se nourrissant d'annélides sont aussi efficaces que les adultes (DURELL *et al.*, 1996b).

**Tableau XXV** Comparaison des caractéristiques de la prédation des Néreis par les Huîtres pie juvéniles et les adultes (DURELL *et al.*, 1996b).

	Juvéniles				Adultes			
	Année	N	Moyenne	SE	N	Moyenne	SE	P
<b>Succès de capture (Néreis/minute)</b>	1982	101	14,2	0,6	101	11,9	0,4	<0,01
	1987	38	14	1	38	11,6	0,1	ns
<b>Taille des Néreis (mm)</b>	1982	101	77,8	0,7	101	88,2	0,9	<0,0001
<b>Rythme d'ingestion (mg/5min)</b>	1982	101	711,6	30,1	101	708,7	23,6	ns
<b>N piques/minute</b>	1987	38	18,9	3	38	12,2	0,7	<0,001
<b>% piques infructueux</b>	1987	38	83,9	1,6	38	80,6	1,8	ns
<b>Nombre de pas/minute</b>	1987	38	94	3,2	38	89	3	ns

Ainsi, nous ne pouvons que spéculer sur le fait que les juvéniles se nourrissent aussi efficacement que les adultes sur les vers et non sur les Moules communes. Les vers sont probablement pour eux plus faciles à manipuler que les bivalves. Les juvéniles qui ont également des becs moins robustes que les adultes peuvent ne pas être assez équipés pour briser des coquilles. À l'appui de cette explication, vient le fait qu'en prenant de l'âge, de nombreux inciseurs passent au martelage (GOSS-CUSTARD et SUTHERLAND, 1984). Comme chez d'autres espèces d'oiseaux, il peut aussi y avoir des raisons musculo-squelettiques et neurologiques expliquant pourquoi les juvéniles sont initialement moins efficaces que les adultes à prendre des Moules communes, de sorte que les jeunes oiseaux ont besoin de temps pour acquérir l'aptitude nécessaire leur permettant de capturer certains types de proies (MARCHETTI et PRICE, 1989).

Les Huîtres pie cessent de consommer des Néreis au cours de l'automne pour commencer à capturer des Scrobiculaires (BOATES et GOSS-CUSTARD, 1989). Ceci commence par une diminution de la rentabilité de Néreis (17 à 4 mg/s) entre avant et

pendant le changement de régime. Il semble que cela soit lié à une diminution de la taille, de la biomasse et de l'accessibilité, alors que la biomasse représentée par les Scrobiculaires ne varie pas à l'automne et que ces proies ne deviennent inaccessibles, pour les plus grandes, qu'au cours de l'hiver. Les oiseaux consomment soit l'une soit l'autre et il leur faut environ six semaines pour changer complètement de régime.

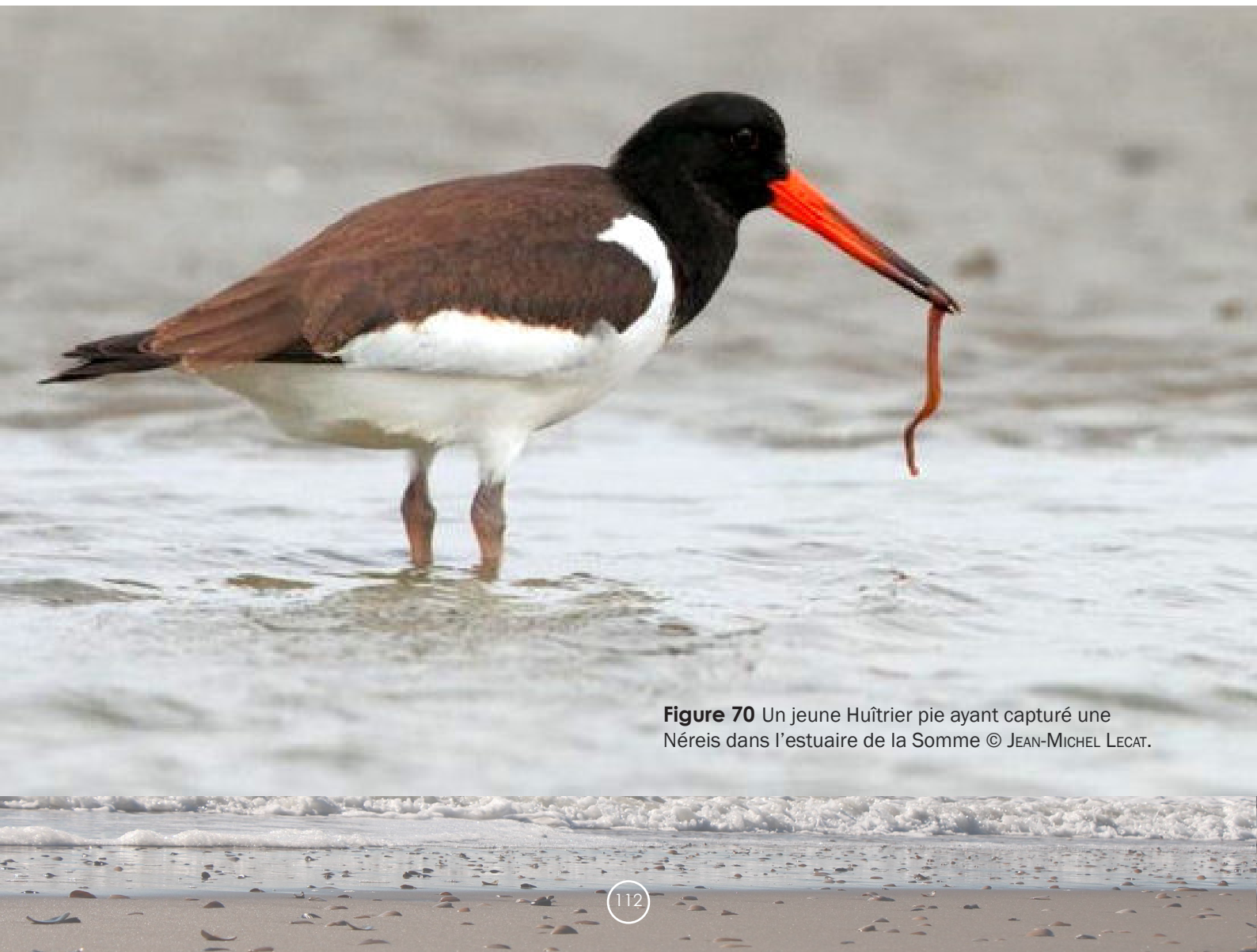
DURELL *et al.* (1993) ne trouvent pas de preuve que les adultes avec un bec pointu soient exclus des bancs de Moules communes, par exemple, par des oiseaux dominants, ou que l'alimentation centrée sur les vers constitue un deuxième choix. Les juvéniles consommateurs de vers atteignent le même rythme d'ingestion que les spécialistes adultes expérimentés. Ils prennent cependant des vers plus petits que les adultes, soit par manque d'expérience à déterminer la taille des Néreis, soit, et plus probablement, parce que leur bec plus court ne leur permet pas d'atteindre les terriers les plus profonds. Ils compensent ces handicaps en s'alimentant avec un rythme plus rapide (DURELL *et al.*, 1996b). Les vers sont intrinsèquement plus fa-

ciles à manipuler que les Moules communes dont l'ouverture requiert une maîtrise que ne possèdent pas les jeunes.

Les Huîtres pie utilisent leur vue pour traquer les Néreis à partir des nombreux indices de présence que ceux-ci laissent sur le sédiment (HULSCHER, 1982 ; TRIPLET, 1989). *Hediste diversicolor* est plus actif dans les sédiments bien drainés et à marée descendante puis à marée montante (ROSA *et al.*, 2007), ce qui conduit les oiseaux à adapter leur prédation au cycle tidal de leurs proies afin d'en tirer le plus grand avantage possible. Selon la nature du sédiment, les entrées de leurs terriers peuvent être assez évidentes, en particulier pour les individus les plus grands. De petits filets d'eau s'échappant de leur terrier fournissent également des indices de présence. Les Néreis sont plus visibles pour un observateur, et probablement aussi pour les Huîtres pie, quand la partie antérieure de leur corps émerge d'un terrier pour s'alimenter

à la surface. À la perception d'une ombre mobile, par exemple, de tels vers se retirent rapidement dans leur terrier, ce qui constitue une réponse anti-prédation.

Il n'y a pas de raison de suspecter, cependant, que le changement de régime pendant la période inter-nuptiale des Huîtres pie capturant des Néreis et des Scrobiculaires dans les vasières très humides de l'amont de l'estuaire de l'Èxe soit influencé par le changement du taux d'humidité du sédiment. D'avril à la mi-octobre, les Huîtres pie ne consomment que des Néreis, mais de décembre jusqu'à la fin du mois de mars, ils ne capturent que des Scrobiculaires. En octobre et novembre, les annélides comme les bivalves sont consommés mais un individu ne se nourrit que d'une espèce à la fois. Le changement de régime dans l'ensemble de la population se produit sur environ six semaines et pas de la façon attendue par la théorie de la rentabilité (BOATES et GOSS-CUSTARD, 1989).



**Figure 70** Un jeune Huître pie ayant capturé une Néreis dans l'estuaire de la Somme © JEAN-MICHEL LECAT.

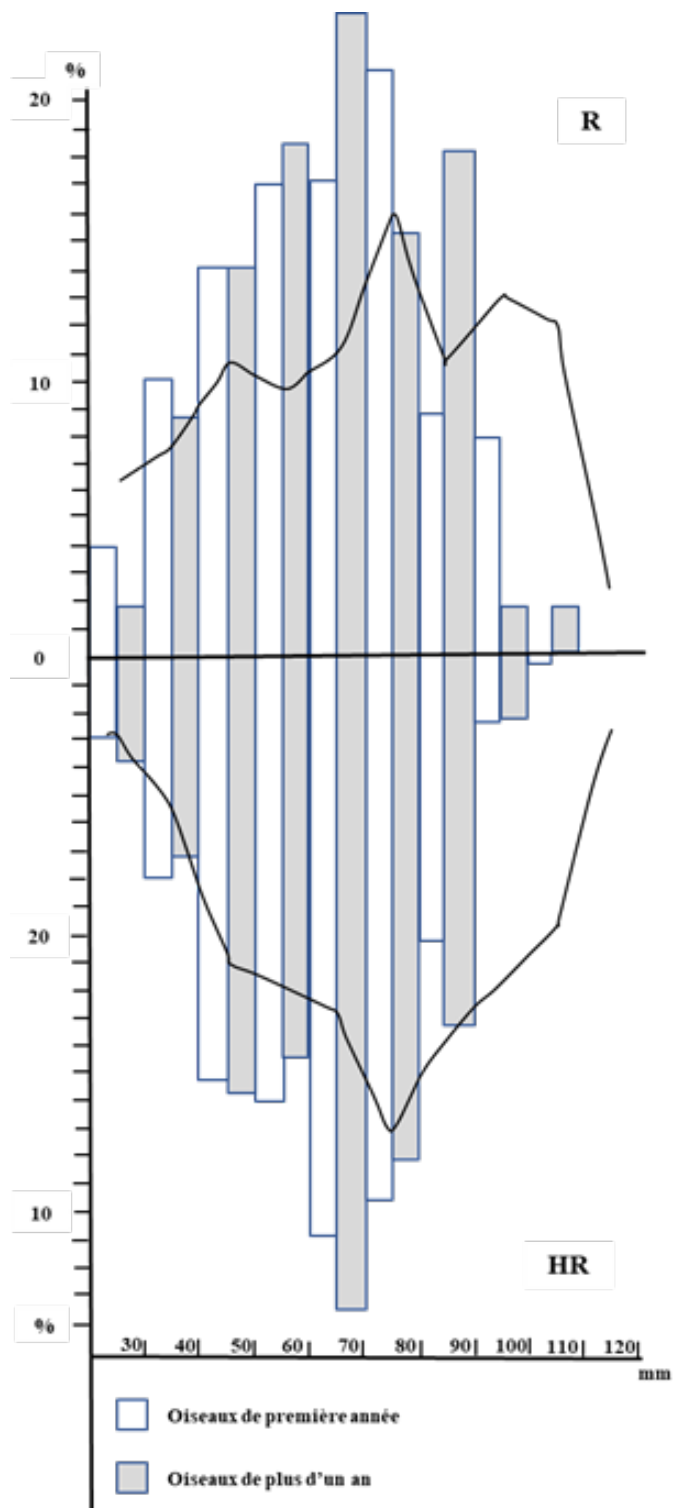




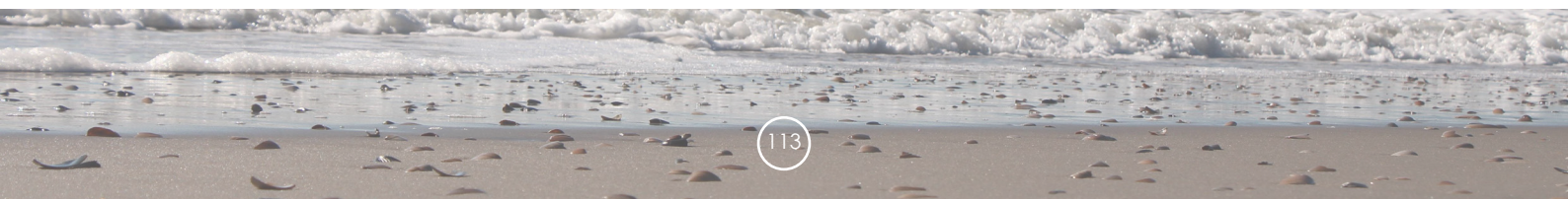
Chez ces Huîtres pie consommant des vers avant et pendant les périodes de changement, la rentabilité des annélides diminue de 17 à 4 mg par seconde de manipulation, le rythme d'ingestion chutant de 1,44 mg MSLC/s à moins de 0,22 mg MSLC/s. Ceci est probablement lié à la mort, après la ponte, des grands Néreis mûres. Mais, et cela est surprenant, aucun Huître pie n'a été vu consommant des Scrobiculaires jusqu'à ce que le rythme d'ingestion sur des annélides ait chuté en dessous de la valeur extrêmement basse de 0,22 mg MSLC/s. Au cours des quelques occasions où les spécialistes d'annélides ou de bivalves se nourrissent concomitamment, les rythmes d'ingestion des consommateurs de bivalves sont plus élevés que ceux des consommateurs de Néreis. Ainsi, les premiers Huîtres pie qui ont consommé des bivalves avaient des rythmes d'ingestion qui égalaient les très hauts niveaux de rythme d'ingestion rapportés chez les consommateurs d'annélides en août. Aucune raison évidente n'apparaît pour expliquer pourquoi les oiseaux (consommateurs de vers) ne se spécialisent pas sur les bivalves des mois avant qu'ils ne le fassent. Pour des raisons inconnues, les annélides sont fortement préférés et sont seulement remplacés par des bivalves quand les rythmes d'ingestion des annélides s'effondrent à des niveaux extrêmement bas. La théorie de la rentabilité, dans sa forme actuelle, ne peut pas toujours expliquer la préférence des Huîtres pie pour une proie particulière (BOATES et GOSS-CUSTARD, 1989).

### III.10.3. Taille des proies

La taille des proies peut être estimée en fonction de la longueur du bec après une période d'entraînement. La taille des annélides prélevés est de  $62 \pm 11$  mm chez les adultes et de  $63 \pm 9$  mm chez les jeunes oiseaux, la différence entre ces deux valeurs n'étant pas significative. La taille des animaux prélevés ne diffère ni avec le temps écoulé depuis la marée haute, ni avec la température. La comparaison de la taille des proies prélevées par rapport à celle des animaux échantillonnés montre une forte différence liée à la faible consommation d'annélides de grande taille qui restent probablement plus profondément dans leurs terriers (TRIPLET, 1989 ; **figure 71**).



**Figure 71** Comparaison entre les structures de taille de populations vivantes de Néreis (lignes brisées) au sein (R) et en dehors de la réserve naturelle de la baie de Somme (HR) et la composition du menu des oiseaux selon la catégorie d'âge en histogrammes (TRIPLET, 1989).





## III.11. La consommation des vers de terre

### III.11.1. Quelques éléments de connaissances sur les vers de terre

Les vers de terre occupent une place importante dans le fonctionnement des milieux terrestres, qu'ils soient prairiaux ou cultivés. Leur présence à proximité de la surface est conditionnée par la température, l'état d'inondation et les précipitations, l'heure de la journée. Leur importante biomasse en fait une ressource alimentaire importante pour de nombreuses espèces qui doivent profiter de leur présence en surface pour les capturer. Les Huîtres pie qui consomment des Moules communes et d'autres invertébrés estuariens quand la marée est basse doivent souvent compléter leur régime en recherchant des proies (vers de terre et autres invertébrés) sur les zones terrestres à marée haute (HEPPLESTON, 1971a). Parmi les consommateurs de Moules com-

munes dans l'estuaire de l'Exe, les inciseurs et les jeunes oiseaux pratiquent ainsi plus fréquemment que les marteleurs (CALDOW *et al.*, 1999). De même, dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden, où la plupart des Huîtres pie capturent des Coques communes à marée basse, nombreux sont ceux qui supplémentent leur consommation intertidale en se nourrissant dans les prairies côtières (SMIT et WOLFF, 1981). Ceci se produit plus particulièrement au cours des tempêtes qui, dans cette zone à faible amplitude de marée, peuvent considérablement raccourcir le temps de marée basse et, de ce fait, le temps pendant laquelle les oiseaux peuvent se nourrir sur la zone intertidale. S'alimenter en zone terrestre est particulièrement prononcé pendant les hivers froids quand les besoins en énergie des oiseaux sont élevés. Les différentes espèces de vers de terre sont ici recherchées (figure 72).

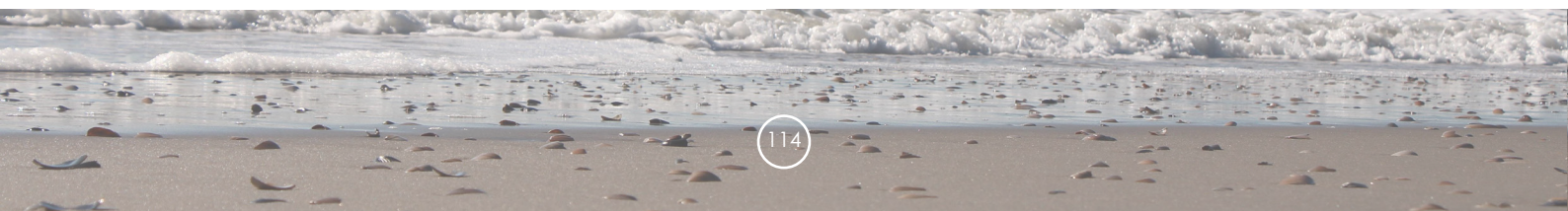


Figure 72 *Lombric (Lumbricus terrestris)* (<https://www.au-jardin.info/fiches/lombric.php>).

### III.11.2. Trouver et consommer des vers de terre

HEPPLESTON (1971b) décrit le comportement d'oiseaux consommateurs de vers de terre. Leur détection est permise par la pointe du bec fortement irriguée de nerfs sensoriels, les corpuscules de Herbst. Le comportement de capture consiste à marcher lentement et à piquer le sol à intervalles variables en suivant un itinéraire sinueux. Les vers de terre (*Alloborophora chlorotica*, *A. caliginosa*, *A. longa* et *Lumbricus terrestris*) sont les proies principales (BRIGGS, 1980). Les Huîtres pie les obtiennent d'une des manières suivantes :

- (i) en se déplaçant selon une direction et en touchant la surface du sol avec le bec de 20 à 37 fois par minute jusqu'à ce qu'une proie soit détectée ;
- (ii) en plongeant le bec dans le sol tous les 2 ou 3 pas et sur une profondeur de 4 à 6 cm ;







(iii) en se déplaçant d'un côté à l'autre, la tête droite, en marchant vite ou en courant 3 à 10 pas en variant les angles et en piquant le bec ou en l'enfonçant dans le substrat.

Le ver de terre est extrait du sol par une remontée progressive de la tête, occasionnellement en effectuant un pas en avant ou en arrière, en étirant le ver jusqu'à son extraction complète du substrat. Le bec entier peut être enfoncé dans le sol et l'ensemble du corps de l'oiseau peut effectuer une rotation pour les cas les plus difficiles. Le temps de manipulation varie selon la longueur de la proie : de 2,2 à 6,7 s pour les vers de moins de 4 cm à 4 à 9 s pour ceux de 8 cm. Les vers sont généralement avalés entiers, mais s'ils se cassent ils sont avalés en 2 ou plusieurs morceaux. Ils sont parfois transportés sur 20 à 40 m pour être lavés dans l'eau avant d'être consommés (BRIGGS, 1980). L'oiseau doit enfoncer 300 fois le bec dans le sol pour capturer 3 vers de terre (HEPPLESTON, 1971b).

Une plus grande proportion d'immatures est sur les pâtures mais cette proportion diminue au fur et à mesure que le nombre d'oiseaux augmente avec les arrivées d'oiseaux en période automnale. Les condi-

tions météorologiques affectent le degré d'utilisation des pâtures. Il existe assez peu de données sur la nature et le nombre de proies capturées. HEPPLESTON (1972) a fourni quelques informations sur la consommation de proies, sans définir lesquelles, mais il y a de fortes raisons de penser qu'il s'agit de vers de terre, par des adultes (tableau XXVI).

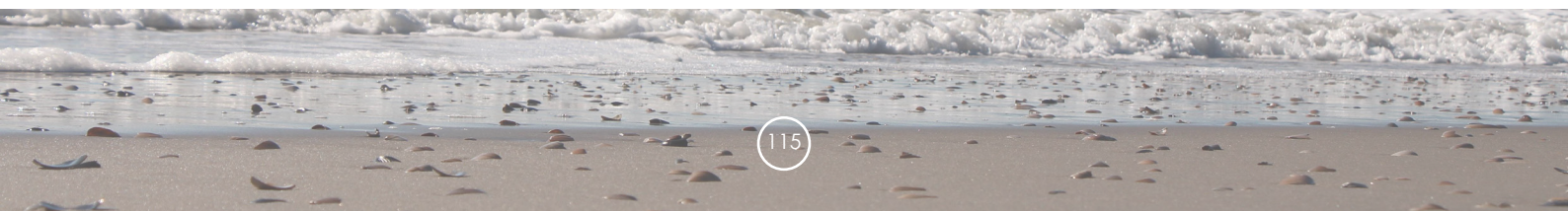
**Tableau XXVI** Quelques mesures relatives à la consommation de proies en zone terrestre (d'après HEPPLESTON, 1972).

	Proies/min	N coups de bec/min	% de coups de bec fructueux
Avant la ponte			
<b>Végétation</b>	1,61 ± 0,14*	22,24 ± 0,95	7,2*
<b>Labour</b>	0,17 ± 0,07*	19,89 ± 0,98	0,8*
Après la ponte			
<b>Végétation</b>	0,70 ± 0,20*	19,95 ± 0,97*	3,4*
<b>Labour</b>	1,50 ± 0,37*	16,03 ± 1,03*	9,4*

\* indique une différence significative avec la valeur comparée.



**Figure 73** Non il ne s'agit pas d'un match de rugby entre Huîtres pie et Bernaches cravant mais d'une recherche de vers de terre pour les premiers et d'herbe tendre pour les secondes © JOHN GOSS-CUSTARD.







Les Huîtres pie montrent une préférence pour les plus vieilles pâtures ou pour les champs cultivés, voire les terrains de sport (BRIGGS, 1980 ; **figure 73**), parce qu'ils sont plus riches en vers de terre rentables. Cependant, dans une autre aire d'étude, ils ne montrent pas de préférence pour les zones avec de hautes densités de vers de terre (QUINN et KIRBY, 1993) ; sans mesures de la taille des vers, de hautes densités de vers n'impliquent pas nécessairement que la recherche alimentaire soit rentable. Une plus grande proportion d'oiseaux se composait d'immatures dans l'étude de

QUINN et KIRBY (1993), comme cela a également été noté dans l'estuaire de l'Exe (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1983). Dans ces deux études, les conditions météorologiques affectent la fréquence à laquelle les pâtures sont utilisées, avec plus d'oiseaux présents pendant ou après une pluie et moins d'oiseaux les jours froids. Le rythme d'ingestion des Huîtres pie consommant des vers de terre dans l'estuaire de l'Exe tombe à 0 quand la température du sol décroît de 4°C à 0°C (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987c).



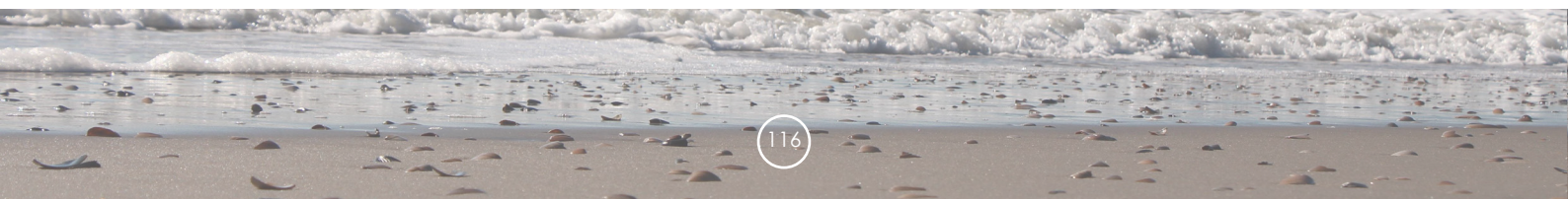
### III.12. La consommation d'Ascidies

Des Huîtres pie se nourrissent d'Ascidies *Asciella aspersa* (Tunicata : *Phlebobranchia* : *Asciidiidae* ; **figure 74**) après des tempêtes qui ont laissé de grandes quantités de débris sur les vasières (GITTINGS *et al.*, 2012). Les oiseaux les attaquent en les martelant ou en tentant d'insérer le bec afin d'extraire les chairs. Le temps de manipulation, en moyenne de 25,7 s (3 - 158),

est employé essentiellement à extraire les parties molles et à les ingérer. Le temps de manipulation non couronné de succès est en moyenne de 7,3 s (2-37). Cette proie n'était pas connue de l'Huître pie mais des Ascidies entrent dans le régime de l'Huître américain et de l'Huître fuligineux (PACHECO et CASTILLA, 2001).



**Figure 74** *Asciella aspersa* ([http://nature22.com/estran22/ascidies\\_bryozoaires/ascidies1.html#aspersa](http://nature22.com/estran22/ascidies_bryozoaires/ascidies1.html#aspersa)).







### III.13. La consommation d'espèces introduites

Les espèces introduites peuvent prendre la place d'espèces locales et, selon les conditions, poser des problèmes dans l'équilibre des écosystèmes. Elles deviennent, parfois, des proies intéressantes pour la faune locale. Dans les milieux littoraux, plusieurs espèces se sont implantées et l'Huîtrier pie a réussi à en tirer profit.

#### III.13.1. La Corbicule asiatique

FERREIRA-RODRIGUEZ et PARDO (2018) relatent la prédation sur la Corbicule asiatique *Corbicula fluminea* (figure 75) sur les côtes atlantiques espagnoles, espèce qui compte jusqu'à 3 000 individus/m<sup>2</sup> dans les milieux estuariens. Les oiseaux parviennent à consommer environ 26 de ces bivalves par heure et réduisent la densité de coquillages dans le substrat d'un facteur 10, les effectifs au m<sup>2</sup> passant de 752 à 72 individus au m<sup>2</sup>. Ce faisant, l'Huîtrier pie contribue à limiter l'expansion de cette espèce exotique et tirant profit d'une nouvelle ressource alimentaire peut renforcer ses effectifs locaux.

#### III.13.2. Le Couteau américain

Le Couteau *Ensis* spp. et le Couteau nord-américain *Ensis leei*, qui peuvent s'enfoncer à des profondeurs considérables dans le sédiment, sont également consommés, par exemple en Belgique (TASSIE *et al.*, 2011) et sur le littoral nord de l'estuaire de la Somme (TRIPLET *et al.*, 1998a). Dans les parties danoises et néerlandaises de la mer des Wadden, l'introduction du Couteau américain a conduit à une augmentation des effectifs d'Huîtriers pie, même si seulement 30 % des oiseaux consomment cette proie (FREUDENDAHL *et al.*, 2010 ; McLEAN *et al.*, 2008 ; DOKTER *et al.*, 2017).

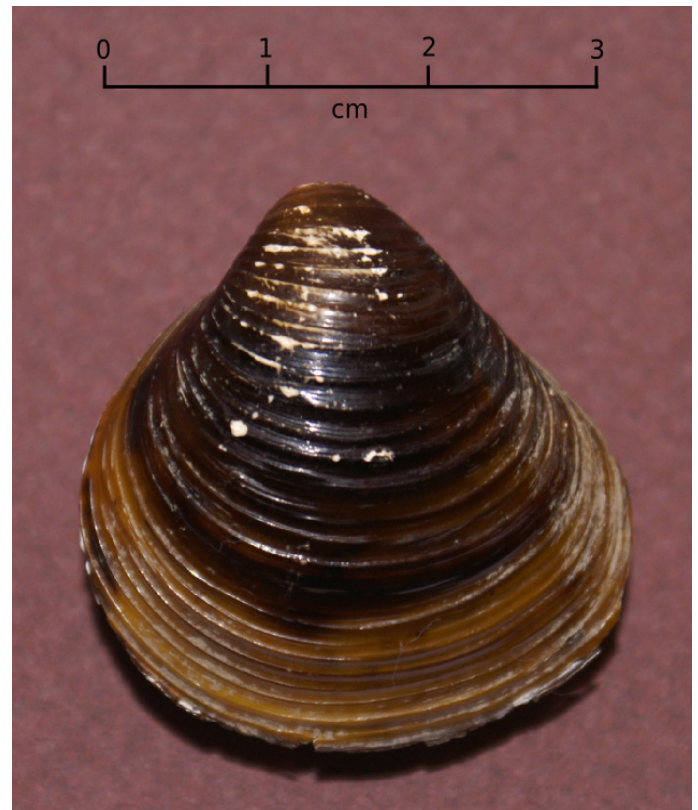
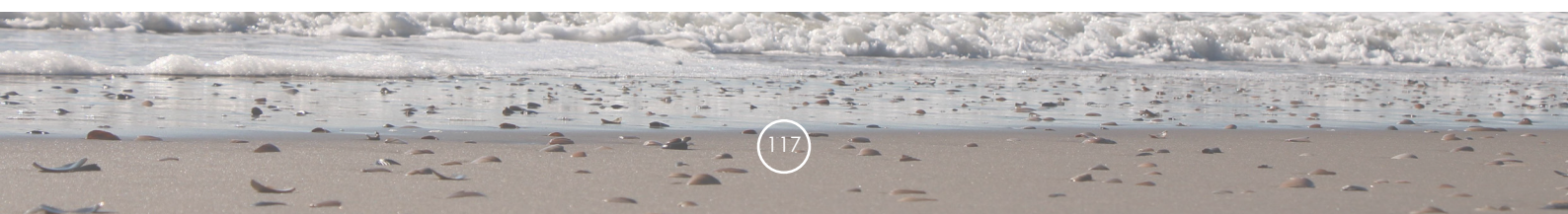


Figure 75 *Corbicula fluminea* (<http://especes-exotiques-envahissantes.fr/espece/corbicula-fluminea/>).



Figure 76 Le Couteau *Ensis leei* (dessin GEMEL).





### III.13.3. L'Anodonte chinoise

L'Anodonte chinoise *Sinanodonta woodiana* (figure 77) est un bivalve d'eau douce dont la prédation par un Huître pie a été observée dans des bassins de pisciculture en Pologne. Les proies faisaient entre 64 et 98 mm de longueur et étaient ouvertes par la méthode d'insertion du bec entre les valves (URBAŃSKA *et al.*, 2013).

### III.14.4. La Palourde japonaise

Au Royaume-Uni, la Palourde japonaise *Venerupis philippinarum* (figure 78) a été introduite à Poole Harbour en 1988 et s'est adaptée aux conditions du milieu (CLARKE *et al.*, 2019). Les Huître pie consomment les individus qui font entre 16 et 50 mm de longueur et négligent les plus petits. Tout comme pour la Coque, les oiseaux se concentrent sur les zones accueillant les plus hautes densités plutôt que les individus les plus rentables (O'CONNOR et BROWN, 1977 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1991) et sélectionnent les proies dites suboptimales, c'est-à-dire de taille intermédiaire, afin de réduire les risques de dommages au bec. Pour leur part, GODET (2008) puis GODET *et al.* (2009) relatent l'impact de la culture de Palourdes japonaises sur des zones à *Lanice conchilega* qui sont des habitats que l'Huître pie exploite sur les îles Chausey. Les banquettes à *Lanice* sont colonisées naturellement par des bivalves dont les Huître pie se nourrissent. Comme la mise en place de zones de culture de Palourdes compromet l'accès à cette ressource, l'Huître pie pourrait se mettre à exploiter les bivalves importés comme il le fait en Angleterre (CALDOW *et al.*, 2007b). Ces auteurs ont montré l'aspect bénéfique de cette introduction qui permet de réduire la mortalité hivernale des Huître pie. Sous l'effet du réchauffement climatique, l'espèce pourrait se répandre en Europe, ce qui donc serait favorable à l'Huître pie, mais pourrait aussi profondément modifier les communautés benthiques en place.



Figure 77 L'Anodonte chinoise *Sinanodonta woodiana* (<http://especes-exotiques-envahissantes.fr/espece/sinanodonta-woodiana/>).



Figure 78 La Palourde japonaise *Venerupis (Ruditapes) philippinarum* (<http://nature22.com/estran22/mol-lusques/lamellibranchesbis/bivalves3.html#philippinarum>).





### III.14. Ressources alimentaires occasionnelles

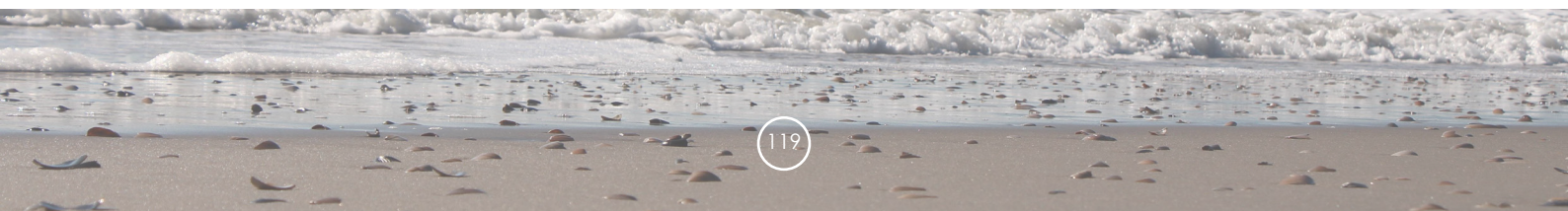
Les Huîtriers pie capturent également une large gamme d'espèces de manière occasionnelle. LE MAO (1994) relate la capture de Lançons en labourant le sable du bec et en enfonçant régulièrement celui-ci dans le substrat. L'oiseau obtient une capture par minute pendant 30 minutes environ. Ce comportement opportuniste s'explique par l'abondance de la proie.

Sur le Banc d'Arguin, Mauritanie, comme sur le littoral sénégalais (GUILLOU et DEBENAY, 1988), les Huîtriers pies consomment la Coque locale ou arche *Anadara senilis* (figure 79) en insérant le bec entre les deux valves et sans, apparemment, sélectionner la taille des individus. Le temps moyen

d'ouverture et de consommation est de 12 minutes et les oiseaux ouvrent en moyenne 1,6 de ces Coquillages par heure au cours de la marée basse, ou environ 22,6 individus par jour. La moitié de la chair est consommée par les prédateurs, principalement par les Goélands bruns *Larus fuscus* pendant la journée et les Pluviers argentés *Pluvialis squatarola* pendant la nuit. L'ingestion est estimée à 37,1 g de matière sèche sans cendres par jour, ce qui correspond à 848,8 kJ. Les oiseaux consomment 8 % de la quantité présente sur le site (SWENNEN, 1996). Cet auteur rappelle qu'une seule Arche peut peser jusqu'à 509 g, soit un poids équivalent à celui des Huîtriers pie.



**Figure 79** Tas de *Anadara senilis*, coquillage dont la chair est récupérée par les femmes sénégalaises pour la consommation, alors que les coquilles sont utilisées comme matériau pour les pistes, notamment © JEAN-MARIE DUPART.





DOMINGUEZ (1991) relate la capture d'Échinodermes (*Psammechinus miliaris*, **figure 80**). Pour 10 proies capturées, le temps moyen de manipulation est de  $60,7 \pm 7,89$  s et trois proies ont été abandonnées au bout de 5,3, 38,6 et 13,7 s. La méthode de consommation est identique à celle utilisée par le Tournepietre (*Arenaria interpres*) sur *Echinometra* (CRAMP et SIMMONS, 1983). Elle consiste à positionner l'Échinoderme, de taille égale à 30-50 mm avec l'orifice buccal sur le dessus et d'y pénétrer le bec de manière répétée pour en extraire les parties comestibles.

BRIGGS (1980) rapporte qu'un petit nombre d'oiseaux se nourrit également dans l'eau :

(i) en piquant continuellement et en se déplaçant lentement dans de l'eau peu profonde ;

(ii) en retournant des petites pierres avec le bec ou en les poussant sur les côtés et en piquant les organismes découverts ;

(iii) en maintenant le bec et une partie de la tête dans l'eau peu profonde et en enfonçant le bec de manière sélective ;

(iv) en se déplaçant droit devant avec le bec sous la surface et en l'agitant d'un côté à l'autre, puis en s'arrêtant et en piquant des proies. Le bec peut être tenu horizontalement ou verticalement ;

(v) en plongeant la tête et l'avant du corps sous l'eau quand la recherche s'effectue en eau plus profonde (de 10 à 15 cm) et en piquant les proies potentielles. Les Huîtres pie capturent de cette façon des *Plectoptera*, des *Emphemoptera*, des petits poissons *Phoxinus phoxinus*, une petite truite *Salmo trutta*, et une grenouille *Rana temporaria*.

BRIGGS (1980) a noté un mâle se nourrissant sur une carcasse de mouton, probablement à la recherche d'asticots de Diptères. Les jeunes de 8 à 30 jours se nourrissent également sur les bouses ouvertes par les adultes. Dans les terres, les Huîtres pie capturant des larves de *Tipula paludosa* sont au repos la nuit et s'alimentent entre 40 et 60 % de la période diurne. Le rythme d'ingestion est de 1,5 mg MSLC/s, ce qui est bas par rapport aux zones tidales (ZWARTS et BLOMERT, 1996).



**Figure 80** L'Oursin *Psammechinus miliaris* (<https://nature22.com/estran22/echinodermes/echino2.html#miliaris>).

Les Huîtres pie mangent occasionnellement des œufs et des poussins d'autres espèces (DEMENT'EV et GLADKOV, 1969), en particulier de laridés (CRAMP et SIMMONS, 1983) ou de canards. Pour cela les oiseaux tapent sur la coquille pour la casser et en extraire le contenu (JONES, 2008).

De manière anecdotique, VAN DIJK (2014) signale des Huîtres pie s'alimentant et nourrissant leurs jeunes avec du pain dans différentes localités des Pays-Bas, à proximité immédiate de milieux urbains, mais sans savoir ce que cela peut apporter aux oiseaux.

**Page suivante, Figure 81** Un adulte sur son territoire de reproduction en Islande © THÉRÈSE et GILLES DEGRYSE.









# 4

## Chapitre

# Acquérir les ressources alimentaires



### IV.1 Préambule

L'Huîtrier pie est, sans aucun doute, le limicole dont les aspects qualitatifs et quantitatifs de la prédation sont les mieux connus, en raison de l'intérêt qu'il a pu susciter en tant que compétiteur des pêcheurs sur les bancs de Coques communes exploités (DAVIDSON, 1967, 1968 ; HANCOCK, 1971, 1973 ; HANCOCK et URQUART, 1965 ; HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977), en Irlande (O'CONNOR et BROWN, 1977) ou en France (TRIPLET, 1984 ; TRIPLET *et al.*, 1998a ; SUEUR, 1987 ; ANNEZO et HAMON, 1989).

Les Huîtriers pie doivent disposer de suffisamment de ressources alimentaires pour survivre au cours

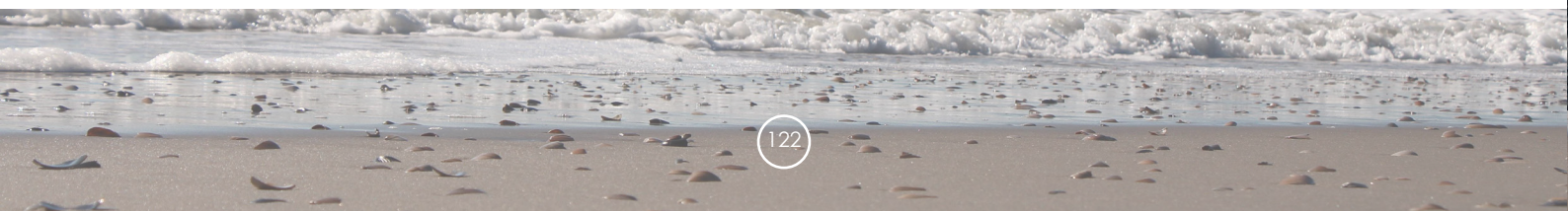
de l'hiver, en évitant la faim, la prédation et les maladies, pour pouvoir regagner les territoires de nidification et satisfaire aux premières dépenses énergétiques du début de la saison de reproduction. Ce chapitre discute des besoins en nourriture des oiseaux et des facteurs environnementaux qui affectent la manière dont ils satisfont ces besoins tout au long la saison de non reproduction, que par raccourci on dénomme généralement la saison hivernale, bien qu'elle se déroule de l'automne au début du printemps. Nous intégrons également les résultats d'études menées au cours de la saison de reproduction quand ils apportent des informations utiles sur le comportement des oiseaux.



### IV.2. Le choix d'un site d'hivernage et d'une zone alimentaire

Pour satisfaire ses besoins énergétiques, un Huîtrier pie va séjourner sur une zone d'hivernage, estuaire, baie, voire littoral sableux ou rocheux, qui lui assure le gîte et le couvert avec les meilleures chances de survie possibles jusqu'à la saison de reproduction suivante ou, pour les immatures, jusqu'à la maturité sexuelle. Les oiseaux

doivent privilégier les sites leur offrant suffisamment de ressources exploitables avec un risque de mortalité minimal. Une fois une zone alimentaire choisie, plusieurs facteurs semblent pris en compte pour identifier les espèces proies et leur exploitation, comme par exemple la dominance sociale de l'individu (LEOPOLD *et al.*, 1989).





Comme chez de nombreuses espèces de limicoles, les zones alimentaires coïncident avec les zones d'abondance des principales espèces proies et la densité d'oiseaux est liée à la densité des proies, en particulier de celles qui sont les plus rentables, par exemple les Coques communes de deuxième année (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977a ; RANDE et BARKHAM, 1981). Les oiseaux se concentrent et présentent les densités les plus élevées dans les zones de densités de proies supérieures à 100 par m<sup>2</sup> et supérieures à 80 g MSLC par m<sup>2</sup>. Bien que de premières études dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden aient suggéré que les Huîtres pie semblent préférer les zones qui sont découvertes plus de six heures par marée (SMIT et WOLFF, 1980), la modé-

lisation et le suivi GPS des oiseaux pendant la saison de reproduction ont mis en évidence une préférence pour des zones situées au bas de l'estran, avec une période courte de marée basse mais qui sont proches des zones de nidification. Les oiseaux ne s'éloignent ainsi que de 4 km de leur territoire de reproduction si des zones proches sont riches en proies (SCHWEMMER *et al.*, 2016). Les oiseaux se montrent ainsi normalement fidèles à leurs zones alimentaires notamment pendant les marées de vives eaux car pendant les marées de mortes eaux, les densités sont plus élevées sur les bancs de Moules communes et cela peut entraîner le déplacement des oiseaux afin d'éviter les interférences intra et interspécifiques (SITTERS, 2000).



**Figure 82** Le matériel nécessaire pour analyser la densité d'invertébrés dans un substrat meuble : un carottier et un tamis (photo GEMEL).



**Figure 83** Un rectangle permet de compter les Moules communes sur une petite surface et d'extrapoler ensuite au m<sup>2</sup> (Photo GEMEL).





Parce qu'il affecte la capacité des oiseaux à détecter et à capturer leurs proies et qu'il détermine l'abondance et la composition spécifique des invertébrés dont les oiseaux se nourrissent, le substrat a également son importance. Il conditionne leur capacité à pouvoir se déplacer et à détecter les proies. Dans le Wash, la densité d'Huîtriers pie en alimentation est corrélée positivement avec la surface des zones sableuses ainsi qu'avec la proportion de sable fin (63-125 $\mu$ m) dans le sédiment, et corrélée négativement avec la teneur en argile (20-63 $\mu$ m) (GOSS-CUSTARD et YATES, 1992 ; YATES *et al.*, 1993). Les plus fortes densités dans 27 estuaires du Royaume-Uni sont trouvées dans les sites les moins vaseux avec un haut niveau d'énergie des vagues et une forte exposition à la houle (VANER-MEN *et al.*, 2006). En France, malgré sa superficie, le golfe du Morbihan accueille peu d'Huîtriers pie car son substrat très vaseux n'est pas propice à leur recherche alimentaire (TRIPLET et MAHÉO,

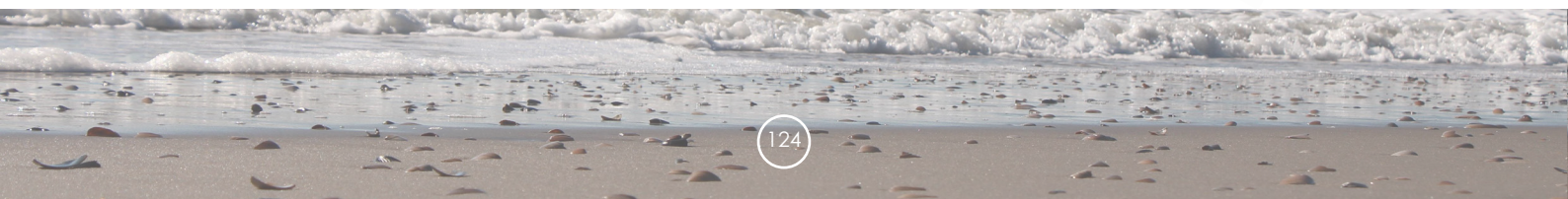
2000). Dans le golfe de Gabès (Tunisie), la densité est par contre positivement corrélée à la teneur en vase du sédiment et négativement corrélée avec la couverture algale (HAMZA, 2020). Un effet indépendant de la nature du sédiment sur la densité d'Huîtriers pie a été trouvé chez les consommateurs de Moules communes (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1981, 1982b) et de Coques communes (JOHNSTONE et NORRIS, 2000b). Dans cette dernière étude, les Huîtriers pie arrivant dans le Burry Inlet au début de l'hiver évitent les zones vaseuses où les Coques communes sont abondantes. Ils n'utilisent ces zones que quand les tempêtes hivernales ont lessivé la vase et qu'une grande quantité de biomasse de Coques communes devient soudainement disponible (JOHNSTONE et NORRIS, 2000b). La réponse agrégative des Huîtriers pie pour leurs proies a alors une forte importance sur les variations spatiales du taux de mortalité hivernale des Coques communes (SUTHERLAND, 1982c).



### IV.3. Densités sur les principales espèces proies

Comme chez de nombreuses espèces de limicoles, la densité d'Huîtriers pie est souvent dépendante de la densité numérique ou de la biomasse des proies les plus rentables (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977a ; RANDE et BARKHAM, 1981 ; SUTHERLAND 1982b, c ; ENS et CAYFORD 1996). Le **tableau XXVII** indique les densités d'oiseaux sur des zones avec différentes espèces proies et à différentes périodes de l'année, mais également les densités moyennes sur les zones d'alimentation les plus fréquentées. Dans ce dernier cas, les densités sont dix fois supérieures à celles calculées sur les surfaces totales, comme par exemple les 40 oiseaux/ha mentionnés en mer des Wadden (ZWARTS et DRENT, 1981 ; ENS et CAYFORD, 1996). Les différences ne sont pas dans les valeurs globales mais dans l'exploitation qui peut être faite des zones les plus favorables. BURTON *et al.* (2008) ont également exprimé les densi-

tés sur les côtes atlantiques de l'Europe de l'Ouest, hors zones estuariennes, et ont trouvé une densité exprimée par un nombre d'oiseaux au km égal à  $25,7 \pm 16,6$ .





**Tableau XXVII**

Densité (n par ha) sur différents sites et à différents moments de l'année. N'ont été retenues que les données pour lesquelles le protocole d'acquisition est connu. En effet, il existe des différences importantes dans les densités calculées sur l'ensemble d'un site (S), sur des parcelles de ce site (P) ou sur des surfaces (quadrats, Q) dont la surface est parfaitement connue.

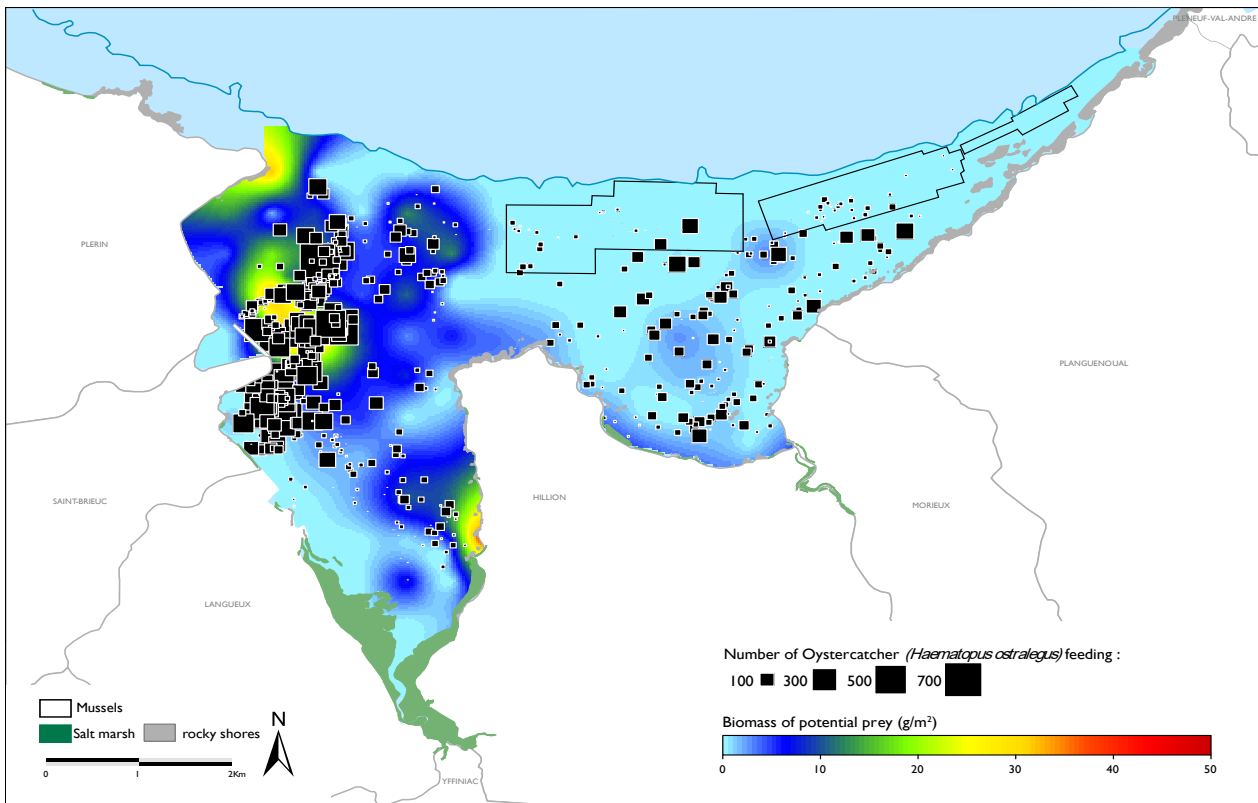
Habitat	Surface totale du site (S) ou parcelles (P) ou quadrats (Q)	Densité (n/ha)	Période	Année	Site	Références
Banc de Moules communes	P	0,7	Été	1994-1996	Dornumer Nacken, Allemagne	FRANK <i>et al.</i> , 1997 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc d'Huîtres (dense)	Q	4,2	Été	2007	Dornumer Nacken, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc de Moules communes	Q	219	Hiver		Estuaire de l'Exe (R.U.)	ENS et GOSS-CUSTARD, 1984
Banc de Moules communes	P	1,2	Automne	1993-1995	Dornumer Nacken, Allemagne	FRANK <i>et al.</i> , 1997 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc de Moules communes	Q	7,3	Automne	1993	Uthoerner Aussenwatt, Allemagne	SCHEIFFARTH <i>et al.</i> , 2007
Banc de Moules communes (récent)	P	32	Automne	1994	Neuharlingersieler Nacken, Allemagne	HILGERLOH <i>et al.</i> , 1997
Banc de Moules communes	Q	18	Hiver	1976/1977	Texel, Pays-Bas	ZWARTS et DRENT, 1981
Banc de Moules communes	Q	3,05-12,75	Hiver	1979	Oosterschelde, Pays-Bas	MEIRE et KUYKEN, 1984
Banc de Moules communes	Q	30	Hiver	1984	Oosterschelde, Pays-Bas	MEIRE, 1996a
Banc de Coques communes	Q	65 max	Hiver	1984	Oosterschelde, Pays-Bas	MEIRE, 1996a
Banc de Moules communes	Q	70 max	Automne-hiver	1986	Oosterschelde, Pays-Bas	MEIRE, 1996b
Banc de Moules communes avec Coques communes	Q	48 max	Année	1981/1982	Oosterschelde, Pays-Bas	MEIRE, 1996c
Banc d'Huîtres (peu dense)	Q	3,5	Eté	2007	Dornumer Nacken, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc d'Huîtres (dense)	Q	2,3	Automne	2007	Dornumer Nacken, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc d'Huîtres (peu dense)	Q	7,3	Automne	2007	Dornumer Nacken, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc d'Huîtres	?	2,6	Eté	2005	Uthoerner Aussenwatt, Allemagne	SCHIEK, 2010 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc d'Huîtres	?	1,3	Eté	2005	Oosterschelde, Pays-Bas	BAPTIST, 2005 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc d'Huîtres	?	1,2	Eté	2005	Oosterschelde, Pays-Bas	BAPTIST, 2005 in MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Tables d'élevage d'Huîtres (zones internes)	P	0,5-3,8	Janvier-février	2011	Dungarvan Harbour, Irlande	GITTINGS et O'DONOGHUE, 2015

**Tableau XXVII**  
- SUITE

Habitat	Surface totale du site (S) ou parcelles (P) ou quadrats (Q)	Densité (n/ha)	Période	Année	Site	Références
Tables d'élevage d'Huîtres (zones externes)	P	0,08-1,5	Janvier-février	2011	Dungarvan Harbour, Irlande	GITTINGS et O'DONOGHUE, 2015
Banc mixte d'Huîtres et de Moules communes	P	10,7 ± 2,3	Année	2010-2013	Mer des Wadden, Pays-Bas	WASER <i>et al.</i> , 2016
Banc de Coques communes	Q	2,17	Printemps	2007	Baltrum, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc de Coques communes	Q	6,21	Automne	2007	Baltrum, Allemagne	MARKERT <i>et al.</i> , 2013
Banc de Coques communes	P	0-50	Année	1977-1986	Côtes de la Frise, Pays-Bas	ZWARTS <i>et al.</i> , 1996i
Banc de Coques communes	Q	50-100	Hiver		Mer des Wadden	ZWARTS, 1981
Banc de Coques communes	Q	78-258	Hiver		Mer des Wadden	DAAN et KOENE, 1981
Vasières à Lanice	P	8,7-19,3	Automne	1994	Neuharlingersieler Nacken, Pays-Bas	PETERSEN et EXO, 1999
Banc de Coques communes		0,93 – 1,97	Hiver	2000-2011	Clonakilty Estuary, Royaume-Uni	LEWIS et KELLY, 2012
Banc de Moules communes	Q	60	Hiver	2009	Baie de Heist, Belgique	WILLEMS, 2010
Vasières à Lanice	Q	10	Hiver	2009	Baie de Heist, Belgique	WILLEMS, 2010
Estuaires France	S	<1	Hiver		France	TRIPLET et MAHÉO, 2000
Banc de Coques communes	Q	6,2-10,9 (moyen max 101)	Hiver	1989-1998	Estuaire de la Somme, France	TRIPLET, inédit
Zone sablo-vaseuse	S	1,45	Hiver	Avant 2005	Estuaire de la Somme, France	SUEUR et TRIPLET, inédit
Banc de Moules communes	P	24	Hiver	2001-2003	Estuaire de la Seine, France	TRIPLET <i>et al.</i> , 2005
Vasière	Q	115	Hiver	2001-2003	Estuaire de la Seine, France	TRIPLET <i>et al.</i> , 2002
Banc de Coques communes	P	4,5	Hiver		Baie des Veys, France	ELDER, 1993
Banc de Coques communes	P	3,2	Hiver		Baie du Mont-Saint-Michel, France	LEGENDRE, 1984
Banc de Coques communes	S	0,6 – 1 0,54 – 1,09	Hiver		Partie bretonne Partie normande Baie du Mont-Saint-Michel, France	LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU, 1994
Banc de Coques communes	P	2,5	Hiver		Traicts du Croisic	LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU, 1995
Banc de Coques communes	P	0,7	Hiver		Bassin d'Arcachon	LABOURG, 1986
Banc de <i>Cerastoderma edule</i> et <i>Mytilus galloprovincialis</i>	S	0,1	Hiver	2012-2013	Golfe de Gabès, Tunisie	HAMZA <i>et al.</i> , 2016
Banc de Coques communes <i>Anadara senilis</i>	P	4,9	Hiver	1986	Banc d'Arguin (Mauritanie)	SWENNEN, 1996



La méthode de krigeage permet désormais de définir sur une même carte, par des systèmes de représentation différents, la densité des proies et celle de leur prédateur. En baie de Saint-Brieuc (France), la distribution de l'Huîtrier pie est significativement dépendante de la biomasse totale (figure 84, PONSERO *et al.*, 2016).



**Figure 84** Distribution des Huîtriers pie en fonction de la biomasse des proies potentielles. Il apparaît clairement que la concentration d'Huîtriers pie est la plus importante sur les zones de biomasse élevée (d'après PONSERO *et al.*, 2016).



#### IV.4. Distribution selon l'âge et le sexe

La répartition et la densité des oiseaux sur les zones alimentaires ne doivent rien au hasard. Des différences ont ainsi été mises en évidence entre les adultes et les immatures, et entre les individus de sexes différents. Dans le Wash, des zones accueillent en majorité de jeunes oiseaux et des femelles et d'autres majoritairement des adultes et des mâles (DURELL et ATKINSON,

2004). L'examen de l'extrémité du bec des oiseaux capturés sur le site suggère que les inciseurs ne fréquentent pas les mêmes secteurs du Wash que les marteleurs. Il semble bien que les différences dans les régimes alimentaires et les méthodes de recherche alimentaire entre adultes et juvéniles et entre mâles et femelles déterminent une distribution disjointe des sexes (DURELL et ATKINSON, 2004).

Au sein d'une classe d'âge, le régime des deux sexes est souvent différent (**tableau XXVIII**). Par exemple, dans l'estuaire de l'Exe, 77 % des adultes qui consomment des Moules communes sont des mâles. À l'inverse, seuls 18 % des adultes consommateurs d'annélides sont des mâles.

**Tableau XXVIII** Pourcentage d'Huîtres pie mâles selon l'estuaire et leurs régimes alimentaires.  
Sources : a DURELL et GOSS-CUSTARD, 1996 ; b DURELL *et al.*, 1996a ; c DARE, 1977. \*données insuffisantes.

Site	Proies principales	Mâles (%)		
		Adultes	Immatures	Jeunes
	Moules communes	77	66	50
	Annélides	18	27	26
Burry inlet <sup>b</sup>	Moules communes	67	54	*
	Coques communes	45	33	*
Baie de Morecambe <sup>c</sup>	Moules communes	72	63	*
	Coques communes	41	*	*
	Annélides	24	*	*
Wash <sup>a</sup>	Coques communes	48	39	*
	Annélides	20	33	24

### III.1.4. Temps de capture et de consommation

Les consommateurs de Moules communes à l'état sauvage n'augmentent pas leur rythme d'ingestion selon les contraintes qui s'exercent sur eux. Des travaux importants réalisés dans la région du Delta (Oosterschelde), aux Pays-Bas, ont temporairement conduit à une forte réduction de la période de marée basse mais les Huîtres pie n'ont pas haussé leur rythme d'ingestion pour compenser le temps d'alimentation perdu (MEIRE, 1996b). De même, les consommateurs de Moules communes dans l'estuaire de l'Exe n'augmentent pas leur rythme d'ingestion après que des dérangements les ont empêchés de s'alimenter (URFI *et*

*al.*, 1996). Dans les deux cas, il est possible que les oiseaux maximisaient déjà leur rythme d'ingestion. Il semble que chez l'Huître pie, comme chez le Bécasseau maubèche *Calidris canutus*, la compréhension des mécanismes de détection des proies et de la capacité de leur exploitation exige qu'ils soient étudiés chez des oiseaux isolés dans un large éventail de densités de proies. Celles-ci ne sont possibles que chez des oiseaux captifs (DUIJNS *et al.*, 2014). Ce qui détermine l'asymptote dans la réponse fonctionnelle des Huîtres pie reste donc encore à élucider.





## IV.5. Rythme d'activité

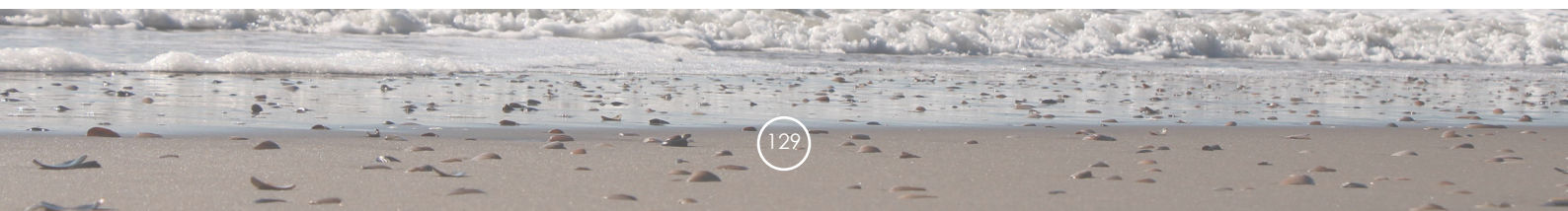
Le rythme d'activité est défini en pourcentages de temps consacré quotidiennement à différents types d'activités. Comme la plupart des limicoles s'alimentent la nuit, le terme jour, dans ce contexte, fait référence à une période de 24 h et non au temps qui s'écoule entre le lever et le coucher du soleil. Le pourcentage de temps consacré à la recherche alimentaire dépend des besoins journaliers des oiseaux, ainsi que de la quantité et de la masse organique et de la valeur énergétique des proies, en lien avec différents facteurs tels que la saison, les conditions météorologiques, le sédiment, l'intensité de la lumière, qui tous affectent la détectabilité et l'accessibilité des espèces proies. La nuit, les oiseaux qui insèrent leur bec entre les valves d'un mollusque se nourrissent sur les zones accueillant les Coques communes les plus grosses, plus faciles à détecter, quand elles sont entrouvertes, que les petites. Cela tient probablement au fait que les Coques communes deviennent plus vulnérables aux Huîtriers pie car dans l'obscurité elles ne peuvent détecter les variations de lumière qui annoncent l'arrivée d'un prédateur comme elles le font en journée (KRISTENSEN, 1957).

À marée basse, les oiseaux se nourrissent préférentiellement de proies intertidales, en particulier de bivalves (HULSCHER, 1996) et rejoignent leurs repaires à marée montante, avec une préférence marquée pour les repaires situés à proximité immédiate des zones d'alimentation. Lorsqu'ils n'ont pas satisfait leurs besoins énergétiques, des oiseaux peuvent s'alimenter sur les zones terrestres périphériques où ils trouvent des proies telles que les vers de terre.

Ce schéma général d'activité peut être modifié par un grand nombre de facteurs. L'influence du niveau du cycle tidal, des conditions météorologiques et de la présence d'autres oiseaux sur le rythme d'activité a été analysée à Lundy Island (Bristol Channel, Royaume-Uni) où, en période de reproduction,

les Huîtriers pie se nourrissent de patelles sur les substrats rocheux (GHOSH *et al.*, 2003). Un des éléments les plus marquants de cette étude est la proportion considérable de temps pendant lequel les Huîtriers pie sont inactifs. En moyenne, les oiseaux consacrent 85 % de leur temps à ne rien faire en apparence. En dehors du repos, les activités les plus fréquentes sont le soin au plumage, la recherche alimentaire, la vigilance et les querelles avec les autres oiseaux. Comme cela est généralement le cas, les Huîtriers pie sont plus actifs à marée basse qu'à marée haute. Dans ce schéma général, les oiseaux consacrent la plus grande partie de leur temps d'alimentation à marée descendante et montante plutôt qu'à marée basse. La quantité de temps consacrée aux activités de confort est particulièrement élevée à marée descendante et basse. La quantité de temps en vigilance est la plus élevée pendant les périodes d'étiage. La fréquence et le temps consacrés à des comportements agressifs diminuent quand la marée descend, probablement parce que les oiseaux sont plus dispersés.

Des facteurs indépendants du cycle tidal peuvent également impacter l'activité des oiseaux, comme, par exemple, le moment de la journée et les conditions météorologiques (GHOSH *et al.*, 2003). Pendant la saison de reproduction, les relations agressives se manifestent surtout chez les oiseaux territoriaux, notamment lorsqu'ils sont contraints à stationner dans une grande promiscuité sur un reposoir lors des marées hautes de vives eaux. De telles conditions augmentent le nombre d'intrusions territoriales, comme chez les Huîtriers pie reproducteurs de l'île de Schiermonnikoog aux Pays-Bas, où les tempêtes et les marées avec surcote forcent les oiseaux à se regrouper (D. HEG *in* GHOSH *et al.*, 2003). Sur l'île de Lundy, la quantité de temps consacrée à la recherche alimentaire augmente quand il pleut et quand la mer est agitée. Une explication possible est que les conditions météorologiques réduisent l'accès aux patelles,





de telle sorte que de plus longues périodes d'alimentation sont nécessaires pour obtenir la même quantité de proies (GHOSH *et al.*, 2003).

À Schiermonnikoog, la pluie conduit les annélides à s'enfoncer plus profondément dans le substrat, ce qui les rend moins accessibles, voire totalement inaccessibles aux Huîtres pie (DANKERS *et al.*, 1981). Ceci pourrait expliquer pourquoi, lors des fortes pluies, les Huîtres pie cessent de rechercher leur nourriture (D. HEG *in* GHOSH *et al.*, 2003). Par contre, les Huîtres pie prennent de plus grandes patelles sur des rochers humides et courent parmi les rochers dès que les vagues éclaboussent ces derniers afin de capturer les plus grandes proies (R. NAGARAJAN *in* GHOSH *et al.*, 2003).

Le besoin physiologique de se reposer pour digérer peut expliquer la phase d'inactivité qui contribue à la condition physique des oiseaux dans la mesure où les oiseaux ingèrent de la nourriture à un rythme plus élevé que ce qui peut être digéré. Cependant, le succès de capture de proies reste identique quel que soit le moment considéré (DAVIDSON, 1967).

HOCKEY (1981) puis FRANK (1982) ont également trouvé que les Huîtres de Moquin, en Afrique du Sud, s'alimentaient au bord de l'eau où les patelles sont les plus actives et où leurs coquilles n'adhèrent pas fortement au substrat. De ce fait, la pluie et les éclaboussures des vagues par gros temps sur l'île de Lundy peuvent rendre les patelles plus vulnérables aux Huîtres pie qui allongent leur temps d'alimentation pour exploiter cette ressource rentable aussi longtemps que possible.

Le temps moyen consacré à l'alimentation au cours d'une seule période de marée basse, généralement de jour, varie entre les études. Le suivi individuel par GPS a montré que les Huîtres pie de la mer des Wadden consacrent 3,7 à 6,5 heures par période de marée basse, à l'alimentation (VAN DER KOLK *et al.*, 2019a). En baie du Mont-Saint-Michel (figure 86), les Huîtres pie se nourrissent pendant 6 heures lors des journées de coefficient moyen de marée et 5 heures lors des forts coefficients (LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU, 1994). Le temps d'alimentation est de 4 à 5 heures en baie de Saint-Brieuc (ANNEZO et HAMON, 1989), de 3,5 à 4 heures



**Figure 85** La mesure du rythme d'activité requiert de rester de nombreuses heures à observer les Huîtres pie. Les observatoires réduisent la difficulté en permettant de rester en position assise dans un confort très relatif © JOHN Goss-CURTARD.

au cours d'une marée basse à Bonne Anse (France) (LUNAIS, 1975). Dans l'estuaire de la Somme, les Huîtres pie consacrent entre  $52,5 \pm 25,2$  et  $69,3 \pm 30,2$  % de la période diurne à s'alimenter (TRIPLET *et al.*, 2003a).

Les causes possibles de variations du temps consacré à la recherche alimentaire, et les conséquences sur la condition corporelle des oiseaux, ont été étudiées en mer des Wadden. En raison de la faible amplitude tidale localement, le temps disponible pour la recherche alimentaire varie d'un jour à l'autre en fonction de la force et de la direction du vent qui conditionnent le temps d'exposition et d'accessibilité (ZWARTS *et al.*, 1996i). Les tempêtes,





**Figure 86** La Baie du Mont-Saint-Michel, un des principaux sites d'hivernage de l'Huître pie en France © VINCENT SCHRICKE.

les surcotes et les pluies violentes peuvent réduire la durée de la période de marée basse, en particulier sur des sites comme la mer des Wadden où l'amplitude des marées est faible, comparativement, par exemple, aux estuaires de la côte ouest du Royaume-Uni. S'ils ne pouvaient s'alimenter pendant la journée, les Huîtres pie pourraient perdre jusqu'à 30 g ou 6 % de leur masse corporelle (ZWARTS *et al.*, 1996i). En réalité, la masse corporelle augmente avec le temps disponible pour la recherche alimentaire, de jour comme de nuit (ZWARTS *et al.*, 1996h). La faible augmentation de la masse à basse température suggère qu'il y a une sur-compensation, mais une diminution observée de la masse avec des vents forts suggère une sous-compensation associée à une diminution du succès alimentaire (ZWARTS *et al.*, 1996i).

La spécialisation alimentaire semble être le déterminant majeur de la variation individuelle du temps de recherche alimentaire et l'allocation spatio-temporelle de cette dernière. Les oiseaux qui re-

cherchent visuellement les annélides s'alimentent plus pendant la période diurne et complètent leur bol alimentaire quotidien dans les prairies quand les vasières sont peu découvertes (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1983). Les spécialistes des bivalves augmentent le temps de recherche alimentaire quand il fait froid, alors que le temps de recherche alimentaire des spécialistes des annélides diminue quand les prairies gelées deviennent inaccessibles. Ces résultats suggèrent que les spécialistes des annélides sont plus vulnérables pendant les hivers froids alors que les consommateurs de bivalves sont plus sensibles à la hauteur de la marée.

Le budget temps des Huîtres pie est parfois affecté par des changements imprévisibles dans leur environnement alimentaire, pour des raisons naturelles ou induites par les êtres humains. En empêchant les oiseaux de se nourrir, les dérangements liés aux êtres humains ou à des travaux d'aménagement côtier peuvent également affecter le temps disponible pour la recherche alimentaire



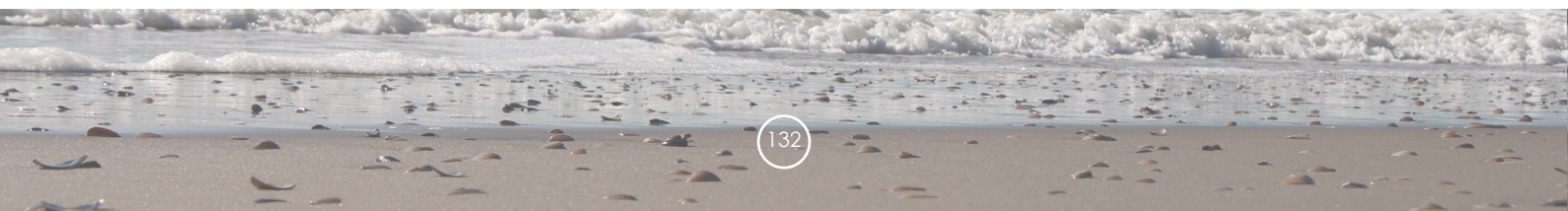
en période de marée basse. Les Huîtres pie ont deux options pour compenser le temps perdu. La première est de se déplacer, voire d'étendre la période de recherche alimentaire et la deuxième est d'augmenter leur rythme d'ingestion quand cela est possible.

Des oiseaux captifs se nourrissant sur une petite zone sablo-vaseuse étaient capables d'augmenter le rythme d'ingestion instantané (mg/s) afin de compenser le stress lié à une réduction de la phase alimentaire (SWENNEN *et al.*, 1989). Les Huîtres pie seraient capables de consommer de 1,8 à 2,2 mg MSLC/s ou 540 – 660 mg MSLC par période de 5 minutes pendant deux heures, ce qui représente 64 g de masse fraîche par heure. Il n'est cependant pas certain que les oiseaux sauvages se nourrissant de bivalves soient capables d'augmenter leur rythme d'ingestion instantané quand leur période de recherche alimentaire est réduite. Dans le milieu naturel, les oiseaux ne diminueraient pas les activités de nettoyage des plumes, ce qui indique que cette activité a une signification importante (URFI *et al.*, 1996).

À l'inverse, en conditions naturelles, les Huîtres pie de l'Oosterschelde, au sud-ouest des Pays-Bas, n'augmentent pas leur rythme d'ingestion de Coques communes quand la durée de la période de marée basse est réduite par la construction d'une digue anti-submersion, même si cela les conduit à n'obtenir que les deux tiers de leur consommation normale au cours d'un cycle tidal (MEIRE, 1996c). Il est possible que la différence vienne du fait de la captivité des oiseaux étudiés par SWENNEN *et al.*, en dépit des précautions prises pour que les conditions de recherche alimentaire soient les plus naturelles possibles. De plus, la différence entre ces deux études tient peut être aux très faibles densités de Coques communes présentes sur la zone étudiée par MEIRE, les oiseaux étant alors conduits à chercher à se nourrir à la vitesse maximale. Une étude similaire menée sur les consommateurs de Moules communes dans l'estuaire de l'Exe a aussi permis de montrer que, lorsque les Huîtres pie sont empêchés de s'alimenter pendant une heure sur les cinq heures potentielles, ils ne compensent pas par leur rythme d'ingestion, mais diffèrent leur période alimentaire jusqu'à ce que la source de dérangement s'éloigne (URFI *et al.*, 1996). Tout

comme pour le cas de l'Oosterschelde, ces résultats contrastent avec ceux obtenus sur des Huîtres pie captifs qui prennent des Coques. La réduction de temps dans l'expérience de SWENNEN *et al.* (1989) est très grande, passant d'une période disponible de 6 à 2 heures par cycle tidal. Si les oiseaux n'avaient pas augmenté leur rythme d'ingestion, ils auraient pu risquer de mourir de faim, ce que bien entendu les expérimentateurs n'auraient jamais accepté. Les Huîtres pie de l'estuaire de l'Exe n'étaient pas soumis à un tel risque et pouvaient simplement différer leur période d'alimentation plus tard au cours de la marée basse. Ces oiseaux n'ont donc pas besoin de prendre le risque de se blesser en capturant sans précaution des proies protégées par une coquille épaisse, alors que les Huîtres pie captifs n'ont pas d'autre choix que de le faire (URFI *et al.*, 1996). Les Huîtres pie peuvent étendre leur période d'alimentation en restant sur la zone alimentaire jusqu'au dernier moment, quand la marée montante les force à partir. Dans l'estuaire de l'Exe, par exemple, il est fréquent de voir des consommateurs de Moules communes rester sur les bancs jusqu'à ce que leurs pattes et leur abdomen soient mouillés par la marée.

Parfois, les oiseaux, immatures ou adultes, partent vers le reposoir avec la dernière proie capturée. Il s'agit généralement de Moules communes et de Coques communes, plus rarement de Tellines de la Baltique ou de proies au corps mou. La méthode la plus courante pour transporter un bivalve est de tenir une valve entre les mandibules (94 % des cas), le bivalve entier étant saisi par les 6 % restants (LEOPOLD *et al.*, 1985). Transporter de grands bivalves, tels que les Moules communes, peut induire un supplément d'énergie pour voler jusqu'au reposoir, en fonction de la taille et donc de la masse de la proie emportée et aussi de la distance à parcourir. Le coût de transport d'une Moule commune est inférieur au gain obtenu avec des Moules communes mesurant de 13 à 68 mm et des Coques communes mesurant de 21 à 40 mm, pour un transport sur une distance allant de 1,25 km à 6 km (LEOPOLD *et al.*, 1985). Ainsi, pour les Moules communes, le transport coûte 0,214 à 0,594 kJ pour des proies apportant 8,675 à 10,845 kJ. Que les oiseaux transportent des proies jusqu'au reposoir parce qu'ils n'ont pas obtenu tout ce dont ils avaient be-



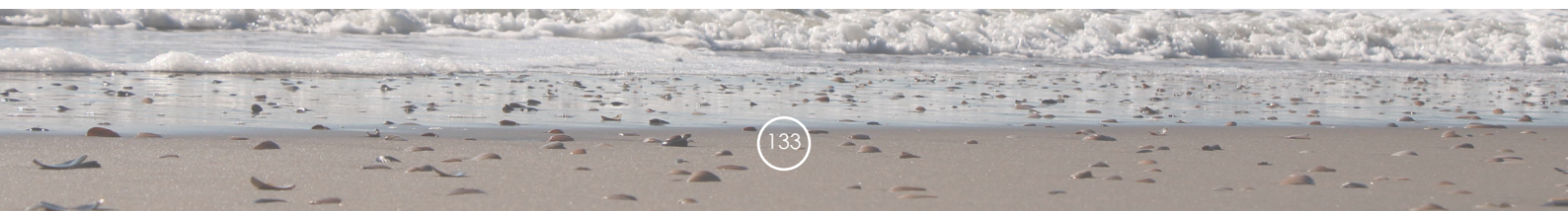




soin au cours de la marée basse est confirmé par le fait que le transport est plus fréquent à de basses températures et quand la période de marée basse est courte, facteurs qui, respectivement, augmentent leurs besoins énergétiques mais réduisent le temps disponible pour les satisfaire. La fréquence de transport est réduite lorsque le vent souffle fort, avec une augmentation probable du coût du transport. 1,3 tonne correspondant à 350 000 coquilles sont ainsi transportées chaque année sur un grand reposoir (LEOPOLD *et al.*, 1985). À titre anecdotique, les fragments de coquilles s'incorporent au substrat mais, au moins pour ce qui concerne les Moules communes, ces fragments se désagrègent rapidement en fines aiguilles de carbonate (TREVIN et WELSH, 1976). Les Huîtres pie, en mer de Wadden néerlandaise produisent approximativement  $10\,000 \cdot 10^3$  kg de débris coquilliers chaque année (CADÉE, 1989, 1995).



**Figure 87** Un Huître pie adulte transportant le reste d'une proie  
© STÉPHANE BRKIC.





## IV.6. S'alimenter de jour et de nuit

Lorsque les Huîtriers pie ne parviennent pas à prendre suffisamment de nourriture pendant la journée, ils se nourrissent également la nuit. SUTHERLAND (1980) a montré que la nuit leur succès de capture était deux fois moins important que pendant la période diurne. C'est pour cette raison peut-être que l'Huîtrier pie, tout comme le Vanneau huppé *Vanellus vanellus*, montre un comportement périodique en fonction de la lune dans le choix d'une stratégie alimentaire (HEPPLESTON, 1971 ; MILSON, 1984 ; SITTERS, 2000). SITTERS (2000) a mis en évidence une corrélation positive entre le rythme d'ingestion et la lumière chez les marteleurs dorsaux, qu'elle soit d'origine artificielle ou liée à la lune.

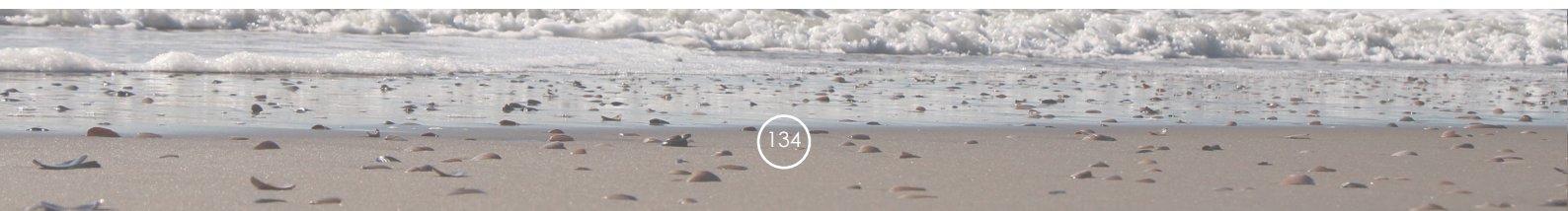
Cependant, la recherche alimentaire nocturne n'est pas systématique dans tous les sites et les études sont parfois contradictoires sur l'importance du succès de la recherche de nourriture nocturne (HULSCHER, 1996). Ainsi, GOSS-CUSTARD *et al.* (1977b) n'ont pas pu mettre en évidence l'alimentation nocturne dans le Wash et celle-ci est probablement réglée par les conditions locales.

Tous les oiseaux ne sont pas affectés par les changements des conditions alimentaires qui prévalent entre le jour et la nuit. Dans l'estuaire de l'Exe, les éléments suivants favoriseraient l'alimentation nocturne : la réduction des dérangements par les êtres humains et les prédateurs, l'impact moindre du cleptoparasitisme interspécifique et, pour les dominés, l'impact moindre du cleptoparasitisme intraspécifique (avec probablement une réduction de l'impact des interférences). De ce fait, la recherche alimentaire nocturne pourrait apparaître comme plus sûre et plus prédictible que la recherche alimentaire diurne. Ces facteurs ont une importance primordiale et signifient que les Huîtriers pie dans l'estuaire de l'Exe devraient toujours choisir de se nourrir la nuit, étant donné cette opportunité, en dépit des désavantages liés aux différences de

rythme d'ingestion.

Au Royaume-Uni, le seul prédateur réellement inquiétant pour les Huîtriers pie dans les estuaires est le Faucon pèlerin *Falco peregrinus* (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b). Ainsi, les oiseaux de l'estuaire de l'Exe réagissent fortement à l'approche d'un Pèlerin (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b) ; une telle réaction suggère qu'éviter ce prédateur est important dans les choix alimentaires de l'Huîtrier pie.

Si les dérangements, le risque de prédation et le cleptoparasitisme sont réduits, la rentabilité apparaît comme un élément hautement significatif déterminant quand les limicoles décident de se nourrir. Chez les marteleurs ventraux, les rythmes d'ingestion diffèrent peu entre le jour et la nuit, mais avec le changement de méthode (de la vue au toucher) et l'allongement du temps de manipulation, la recherche alimentaire nocturne a un coût probable plus élevé d'un point de vue énergétique. De ce fait, les marteleurs ventraux peuvent préférer se nourrir de jour. Pourtant, si l'on ajoute à ce coût celui de l'impact du dérangement, du risque de prédation et du cleptoparasitisme, ces Huîtriers pie devraient être indifférents au jour et à la nuit voire devraient se nourrir la nuit. Les marteleurs dorsaux présentent des rythmes d'ingestion plus élevés le jour que la nuit et ont des rythmes particulièrement faibles les nuits noires. Ils ont comme les marteleurs ventraux des temps de manipulation plus élevés la nuit ; toutefois, comme ils localisent leurs proies à la vue aussi bien le jour que la nuit, leur temps de recherche nocturne, à peine plus long que le diurne, entraîne un surcoût énergétique limité. Les inciseurs, avec leur plus haut rythme d'ingestion diurne à l'automne et nocturne en hiver, auraient la latitude de faire varier leur stratégie de recherche alimentaire de jour ou de nuit au cours de la saison de non-reproduction, leurs temps de manipulation étant similaires dans l'un et l'autre cas. Cependant, le coût énergétique de la localisation tactile d'une proie la nuit, com-







**Figure 88** Lorsqu'il faut travailler le soir ou la nuit, un affût monté sur une barque peut devenir une véritable planche de survie en cas de problème © JOHN GOSS-CUSTARD.

paré à celui de sa localisation à la vue le jour, peut faire pencher la balance en faveur d'une activité diurne, bien que ce choix puisse être contrebalancé par les coûts supplémentaires engendrés par le dérangement, la prédation et le cleptoparasitisme. Il semble peu probable que les Huîtres pie de l'estuaire de l'Exe se comportent conformément à l'une ou l'autre des deux autres hypothèses résumées dans le **tableau XXIX**. L'hypothèse de se nourrir quand cela est possible n'est applicable que dans un environnement où les opportunités sont aléatoires, restreintes de manière imprévisible par l'activité de prédateurs ou des manifestations humaines, par le vent et ses effets sur le niveau d'eau, par exemple. Peu de dérangements sont enregistrés la nuit. De jour, les dérangements multiples et fréquents n'ont qu'un impact de courte durée sur les oiseaux qui se nourrissent ; la durée d'interruption de leur quête alimentaire est généralement inférieure à 10 minutes. L'amplitude ti-

dale de l'estuaire est relativement grande (environ 4,5m) et donc le vent et la pression exercée sur la hauteur de la marée ne sont généralement pas assez forts pour affecter l'accès aux bancs de Moules communes. Il semble également que l'hypothèse « s'alimenter de jour et de nuit pour éviter le risque lié au poids », ne s'applique pas aux Huîtres pie qui se nourrissent dans les estuaires du nord-ouest de l'Europe en général, car ils ne semblent pas avoir besoin d'éviter de tels pics. Comme cela a été discuté plus haut, les Huîtres pie qui ont un processus de digestion d'environ 0,65 mg MSLC/s, se nourrissent au cours de la plus grande partie du cycle tidal et ont une capacité de stockage de 11,92 g MSLC ou 80 à 85 g de chair humide. Quand ils volent vers le reposoir, la capacité de stockage de la plupart des oiseaux est atteinte, avec de la chair remplissant parfois l'œsophage jusqu'au bec (DARE et MERCER, 1973).

**Tableau XXIX**

Synthèse des hypothèses sur le rôle de la recherche alimentaire nocturne chez les limicoles (SITTERS, 2000). Ces hypothèses concernent l'ensemble des limicoles et non le seul Huître pie. La dernière hypothèse est essentiellement applicable aux petits limicoles les plus vulnérables face à un prédateur.

Hypothèse	Arguments qui confirment l'hypothèse
<b>Choix pour la période diurne</b>	Maximiser le temps de recherche alimentaire pendant la marée basse de jour et minimiser le temps d'alimentation pendant la marée basse de nuit.
<b>Choix pour la période nocturne</b>	Maximiser le temps de recherche alimentaire pendant la période de marée basse de nuit et minimiser le temps d'alimentation pendant la période de marée basse de jour.
<b>Indifférence</b>	Rechercher des proies indifféremment au cours des marées basses de jour et de nuit. Augmenter le temps consacré à l'alimentation de jour et de nuit quand la demande énergétique augmente
<b>Se nourrir aussi souvent que possible</b>	Rechercher des proies le jour et la nuit chaque fois que cela n'est pas empêché par l'activité de prédateurs, un dérangement, des changements imprévisibles du niveau d'eau ou des mauvaises conditions météorologiques.
<b>S'alimenter de jour et de nuit pour éviter le risque lié au poids</b>	Répartir les pics d'alimentation entre les périodes de marée basse de jour et de nuit pour éviter les pics de poids corporel.



La vitesse de digestion fournit une limite à la quantité totale de nourriture qui peut être consommée au cours d'une période de marée basse de jour comme de nuit. Elle est inférieure aux besoins nécessaires à l'Huîtrier pie qui, pour maintenir sa condition corporelle sur 24 h (ZWARTS *et al.*, 1996h), doit se nourrir au cours de deux périodes successives de marée basse et donc de jour mais aussi de nuit, une grande partie de l'année. Il n'y a qu'aux beaux jours, lorsque la durée du jour est assez longue pour éclairer le déroulé de deux périodes de marée basse qu'il peut se passer de prospections nocturnes. Des points restent à éclaircir : les temps de recherche alimentaire diurne et nocturne sont-ils équivalents ? les oiseaux préfèrent-ils s'alimenter dans l'obscurité ou de jour ou n'ont-ils aucune préférence ? McNEIL *et al.* (1992) ont proposé deux hypothèses pour le rôle que la recherche alimentaire nocturne joue dans les stratégies alimentaires des limicoles :

(i) *l'hypothèse « supplémentaire »* qui définit que se nourrir de nuit se produit quand la recherche alimentaire diurne est inadéquate pour satisfaire aux besoins ;

(ii) *l'hypothèse de la préférence* qui définit que les oiseaux s'alimentent la nuit parce que cela leur fournit des opportunités rentables et sécurisées.

Ces hypothèses se rapportent à ce qui se passe la nuit, mais ce qui se produit de jour est tout aussi important. De ce fait, il est proposé que « l'hypothèse supplémentaire » soit définie comme le choix pour l'hypothèse de jour (c'est-à-dire, s'alimenter de jour, et compléter la nuit si nécessaire) et « l'hypothèse de la préférence » est définie comme celle du choix de la nuit (c'est-à-dire, s'alimenter de nuit et compléter de jour si nécessaire). Dans ce contexte, le terme « choix » désigne l'option prise par un oiseau dans son environnement. Il peut être influencé par une grande variété de facteurs allant de la disponibilité en proies jusqu'à l'activité des prédateurs et les dérangements liés aux activités humaines. Pour cette raison, les études sur les stratégies alimentaires des limicoles en captivité peuvent souvent avoir une portée limitée.

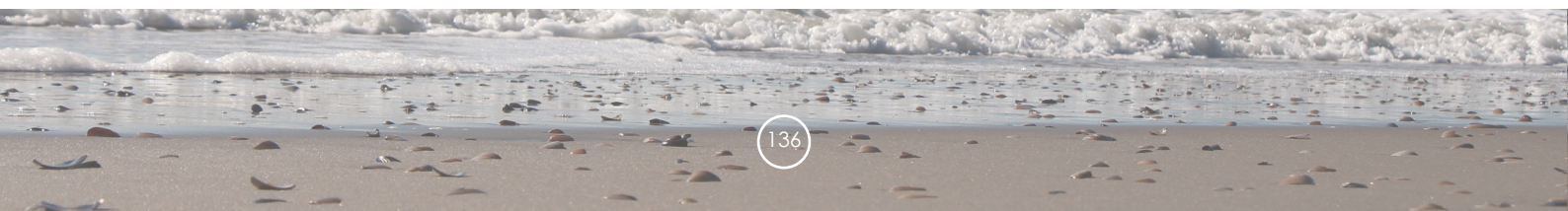
McNEIL *et al.* (1992) étayaient ces deux hypothèses par des preuves, mais sont-elles les seules perti-

nelles ? Cette vision repose sur le présupposé, qui peut ne pas être exact, que les différences entre la recherche alimentaire de jour et de nuit sont d'une importance primordiale. Il est concevable que pour certains limicoles, dans certaines conditions, il y a peu ou pas du tout à choisir, en matière de valeur adaptative, entre rechercher sa nourriture de jour et de nuit. Ceci peut s'appliquer à la fois aux limicoles dont la méthode de recherche alimentaire et la capacité à localiser et à manipuler des proies ne sont pas significativement affectées par des différences jour/nuit et également à ceux pour lesquels il existe une marge ténue entre les avantages et les inconvénients à rechercher sa nourriture de jour et de nuit. De ce fait, une troisième hypothèse a été testée chez l'Huîtrier pie :

(iii) *l'hypothèse d'indifférence.*

Il est également concevable que certains limicoles, bien que non indifférents aux changements jour/nuit puissent avoir des stratégies de recherche alimentaire pour le jour et pour la nuit. Le cas se présente dans deux types de circonstances tout à fait différentes, conduisant à deux hypothèses. La première (iv) est de rechercher à s'alimenter chaque fois que cela est possible. Dans un environnement non prévisible, il peut être avantageux pour un limicole de rechercher des proies dès que s'offre une occasion sur le fait que l'opportunité suivante peut être perdue ou compromise par un dérangement, de mauvaises conditions météorologiques, ou encore l'irruption de prédateurs ou de cleptoparasites. Une deuxième raison (v) pour une stratégie de recherche alimentaire de jour et de nuit est d'éviter une perte de fitness causée par une surconsommation alimentaire à des périodes préférentielles. Ici, la perte de vitesse nécessaire pour échapper à un prédateur et les coûts énergétiques d'une surcharge pondérale peuvent être des considérations essentielles (WITTER et CUTHILL, 1993 ; WITTER *et al.*, 1994 ; GOSLER *et al.*, 1995).

Au sein d'une population, il peut y avoir des différences dans les stratégies de recherche alimentaire de jour et de nuit en raison de l'efficacité et du comportement individuel. Un individu qui se nourrit avec succès à ses heures préférentielles peut ne pas se nourrir du tout ou se nourrir moins à des périodes moins préférentielles, en décalage avec d'autres individus moins performants (SITTERS, 2000). ZWARTS *et al.* (1996i) ont constaté, pour leur part, que les







Huîtres pie se nourrissant de *Macoma balthica* et de *Scrobicularia plana* commencent à se nourrir la nuit quand ces deux bivalves s'enfoncent plus profondément dans le sol à l'automne.

La saisonnalité est également à prendre en considération dans le rythme alimentaire. Dans la mer des Wadden, les oiseaux peuvent acquérir suffisamment de ressources énergétiques pendant la période diurne au cours de l'été mais plus ensuite, en raison de la diminution des ressources et de l'augmentation de leurs besoins des oiseaux (ZWARTS *et al.*, 1996h).

De plus, le rythme d'ingestion sans interférence (IFIR) varie entre les individus, certains oiseaux étant plus efficaces que d'autres. Dans le même temps, l'interférence intraspécifique affecte les individus sans que l'IFIR soit en cause (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1988, STILLMAN *et al.*, 1996b). Les oiseaux dominants peuvent bénéficier de gains énergétiques tandis que leurs victimes souffrent de pertes énergétiques (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984 ; GOSS-CUSTARD et DURELL, 1988). Tant l'IFIR que les taux d'interférence peuvent être différents la nuit et cela peut conduire à des différences dans les stratégies alimentaires individuelles développées de jour ou de nuit. Un individu dominé qui est efficace pour localiser et manipuler une proie, par exemple, peut choisir de se nourrir de nuit s'il risque moins d'interférences.

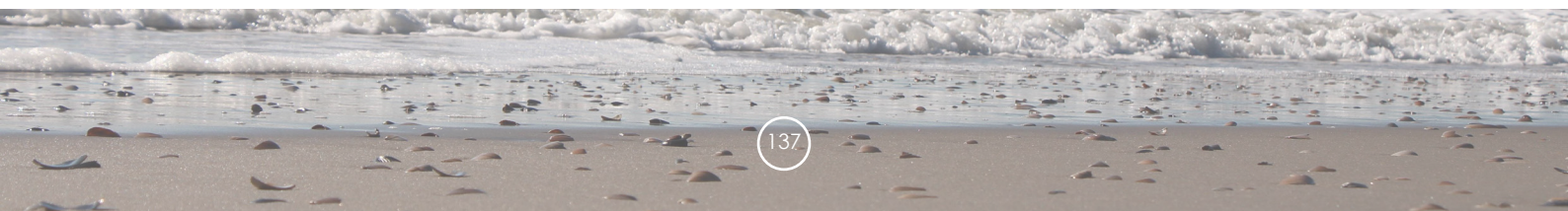
En utilisant un intensificateur de lumière et des enregistrements vidéo, SITTERS (2000) a comparé le comportement alimentaire et le rythme d'ingestion de l'Huître pie, de jour et de nuit, en suivant des oiseaux qui utilisent les trois méthodes principales de recherche alimentaire pour capturer des Moules communes dans l'estuaire de l'Exe. Sur la base de la comparaison jour - nuit entre ces oiseaux, SITTERS est arrivé aux conclusions que les trois groupes d'oiseaux ont des stratégies remarquablement différentes. Ceci peut conduire chaque groupe à des choix différents comme celui de s'alimenter plus de jour ou de nuit ou de s'alimenter pendant des périodes équivalentes ou adopter une des autres hypothèses définies dans le **tableau XXIX**.

ZWARTS et DRENT (*in* SMIT et WOLFF, 1981) suggèrent que le rythme d'ingestion de Moules communes pendant la nuit n'est pas égale que la moitié de celui atteint pendant la journée, valeur sensiblement identique à la réduction de l'efficacité alimentaire des oiseaux

consommateurs de Moules communes dans l'estuaire de l'Exe (DURELL *et al.*, 2007 ; GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987a). ZWARTS et DRENT (1981) trouvent un rythme d'ingestion nocturne égal à 42 % de la valeur diurne sur les bancs de Moules communes.

Les Huîtres pie passent d'une détection visuelle des proies pendant la journée à une détection tactile la nuit et, ce faisant, les Coques communes consommées sont de plus petite taille, et capturées à un rythme inférieur à celui qui prévaut pendant la journée (SUTHERLAND, 1982c). Leur succès de capture serait ainsi moitié moindre que celui des oiseaux qui s'alimentent par recherche visuelle pendant la période diurne. En revanche, les Huîtres pie auraient un rythme d'ingestion de Coques communes semblable de jour comme de nuit (HULSCHER, 1976). Pour cet auteur, les oiseaux s'alimentant par sondage sur des zones de haute densité de Coques communes consommeraient des proies à un rythme plus rapide que les oiseaux recherchant leurs proies visuellement pendant la période diurne. Cependant, cet auteur a montré que les Huîtres pie se nourrissent la nuit sur des densités élevées de Coques communes détectées au toucher consomment leurs proies à un rythme plus élevé que les oiseaux cherchant leurs proies à vue le jour, ce qui est contradictoire avec d'autres études. La nuit, à une densité de 40 Coques communes par m<sup>2</sup>, trop peu sont trouvées au toucher et même à une densité de 150 Coques communes/m<sup>2</sup>, la méthode reste peu performante.

La localisation par sondage des Tellines de la Baltique est plus rapide le jour que la nuit, en utilisant la même méthode (HULSCHER, 1982). En supprimant expérimentalement les manifestations de surface de ces bivalves, l'auteur a montré que le succès de capture diurne devenait comparable à celui qui caractérise la nuit. Ceci suggère bien que les oiseaux utilisent, de jour, ces manifestations de surface pour orienter leur recherche. La nuit, ils doivent ajuster leur comportement parce qu'ils ne peuvent pas distinguer toutes celles-ci. Ils se nourrissent ainsi par détection visuelle des proies pendant la journée et peuvent adopter une stratégie tactile la nuit (GOSS-CUSTARD, 1970 ; HULSCHER, 1976 ; SUTHERLAND, 1980 ; McNEIL et ROBERT, 1988 ; ROBERT et McNEIL, 1989).





Si, au cours de la période diurne, les oiseaux cherchent les Coques communes en piquant le sol, et voient probablement leurs manifestations de surface, la nuit, ils inclinent le bec selon un angle d'environ 70°, et marchent en le plantant 1 à 2 cm dans le substrat et en faisant des mouvements de multi-piquage. Lorsqu'il touche une Coque, l'Huïtrier pie s'efforce d'introduire aussi vite que possible le bec entre les deux valves. En période diurne, à des densités de 13 à 40 Coques communes/m<sup>2</sup>, les piquages et les multi-piquages sont utilisés. La technique du multi-piquage est une application de l'hypothèse de la recherche au hasard. HULSCHER (1976) émet l'hypothèse que le nombre de proies par unité de temps ne diffère pas entre le jour et la nuit sur un oiseau captif qui se nourrit de Coques communes. Par contre, les oiseaux qui cherchent les Tellines de la Baltique au toucher vont plus vite de jour que de nuit, même s'ils utilisent la même technique de

recherche de proies (HULSCHER, 1982).

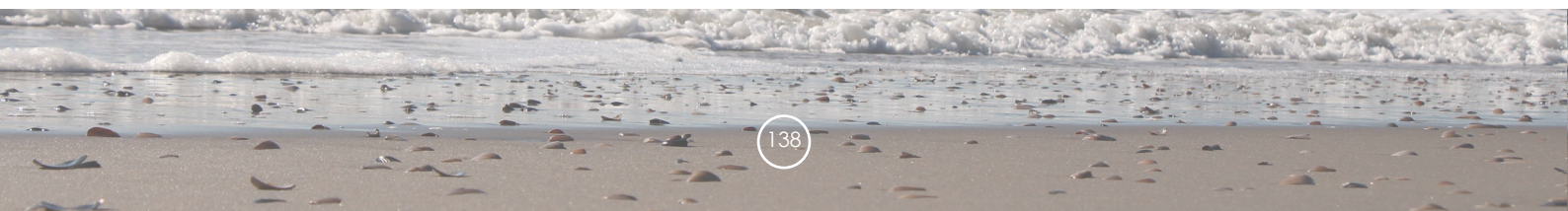
Le succès de capture des oiseaux captifs en été, au cours de la période nocturne, n'est que légèrement inférieur à celui de la période diurne (0,86) quand la nourriture est disponible en permanence. Quand la nourriture n'est disponible que 5 à 7 h 30 le jour et la nuit, le rythme nocturne de capture est 1,45 fois plus élevé que pendant la journée (HULSCHER, 1974). Les oiseaux sont informés de l'orientation des Coques communes dans le substrat grâce aux marques laissées sur le sol, visibles de jour. L'oiseau a donc plus de chances d'insérer précisément le bec entre les deux valves quand il attaque, afin de couper les muscles adducteurs. Ceci explique que de jour les Huïtriers pie mettent moins de temps à ouvrir et à consommer une proie que la nuit (HULSCHER, 1976).



## IV.7. S'alimenter selon le rythme tidal

À l'automne, les ressources alimentaires des Huïtriers pie sont généralement abondantes, la rentabilité des proies est élevée et les besoins énergétiques des oiseaux sont relativement bas. En dehors d'une ou deux exceptions surprenantes et encore non comprises (ENS *et al.*, 2015), les oiseaux obtiennent sans trop de difficultés la ration quotidienne qui leur est nécessaire à cette période de l'année. En général, ils restent sur le reposoir au cours de la marée haute et ne rejoignent les vasières intertidales qu'une fois découverts les plus bas niveaux de l'estran. Les besoins énergétiques des oiseaux augmentent au cours de l'hiver alors que dans le même temps diminuent la rentabilité et la masse de leurs proies principales. À cette période de l'année, les Huïtriers pie gagnent les zones alimentaires plus tôt avec la marée descendante et s'y attardent plus longtemps qu'en automne (HEPPLESTON, 1971a ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977b, 2019a). Ils gagnent progressivement les bas niveaux pour deux raisons. La première est que, comme les sédiments s'assèchent quand la marée reflue, le rythme d'ingestion diminue. Pour les

consommateurs de Coques communes, le sédiment peut être plus difficile à refermé et/ou les Coques communes ayant refermées leurs valves pour éviter la dessiccation, elles deviennent moins vulnérables aux attaques des Huïtriers pie, en particulier des inciseurs. L'autre raison est que les Coques communes aux plus bas niveaux de l'estran sont à la fois plus grandes et, pour une même longueur, plus charnues et donc plus rentables pour les Huïtriers pie que leurs congénères vivant plus haut sur l'estran. Les deux hypothèses sont illustrées par les données de SUTHERLAND (1982b), et confirmées par les données obtenues sur les consommateurs de Coques communes dans l'estuaire de l'Exe (J. D. GOSS-CUSTARD, information non publiée). Des faits similaires sont relevés chez les consommateurs de Moules communes car ces bivalves contiennent, à taille égale, plus de chair en bas d'estran qu'en haut estran. Comme les Coques communes, les Moules communes ferment leurs coquilles après la marée descendante, pour éviter la déshydratation et le risque d'être facilement consommées par les oiseaux (GOSS-CUSTARD, 2017b).







## IV.8. Exploiter la période de marée haute

---

Lorsque les zones d'alimentation sont submergées par la marée, les limicoles en général, et les Huîtriers pie en particulier, se regroupent sur des surfaces réduites non atteintes par les flots, les reposoirs. Quatre éléments conditionnent l'utilisation de ceux-ci (BEAUCHAMP, 1999 ; ROGERS, 2003 ; REHFISCH *et al.*, 2003) :

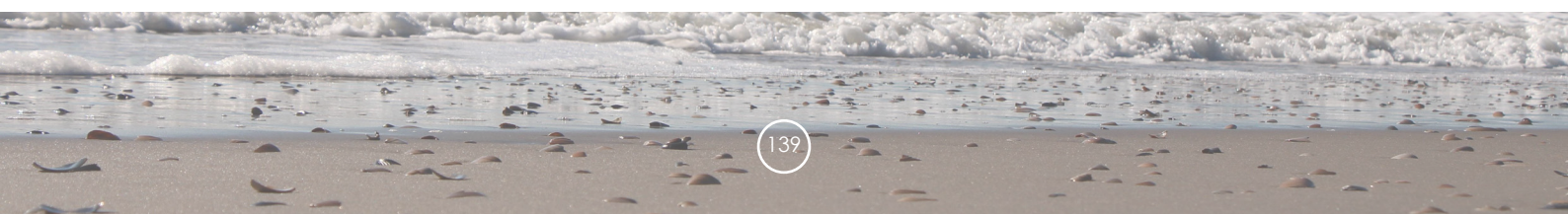
- (i) l'abri par rapport aux vagues et au vent ;
- (ii) la proximité des zones alimentaires ;
- (iii) l'absence ou la faible importance des dérangements ;
- (iv) la faible probabilité, pour les oiseaux, de subir la prédation.

Localement, comme dans les traicts du Croisic (LE DRÉAN-QUÉNECH'DU et MAHÉO, 1997 ; LE DRÉAN QUÉNECH'DU *et al.*, 1997), les zones refuges de marée haute varient selon que la chasse est ouverte ou fermée, certains reposoirs n'étant utilisés qu'en l'absence de dérangements. Les Huîtriers pie sont fidèles à leur reposoir à chaque marée et chaque saison hivernale (REHFISCH *et al.*, 1993, 1996 ; BATTLE, 1996 ; SYMONDS et LANGSLOW, 1986). La plupart des oiseaux utilisent le même reposoir pendant plusieurs semaines ou plusieurs mois consécutifs (SWENNEN, 1984), voire pendant plus d'un siècle (TRIPLET, 1984).

Les reposoirs se trouvent généralement au plus près des zones alimentaires ; rares sont ceux qui existent à l'intérieur des terres (STOCK *et al.*, 1987b). Il existe une corrélation positive entre la

taille du reposoir et la taille des vasières adjacentes (SWENNEN, 1984). À partir d'oiseaux suivis par GPS, BAKKER *et al.* (2021) ont montré qu'il n'existait pas de relation bien définie entre les quantités de proies présentes dans les vasières et les effectifs stationnant sur les reposoirs contigus. Par contre, à une plus grande échelle, au niveau d'une unité tidale, cette relation existe, en particulier avec les bancs de Coques communes. Le choix du site d'hivernage est probablement l'élément qui conditionne cette relation. Comme les oiseaux ne sont pas territoriaux en hiver, ils peuvent se reposer ensemble à de hautes densités, ce qui leur procure une certaine protection contre les basses températures et le vent, notamment lors des vagues de froid, et contre la prédation.

Dans le Burry Inlet (Pays de Galles), les oiseaux quittent le reposoir deux heures après la marée haute et gagnent directement les premières zones exondées (DAVIDSON, 1967, 1968). Plus de 80 % des déplacements d'Huîtriers pie observables entre les reposoirs au cours d'une année sont ainsi limités à un seul changement de reposoir (REHFISCH *et al.*, 1996). Si l'emplacement du reposoir dépend de la proximité des zones alimentaires, il dépend aussi de la direction et de la force du vent soufflant au moment du stationnement des oiseaux qui doivent pouvoir digérer les proies qu'ils ont prises en évitant au maximum les pertes d'énergie. Le temps passé au repos dépend de l'amplitude des marées qui peut se mesurer par le coefficient de montée des flots ( $r = 0,778$ ,  $n = 34$  ;  $P < 0,0001$  ; TRIPLET, inédit). STOCK *et al.* (1987b) ajoutent qu'en périodes de mortes eaux, des reposoirs sont définis sur des vasières.











**Page précédente :**

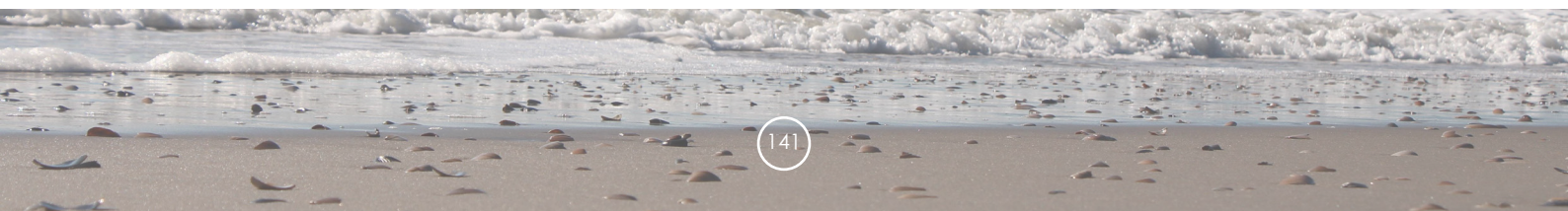
**Figure 89 :** Agitation sur le reposoir. À marée montante et descendante, de nombreux oiseaux ne sont pas encore ou ne sont plus au repos en raison de l'impérative nécessité de partir se nourrir © ALAIN PONSÉRO.

**Figure 90 :** Les Huîtres pie sont en état de vigilance sur le reposoir en raison d'un risque de dérangement © ALAIN PONSÉRO.

**Figure 91 :** Les Huîtres pie quittent leur reposoir de marée haute, dans l'estuaire de la Somme, avant même que la marée soit totalement basse © JEAN-MICHEL LECAT.

Les Huîtres pie se distribuent entre les reposoirs en fonction de leur rang social sur les zones alimentaires (SWENNEN, 1984 ; DURELL *et al.*, 1996a). L'utilisation de reposoirs particuliers reflète la qualité des zones intertidales adjacentes. Les oiseaux notés sur les plus grands reposoirs ont le statut le plus élevé et les oiseaux d'un statut inférieur se reposent ailleurs car ils sont exclus des zones alimentaires contiguës (SWENNEN, 1984). Les grands reposoirs sont également caractérisés par un grand pourcentage d'adultes, un grand pourcentage de femelles et une faible proportion d'oiseaux présentant des anomalies. Sur les meilleurs sites, où les vasières occupent tous les étages de l'estran, le nombre d'oiseaux en bon état corporel est élevé (SWENNEN, 1984). Lors des basses températures hivernales il ne se forme que peu de reposoirs mais ceux-ci sont densément occupés par les oiseaux qui se tiennent proches les uns des autres (STOCK *et al.*, 1987b).

Chez *H. moquini*, les oiseaux de différents âges et de différentes origines séjournent ensemble sur les mêmes reposoirs (RAO *et al.*, 2014).





# 5

## Chapitre

# Les relations intra- et inter-spécifiques



### V.1 Introduction

Comme chez tous les prédateurs, le rythme avec lequel un Huîtrier pie consomme la chair de ses proies est sous la dépendance de différents facteurs de son environnement de recherche alimentaire. Certains de ces facteurs tiennent aux caractéristiques de la proie, comme sa taille, le contenu de sa chair et son accessibilité (**chapitre II**). D'autres sont propres à chaque oiseau et à ses interactions avec les individus de son espèce ou d'autres espèces. Deux d'entre eux ont été identifiés en particulier chez l'Huîtrier pie : l'efficacité de sa recherche alimentaire individuelle, traitée dans les **chapitres II et III** et la dominance sociale et par conséquent, la sensibilité à la compétition, que ce soit avec des oiseaux de son espèce ou d'espèces autres partageant les mêmes habitats alimentaires. Tout en prenant en compte leur environnement alimentaire, les Huîtriers pie doivent être prêts à ré-

agir envers les autres oiseaux qui s'alimentent au même endroit et en même temps qu'eux. Les individus peuvent découvrir des emplacements alimentaires rentables en regardant où les autres oiseaux s'alimentent, un processus dénommé facilitation sociale (AMAT 1990 ; STAHL *et al.*, 2001). Mais pour la majorité des oiseaux qui se nourrissent de grands mollusques, l'élément le plus notable, et le plus intensément étudié, est celui des interactions entre les oiseaux impliqués dans des processus de compétition pour des proies ou pour un site d'alimentation. Les relations les plus fréquentes se produisent entre les Huîtriers pie mais d'autres espèces sont également impliquées, par exemple quand des goélands tentent de leur voler les bivalves qu'ils ont trouvés. Ce chapitre discute les travaux extensifs qui ont été menés sur les processus de compétition impliquant l'Huîtrier pie.



**Figure 92** Début de comportement d'agressivité entre deux adultes (voir plus loin pour la signification de ce comportement)

© MARIE-FLORE OLLIVERO.





## V.2. Définition de l'interférence

---

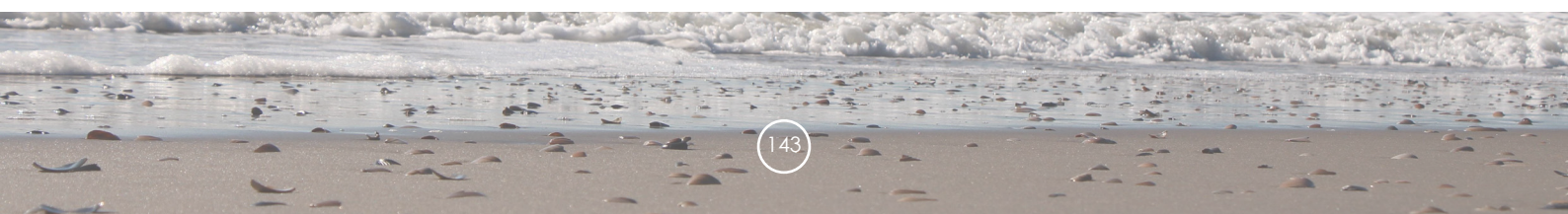
Lorsque la densité d'Huîtriers pie s'alimentant sur un site augmente, les oiseaux se nourrissent à moindre distance les uns des autres, même si de nombreux individus de la même espèce évitent de rechercher leurs proies à proximité immédiate de leurs congénères (VINES, 1976, 1980, 1989). Quand ils se nourrissent de Coques communes et de Moules communes qui, pour être consommées, nécessitent de longues manipulations, certains oiseaux peuvent tenter de voler les proies sur lesquelles s'affairent des congénères moins habiles. La fréquence avec laquelle les Huîtriers pie sont impliqués dans ce type d'interactions agressives, soit par le vol de proies à d'autres oiseaux, soit en étant eux-mêmes victimes du vol de leur proie, dépend de leur dominance sociale, définie comme la proportion d'interactions agressives qu'ils gagnent. Certains individus très agressifs sont rarement attaqués par leurs congénères et dominent la plupart, voire toutes, leurs joutes avec ces derniers, que ce soit pour une proie ou pour une zone alimentaire (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982b, 1984 ; ENS et GOSS-CUSTARD, 1984). D'autres initient rarement des attaques, perdent généralement toute querelle initiée contre eux par un congénère et nombreuses sont les proies qui leur sont volées par des oiseaux dominants plus agressifs. Les oiseaux recherchant leur nourriture sur un site donné peuvent ainsi être classés selon une hiérarchie de dominance linéaire plus ou moins stricte dans laquelle leur succès individuel dans les querelles varie de 0 à 100. Un oiseau s'impose quasiment toujours face à un congénère de rang inférieur mais s'incline tout aussi sûrement face un oiseau qui est hiérarchiquement au-dessus de lui, même si la différence dans la dominance est ténue (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1995a).

Bien que cela n'ait jamais été testé sur le terrain, il est probable que les oiseaux dominés cherchent à éviter les oiseaux potentiellement dominants tandis que les oiseaux dominants peuvent être tentés

de rester à distance d'attaque des victimes potentielles. Ces deux tendances sont possibles parce que la fréquence et le taux de succès des tentatives de vol de proies sur les autres Huîtriers pie augmentent quand la distance entre l'agresseur et sa victime diminue (STILLMAN *et al.*, 1996b, 1997). Par conséquent, le rythme d'ingestion des oiseaux dominants est peu affecté et peut même augmenter quand la densité d'oiseaux augmente parce qu'il y a plus de victimes potentielles (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984). En revanche, le rythme d'ingestion moyen d'un oiseau dominé diminuerait en raison de la perte de nombreuses proies volées et du fait qu'il pourrait consacrer plus de temps à éviter d'éventuels agresseurs qu'à rechercher des proies, comme le montrent les études portant sur des oiseaux marqués individuellement et se nourrissant de Moules communes dans l'estuaire de l'Exe (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984 ; GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987a, b, 1988).

La fonction qui lie le rythme d'ingestion d'un Huîtrier pie à la densité des autres Huîtriers pie présents dans sa proximité immédiate est dénommée fonction d'interférence (*interference function*) et sa forme basique est illustrée sur la **figure 93**. À des densités très faibles, les interactions agressives se produisent si rarement que le rythme d'ingestion des oiseaux dominés n'est pas affecté. Mais quand la densité des compétiteurs potentiels augmente, un point dit seuil d'interférence (*interference threshold*) marque que les dominants sont suffisamment proches de victimes potentielles pour tenter de leur voler leurs proies. À partir de là, le rythme d'attaques augmente et le rythme d'ingestion des oiseaux dominés diminue corrélativement. La modélisation permet ici de prédire la force de l'interférence et de faciliter ainsi le travail de terrain (STILLMAN *et al.*, 2002).

Les Huîtriers pie ne font pas que différer les uns des autres dans leur régime et la méthode

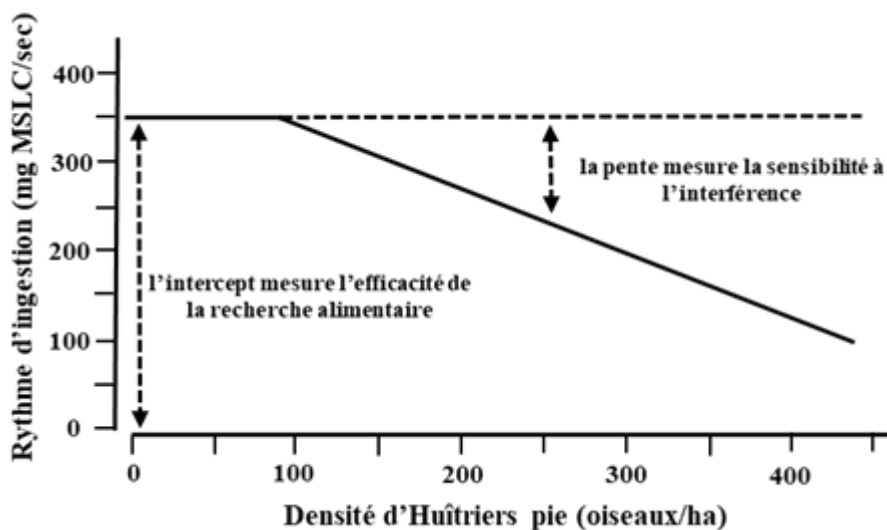


qu'ils utilisent pour ouvrir des proies dotées d'un exosquelette solide. Ils diffèrent aussi par leur rythme d'ingestion selon les individus, ce qu'on peut appeler la capacité compétitive (*competitive ability*) qui est une mesure de l'aptitude d'un individu à s'alimenter avec des congénères ; cette capacité dépend de deux processus :

(i) la sensibilité à l'interférence (*susceptibility to interference, STI*) est la pente de la fonction d'interférence au-dessus d'une densité critique à partir de laquelle l'interférence commence à réduire le rythme d'ingestion. Par exemple, chez les consommateurs de Moules communes ouvertes par la face ventrale, ce seuil est de 51,2 compétiteurs par ha (STILLMAN *et al.*, 1996b). Un travail de recherche intensif mené dans la nature sur les Huîtres pie consommateurs de Moules communes a montré que le STI est corrélé avec la dominance sociale des oiseaux. Il est le plus prononcé chez les oiseaux les moins agressifs et dont la dominance sociale est faible et est pratiquement égal à 0 chez les oiseaux avec le score de dominance le plus élevé (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984 ; GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987a, b, c, 1988). Le rythme d'ingestion est diminué par l'interférence même si aucune proie n'est subtilisée aux oiseaux dominés car leur efficacité est réduite par la nécessité d'éviter une attaque et de maintenir une distance de

sécurité vis-à-vis des oiseaux dominants (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984) ;

(ii) le rythme d'ingestion sans interférence (*interference-free intake rate, IFIR*) définit comment un individu peut s'alimenter lorsqu'il n'est pas directement affecté par le comportement agressif de compétiteurs très proches qui réduisent la disponibilité en proies. Il s'agit donc d'un rythme d'ingestion atteint quand la densité de compétiteurs est inférieure au seuil d'interférence. *L'intercept* est une mesure du rythme d'ingestion sans interférence et est supposé mesurer l'aptitude à s'alimenter, ce qui est appelé de manière souvent imprécise « l'efficacité de la recherche alimentaire (*foraging efficiency*) », même si les oiseaux doivent consacrer du temps à veiller à éviter des menaces potentielles plutôt qu'à chercher des proies. Une fois que la densité de compétiteurs dépasse le seuil d'interférence, la pente mesure à quel point un individu est sensible aux interférences de la part de congénères. Un oiseau avec une valeur d'IFIR élevée est capable d'atteindre un rythme d'ingestion qui lui permet de maintenir son équilibre énergétique même à des densités numériques de proies faibles et à des tailles moyennes de proies moins élevées qu'un oiseau qui présente un IFIR moins élevé, donc avec une capacité de recherche alimentaire moindre.



**Figure 93** Illustration des concepts d'efficacité de recherche alimentaire et de sensibilité à l'interférence et comment ils ont été estimés à partir d'oiseaux marqués de couleur dans la nature (GOSS-CUSTARD et DURELL 1987a, 1988).





La réduction progressive des ressources disponibles à partir de la fin de l'été, période à laquelle les invertébrés cessent de se reproduire, conduit à une réduction des densités des proies et de leur taille moyenne individuelle. Un oiseau efficace sera plus capable de s'adapter à une réduction des ressources par l'ajustement de ces deux processus qu'un oiseau moins expérimenté. Ainsi, STI et IFIR mesurent les deux façons par lesquelles les compétiteurs peuvent affecter le rythme d'acquisition de ressources alimentaires : l'interférence directe et immédiate (STI) et la réduction indirecte et sur du long terme des ressources (IFIR). Ces deux mesures définissent globalement la capacité

compétitive des oiseaux. Un oiseau avec un IFIR bas et un STI élevé n'est pas un bon compétiteur. Un oiseau avec un IFIR élevé et un STI bas est un meilleur compétiteur. En revanche, l'efficacité de la recherche alimentaire n'est pas corrélée avec la dominance des oiseaux (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1988). Il ne fait aucun doute que des fonctions similaires peuvent être obtenues d'Huîtres pie sujets exposés aux attaques d'autres espèces d'oiseaux telles que la Corneille noire *Corvus corone*, qui volent également les proies (ZWARTS et DRENT, 1981) mais une telle fonction d'interférence fondée sur le cleptoparasitisme n'a pas encore été décrite.



### V.3. Les Huîtres pie consommateurs de Moules communes

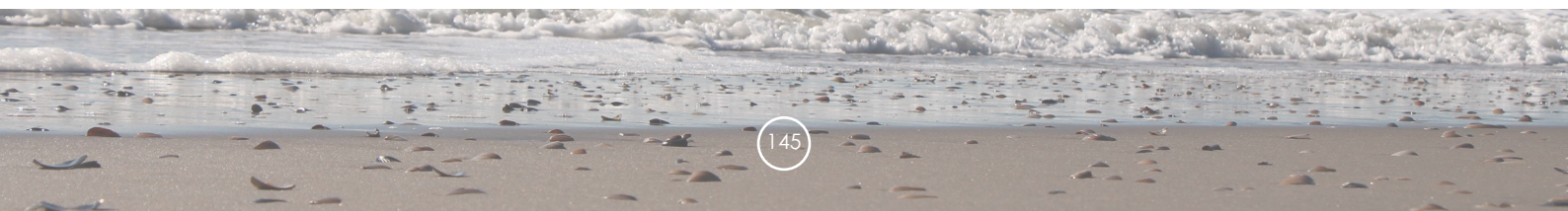
#### V.3.1. Différences individuelles dans le rythme d'ingestion

Lorsque la densité des Huîtres pie se nourrissant sur un banc de Moules communes est élevée, le rythme d'ingestion moyen des individus augmente avec leur dominance et leur agressivité. Cette tendance n'est, en revanche, pas apparente sur un banc de Moules communes avec de faibles densités d'oiseaux (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1984). Les individus varient dans leur dominance sociale. Les oiseaux volent volontiers les Moules communes qui ont été trouvées, et souvent ouvertes par un autre oiseau, plus particulièrement quand la densité d'oiseaux est élevée (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984). Le fait se répète si fréquemment sur les bancs de Moules communes qu'il ne faut pas longtemps pour établir si un oiseau est dominant ou dominé. Le scénario est invariable : un oiseau se précipite généralement sur une victime potentielle en train d'ouvrir une moule. Souvent, il n'y a pas d'agression évidente et la victime s'éloigne juste, avec ou sans sa proie. Les gains et les pertes observés dans ces contacts pour des proies ou pour des zones alimentaires sont comptabilisés pour calculer un score individuel de dominance des oiseaux et leur position dans une hiérarchie de dominance plus ou moins

régulière qui caractérise les Huîtres pie consommateurs de Moules communes (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984). Le score est fondé presque entièrement sur les contacts entre des individus marqués en couleur et un large panel d'oiseaux non bagués, donc non identifiables individuellement. Le score de dominance prédit correctement le résultat de contacts agressifs entre deux oiseaux marqués en couleur dont la position hiérarchique est connue, même si la différence entre leurs scores de dominance est aussi faible que 5 % (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1995b).



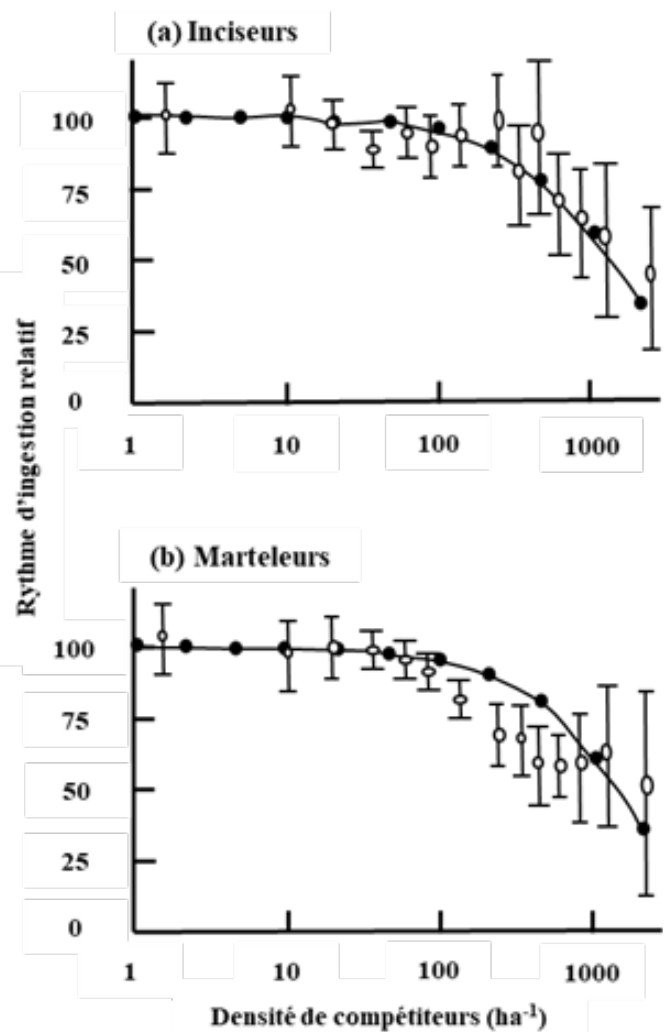
Figure 94 La Moule commune *Mytilus edulis* (<http://nature22.com/estran22/mollusques/libranches/bivalves1.html#mytilus>).





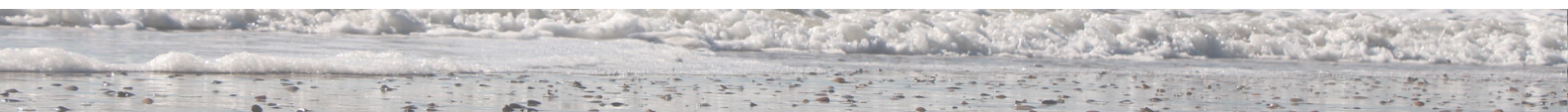
La définition de l'efficacité de la recherche alimentaire dérive de la découverte du fait que le rythme d'ingestion à la fois chez les inciseurs et les marteleurs s'alimentant de Moules communes diminue quand la densité d'oiseaux environnant l'oiseau suivi dépasse un certain niveau. ZWARTS et DRENT (1981) et SUTHERLAND et KOENE (1982) ont été les premiers à démontrer une relation inverse entre les rythmes d'ingestion moyens et les densités d'oiseaux sur les bancs de Moules communes. Le rythme d'ingestion reste stable jusqu'à ce que la densité de compétiteurs atteigne des valeurs comprises entre 50 et 150 oiseaux/ha (figure 95). Ceci semble lié au fait qu'il se produit plus d'attaques à courte distance, que l'effet de surprise est donc plus grand et que cela augmente les chances de succès du cleptoparasitisme (STILLMAN *et al.*, 1996a, 1997). En l'absence de congénères dans son environnement immédiat, l'oiseau étudié a un rythme d'ingestion qui n'est pas affecté. Cependant, si la densité de compétiteurs augmente, l'opportunité pour les dominants de voler des Moules communes augmente. En outre, la présence proche de compétiteurs qui peuvent attaquer ou viennent d'attaquer, est susceptible de provoquer chez les oiseaux dominés un changement de zone d'alimentation ou une accélération de leur vitesse de marche, deux réactions contribuant à réduire le rythme d'ingestion (VINES, 1980). L'évitement des compétiteurs, ainsi que le fait de se faire subtiliser des Moules communes par ceux-ci conduit à réduire le rythme d'ingestion des oiseaux dominés, à de hautes densités de compétiteurs.

ENS et ALTING (1996b) ont analysé la fréquentation progressive d'un banc de moules expérimental sur les vasières de l'île de Schiermonnikoog, mis en place en 1987. La plupart des oiseaux ouvraient les moules en les martelant, ce qui peut s'expliquer par l'épaisseur de leurs coquilles. Leur rythme d'ingestion était en moyenne plus élevé que celui des oiseaux s'alimentant d'autres proies (*Macoma balthica* et *Hediste diversicolor*). Les effectifs n'ont cependant pas augmenté car au fur et à mesure qu'augmente la densité sur les moulières, le rythme d'ingestion diminue, et les oiseaux qui martèlent sont plus sujets aux interférences que les autres (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1988).



**Figure 95** Rythme moyen d'ingestion des inciseurs et des marteleurs en relation avec la densité de compétiteurs. Les données ont été collectées sur des bancs de Moules communes sur des quadrats de 25 x 25 m<sup>2</sup>, au début et à la fin de périodes de 5 minutes d'observation pendant lesquelles les Moules communes consommées, leur taille et les interactions sociales de l'oiseau étudié ont été enregistrées, comme cela est détaillé par ENS et GOSS-CUSTARD (1984) et GOSS-CUSTARD et DURELL (1988). Ronds évidés : observés, ronds pleins : prédits par le modèle d'interférence fondé sur le comportement (STILLMAN *et al.*, 1997).

Les courbes de la figure 96 sont une illustration des fonctions d'interférence. Avec un échantillon représentatif d'oiseaux et un nombre significatif d'heures passées sur le terrain, les paramètres qui les décrivent peuvent être mesurés sur des oiseaux porteurs de bagues couleur et reconnaissables individuellement (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984 ; GOSS-CUSTARD et DURELL, 1988). L'intercept mesure le rythme d'ingestion en l'absence d'in-







terférences liées à la compétition et reflète donc l'aptitude de base de l'oiseau à rechercher sa nourriture ou l'efficacité de sa recherche alimentaire. À des densités de compétiteurs supérieures au seuil d'interférence, le rythme d'ingestion diminue si l'oiseau subit la compétition. La pente mesure sa susceptibilité aux interférences, c'est-à-dire la réduction de son rythme d'ingestion à chaque augmentation de la densité de compétiteurs. Un travail de terrain extensif a montré que l'efficacité de la recherche alimentaire (FE) et la susceptibilité à l'interférence (STI) varient indépendamment, selon les individus et dépendent de l'âge des oiseaux, de la méthode de recherche alimentaire et, dans le cas de la STI, du statut de dominance (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984 ; GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987a, b, c, 1988 ; RUTTEN *et al.*, 2010 a, b).

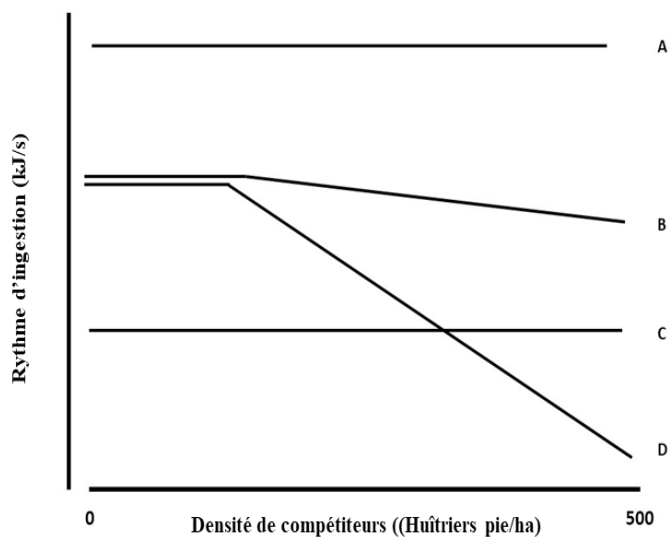
Les interférences liées à la compétition augmentent en automne et en hiver, et donc la STI des individus augmente (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987a, 1988). Dans l'estuaire de l'Exe, les FE et STI d'un oiseau dépendent :

(i) du banc de Moules communes sur lequel il s'alimente (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982b) ;

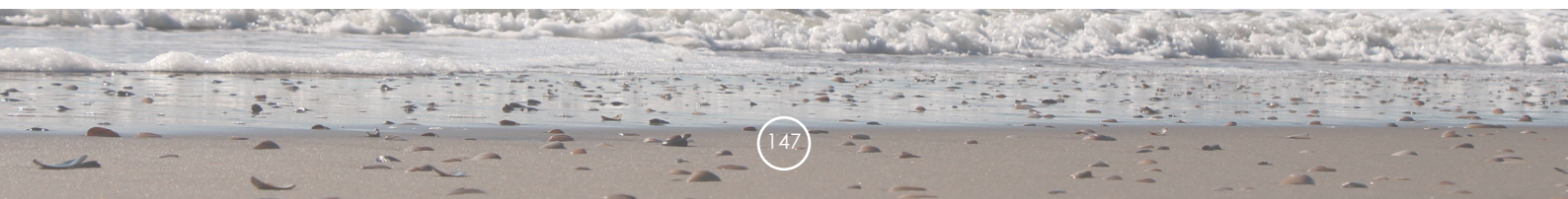
(ii) s'il se nourrit de Moules communes en haut d'estran au début et à la fin de la marée basse (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2001) ;

(iii) de la fréquence avec laquelle il se nourrit d'autres proies que la Moule commune, par exemple de vers de terre à marée haute quand les Moules communes sont inaccessibles (CALDOW *et al.*, 1999).

Les individus avec une FE basse et/ou une haute STI sont plus susceptibles de s'alimenter sur une plus longue période au cours d'un cycle tidal, incluant des champs hors zone intertidale à marée haute, et semblent plus exposés au risque de faim et/ou d'être capturés par un prédateur et/ou d'être infectés par des parasites, quand les conditions se dégradent (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996a).



**Figure 96** Diagramme schématisant comment la capacité compétitive d'un consommateur de Moules communes a été mesurée. Les fonctions d'interférence de quatre individus d'efficacité de recherche alimentaire (FE) et de susceptibilité (STI) différentes sont présentées. **Oiseau A** : en l'absence de compétiteurs, son rythme d'ingestion sans interférence (IFIR) est élevé, donc il présente un FE élevé. Quand la densité de compétiteurs autour de lui augmente, son rythme d'ingestion reste élevé car il est dominant et gagne 100 % des interactions agressives avec les congénères. **Oiseau B** : il s'agit d'un oiseau au FE moyen mais son rythme d'ingestion diminue quand la densité de prédateurs s'élève au-dessus d'un seuil d'environ 100 oiseaux/ha. Comme il est fortement dominant (75 % de succès dans ses interactions agressives), la pente de la diminution est peu importante et l'oiseau a un faible STI. **Oiseau C** : cet oiseau a un FE très bas mais il est dominant et donc son rythme d'ingestion n'est pas affecté par la densité de compétiteurs et son STI est donc très bas. **Oiseau D** : cet oiseau a également un FE moyen, mais en raison de sa faible dominance (25 % d'interactions agressives gagnées), son rythme d'ingestion diminue rapidement quand la densité de compétiteurs augmente et il a donc un STI élevé (GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2022).



### V.3.2. Compétition et distribution pendant la saison de non reproduction

Qu'un Huîtrier pie s'alimente au début et à la fin de la période de marée haute semble être déterminé grandement par son efficacité de recherche alimentaire. En revanche, où il se nourrit à marée basse semble dépendre principalement de sa méthode d'alimentation et de la dominance, mais également de la taille de l'effectif d'oiseaux présents et donc de l'importance de la compétition.

Dans une étude menée dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden, ZWARTS et DRENT (1981) ont trouvé que, lorsque le nombre de consommateurs de Moules communes est bas, environ 12 % d'entre eux se nourrissent sur les bancs de Moules communes optimaux, situés à proximité du reposoir de marée haute alors que lorsqu'ils sont élevés, seuls 8 % s'y alimentent. La proportion d'Huîtriers pie exploitant des bancs de Moules communes plus lointains, moins attractifs, augmente avec l'accroissement du nombre d'oiseaux. De même, quand l'effectif d'oiseaux dans l'Oosterschelde augmente, les oiseaux se dispersent graduellement des zones alimentaires préférées vers des zones moins prisées, conduisant à un modèle séquentiel d'occupation de la zone alimentaire (MEIRE, 1996a).

Ce modèle séquentiel d'occupation des différentes zones alimentaires par un effectif en augmentation est dénommé « *buffering* » en anglais ; le terme peut être traduit en français par le mot dispersion. Il rappelle le modèle de distribution libre et idéale (IDF, voir DANCHIN *et al.*, 2005 pour la définition précise) qui décrit comment des territoires de reproduction d'intérêt inégal sont occupés au début de la saison de reproduction (FRETWELL et LUCAS, 1970). Mais compte tenu de l'influence de la domination sociale qu'exercent les Huîtriers pie sur le succès de recherche alimentaire, la version idéale despotique de ce modèle (FRETWELL, 1972) est probablement plus appropriée que le modèle IDF pour décrire l'occupation des bancs de Moules communes (ENS et GOSS-CUSTARD, 1984). Telle qu'appliquée aux Huîtriers pie en recherche alimentaire, l'hypothèse de base est que, quand le nombre d'oiseaux en alimentation est faible, tous les oiseaux peuvent se nourrir sur les zones préférentielles où la rentabilité est la plus élevée, la densité faible leur épargnant

les risques d'interférences entre eux. Mais dès que le nombre d'oiseaux augmente, l'augmentation des interférences diminue la rentabilité de ces zones et certains oiseaux se déplacent vers d'autres sites où les effectifs n'ont pas encore atteint le point à partir duquel se produit l'interférence. Il faut noter que seuls certains oiseaux se déplacent, suggérant que les individus répondent différemment aux conditions de recherche alimentaire qui prévalent.



Figure 97 Cet oiseau adulte a capturé une Moule commune et s'éloigne pour la consommer sans risque de se la faire subtiliser © JOHN GOSS-CUSTARD.

Que la compétition par interférence soit le mécanisme sous-jacent par lequel la dispersion se produit chez les Huîtriers pie a été prouvé par des études de terrain menées dans l'estuaire de l'Exe au cours des années 1976 à 1980. Au printemps et en été, environ 350 oiseaux immatures se nourrissent sur les bancs de Moules communes, dont la moitié à Bull Hill, un grand banc de Moules communes proche de l'embouchure. Plusieurs des 29 autres bancs de Moules communes n'étaient pas visités et quand des Huîtriers pie les exploitaient, cela était avec de très basses densités (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982b).





Les oiseaux immatures sont dominés par les adultes (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982a, 1984) et 75 % de ceux qui, pendant l'été, se nourrissent sur le banc préféré, Bull Hill, se déplacent vers d'autres secteurs de l'estuaire quand les adultes reviennent en fin d'été et en début d'automne. La population se disperse jusqu'à ce que presque tous les bancs soient occupés, le pourcentage d'oiseaux qui fréquentent Bull Hill chutant de 50 à 20 %. En hiver, on recense plus d'immatures que d'adultes sur les bancs classés moins favorablement. Les déplacements d'un banc de Moules communes à l'autre concernant presque deux fois plus d'immatures que d'adultes, ces derniers étant moins susceptibles de changer de banc d'un hiver à l'autre. Bull Hill est identifié comme étant le banc de Moules communes préféré parce que :

- (i) il est utilisé par une forte proportion d'oiseaux quand très peu sont présents dans l'estuaire ;
- (ii) la densité d'Huîtres pie y est relativement élevée à toutes les valeurs de l'effectif.

En fait, tous les bancs de Moules communes peuvent être classés sur la base de ces deux critères (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982b). En hiver, le rythme d'ingestion moyen des oiseaux augmente avec la dominance et est donc plus faible chez les immatures que chez les adultes en raison de l'interférence provenant des oiseaux dominants (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1984). De nombreux immatures retournent sur Bull Hill quand les adultes partent au printemps mais n'y restent un hiver entier qu'après avoir atteint l'âge de quatre ans, âge à partir duquel leur rang de dominance est similaire à celui des adultes. Au fur et à mesure de leur maturité, le rang moyen de préférence du banc sur lequel ils passent l'hiver augmente, tout comme leur statut social (CALDOW et GOSS-CUSTARD, 1996).

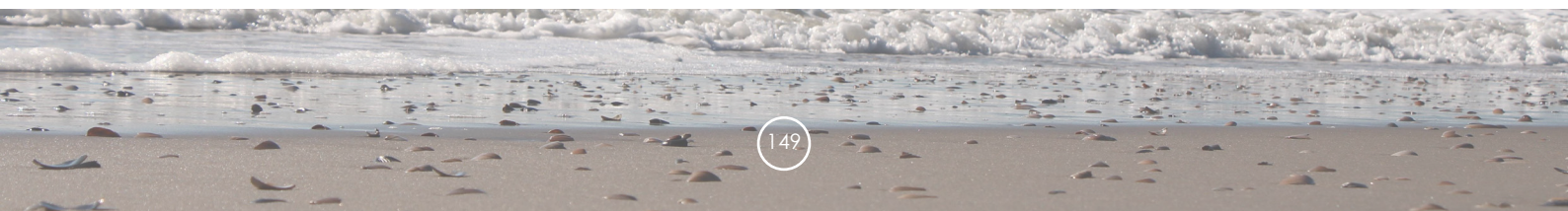
Les critères utilisés par les oiseaux pour classer des habitats alternatifs divergent selon qu'ils sont non-reproducteurs ou reproducteurs occupant des territoires de reproduction, mais le concept de base reste le même. Certains habitats sont préférés à d'autres et les oiseaux sont en compétition pour eux. Quand la population augmente et que la compétition pour les meilleurs habitats s'intensifie, une proportion croissante des oiseaux est contrainte de s'installer sur des habitats moins favorables. Dans

le cas des consommateurs de Moules communes, une base possible de la préférence pour Bull Hill et d'autres bancs de Moules communes en haut de classement serait qu'ils permettent aux oiseaux d'obtenir des rythmes d'ingestion élevés. Mais cela n'est pas le cas. Les rythmes d'ingestion moyens des Huîtres pie sur un des bancs les moins appréciés excèdent les rythmes d'ingestion moyens à la même période de l'année sur Bull Hill (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1984). Clairement, le rythme d'ingestion brut ne permet pas d'expliquer la primauté de Bull Hill sur les autres bancs et d'autres considérations doivent être prises en compte. Des facteurs alternatifs susceptibles de déterminer les préférences des oiseaux ont été explorés en reliant la densité des oiseaux aux bancs de Moules communes à travers un échantillon représentatif de taille de populations de Moules communes dépendant des caractéristiques des bancs. Plusieurs de ces facteurs sont considérés comme pouvant affecter le rythme d'ingestion brut :

- (i) les densités de chaque classe de taille de Moules communes de plus de 20 mm de longueur ;
- (ii) le pourcentage de couverture par les algues, sous lesquelles les marteleurs ventraux recherchent leurs proies ;
- (iii) l'épaisseur des faces ventrale et dorsale des coquilles ;
- (iv) le contenu moyen en chair des Moules communes d'une longueur standard sur l'ensemble du banc.

D'autres facteurs ont été considérés comme pouvant affecter la dépense d'énergie ou d'autres aspects de la recherche alimentaire des oiseaux :

- (i) la durée de la marée basse, dans les cas où les oiseaux préfèrent les bancs de Moules communes sur lesquels ils peuvent s'alimenter plus longtemps pendant chaque cycle tidal ;
- (ii) la dureté du sédiment qui peut affecter l'énergie consacrée à la recherche alimentaire, la digestibilité des proies et leur charge en parasites (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1984) ;
- (iii) la planéité du substrat car les oiseaux ont un meilleur contact visuel avec leurs congénères





sur des bancs plats que sur des bancs vallonnés, ce qui est un élément constitutif d'interférence entre individus ;

(iv) *la surface du banc* car de grands bancs peuvent attirer plus d'oiseaux et leur fournir plus de possibilités de repli et d'échappatoire si une partie du banc est dérangée par des êtres humains ;

(v) *la distance au reposoir* utilisé à marée haute car moins d'énergie est dépensée à partir ou vers un reposoir de marée haute lorsque celui-ci est proche des zones alimentaires (ZWARTS et DRENT, 1981 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1992).

Une régression multivariée a été menée sur différentes tailles d'effectifs d'Huîtriers pie pour identifier les corrélations significatives de leurs densités quand la taille de la population, et de ce fait la compétition par interférence, augmente. Seules quatre variables contribuent significativement à la régression :

(i) *la dureté du sédiment* – les densités d'Huîtriers pie sont significativement plus basses sur les bancs à substrat mou ;

(ii) *la distance au reposoir* – contrairement à ce qui est prédit, les densités d'Huîtriers pie sont plus élevées sur les bancs de Moules communes qui sont les plus éloignés du reposoir de marée haute, l'effet étant plus prononcé en hiver qu'en automne ;

(iii) *la densité de Moules communes de 40-50mm* – les densités d'Huîtriers pie ne sont pas corrélées avec cette variable en été quand l'effectif d'oiseaux est faible mais son importance augmente à l'automne ;

(iv) *l'épaisseur de la partie dorsale de la coquille* – à de faibles tailles d'effectifs, les densités d'oiseaux sont plus élevées là où les coquilles sont

les plus épaisses, mais à haut niveau d'effectif, les densités d'oiseaux sont les plus élevées là où les coquilles sont fines.

Si la rentabilité est le facteur principal déterminant le classement de préférence des bancs, le contenu en chair des Moules communes, qui détermine principalement le rythme d'ingestion, aurait dû émerger comme fortement corrélé à la densité de Moules communes, mais elle n'a pas été sélectionnée par l'analyse quelle que soit la taille de l'effectif d'oiseaux. Il n'y a aucune raison de penser que les rythmes d'ingestion sont plus bas quand les sédiments sont mous et vaseux. En fait, l'inverse se produit (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1984). Comme il est peu probable que la recherche soit plus coûteuse pour un Huîtrier pie sur des sédiments mous que sur des sédiments durs (SPEAKMAN, 1987), il se peut qu'un taux d'infestation plus élevé des Moules communes dans les zones vaseuses (GOATER *et al.*, 1995) soit la cause d'un faible attrait des bancs vaseux pour les oiseaux à toutes les tailles d'effectif. Comme la densité numérique des Moules communes a peu d'influence sur le rythme d'ingestion sur une très large gamme de taille des bivalves, l'association positive croissante de la densité des effectifs avec les densités des Moules communes de 40 à 50 mm de long (combinée à l'effet croissant des coquilles dorsales minces), suggère que la zone d'espace alimentaire convenable est devenue un corrélat de plus en plus important de la densité d'Huîtriers-pies à mesure que la population, et donc la compétition entre les oiseaux, augmentait. De manière similaire, la propagation des oiseaux loin du principal reposoir de l'estuaire, peut également être une expression de la compétition croissante sur les bancs de Moules communes proches du reposoir. Encore une fois, la seule théorie de la rentabilité ne permet pas de fournir une explication complète de la façon dont les Huîtriers pie consommateurs de Moules communes se comportent quand ils recherchent leurs proies. D'autres facteurs et processus doivent être pris en considération : dans ce cas, la zone d'espace alimentaire appropriée et la consistance du sédiment.







**Page précédente Figure 98** En période hivernale, le comportement rituel sonore (piping behaviour) est observé dans deux situations. Il peut être le fait d'un individu isolé qui le pratique sans qu'il y ait de congénère à proximité. Dans des cérémonies, deux ou plusieurs individus crient l'un vers l'autre à de faibles distances. Les querelles sur les bancs de moules sont généralement gagnées par l'individu qui les a initiées. Les oiseaux les plus agressifs et victorieux (dominants) s'engagent le plus souvent dans les comportements rituels sonores solitaires ou dans les cérémonies, y consacrant plus de 10 % de leur temps, ce qui indique qu'il s'agit bien d'un comportement associé à la dominance ouvrant l'accès prioritaire mais non exclusif aux ressources alimentaires (ENS et GOSS-CUSTARD, 1986). ENS et GOSS-CUSTARD (1986) relient ce comportement au fait que le statut de deux oiseaux engagés dans ce rituel n'est pas encore établi, et suggèrent sa contribution au renforcement de la hiérarchie. Ce comportement seul dissuaderait les activités agressives des autres oiseaux dans son territoire. Si ce signal n'est pas suffisant, un dominant peut rejoindre une cérémonie, ce qui explique que les cérémonies groupant trois oiseaux sont les plus fréquentes. Le vol en papillon, pratiqué surtout par des oiseaux apparemment dominants, à l'arrivée sur les zones alimentaires, peut signifier leur statut élevé aux oiseaux déjà en place. Les oiseaux sont capables de reconnaître le statut de leurs congénères et ainsi, les oiseaux dominants sont moins attaqués que les dominés et les oiseaux qui attaquent moins repoussés que si une reconnaissance individuelle n'existait pas (ENS et GOSS-CUSTARD, 1986) © JOHN GOSS-CUSTARD.



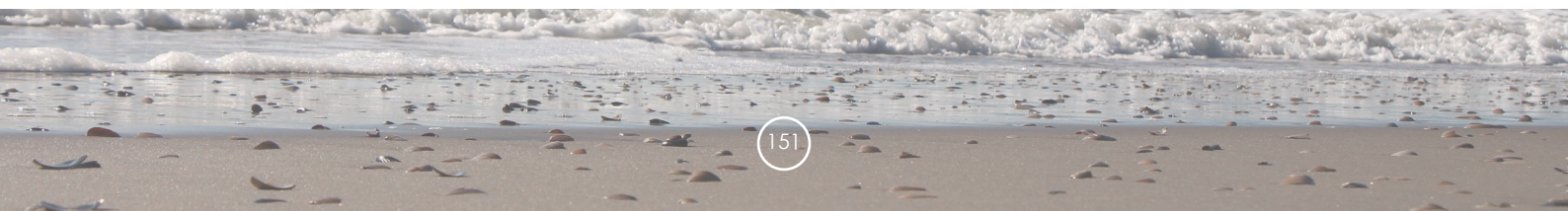
## V.4. Les Huitriers pie consommateurs de Coques communes

### V.4.1. Compétition entre consommateurs de Coques communes

GOSS-CUSTARD (2017b) a décrit dans le détail combien il est coûteux en temps de mesurer les capacités compétitives d'un échantillon d'Huitriers pie consommateurs de Moules communes à partir d'observations directes sur le terrain. Cela n'a été possible que parce que de nombreux oiseaux retournent jour après jour, mois après mois, s'alimenter sur les mêmes petites surfaces de bancs de Moules communes dans le petit estuaire de l'Èxe (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1983). Alors que les consommateurs de Moules communes restreignent leur recherche alimentaire à de petites surfaces de bancs de Moules communes pendant de longues périodes, les consommateurs de Coques communes investissent de vastes surfaces intertidales dans lesquelles les Coques communes sont abondantes, comme dans la mer des Wadden, l'estuaire de la Somme ou le Wash. Avant l'application du suivi des oiseaux s'alimentant par l'usage de balises GPS (DOKTER *et al.*, 2017), il était difficile de mesurer les différences individuelles dans l'efficacité alimentaire des oiseaux consommateurs de Coques communes et dans leur susceptibilité aux interférences, comme cela pouvait être fait chez les consommateurs de Moules communes. Des

études sur les Huitriers pie reproducteurs consommateurs de Coques communes ont bien été menées en mer des Wadden mais elles ont essentiellement traité d'aspects particuliers du comportement alimentaire d'une minorité d'oiseaux, notamment de ceux qui capturent à la fois des Coques communes et des Moules communes et utilisent à la fois l'insertion et le martelage pour les ouvrir (ENS *et al.*, 1996a). En conséquence, on ne sait pas si les différences observées dans l'efficacité alimentaire et le statut de dominance des individus consommateurs de Moules communes se retrouvent chez les consommateurs de Coques communes. Il ne fait aucun doute que les progrès de la technologie GPS vont un jour permettre de combler ce déficit mais pour le moment, il n'est pas possible de conduire des analyses du comportement individuel des consommateurs de Coques communes, comme cela a été fait chez les consommateurs de Moules communes.

D'un autre côté, il existe des raisons de croire que la variation individuelle dans les composantes de la capacité compétitive est également présente chez les consommateurs de Coques communes. En effet, le comportement de ces derniers est comparable à celui qu'adoptent les consommateurs de Moules communes face aux conditions qui poussent les in-



#### V.4.2. Mise en évidence de l'interférence chez les consommateurs de Coques communes

L'interférence chez les Huîtres pie consommateurs de Coques communes n'a pas été détectée chez ceux qui recherchent visuellement les Coques communes à Traeth Melynog (SUTHERLAND et KOENE, 1982) ni chez les oiseaux détectant les Coques communes au toucher dans le Burry Inlet, même à des densités aussi élevées que 2 362,5 oiseaux/ha (NORRIS et JOHNSTONE, 1998a). Dans le Burry Inlet, cependant, il semble que l'interférence puisse se produire, même si le fait de voler des Coques communes survient rarement. La modélisation montre que la densité de compétiteurs a un effet négligeable sur le rythme d'ingestion. Cette possibilité se concrétise parce que la présence à proximité d'autres Huîtres pie n'a pas un effet observable sur le comportement alimentaire : la probabilité d'une ouverture positive d'une Coque commune diminue significativement à de hautes densités d'Huîtres pie tandis que la probabilité qu'un oiseau se déplace et abandonne une Coque commune semble augmenter (NORRIS et JOHNSTONE, 1998a). Dans cette étude pourtant, les oiseaux étaient apparemment capables d'adapter leur comportement de telle sorte que leur rythme d'ingestion se maintienne même quand la densité de compétiteurs était élevée (NORRIS et JOHNSTONE, 1998a).

Quatre premières études ont permis de mettre en évidence que l'interférence se produit néanmoins chez les consommateurs de Coques communes. La première d'entre elles a été menée par TRIPLET (1996) et TRIPLET *et al.* (1999a) dans l'estuaire de la Somme (figure 99). Le vol de proies (cleptoparasitisme), une des causes principales d'interférence chez les consommateurs de Moules communes, s'y produit également entre les Huîtres pie consommant des Coques communes. Sa fréquence augmente avec les densités d'oiseaux élevées, en particulier quand les Coques communes sont rares. Le rythme d'ingestion des oiseaux diminue quand leur densité augmente, comme chez les consommateurs de Moules communes, et dépasse le seuil de 50-100 oiseaux/ha. TRIPLET *et al.* (1999a) en ont conclu que si les études précédentes n'avaient pas permis de détecter les interférences chez les consommateurs de Coques communes c'était parce que les densités



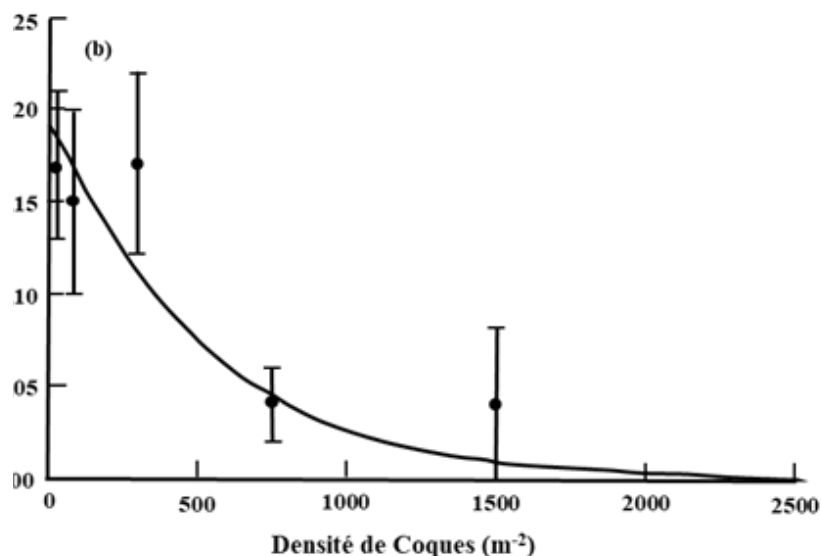
**Figure 99** : La Coque commune *Cerastoderma edule*. Individu bâillant (<http://nature22.com/estran22/mol-lusques/lamellibranchesbis/bivalves2.html#edule>).

dividus à entrer en compétition. Par exemple, si (de manière improbable), tous les oiseaux étaient semblables, ils devraient tous arriver sur les zones alimentaires au même moment quand la marée descend et les quitter tous en même temps pour regagner le reposoir à la fin de la marée basse. Mais en fait, comme chez les consommateurs de Moules communes, les vols vers et à partir des zones alimentaires s'étalent sur un laps de temps considérable dans des zones comme le Wash, où la plupart des Huîtres pie consomment des Coques communes (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977a, b). De plus, quand les oiseaux arrivent sur les zones d'hivernage, en automne, les consommateurs de Coques communes se dispersent sur les bancs de Coques communes disponibles de la même façon que les consommateurs de Moules communes (ZWARTS et DRENT 1981 ; GOSS-CUSTARD, 1977a ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1981, 1982b). L'occupation d'un nombre croissant de zones alimentaires alors que l'effectif augmente se produit sur une trop petite période pour que la réduction des ressources puisse être invoquée, ce qui suggère que la compétition par interférences semble être le mécanisme impliqué. Mais comme chez les consommateurs de Moules communes, tous les consommateurs de Coques communes ne font pas la même chose en même temps, ce qui implique que les individus diffèrent dans un certain nombre d'aspects de leur comportement alimentaire.



de compétiteurs étaient trop faibles ou que les ressources alimentaires étaient trop abondantes ou encore que les suivis n'avaient pas été réalisés en fin d'hiver quand les interférences sont les plus intenses. L'étude révèle aussi comment la présence de hautes densités de compétiteurs (>80 Huîtriers pie/ha) affecte leur comportement alimentaire. Le succès de capture des adultes, pour une même den-

sité de proies, diffère selon la densité des oiseaux sur un banc (**tableau XXX**). Dans trois situations, il est plus rapide que celui noté pour des densités d'oiseaux supérieures à 80, excepté en 1995 quand la taille moyenne des Coques communes est la plus faible et ne joue pas sur le nombre de captures, avec la densité de Coques communes la plus élevée.



**Figure 100** : Mise en évidence de la relation de la diminution des attaques de cleptoparasites en fonction de la densité de Coques communes exprimée par m<sup>2</sup> dans l'estuaire de la Somme (TRIPLET et al., 1999a).

**Tableau XXX**

Différentes valeurs du comportement alimentaire de l'Huîtrier pie en fonction de la densité, selon qu'elle est supérieure ou inférieure à 80 oiseaux par ha. La particularité de l'estuaire de la Somme est l'extrême variabilité interannuelle de la densité et de la taille individuelle des Coques communes, ce qui permet, en quelques années, de disposer de situations très différentes, offrant ainsi la possibilité de multiples comparaisons. Adapté de TRIPLET (1996).

Année		1989	1990	1994	1995	1996
Densité de Coques communes		1811	820	329	2498	604
Taille moyenne des Coques communes		25,0 ± 2,0	28,4 ± 2,6	18,5 ± 2,8	16,1 ± 3,6	26,7 ± 1,0
Densité	1 : <80/ha	40 ± 25 (435)	49 ± 22 (171)	49 ± 15 (124)	35 ± 22 (121)	31 ± 24 (331)
Densité	2 : >80/ha	193 ± 148 (259)	168 ± 87 (122)	164 ± 92 (239)	380 ± 359 (398)	251 ± 170 (132)
Proies/5min	1 : adultes	9,9 ± 6,4 (246)	7,8 ± 2,4 (35)	7,1 ± 1,6 (86)	6,5 ± 5,6 (34)	1,84 ± 1,73 (106)
Proies/5min	2 : adultes	8,7 ± 4,3 (134)	4,6 ± 1,8 (134)	5,1 ± 2,0 (140)	8,7 ± 7,3 (209)	2,11 ± 1,54 (106)
Proies/5min	1 : immatures	7,3 ± 3,7 (189)	5,6 ± 2,3 (78)	3,2 ± 1,9 (38)	4,44 ± 5,11 (87)	1,83 ± 1,63 (206)
Proies/5min	2 : immatures	7,2 ± 3,3 (125)	3,7 ± 1,4 (46)	2,3 ± 1,3 (97)	7,13 ± 6,97 (1,89)	1,82 ± 1,96 (51)
Temps de consommation	1 : adultes	12,6 ± 4,5 (137)	18,0 ± 5,7 (35)	Pas de données	10,4 ± 5,9 (32)	19,8 ± 11,9 (81)
Temps de consommation	2 : adultes	13,9 ± 5,3 (93)	19,0 ± 8,3 (134)	Pas de données	8,1 ± 5,0 (175)	21,7 ± 15,8 (81)
Temps de consommation	1 : immatures	17,4 ± 7,4 (114)	19,6 ± 8,4 (78)	Pas de données	7,8 ± 4,1 (147)	22,4 ± 12,7 (142)
Temps de consommation	2 : immatures	15,1 ± 6,0 (98)	18,8 ± 7,5 (46)	Pas de données	6,7 ± 2,7 (117)	19 ± 8,8 (35)



La difficulté à suivre des individus consommateurs de Coques communes *in situ* n'a pas permis de préciser les différences de sensibilité individuelle aux interférences. Cependant, l'étude d'un petit nombre d'oiseaux captifs a démontré de grandes différences entre les individus dans leur comportement alimentaire. Quand il y a possibilité de choisir entre des zones alimentaires offrant plusieurs qualités de proies, les oiseaux tendent à en sélectionner une en fonction de leur statut de dominance relative (LEOPOLD *et al.*, 1989). Les dominants s'alimentent principalement sur les zones où se trouvent les proies les plus rentables tandis que les oiseaux de rang inférieur obtiennent essentiellement leurs proies des zones d'intérêt moindre. Il est à noter qu'un des oiseaux dominés a si bien adapté sa méthode de manipulation des proies et la forme de son bec à une zone de faible qualité qu'il a continué à se nourrir sur place après que les oiseaux dominants ont été retirés de l'expérience.

Un lien entre le travail expérimental mené sur les oiseaux captifs et les études de terrain sur les oiseaux dans leur milieu naturel a été fait par RUTTEN *et al.* (2010a, b). Doubler la densité d'Huîtres pie en captivité réduit le rythme d'ingestion des oiseaux de 36 % comparativement à leur rythme d'ingestion sans interférence. L'amplitude de l'interférence diffère entre les individus avec cependant un rythme d'ingestion des dominés qui est réduit de 45 %, tandis qu'il n'est réduit que de 25 % chez les dominants. Bien que le mécanisme causant l'interférence ne puisse pas être étudié, il a été observé que les oiseaux s'évitent activement comme cela se fait pour les consommateurs de

Moules communes à de très hautes densités d'oiseaux (VINES, 1980). Afin de tester si les résultats de cette étude sur les oiseaux captifs pouvaient s'appliquer aux oiseaux à l'état sauvage, une nouvelle expérience a été conduite sur deux bancs de Coques communes dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden (RUTTEN *et al.*, 2010a, b). La densité d'Huîtres pie y était augmentée sur un des bancs en rabattant les oiseaux de l'autre banc. Dans la zone non dérangée, il y avait donc un brassage de « résidents » qui s'alimentaient habituellement sur cette zone et de « réfugiés » dérangés sur leurs zones d'alimentation habituelles. Pour annihiler l'effet possible d'un dérangement, les oiseaux résidents ont également été dérangés avant que leur rythme d'ingestion soit mesuré. Les résidents souffrent d'une diminution significative de leur rythme d'ingestion quand la densité des Huîtres pie augmente, fournissant une preuve de l'interférence. Il est intéressant de noter que les réfugiés sur un banc qui ne leur est pas familier subissent une plus forte réduction du rythme d'ingestion que les résidents. La valeur moyenne du rythme d'ingestion des résidents est de 2,35 mg MSLC/s alors que celui des réfugiés n'est que de 1,83 mg MSLC/s. Il est supposé que le rythme d'ingestion plus bas des réfugiés est lié à leur manque de connaissance du nouveau banc, une hypothèse non testée mais émise à partir d'études de terrain précédentes (LAMBECK *et al.*, 1996 ; DURIEZ *et al.*, 2012). Cette combinaison d'expériences menées sur des oiseaux captifs et les études de terrain apportent des preuves complémentaires sur la tangibilité de l'interférence chez les consommateurs de Coques communes et sur le fait que son effet sur le rythme d'ingestion diffère entre les individus.

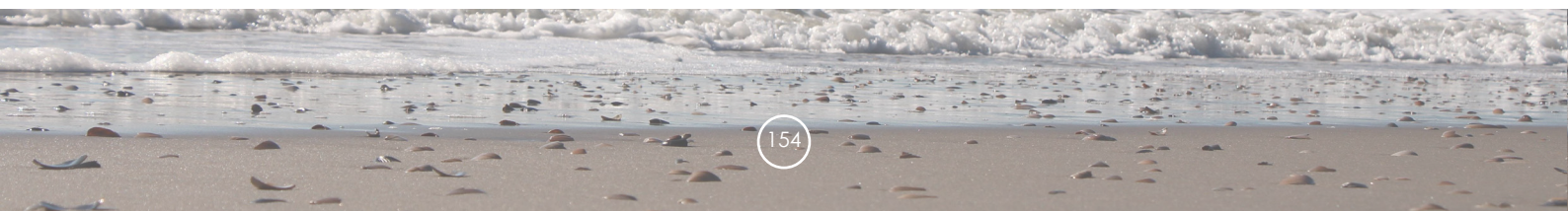


## V.5. Cleptoparasitisme

### V.5.1. Données générales

La prédation par les rapaces et la chasse par l'être humain mises à part, les Huîtres pie côtoient de nombreuses espèces avec lesquelles ils partagent

l'espace littoral, quand ce ne sont pas les ressources alimentaires. Il en résulte des relations qui relèvent parfois de l'anecdote, comme dans le cas de Bécasseaux sanderling *Calidris alba* se nourrissant des restes de chair laissés dans les Coques





communes après leur consommation par les Huîtres pie ; certains d'entre eux ont même semblé défendre un Huître pie particulier contre d'autres Bécasseaux sanderlings (KELLY, 2008).

Le plus souvent, il s'agit de relations fondées sur l'obtention de ressources alimentaires avec un effort réduit, ce qui est désigné sous le terme de cleptoparasitisme. Ce mot désigne le fait pour un animal de dérober la proie d'un individu de son espèce ou d'une espèce différente, partageant le même habitat alimentaire et le même type de ressource trophique. Il est une façon, pour les animaux qui le pratiquent, d'augmenter leurs gains alimentaires sans avoir à chercher par eux-mêmes les proies qu'ils consomment. De nombreuses études ont été consacrées à ce comportement qui est favorisé par la concentration d'oiseaux en un lieu donné, la disponibilité en proies, leur taille, le temps dont les individus cibles ont besoin pour consommer une proie. Le cleptoparasitisme se produit chez les limicoles qui capturent des proies suffisamment grandes pour nécessiter une durée notable d'ingestion, comme par exemple dans le cas d'une capture d'une Moule commune dérobée par un congénère (GOSS-CUSTARD, 1980, 1983 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982a ; ZWARTS et DRENT, 1981 ; SWENNEN, 1990) ou de vers de terre chez le Pluvier doré *Pluvialis apricaria* harcelé par des laridés (THOMPSON et BARNARD, 1984). Les proies perdues à cause des cleptoparasites réduisent le succès de leurs victimes (GOSS-CUSTARD, 1980, 1983 ; ZWARTS et DRENT, 1981). L'Huître pie est un sujet intéressant car une partie des individus se livre à ce comportement tandis qu'ils doivent subir le cleptoparasitisme de nombreuses espèces, en particulier du Goéland cendré *Larus canus*, du Goéland argenté *Larus argentatus*, de la Mouette rieuse, du Goéland à ailes blanches *L. glaucooides* (BROCKMANN et BARNARD, 1979) et de la Corneille noire *Corvus corone*.

### V.5.2. Cleptoparasitisme intraspécifique

Les Huîtres pie exercent leur vigilance tout en s'alimentant, incluant des pauses périodiques et le contrôle visuel des congénères proches pour réduire la possibilité d'être attaqué par un cleptoparasite (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1999). La vigilance anti-cleptoparasite est plus efficace en présence

d'un faible nombre de cleptoparasites car dans ces circonstances elle permet à un individu de disposer de plus de temps pour évaluer la menace potentielle de chacun d'eux. Dès qu'il y a 1,9 cleptoparasite par oiseau, le comportement de vigilance des Huîtres pie n'est plus suffisant pour éviter une attaque. Une stratégie alternative, décrite par ces auteurs, est que les oiseaux gardent les Moules communes sous l'eau pendant qu'ils les ouvrent, ce qui leur permet d'éviter d'être volés.

La vitesse de recherche et la densité de congénères sont liées significativement et négativement. La vitesse de déplacement des oiseaux ne s'alimentant pas est supérieure à celle des oiseaux s'alimentant et avoisine 1,9 m/s. Cette vitesse est influencée par le temps de détection qui la réduit (SPEAKMAN et BRYANT, 1993). Elle est calculée selon la formule de SPEAKMAN et BRYANT (1993) :

$$\text{Log}_{10}(\text{vitesse}) = -1,18 + 1,46 \text{ log}_{10}(\text{rythme des pas})$$

La vitesse de déplacement est négativement corrélée à la vitesse du vent et à la présence des autres Huîtres pie. Dans ce dernier cas, les oiseaux gardent un œil sur de potentiels voleurs et regardent ce que les autres ont trouvé (BEAUCHAMP, 2004a, b). Le **tableau XXXI** regroupe les données relatives aux attaques dans différentes situations.





**Tableau XXXI**

Distance d'attaque et vitesse de recherche des cleptoparasites sur l'Huîtrier pie (STILLMAN *et al.*, 2000a ; RAPPOLDT *et al.*, 2010).

Système	Localisation	Distance d'attaque observée D (m)	Vitesse de recherche observée (ms <sup>-1</sup> ) ± écart-type	n
Petits polychètes	Bangor Flats, Pays de Galles, banc de moules	1,35	0,15 ± 0,03	60
Vers de terre, type <i>Lumbricus</i>	Estuaire de l'Exe, Angleterre	1,40	0,08 ± 0,02	52
Petits <i>Spisula solida</i>	Estuaire de l'Exe, Angleterre	1,70	0,24 ± 0,01	54
Polychètes	Bangor Flats, Pays de Galles, vasières	2,07	0,18 ± 0,03	53
Patchs de larves de diptères	Kimmeridge Bay, Angleterre, laisse de mer	1,66	0,54 ± 0,07	42
Grandes <i>Spisula solida</i>	Estuaire de l'Exe, Angleterre, sables	3,64	0,38 ± 0,16	61
Petites moules	Estuaire Seine, banc de moules	2,47	0,15 ± 0,01	55
Coques	Estuaire de l'Exe, Angleterre, vasières	3,32	0,22 ± 0,01	58
Grandes Moules communes	Estuaire de l'Exe, banc de moules	2,25	0,12 ± 0,01	52
Petits Coques	Estuaire de la Somme	2,00	0,22	4
Moule (insertion)		2,00	0,29	Calculé par STILLMAN <i>et al.</i> , 2000
Moule (martelage)		2,00	0,32	



**Figure 101** Un Huîtrier pie approche un congénère qui vient de capturer une Coque, avec l'intention probable de tenter de la lui subtiliser © JOHN GOSS-CUSTARD.



**Figure 102** L'attaque se solde ici par l'envol de l'oiseau tenant sa proie et l'attaquant le poursuit © JOHN GOSS-CUSTARD.



### V.5.3. Cleptoparasitisme interspécifique

L'Huîtrier pie vole assez rarement des proies à d'autres espèces. Il est, par contre, souvent la cible de laridés qui tentent de lui subtiliser ses proies. Un oiseau isolé craint peu les attaques d'un cleptoparasite car il n'est pas rentable, son succès de capture étant trop faible pour permettre à un autre oiseau de vivre à ses dépens. Mais au fur et à mesure qu'augmente la densité d'oiseaux, la proportion de Moules communes volées par le Goéland argenté et le Goéland cendré augmente et l'interférence aboutit à une diminution du succès de capture (ZWARTS et DRENT, 1981).

Dans l'estuaire de l'Exe au cours de l'hiver, 16,4 % des tentatives de captures de proies se terminent par le succès d'un acte de cleptoparasitisme (WOOD *et al.*, 2015). Le risque est le plus bas en février (10,8 %) et le plus haut en décembre (36,3 %). Le succès de la prédation varie avec le nombre de cleptoparasites par hôte sur les zones alimentaires. Le cleptoparasitisme est plus fréquent quand le nombre total de cleptoparasites par Huîtrier pie est le plus élevé.

Le cleptoparasitisme de l'Huîtrier pie par le Goéland cendré *Larus canus* a fait l'objet de nombreuses observations dans l'estuaire de la Somme (TRIPLET, 1994b ; TRIPLET et ETIENNE, 1986 ; SUEUR *et al.*, 1989). Il n'est possible que sur des proies nécessitant plusieurs secondes de manipulation avant d'être avalées. Il s'écoule au moins 11 s avant le début d'une attaque que les Huîtriers pie soient adultes ou immatures (tableau XXXII). Ce temps est celui qu'il faut aux Goélands cendrés pour repérer leur cible et l'attaquer. Le temps de manipulation est moins élevé chez les adultes que chez les immatures, et les Goélands cendrés prennent une décision plus rapide avec ces premiers dont les proies sont en général plus grandes que celles des immatures. Compte tenu de la perspective d'un gain élevé, les Goélands cendrés peuvent tenter de voler la proie à des temps supérieurs mais dans ce cas, leur succès est réduit car les Huîtriers pie sont probablement plus vigilants et consomment rapidement leur proie. Chez les immatures, le temps plus réduit pour les attaques manquées que pour les attaques réussies relèvent probablement d'un mauvais calcul des laridés avec des proies qui sont

trop vite consommées par leur cible.

**Tableau XXXII** Temps écoulé (en s) entre la capture le début de consommation d'une proie et l'attaque d'un Goéland cendré (repris de TRIPLET, 1994b).

Attaques	Adultes	Immatures
Réussies sur	11,6 (22)	13,9 (15)
Manquées sur	13,2 (12)	11,3 (12)

Pour qu'une attaque soit fructueuse, il faut qu'il s'écoule un certain laps de temps entre le moment où l'Huîtrier pie détecte une Coque commune et celui à partir duquel il commence à l'ouvrir. Un Goéland cendré n'attaque un Huîtrier pie que lorsque celui-ci a sorti le bivalve du substrat et que ses valves sont déjà entrouvertes, tout comme le fait le Goéland dominicain *Larus dominicanus* avec l'Huîtrier de Moquin en Afrique du Sud (HOCKEY, 1980). Ce comportement n'est toutefois observé que pour des Coques communes de longueur antéro-postérieure voisine ou supérieure à 25 mm extraites du substrat. Les Coques communes de cette taille ne se trouvent que dans des zones caractérisées par des densités moyennes (200 à 500 par m<sup>2</sup>) permettant des densités d'Huîtriers pie comprises entre 100 et 150 individus par ha (TRIPLET, 1984). Le temps de manipulation et de consommation augmente en fonction de la taille des proies (Chapitre II). Les Coques communes les plus grandes, contenant le plus de matière organique, sont donc les plus rentables à dérober. Le pourcentage comparé d'attaques sur deux hivers est plus élevé l'hiver pendant lequel la taille moyenne des Coques communes est la plus élevée (28 ± 2 mm contre 25 ± 5 mm) (TRIPLET, 1994b).

Les Huîtriers pie adultes présentent des réactions marquées aux attaques. S'ils ne lâchent pas immédiatement leur proie, ils peuvent prendre une posture d'intimidation, corps redressé et bec pointé vers le laridé, et tenter de le chasser mais cela se produit rarement. Dans les faits, les Huîtriers pie attaqués ne réagissent pratiquement jamais à une attaque (3 réactions d'agressivité sur 769 observations), indiquant qu'ils acceptent de perdre leur proie et que cette perte est inférieure, au point de



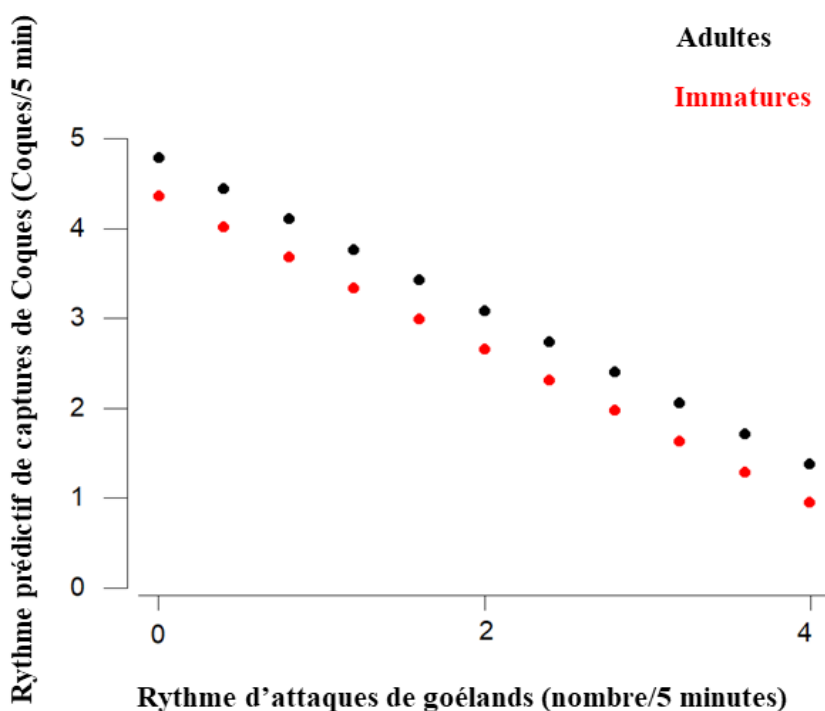
vue énergétique, à une querelle potentiellement très coûteuse en énergie (TRIPLET, 1994b).

L'autre réaction, en particulier chez les adultes, est de s'éloigner de l'endroit où ils viennent de subir une attaque, ce que ne font pas les immatures. Cette réaction s'accompagne d'une diminution de la vitesse de recherche et du temps nécessaire à l'ouverture et à la consommation d'un coquillage, ce qui diminue d'autant les possibilités d'attaque par un Goéland. Cette diminution du temps de capture et de consommation peut traduire une meilleure performance des Huîtres pie, ce qu'ils sont capables de faire dans des conditions expérimentales (SWENNEN *et al.*, 1989) mais peut aussi, et cela semble être l'hypothèse la plus probable, correspondre à la consommation de proies de moindre taille, moins rentables sur le plan énergétique (TRIPLET, 1994b), et qui le deviennent si on intègre le risque et le coût du cleptoparasitisme dans la recherche alimentaire des oiseaux.

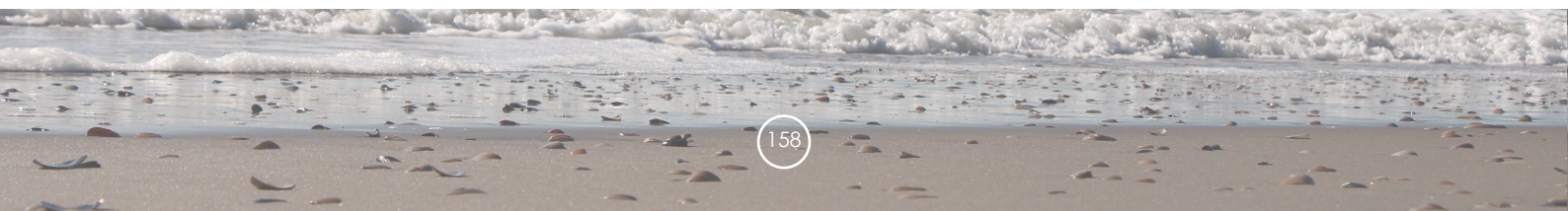
Une dernière réaction des oiseaux à une attaque est l'envol avec la proie, comportement qu'adoptent plus fréquemment les adultes que les immatures. LEOPOLD *et al.* (1985) ont montré que le transport d'une proie de la zone d'alimentation au reposoir s'avérait avantageux en matière de gain énergétique. Dans le cas présent, l'envol avec une proie

peut permettre aux oiseaux d'espérer un acquis énergétique ou du moins de ne pas perdre le bénéfice apporté par la proie trouvée et sur le point d'être consommée. Cependant, il existe une grande différence entre le coût d'un simple transport, tel que décrit par LEOPOLD *et al.* (1985) et celui engendré par une fuite qui nécessite un vol rapide et saccadé, accompagné d'évolutions désordonnées, poussant les oiseaux à la limite de leurs possibilités. Ainsi le coût du vol, égal à 12 fois le métabolisme au repos (BMR, *Basal Metabolic Rate*) passe-t-il à 15,2 fois dans le cas d'une poursuite (BARNARD et THOMPSON, 1985). Le bénéfice de l'envol baisse donc au fil des secondes et les Huîtres pie ajustent leur réponse en lâchant leur coque beaucoup plus tôt que ne le font les immatures en pareil cas (respectivement entre 1 et 20 s contre 32 s chez les immatures). 36,3 % des attaques sur les Huîtres pie se traduisent par un envol, contre 23,6 % chez les immatures qui n'ont donc pas développé cette stratégie de parade après une attaque ou maîtrisent mal leur proie.

Le nombre de Coques communes capturées par période de 5 minutes diminue lorsque les attaques par les Goélands cendrés passent de 0 à 4 au cours de ces périodes (GOSS-CUSTARD et TRIPLET, inédit ; **figure 103**).



**Figure 103** Le succès de capture de Coques communes par les Huîtres pie diminue lorsque le nombre d'attaques par les Goélands cendrés augmente (GOSS-CUSTARD et TRIPLET, inédit).





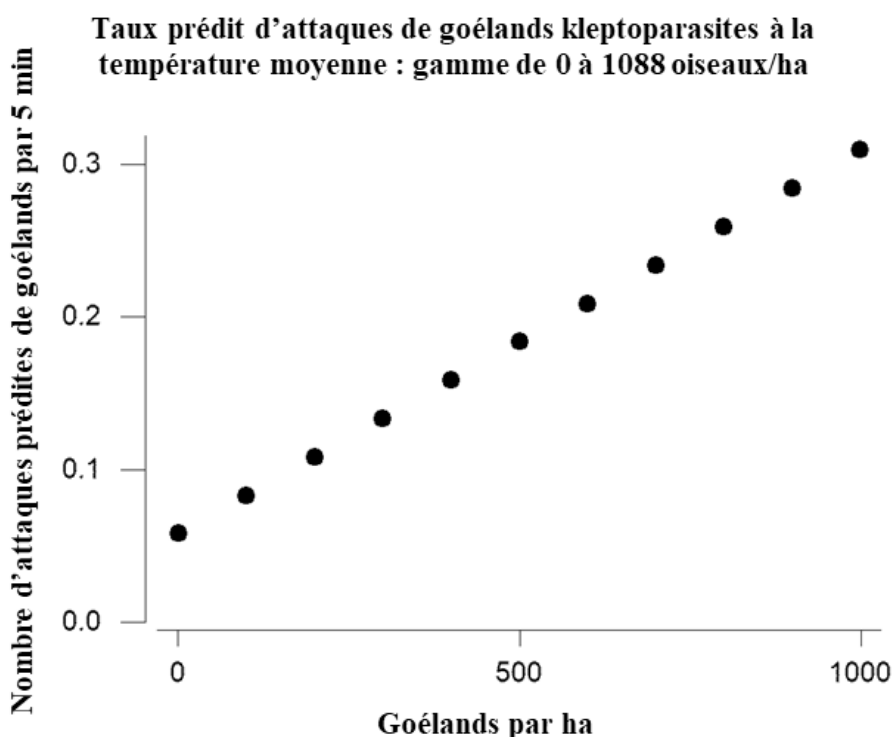


Chaque attaque réduit le succès de capture de Coques communes de 0,85 par période de cinq minutes (GOSS-CUSTARD et TRIPLET, inédit). Les densités de Goélands cendrés sont dépendantes du nombre d'Huîtres pie qu'ils « cleptoparasitent » et un Goéland cendré surveille en moyenne 9 Huîtres pie (TRIPLET et ETIENNE, 1986, 1991a ; GOSS-CUSTARD et TRIPLET, inédit). À partir des densités de Goélands cendrés observés au cours de l'hiver sur les zones alimentaires de l'estuaire de la Somme, GOSS-CUSTARD et TRIPLET (inédit) ont montré qu'une densité de 1 000 Goélands cendrés par ha pouvait conduire à 0,3 attaque par Huître pie et par période de 5 minutes (figure 104). Ainsi, le succès de capture se trouve réduit de  $0,3 \times 0,85 = 0,26$  Coque commune par période de 5 minutes, ce qui correspond à 11,7 % du succès de capture qui

était alors, sans cleptoparasitisme, de 2,2 Coques communes par période de 5 minutes.

Dans une étude du cleptoparasitisme chez l'Huître pie d'Amérique, les goélands volent des Moules communes car elles sont les plus longues à manipuler. Leur présence diminue les taux d'ingestion et la taille des Moules communes consommées (TUCKWELL et NOL, 1997) et ce résultat concorde avec la situation observée chez l'Huître pie dans l'estuaire de la Somme.

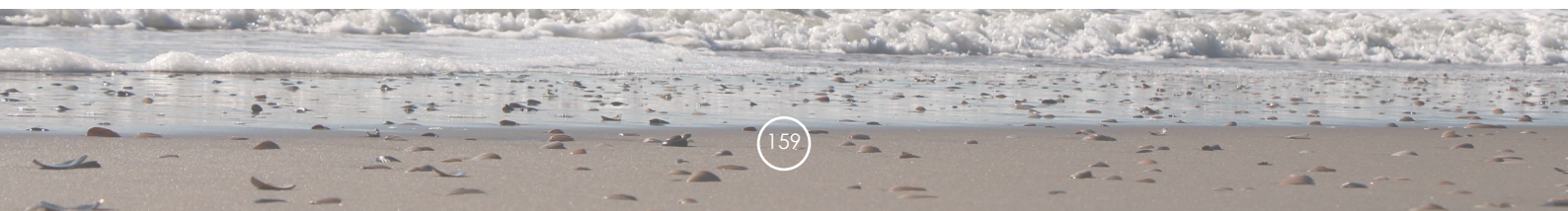
Le cleptoparasitisme des goélands sur l'Huître pie d'Amérique augmente avec le nombre de goélands sur les gisements de coquillages (TUCKWELL et NOL, 1997)

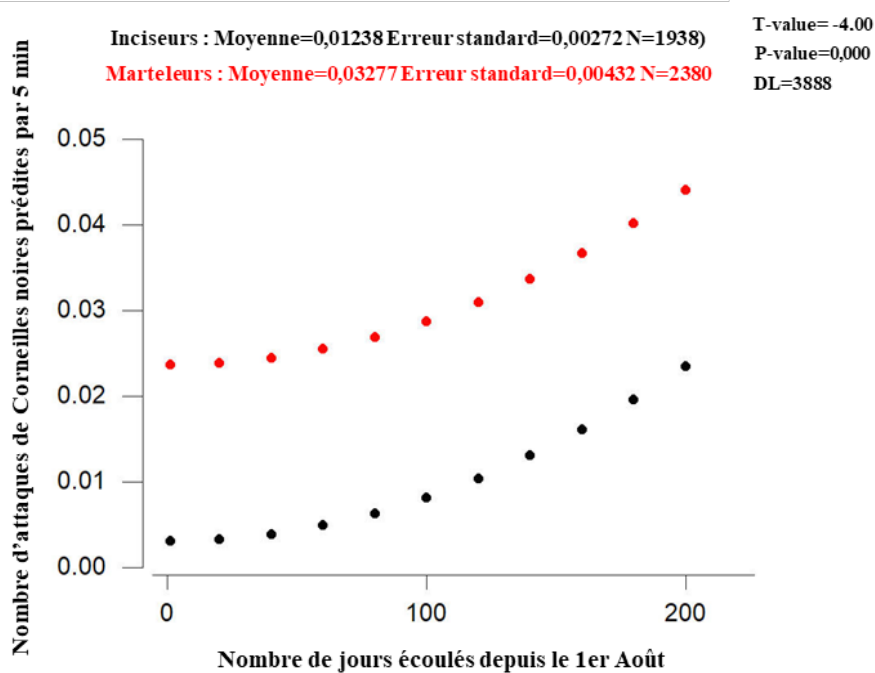


**Figure 104** Taux prédit d'attaques par les Goélands sur les Huîtres pie en fonction de la densité par ha des laridés (GOSS-CUSTARD, inédit).

Lors d'une étude sur le cleptoparasitisme de la Corneille noire sur l'Huître pie consommateur de Moules communes dans l'estuaire de l'Exe (Angleterre) au cours de l'hiver 2013-2014 (figures 105 et 106), GOSS-CUSTARD (2020) puis GOSS-CUSTARD *et al.* (2023) ont conclu que les vols de proies par les cor-

neilles et les laridés pouvaient augmenter la mortalité des adultes de 1 à 2 % et en ont déduit que l'augmentation des effectifs de Corneilles noires voire de goélands au cours des dernières décennies a pu provoquer le doublement de la mortalité hivernale des oiseaux adultes.



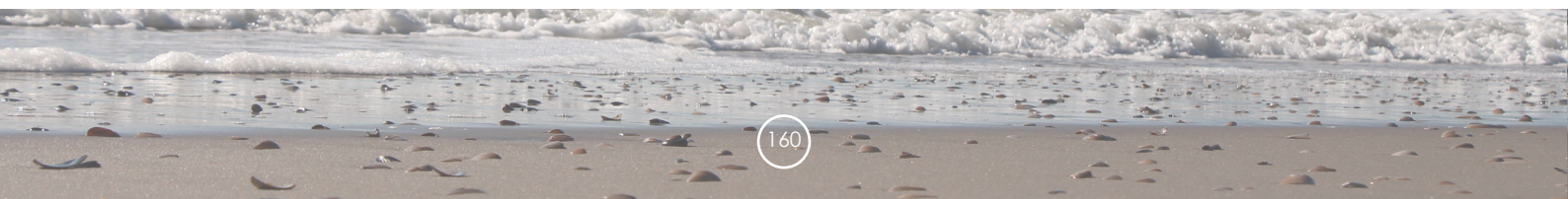


**Figure 105** Taux d'attaques prévisibles de la Corneille noire sur l'Huîtrier pie par période de 5 minutes au cours de la saison postnuptiale pour les marteleurs (en rouge) et les inséteurs (en noir) (GOSS-CUSTARD, inédit).

Dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden, le cleptoparasitisme est un facteur important de pertes de ressources énergétiques pour les Huîtriers pie en quête de proies. Ainsi, le Goéland argenté vole 12 % des Moules communes capturées par l'Huîtrier pie (KOENE, 1978) tandis que le Goéland cendré et le Goéland argenté volent 4 % des Moules communes selon une autre étude (ZWARTS et DRENT, 1981). ZWARTS et DRENT (1981) et WASER *et al.* (2016) ont d'ailleurs noté que les Goélands cendrés présents sur les moulières dépendaient presque exclusivement du gain des vols envers les Huîtriers pie et établissaient un lien étroit entre la densité de l'une et l'autre espèce.

Un travail similaire a été mené sur l'Huîtrier à long bec se nourrissant de clams *Mactra rufescens* et cleptoparasités par *Larus pacificus*. Ici, il n'y a pas de sélection pour la taille des clams car il est impossible à l'Huîtrier d'évaluer celle-ci avant la capture. Les coquilles sont ouvertes par insertion du bec entre les valves. Le temps d'ouverture et de consommation est lié à la longueur de la coquille. Les goélands volent 8 % des clams pris par les Huîtriers. La masse sans cendre des clams volés est significativement plus grande que celle des autres clams capturés par les Huîtriers. Les pertes dues aux Goélands du Pacifique ne semblent pas affecter les Huîtriers qui ont un temps suffisant pour se nourrir et compenser (TAYLOR et TAYLOR, 2005).

Le cleptoparasitisme est parfois infructueux comme par exemple dans le cas de la Mouette rieuse chez laquelle ce comportement a été observé dans l'estuaire de la Somme, avec comme proie la Coque commune (TRIPLET, 1993). La Mouette rieuse présente pourtant un comportement comparable à celui du Goéland cendré. Sur 112 attaques, soit 58 sur des oiseaux adultes et 54 sur des oiseaux immatures, 32 % ont été couronnées de succès. Quarante et 43 attaques menées respectivement sur des Huîtriers pie adultes et immatures, sans provoquer d'envol, se sont révélées fructueuses dans 30 et 44 % des cas. 18 attaques ont conduit à un envol chez les adultes, avec un taux de succès pour les Mouettes rieuses de 5,5 %, alors que chez les immatures ce pourcentage s'élève à 36,6 %. Ces derniers sont donc plus vulnérables à la subtilisation de leurs proies par ce laridé qui, toutefois, se révèle moins efficace face à des Huîtriers pie consommateurs de Néreis. C'est le constat qu'ont pu faire TRIPLET et ETIENNE (1991b) qui, en 113 minutes d'observations, n'ont noté que 5 attaques sur 17 couronnées de succès. Ce faible succès semble lié au temps de consommation très bref de ces proies (4 s) souvent avalées avant le cleptoparasite ait pu lancer son attaque.







**Figure 106** Comment la Corneille noire fond sur l'Huîtrier pie pour lui subtiliser sa proie, ce qui conduit ce dernier à l'envol pour fuir l'agresseur © JOHN GOSS-CUSTARD.

**Figure 107** Une Mouette rieuse tente de subtiliser la proie d'un Huîtrier pie, ce qu'elle parvient rarement à faire © JOHN GOSS-CUSTARD.





Un temps de l'ordre de 3 secondes a été mesuré lors d'actes de cleptoparasitisme de *Larus cirrocephalus* sur *H. palliatus*, avec 1,2 à 1,3 tentative par 5 minutes dont 42 % aboutissaient réellement au vol de la proie (KHATCHIKIAN *et al.*, 2002). Les Huîtriers américains capturent également des clams *Tagelus plebeius* de longueur antéro-postérieure moyenne égale à 52 mm qu'ils ouvrent par insertion du bec entre les valves. Les 35 s en moyenne que cela leur demande sont mises à profit par les goélands (*Chroicocephalus maculipennis*, *C. cirrocephalus* et *Larus belcheri*) pour tenter de voler ces proies qu'ils ne capturent jamais eux-mêmes (MARTINEZ et BACHMANN, 1997). Malgré ce risque de

subtilisation des proies par ces espèces, il n'a pas été mis en évidence de différence dans l'effort de recherche alimentaire des Huîtriers d'Amérique, qu'il y ait présence ou absence de ces laridés. Par contre, le succès de capture est plus élevé et le temps de consommation est plus court en présence des laridés, ce qui constitue deux manières d'éviter le cleptoparasitisme (GARCÍA *et al.*, 2011) et ce comportement est noté plus fréquemment lorsque les Huîtriers d'Amérique se nourrissent de grands bivalves, ce qui suggère que les laridés sont attentifs à la taille des proies qu'ils préfèrent voler, à savoir celles qui sont grandes et / ou visibles (GARCÍA *et al.*, 2010 ; GARCÍA et BIONDI, 2011).







© CAROLE PILLORE







6

Chapitre

# Assurer la survie hivernale



## VI.1 Introduction

Pendant environ 50 ans, l'accent a surtout été mis par les spécialistes de l'Huîtrier pie sur l'idée que, au moins en zone tempérée, la réduction des ressources alimentaires pendant la saison de non reproduction en combinaison avec d'autres facteurs, comme les conditions météorologiques, les prédateurs et les maladies jouaient un rôle crucial pour déterminer la taille de leurs populations au cours de l'année. Ce chapitre discute les résultats des recherches menées sur la

survie des Huîtriers pie au cours de la saison de non reproduction. La grande difficulté avec l'espèce réside dans sa longévité qui implique donc des périodes très longues d'études, pouvant chevaucher les carrières scientifiques de spécialistes successifs tandis que les progrès réalisés dans les modes de suivi pourraient, dans quelques années, aboutir à reconsidérer certains résultats actuellement considérés comme acquis.

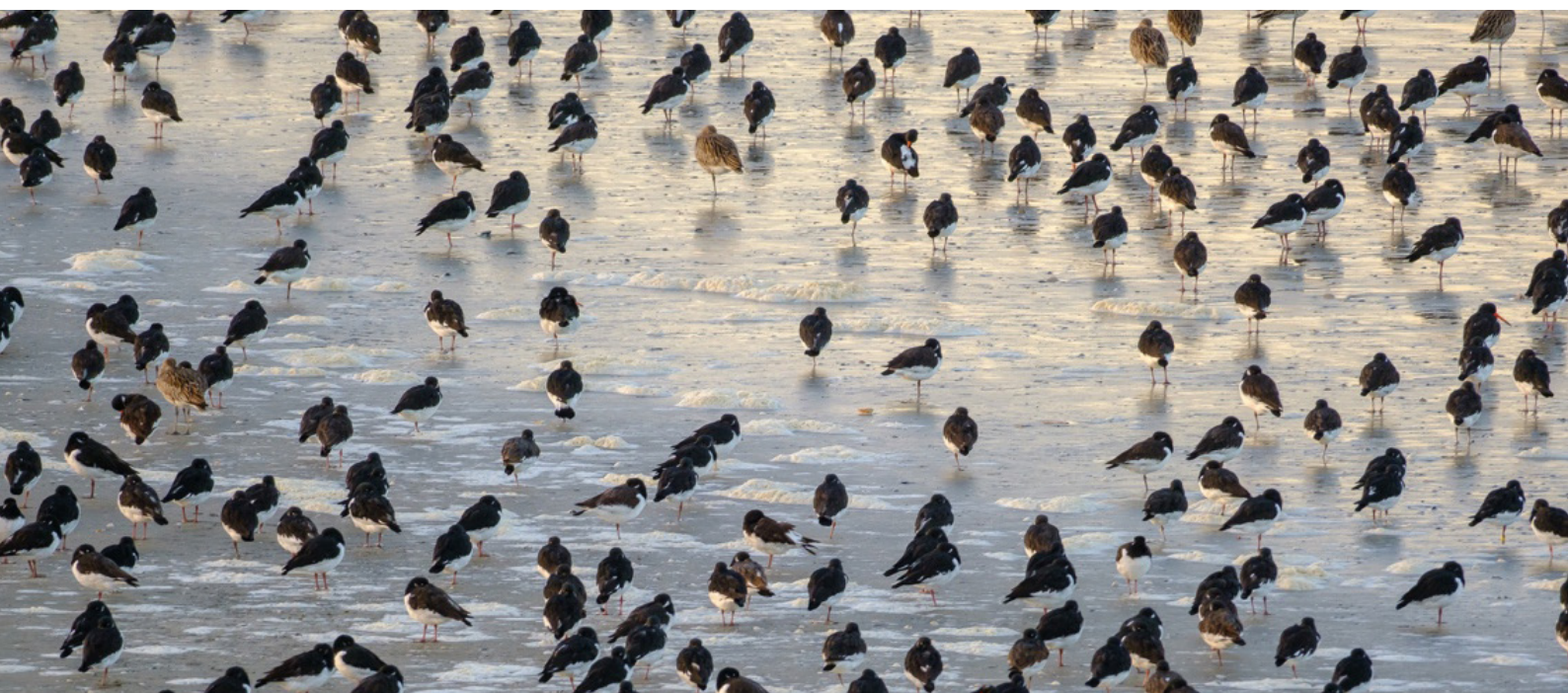


Figure 108 Un groupe d'Huîtriers pie au repos sur l'estran © ALAIN PONSERO.





## VI.2. Données générales

Dès qu'ils atteignent l'âge adulte, les Huîtriers pie présentent un taux annuel de mortalité très bas. Ils sont longévifs et produisent peu de jeunes chaque année (ROODBERGEN *et al.*, 2011), ce qui les classerait parmi les espèces à stratégie K. Pourtant, selon BAKER et CADMAN (1980), *H. ostralegus* et *H. palliatus* seraient plutôt à stratégie r, avec une taille moyenne de ponte assez élevée et des oeufs plus petits que les espèces du genre *Haematopus* considérées comme de stratégie K (*H. fuliginosus*, *H. ater* et *H. moquini*).

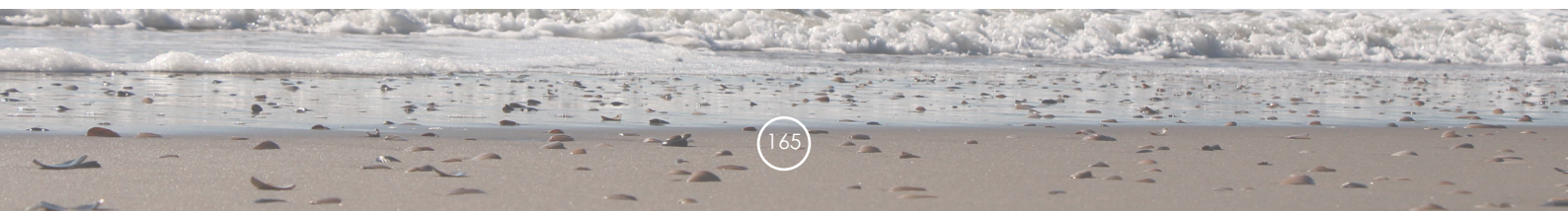
On pourrait s'attendre à ce que la dynamique des populations d'Huîtriers pie soit principalement dominée par des variations de la survie des adultes. Cependant, une comparaison entre sites a montré que, durant l'augmentation des effectifs observée au cours de la majeure partie du XX<sup>e</sup> siècle, le succès à l'éclosion avait changé, tandis que la mortalité des adultes était restée constante (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b). La démographie est probablement fortement influencée par les conditions environnementales marines parce que des facteurs tels que la température des eaux de surface peuvent affecter la physiologie et la démographie de différentes espèces d'invertébrés consommées par cette espèce, en particulier par les poussins (BEUKEMA, 1992 ; BEUKEMA *et al.*, 2010).

La survie de l'Huîtrier pie peut être approchée par l'analyse des milliers de signalements d'oiseaux bagués lors de leur reprise ou de leur contrôle par recapture ou à distance, ce qui est facilité par l'utilisation de bagues de couleur permettant de les distinguer individuellement. Les deux méthodes ont été utilisées très largement et permettent de disposer d'estimations des taux de survie en fonction de l'âge, du sexe, du site de reproduction ou d'hivernage, des facteurs météorologiques ou alimentaires qui pèsent sur leur condition corporelle. Récemment, il a été mis en évidence que jusqu'à 6 % des oiseaux pouvaient perdre leur bague. La

probabilité de perte d'une bague est étroitement dépendante du temps de port et du métal utilisé, avec de faibles pertes les premières années et une augmentation de cette possibilité au fur et à mesure des années de port. Cette perte compromet dans une certaine mesure l'analyse des taux de survie (ALLEN *et al.*, 2019a ; VAN DE POL *et al.*, 2010a ; DURIEZ *et al.*, 2012) mais l'impact de ce biais n'a pas encore été établi. De ce fait, les résultats ci-dessous ne tiennent pas tous compte de cette perte et certains devront probablement être revus dans quelques années.



**Figure 109** Jeune Huîtrier pie marqué avec des bagues colorées, tué à la chasse dans le département de la Somme. Ce type de reprises fournit moins de renseignements à la personne qui a marqué l'oiseau que le suivi à long terme mais la transmission de telles données reste nécessaire afin que ce type d'informations puisse entrer dans le calcul de la mortalité (Photo fournie par PHILIPPE KRAEMER).





### VI.3. Taux de survie annuels et hivernaux

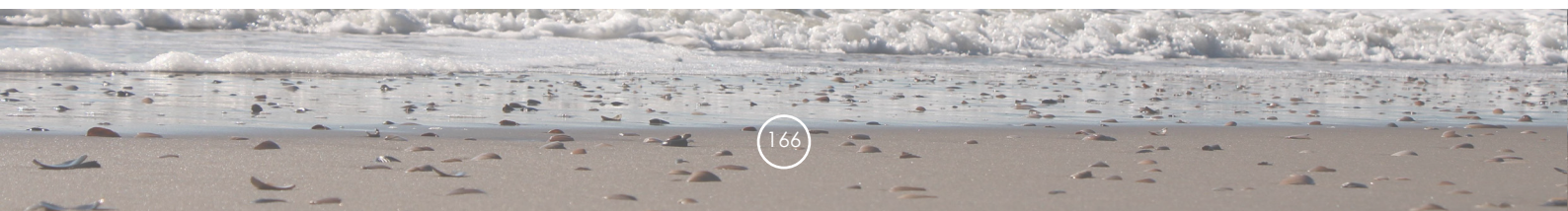
La survie de l'envol à la fin de la première année est de 50 % à 64 %, celle des oiseaux de deuxième année est de 80 % (VAN DE POL, 2006). Le taux de survie annuel des oiseaux adultes est généralement supérieur à 90 % (SCHNAKENWINKEL, 1970) selon les données regroupées indépendamment des sites et des années, mais il peut baisser à 70 % lors des vagues de froid et/ou en cas de manque de ressources alimentaires au cours d'hivers pendant lesquels les oiseaux peinent à acquérir l'énergie nécessaire pour survivre (HEPPLESTON, 1971a ; SWENNEN et DUIVEN, 1983 ; VAN DE POL *et al.*, 2010a et b).

Au cours de la période hivernale étendue (septembre/octobre à mars/avril), il n'y a aucune différence entre la survie des Huitriers pie de troisième et quatrième hivers et les oiseaux adultes, mais les juvéniles et les oiseaux du deuxième hiver ont un taux de survie inférieur (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982b ; KERSTEN et BRENNINKMEIJER, 1995, GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982a et c ; VAN DE POL *et al.*, 2010a ; DURIEZ *et al.*, 2012). Aux Pays-Bas, la survie est considérée comme étant 20 % plus basse chez les juvéniles et les oiseaux de 2<sup>ème</sup> année par rapport aux oiseaux plus âgés (ENS *et al.*, 1996d ; ARTS *et al.*, 1997), en particulier pendant la période hivernale quand les oiseaux éprouvent des difficultés à acquérir l'énergie qui leur est nécessaire quotidiennement pour survivre (HEPPLESTON, 1971b ; SWENNEN et DUIVEN, 1983 ; VAN DE POL *et al.*, 2010a et b). Quand leurs ressources alimentaires intertidales deviennent rares en hiver, les Huitriers pie doivent adapter leur comportement à cette situation, et leur taux de mortalité est plus élevé que lors des hivers durant lesquels les ressources alimentaires sont plus abondantes (ENS, 2000). Comme cela s'est produit à Morecambe Bay au cours du rude hiver de 1962/1963 et dans le Wash au cours de l'hiver 1992/1993, par exemple, la forte mortalité des Huitriers pie s'accompagna d'un changement de comportement des oiseaux


avec de grands effectifs désertant les zones intertidales pour se nourrir de vers de terre dans les champs et même dans les parterres enherbés des carrefours routiers et les jardins (ATKINSON *et al.*, 2000).

La survie annuelle des adultes, d'une saison de reproduction à la suivante, est de 87 à 98 % au cours de la période 1963-1968 à Skokholm, une île du Pays de Galles sur laquelle les Huitriers pie ont été abondamment étudiés (HARRIS, 1970). Sur ce même site, la survie annuelle des mâles adultes était de  $90,2 \pm 1,4$  % et celle des femelles de  $90,2 \pm 1,0$  % pour la période 1963/1964 à 1976/1977 (SAFRIEL *et al.*, 1984). Il n'y a pas de tendance significative dans la survie annuelle au cours de cette période mais plutôt une grande hétérogénéité entre les années. Il n'y a pas de relation significative entre la survie annuelle et la fréquence de recouvrement du sol par la glace, comme cela a pu être mesuré à proximité de douze stations météorologiques situées à proximité d'estuaires fréquentés par les oiseaux.

Les taux de survie varient non seulement entre les régions mais aussi entre les années, le sexe, la densité de la population et selon que les oiseaux migrent après la reproduction ou restent à proximité des zones de nidification (tableau XXXIII). Des études approfondies sur les données d'oiseaux bagués aux Pays-Bas, par exemple, ont montré que le taux de survie des oiseaux qui passent la période hivernale hors des Pays-Bas est de 92 %, ce qui est inférieur au taux de 95 % relevé chez les oiseaux qui hivernent dans la région du Delta (95 %) mais meilleur que celui (91 %) de ceux présents l'hiver dans la mer des Wadden (ALLEN *et al.*, 2019a). DURIEZ *et al.* (2012) notaient une survie de 81 % pour les migrateurs et de 82 % pour les résidents qui hivernent à proximité de leur zone de reproduction. GOSS-CUSTARD *et al.* (1982c) indiquent de leur côté que 89 % des oiseaux reviennent sur leur lieu







d'hivernage chaque année et, les années avec des hivers doux, que l'essentiel de la mortalité ne se produit pas sur les zones d'hivernage. L'analyse génétique conduite par Van TREUREN *et al.* (1999) n'a pas mis en évidence de différence entre les oiseaux migrateurs et les résidents, ce qui suggère que la stratégie d'hivernage est probablement facultative, ou dépendante de la situation rencontrée après la reproduction sur les premières zones littorales atteintes, et non obligatoire, les Huîtriers pie n'étant pas programmés pour migrer alors que d'autres seraient sédentaires.

Pour l'ensemble des îles Britanniques, la survie annuelle des oiseaux jusqu'à l'âge de 5 ans serait de 39 % et celle des adultes de 88 % (ROBINSON *et al.*, 2005a). La survie peut être différente selon les sexes, avec les femelles ayant des taux de mortalité plus élevés que les mâles à la fois chez les immatures et les adultes, ce qui peut expliquer les sex ratio déséquilibrés dans certaines populations en hiver (**tableau XXXIII** ; DURELL *et al.*, 2000). Dans

l'Exe, la mortalité hivernale des oiseaux est densité dépendante (DURELL *et al.*, 2000). GOSS-CUSTARD et DURELL (1984) et DURELL *et al.* (2000), l'estiment à 1,5 - 3,2 %. Une étude complète et à long terme sur les reprises de bagues a été menée pour la période 1983/1984 à 1995/1996 sur l'île néerlandaise de Texel ; elle illustre l'ampleur de la variabilité qui concerne le taux annuel de mortalité des Huîtriers pie. Celui-ci varie de 3 à 35,2 %, avec une mortalité estivale comprise entre 0 et 9,4 % et une mortalité hivernale comprise entre 0 et 35,2 % (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996). Pour l'île de Schiermonnikoog, ces auteurs fournissent des valeurs extrêmes annuelles de 1,7 à 28,9. Une mortalité extrêmement élevée des Huîtriers pie a été constatée dans 15 % des hivers (n = 92) sur le continent (HULSCHER, 1989, 1990). Ceci illustre l'importance des vagues de froid comme celles du début des années 1980 où un grand nombre d'oiseaux meurent sur place ou du fait de la chasse en France, par suite à leur fuite vers le sud (DURIEZ *et al.*, 2012 ; VAN DE POL *et al.*, 2014).



Tableau XXXIII

Taux de survie annuelle des populations d'Huîtres pie dans différents pays d'Europe du Nord.

Site	Âge	Taux de survie (%)	Références
Pays de Galles	Non précisé	85,9 - 95,8	HARRIS, 1975
Skokholm (1963-1968)	Adultes	88-90	HARRIS, 1967
Skokholm (1963/1964 à 1976/1977)	Mâles adultes Femelles adultes	90,2 ± 1,4 90,2 ± 1,0	SAFRIEL <i>et al.</i> , 1984
Angleterre	1 <sup>ère</sup> année	64	HARRIS, 1967
Angleterre (estuaire de l'Exe)	Adultes	86,5-96	GOSS-CUSTARD et DURELL, 1984b
Angleterre (estuaire de l'Exe)	Non reproducteurs	92	DURELL <i>et al.</i> , 2000
Angleterre (estuaire de l'Exe)	Mâle	91 84	DURELL, 2007
Angleterre	Femelle	92	HARRIS et WANLESS, 1997
Allemagne	Non précisé	89-97,5	GROSSKOPF, 1964
Mellum (Allemagne)	Entre envol et 1 <sup>ère</sup> reproduction	38	SCHNAKENWINKEL, 1970
Mellum (Allemagne)	Adulte	92 (87-98)	SCHNAKENWINKEL, 1970
Pays-Bas	1 <sup>ère</sup> année	50	VAN DE POL <i>et al.</i> , 2006
Mer des Wadden	Non reproducteurs	96,4	DURELL <i>et al.</i> , 2000
Pays-Bas	Adultes reproducteurs	92,9 (71-99)	HEG <i>et al.</i> , 2003
Pays-Bas	Adultes pendant 3 hivers froids	71, 86, 78	HEG <i>et al.</i> , 2003
Pays-Bas	2 <sup>ème</sup> année	80	VAN DE POL <i>et al.</i> , 2006
Différents sites	Années normales	90 - 95	SCHNAKENWINKEL, 1970 ; GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 1995a ; ATKINSON <i>et al.</i> , 2003 ; OOSTERBEEK <i>et al.</i> , 2006 ; DURELL, 2007 ; VAN DE POL <i>et al.</i> , 2010a ; DURIEZ <i>et al.</i> , 2012 ; ROODBERGEN <i>et al.</i> , 2012 ; ENS et UNDERHILL, 2014
Pays-Bas, années avec vagues de froid ou ressources insuffisantes	Adultes	70	NÈVE et VAN NOORDWIJK 1997 ; ATKINSON <i>et al.</i> , 2003 ; VAN DE POL <i>et al.</i> , 2010a
Schiermonnikoog Pays-Bas (1985-1991)	Entre envol et 1 <sup>ère</sup> reproduction	50	KERSTEN et BRENNINKMEYER, 1995
Schiermonnikoog Pays-Bas (1985-1991)	Adultes	95	HULSCHER, 1989
Pays-Bas hiver, avant effondrement des ressources (1990)	Adultes résidents Adultes migrateurs	98,3 ± 0,4 97,3 ± 0,4	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas hiver, après effondrement des ressources (1990)	Adultes résidents Adultes migrateurs	95,5 ± 0,6 95,9 ± 0,7	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (vague de froid)	Adultes résidents Adultes migrateurs	69,5 ± 3,5 73,4 ± 3,7	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (période estivale) avant travaux dans le Delta (<1986)	Adultes	94,5 ± 0,8	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (période estivale) après travaux dans le Delta (>1986)	Adultes résidents Adultes migrateurs	93,2 ± 0,6 89,9 ± 0,8	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (après vague de froid)	Adultes	82 ± 0,3	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (pendant et après les hivers doux) avant travaux dans le Delta	Immatures (hiver) Immatures (été)	91,6 ± 2,1 89,7 ± 1,9	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (pendant et après les hivers doux) après travaux dans le Delta	Immatures (hiver), migrateurs Immatures (hiver), résidents Immatures (été)	86,5 ± 3,8 81,3 ± 4,4 94,9 ± 2,1	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (vague de froid)	Immatures migrateurs	31,5 ± 10,3	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (après vague de froid)	Immatures migrateurs	52 ± 12,6	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (avant 1986)	Juvéniles	73,9 ± 2,3	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (après 1986)	Juvéniles migrateurs Juvéniles résidents	60,7 ± 4,3 44,9 ± 4,2	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Pays-Bas (vague de froid)	Juvéniles migrateurs Juvéniles résidents	31,4 ± 6,9 19,4 ± 4,9	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012





## VI.4. Survie et mortalité en période de reproduction

La mortalité hivernale a longtemps été considérée comme l'élément démographique dominant de la survie des Huitriers pie adultes. Ceci est lié au fait que la mortalité estivale des adultes est très faible. Elle est par exemple estimée à 1 % à la fois sur l'île de Skokholm (HARRIS, 1967, SAFRIEL *et al.*, 1984) et sur celle de Schiermonnikoog (ENS, 1992 ; ENS *et al.*, 1996d). Les estimations de la mortalité estivale sont significativement plus élevées, étant de  $3,6 \pm 0,4$  % pour la mer des Wadden et de 3,2 % dans l'estuaire de l'Exe (Durell *et al.*, 2000). Comme la survie est très élevée pendant la période de reproduction proprement dite, la plus grande part de la mortalité des reproducteurs se produit entre la fin de l'hiver et l'arrivée des oiseaux sur leurs zones de reproduction et/ou entre la fin de la période de reproduction et leur retour sur les zones d'hivernage. Effectivement, le taux de mortalité est relativement élevé à la fin de l'hiver et au début du printemps lors de la migration puis de l'acquisition du territoire et de l'accouplement (MARCSTROM et MASCHER, 1979 ; WATSON, 1980 ; LAMBECK et WESSEL, 1991 ; HULSCHER *et al.*, 1996). Que la période entre le départ des zones d'hivernage et le début de la reproduction soit une période difficile pour les adultes est confir-

mé par les observations réalisées sur les oiseaux marqués en couleur, montrant que les taux de survie des adultes sont plus faibles au printemps qu'à l'automne dans l'estuaire de l'Exe (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982c ; GOSS-CUSTARD et DURELL, 1984 ; DURELL *et al.*, 2000) et aux Pays-Bas (ALLEN *et al.*, 2018). Ces derniers auteurs ont également montré que la survie était plus faible chez les oiseaux nichant dans les zones continentales que celle des oiseaux nichant dans les zones littorales. Il ne leur a cependant pas encore été possible d'estimer à combien s'élève la mortalité printanière pendant la migration et pendant les stades premiers de la période de reproduction.

Les hivers rigoureux réduisent le taux de survie jusqu'à 25 % de sa valeur habituelle et sont souvent suivis par une diminution de la survie l'été (DURIEZ *et al.*, 2012). Cet effet de report (*carry-over effects* ; NORRIS, 2005) peut être expliqué par les besoins énergétiques élevés que requièrent la défense du territoire, l'alimentation des poussins et la diversion des prédateurs vis-à-vis des œufs et des poussins, toutes raisons pouvant amenuiser les chances de survie des oiseaux qui ont déjà perdu une partie de leurs réserves énergétiques au cours de l'hiver précédent (DRENT et DAAN, 1980 ; ENS, 1992 ; NORRIS, 2005 ; HARRISON *et al.*, 2010). Par ailleurs, une forte mortalité hivernale peut être suivie d'une période de querelles importantes pour conquérir les



**Figure 110** L'estuaire de l'Exe (Angleterre), pris par la glace © JOHN GOSS-CUSTARD.





territoires laissés vacants et, de ce fait, conduire à une augmentation de la mortalité en phase de pré-reproduction (HEG *et al.*, 2003).

Goss-Custard *et al.* (1995b) démontrent, par un modèle démographique, l'existence de différentes sous-populations reproductrices qui partagent le même espace d'hivernage et peuvent être affectées de différentes manières par une réduction progressive de leurs habitats hivernaux. Initialement, lorsque l'habitat hivernal se détériore, toutes les sous-populations diminuent en conséquence. Cependant, les sous-populations présentant des taux de reproduction les plus bas sont affectées de manière disproportionnée. En utilisant un modèle similaire, Durell *et al.* (1997) explorent les raisons des différences dans les réponses des sous-populations. Quand le nombre d'adultes reproducteurs potentiels diminue en raison du taux de mortalité élevé en hiver, il arrive un moment où le nombre de couples reproducteurs n'est plus assez élevé pour occuper la totalité des territoires de reproduction disponibles. Dès lors, la taille de la population reproductrice diminue tant que le taux de mortalité hivernale reste élevé. Avant ce moment,

les reproducteurs morts pendant l'hiver sont remplacés par des non-reproducteurs. Après ce point, le résultat de la reproduction de ces populations n'est plus suffisant pour remplacer les oiseaux morts pendant l'hiver. La cause de la diminution de certaines populations reproductrices doit donc être recherchée sur les zones d'hivernage.

Le taux de mortalité des non-reproducteurs dans les zones de nidification n'a jamais été étudié ; on considère généralement qu'il est du même ordre de grandeur que celui des oiseaux reproducteurs. Parmi les oiseaux immatures qui reviennent des zones d'hivernage, seul un petit nombre disparaît pendant la période d'accession à la maturité sexuelle, ce qui permet d'entrevoir une mortalité assez basse chez les oiseaux-pré-reproducteurs qui quittent les zones hivernales pendant l'été (Goss-Custard *et al.*, 1982b ; Arts *et al.*, 1997).

**Figure 111** Un adulte et son jeune juste volant en Islande  
© Gilles et Thérèse Degryse.







## VI.5. Causes de survie et mortalité en période hivernale



La plus grande part de la mortalité naturelle hivernale se produit entre décembre et février (voir par exemple ZWARTS *et al.*, 1996c pour les données relatives à la mer des Wadden).

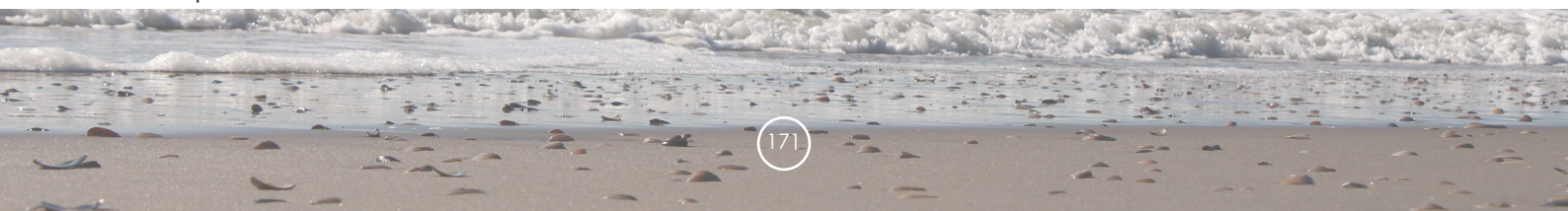
La survie hivernale est généralement calculée à partir du pourcentage d'oiseaux qui regagnent leur site de nidification après l'hiver. La valeur est une légère sous-estimation car les oiseaux changent parfois de lieu de nidification ou restent sur la zone d'hivernage (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1984b). Néanmoins, la mortalité annuelle dépend fortement de la rigueur des conditions météorologiques et de la disponibilité alimentaire (SAFRIEL *et al.*, 1984 ; TRIPLET, 1991 ; TRIPLET et ETIENNE, 1991b ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b ; CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; TRIPLET *et al.*, 1997 ; DURELL *et al.*, 2001a et b, 2003 ; NÈVE et VAN NOORDWIJK, 2003 ; ATKINSON *et al.*, 2003, 2005 ; RAPPOLDT *et al.*, 2003 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; OOSTERBEEK *et al.*, 2006 ; DURIEZ *et al.*, 2009). Elle peut être particulièrement élevée lors des hivers très rigoureux quand la glace recouvre les vasières et empêche les oiseaux de s'alimenter alors que leur

demande énergétique est particulièrement élevée (PILCHER, 1964 ; SWENNEN, 1984 ; HULSCHER, 1990 ; TRIPLET, 1991 ; TRIPLET et ÉTIENNE, 1991b ; DURIEZ *et al.*, 2009, 2012 ; CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; ATKINSON *et al.*, 2003). Par exemple, HEPPLESTON (1971b) a estimé que 25 % des oiseaux hivernant dans l'estuaire de l'Ythan sont morts pendant une vague de froid qui a duré 22 jours. Au cours des années 1960, les taux de survie dans le Wash étaient faibles les hivers marqués par des vagues de froid exceptionnelles (PILCHER, 1964). Pendant les trois hivers froids de 1985 à 1987, des milliers d'Huîtriers pie ont été trouvés morts le long de l'Oosterschelde et sur les plages de la mer du Nord (MEININGER *et al.*, 1991). La vague de froid de 30 jours entre février et mars 1986 a provoqué une mortalité de 5 à 6 % des oiseaux hivernant à Texel (STOCK *et al.*, 1987a).

Même en l'absence de vague de froid, des températures hivernales basses augmentent les besoins énergétiques des oiseaux et la probabilité qu'ils ne puissent les combler et de fait, augmentent la probabilité de mortalité. DURELL *et al.* (2007) ont confirmé la dépendance du taux hivernal de mor-



**Figure 112** Si la cause de la mort de cet Huîtrier pie ne peut être déterminée avec certitude, il est manifeste que son cadavre a commencé à nourrir un autre animal © ALAIN PONSERO.





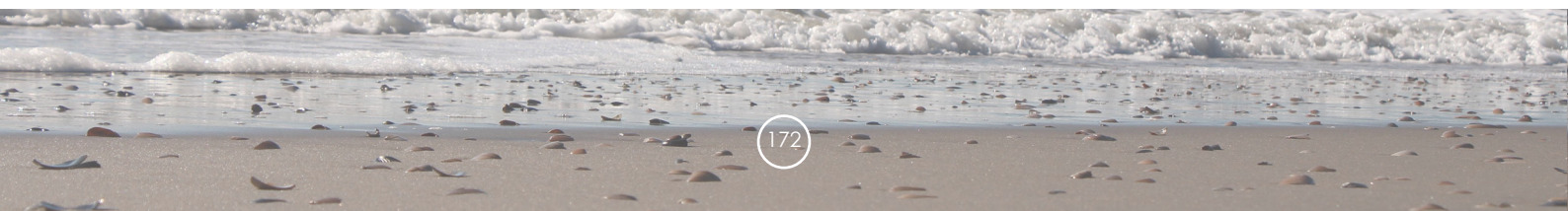


talité aux températures hivernales des Huîtriers pie consommateurs de Moules communes dans l'estuaire de l'Exe, un site d'hivernage où les vagues de froid de l'importance et de la durée de celles qui prévalent en mer des Wadden n'ont pas été notées pendant la période d'étude. Les vents forts augmentent également les besoins énergétiques, en particulier quand ils sont associés à de très basses températures, ce qui augmente le facteur de refroidissement (*chill factor*), et d'autant plus que les oiseaux cessent de s'alimenter pendant ces épisodes pour rechercher un abri. De plus, par vents forts et selon leur force et leur orientation, la marée peut rester plus longtemps, ce qui réduit le temps pendant lequel les oiseaux peuvent s'alimenter. Pendant l'hiver très froid et très venteux de 1992/1993, les Huîtriers pie de la mer des Wadden ne disposaient pas d'assez de temps pour se nourrir sur les zones intertidales et étaient obligés de s'alimenter dans les terres au cours des marées hautes (HULSCHER, 1993). La réduction des surfaces alimentaires et du temps d'alimentation peut être préjudiciable en fin d'hiver quand les ressources sont déjà rares et que la demande des oiseaux augmente pour leur préparation à la période de reproduction (DURELL *et al.*, 2001a).

La survie est également dépendante des stocks de Coques communes et de Moules communes (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; NÈVE et VAN NOORDWIJK, 1997 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; ATKINSON *et al.*, 2005). On ne peut cependant pas attribuer la mortalité d'une population aux ressources disponibles, sans prendre également en compte l'impact des mauvaises conditions météorologiques (ENS, 2000). Par exemple, dans une étude sur le nombre de cadavres d'Huîtriers pie échoués sur le littoral de la mer des Wadden entre 1969 et 1996, peu d'oiseaux ont été trouvés pendant les hivers doux, comparativement au nombre trouvé pendant les hivers avec vagues de froid et/ou avec une faible abondance des ressources alimentaires. Le nombre de jours de froid et la biomasse de proies disponibles expliquent eux aussi la mortalité. Des hivers doux mais sans biomasse importante peuvent conduire à une forte mortalité, alors que des hivers froids mais avec des ressources importantes ne génèrent pas une mortalité importante (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996). Au Royaume-Uni, où les hivers sont généralement plus doux que sur le continent, la survie au cours des années 1990 est la plus basse les années avec de faibles abondances

de Coques communes et de Moules communes (ATKINSON *et al.*, 2003, 2005), mais également avec les rigueurs hivernales (DURELL *et al.*, 2001a). La mortalité des oiseaux au cours des épisodes sévères de vagues de froid est généralement locale car les oiseaux se déplacent pour les fuir (PILCHER, 1964).

Les hivers rigoureux peuvent augmenter le taux de mortalité tant dans la population atlantique (HEPPLESTON, 1971b ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977a ; BAILLIE, 1980 ; CLARK, 1982 ; DAVIDSON et EVANS, 1982 ; O'CONNOR et CAWTHORNE, 1982 ; DAVIDSON et CLARK, 1985 ; ENS *et al.*, 1996c) que dans la population continentale (SWENNEN et DUIVEN, 1983 ; SWENNEN, 1984 ; STOCK *et al.*, 1987a, 1989 ; HULSCHER, 1989 ; 1990 ; LAMBECK, 1991 ; MEININGER *et al.*, 1991 ; DURIEZ *et al.*, 2009 ; 2012) pour les mêmes raisons. Les basses températures et les vents forts augmentent les besoins énergétiques au moment où la disponibilité des proies diminue (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b). Le risque de mourir de faim, cependant, n'est pas réparti de la même façon dans une population : certaines catégories d'oiseaux sont plus à risque de mourir que d'autres. La mortalité pendant une période froide dans le nord-est de l'Angleterre, par exemple, est plus élevée chez les oiseaux de premier hiver que chez les oiseaux plus âgés (DAVIDSON et EVANS, 1982). Une des premières études relatant que les Huîtriers pie présentent un risque élevé de mortalité au cours des vagues de froid sévères a été menée sur l'île de Texel (SWENNEN et DUIVEN, 1983). En janvier et février 1976, la température moyenne était restée négative 11 jours consécutifs et un fort vent d'est avait soufflé pendant quasiment toute la période. Après un jour, les plus hauts niveaux des vasières intertidales étaient couverts de glace et les Huîtriers pie ne pouvaient pas s'y nourrir et restaient au reposoir toute la journée. Des oiseaux morts ont été trouvés au bout de quelques jours ; à la fin de la vague de froid, leur nombre a atteint le total de 380. Les oiseaux morts présentaient des poids inférieurs de 36 à 39 % au poids moyen normal de l'espèce, sans qu'il y ait de différence entre les classes d'âge, mais avec une fréquence élevée d'anomalies anatomiques comme des becs mal formés et des doigts amputés, ayant pu affecter la capacité des oiseaux à se nourrir. 18,9 % des individus de plus d'un an n'avaient pas terminé la mue automnale de leurs rémiges primaires, ce qui suggère qu'avant même l'arrivée de la vague de froid, ils n'avaient pas la pleine capacité de rechercher





leur nourriture. Le risque de mourir est plus élevé chez les jeunes oiseaux que chez les adultes et cela est en partie dû au fait que les jeunes sont exclus des meilleures zones alimentaires par les adultes (SWENNEN et DUIVEN, 1983 ; SWENNEN, 1984). De même, à Strangford Loch, les jeunes Huîtres pie présentent une probabilité de mortalité supérieure à celle des adultes, probablement parce qu'ils sont forcés par ces derniers à fourrager sur des zones moins rentables du schorre (O'CONNOR et BROWN, 1977). Cette étude fournit la première preuve que des Huîtres pie avec de faibles ressources lipidiques au début d'une période de mauvaises conditions météorologiques sont susceptibles de présenter un plus haut risque de mortalité. Par conséquent, les conditions de recherche alimentaire qui s'offrent aux oiseaux avant le début des intempéries, combinées avec leurs propres stratégies, déterminent ceux qui sont les plus vulnérables (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b). Les individus qui ont un rythme d'ingestion peu élevé, en raison d'une faible efficacité de leur recherche alimentaire et/ou d'un statut de dominé, sont les plus à même de tomber dans cette catégorie et sont particulièrement susceptibles d'être affectés par une réduction des surfaces alimentaires et du temps disponible pour l'alimentation, tels que cela se produit lors des hivers très froids.

Dans le Wash, au cours des années 1970, alors que les Huîtres pie ne s'alimentaient ni au début ni à la fin de la marée basse quand les conditions alimentaires étaient bonnes en fin d'été et en début d'automne, nombreux étaient ceux à le faire en fin d'automne et en hiver, période où les conditions de recherche alimentaire se dégradent (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977a). En conséquence, le gel des vasières de haut estran pendant les vagues de froid supprime du temps d'alimentation au début et à la fin de la période de marée basse alors que ce temps est essentiel pour la survie de nombreux oiseaux (STILLMAN *et al.*, 2003). Les zones rendues inaccessibles par une couche de glace amènent une réduction des surfaces disponibles pour l'alimentation des oiseaux et, *de facto*, une augmentation de leur densité sur les zones restant non gelées et l'intensification de la compétition par interférence (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987a, b, c). De même, au cours des années 1990, plus de 20 % des Huîtres pie sont morts de faim au cours des hivers durant lesquels les stocks de bivalves étaient bas, tandis que 99 % survivent



**Figure 113** L'hiver 1963 est resté dans les mémoires comme un des plus froids du XXe siècle ; ses conséquences sur les limicoles furent mal évaluées en France. Ici, des blocs de glace dans l'estuaire de la Somme © P. TRIPLET, archives familiales.

les hivers pendant lesquels les Coques communes sont abondantes (ATKINSON *et al.*, 2003).

Dans l'estuaire de l'Exe, la faim des individus à faible capacité de recherche alimentaire à la fin de l'hiver est partiellement due à l'interférence qui les affecte au début et à la fin de la période de marée basse quand les densités d'oiseaux sont élevées à un moment de l'année où le contenu en chair des Moules communes est à son plus bas niveau (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2001). La mortalité des adultes consommateurs de Moules communes y augmente quand la densité d'oiseaux et donc la compétition pour les ressources augmente et elle est particulièrement élevée au cours des hivers froids (DURELL *et al.*, 2000 ; 2001b). Durant la période de non-reproduction, quand les limicoles éprouvent des difficultés à satisfaire leurs besoins en ressources alimentaires, ils se déplacent vers une autre aire d'hivernage (GOSS-CUSTARD et CHARMAN, 1976). Au cours des périodes très froides ou très venteuses, quand les stocks de bivalves sont inaccessibles car sous la glace ou couverts par le reflux ralenti par les tempêtes, les Huîtres pie de l'Oosterschelde et de la mer des Wadden se déplacent vers des estuaires du nord-ouest de la France (HULSCHER *et al.*, 1996b). Ce mouvement n'est pas sans danger car les oiseaux investissent des zones qui ne leur sont pas familières et où ils s'exposent à un risque de mortalité peut-être élevé (SUTHERLAND et GOSS-CUSTARD, 1992 ; LAMBECK *et al.*, 1996 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; RUTTEN *et al.*, 2010a ; b ; DURIEZ *et al.*, 2012). Des Huîtres pie restent parfois sur leur site d'hi-



vernage habituel, même si la quantité de ressources trophiques est extrêmement basse et que la mortalité est très élevée, comme cela se produit dans le Wash (ATKINSON *et al.*, 2003).

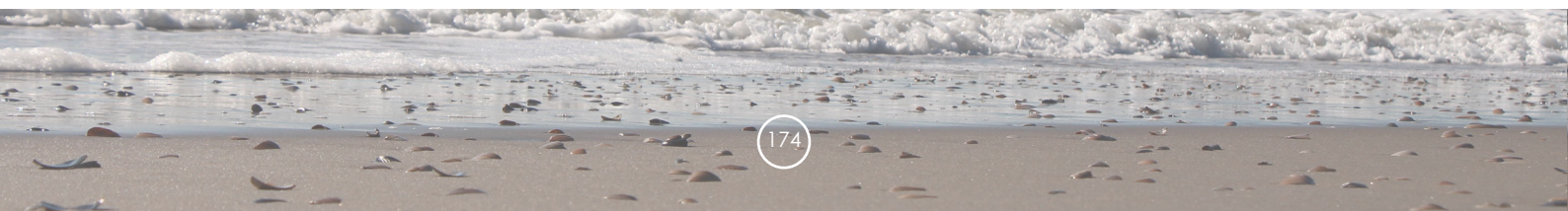
Une autre source de variation entre les individus, encore inexplicée, dans leur réponse à des conditions d'alimentation rendues défavorables par une vague de froid, est le choix de quitter la zone pour trouver une aire d'hivernage alternative. En hiver, en zone continentale, on considère que les Huîtriers pie sont capables de survivre deux jours sans nourriture, en vivant sur leurs réserves accumulées depuis qu'ils ont quitté les zones de reproduction en fin d'été et en automne (HULSCHER, 1989). Mais si la vague de froid se prolonge au-delà d'une semaine, des effectifs importants doivent quitter leur site d'hivernage familial. Ces mouvements ont été enregistrés fréquemment aux Pays-Bas où la sévérité des conditions météorologiques est plus courante que dans les îles Britanniques tempérées. En mer des Wadden, les déplacements liés aux vagues de froid se sont produits 10 hivers entre 1900 et 2000 ; ils ont impliqué de grands groupes d'oiseaux fuyant vers la France et ont généralement induit des taux de mortalité élevés (HULSCHER, 1996). Les reprises d'oiseaux bagués, principalement tués à la chasse (83 %), montrent que la plupart des oiseaux se dirigent vers la France, la péninsule Ibérique et l'Afrique. En moyenne, entre 1910 et 1989, sept fois plus de reprises d'oiseaux tués à la chasse ont été obtenues pendant les hivers froids que pendant les hivers doux. Aucun mouvement de cette ampleur n'a été enregistré dans les îles Britanniques en réponse à une vague de froid ou à une pénurie alimentaire (CLARK, 1982 ; ATKINSON *et al.*, 2003), même s'il arrive que des groupes d'Huîtriers pie se déplacent d'un estuaire à l'autre (PILCHER, 1964 ; DARE, 1970).

En moyenne, les Huîtriers pie hivernant en mer des Wadden subissent, au cours de leur vie, trois hivers suffisamment rigoureux pour que nombre d'entre eux décident de prendre la fuite (HULSCHER *et al.*, 1996b). Si de nombreux d'oiseaux prennent part à ces mouvements, beaucoup restent sur leur site d'hivernage en dépit des conditions d'alimentation difficiles. Pourquoi certains oiseaux décident-ils de partir et pas d'autres ? Quand une vague de froid arrive, il est peu probable qu'un Huîtrier pie soit capable de prédire combien de temps elle durera ; il doit donc décider soit de rester et de vivre sur ses réserves, soit de se déplacer vers l'ouest et le sud où

les conditions météorologiques peuvent être ou non moins sévères. Partir de suite est généralement une option peu intéressante car un coup de froid ne dure souvent qu'un jour ou deux. Qu'un oiseau quitte son site ou y reste dépend probablement de sa propre capacité à s'alimenter car tous les oiseaux ne sont pas également vulnérables aux vagues de froid. Dans la mer des Wadden par exemple, les Huîtriers pie qui se nourrissent essentiellement de proies enfouies profondément sont particulièrement affectés quand la glace recouvre les vasières de haut estran (HULSCHER *et al.*, 1996b). Au contraire, ceux qui se nourrissent principalement de grands bivalves récoltés dans les zones basses de l'estran qui gèlent à peine, conservent leur capacité alimentaire. Ils perdent seulement la part de la ration qu'ils obtiennent au début et à la fin de la marée basse. Les recherches dans l'estuaire de l'Exe montrent que cela affecte particulièrement les oiseaux les moins efficaces privés en partie de la possibilité de combler leurs besoins au cours de la période de marée basse (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2001). HULSCHER *et al.* (1996a) ont identifié trois catégories d'oiseaux qui devraient différer dans leur réponse au début d'une période d'intempéries. Les premiers sont les individus qui ne peuvent pas trouver de nourriture du tout pendant la période de vague de froid et ont également peu de réserves énergétiques, en raison de leurs capacités de recherche alimentaires plutôt faibles au début de la saison hivernale. Leurs réserves corporelles peuvent donc être insuffisantes pour la migration et ils risquent de mourir rapidement pendant la vague de froid. La deuxième catégorie concerne les individus qui ne peuvent pas trouver suffisamment de ressources pendant la vague de froid mais peuvent attendre quelques jours avant de quitter le site. La troisième catégorie regroupe des oiseaux qui, en vertu de leur spécialisation et de leurs capacités de recherche alimentaire, peuvent trouver suffisamment de nourriture et survivre sans entamer leurs réserves comme des oiseaux survivant à une vague de froid peuvent le faire (HULSCHER, 1989).

Les oiseaux qui ne sont pas capables de s'alimenter avec un rythme d'ingestion approprié pendant la vague de froid et qui, donc, risquent de mourir de faim, doivent décider de se déplacer ou non vers un autre site. Ce choix est risqué en raison de plusieurs incertitudes :

- (i) *les coûts énergétiques* d'un vol d'une durée indéterminée avant d'atteindre un site où les condi-







tions météorologiques sont supposées meilleures ;

(ii) *le temps pris* pour localiser une zone alimentaire convenable une fois que le refuge climatique a été atteint ;

(iii) *le rythme d'ingestion* qui pourra être atteint sur ce site.

Les Huîtriers pie ont en moyenne 38 g de réserves énergétiques quand ils quittent la mer des Wadden lors des vagues de froid (HULSCHER, 1989, 1990). Cette quantité est suffisante pour atteindre les estuaires français plus tempérés et les oiseaux doivent appliquer une règle d'or : « *wait as long as you can, hoping for better times, but save at least sufficient reserves for a rush flight to another area where feeding conditions may be better* » (HULSCHER, 1990), soit « reste aussi longtemps que tu peux en espérant des jours meilleurs mais conserve suffisamment de réserves énergétiques pour t'enfuir vers un autre site où les conditions alimentaires pourraient être meilleures ».

Une des incertitudes majeures entre les coûts et les bénéfices du déplacement pendant une vague de froid est de savoir si l'oiseau qui se déplace sera capable de s'alimenter avec succès dans la zone refuge. La connaissance locale peut permettre aux oiseaux de minimiser leur vulnérabilité envers les prédateurs et les accidents mais également d'exploiter les ressources alimentaires plus efficacement. Les avantages du savoir local sont supposés expliquer pourquoi les Huîtriers pie sont réticents à quitter un site, même temporairement, quand les conditions d'alimentation se dégradent (ATKINSON *et al.*, 2003 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; DURIEZ et TRIPLET, 2014). Il existe en fait des estimations du risque supplémentaire qu'un déplacement peut entraîner. L'analyse de plus de 43 500 oiseaux bagués poussins au nid ou adultes sur les territoires de reproduction, entre 1975 et 2000 a montré que les Huîtriers pie bagués qui quittent la partie néerlandaise de la mer des Wadden ou la région du Delta en raison de la détérioration des conditions alimentaires ont un taux de mortalité plus élevé que ceux qui restent sur place (DURIEZ *et al.*, 2012). Les résultats sont ambigus parce qu'en certaines occasions, les oiseaux qui se déplacent ont un taux de survie plus élevé, même si un certain nombre d'entre eux sont tués à la chasse en France. Une analyse complémentaire (DURIEZ et TRIPLET, 2014), a cependant suggéré que l'espérance

de vie était en fait plus basse chez les oiseaux qui se déplacent pendant l'hiver (**tableau XXXIV**).

En hiver, lorsque les ressources alimentaires sont abondantes, et qu'il n'y a pas de période de froid prolongée, la mortalité des oiseaux est faible (**tableau XXXV**).

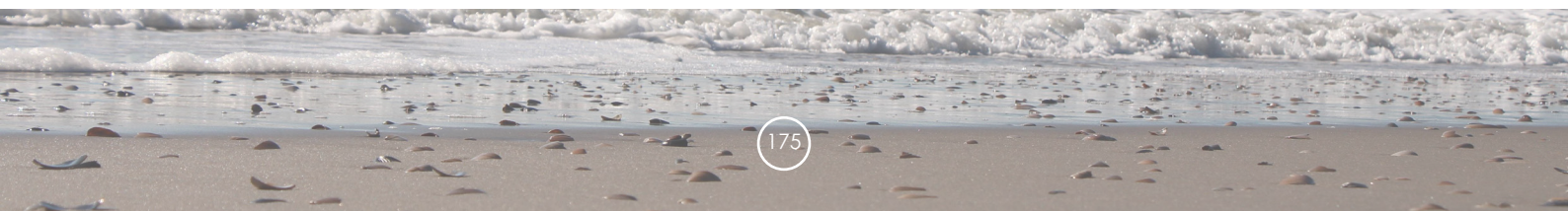
Le taux de mortalité varie entre les Huîtriers pie en fonction des différents régimes alimentaires. Dans la partie néerlandaise de la Mer des Wadden, le régime alimentaire se compose :

(i) principalement de moules ;

(ii) principalement de coques ;

(iii) et principalement de proies sans carapace ni coquille épaisse telles que *Macoma* et *Nereis* et, au cours des dernières décennies, de *Ensis* (ENS *et al.*, 2004).

Les oiseaux emploient également différentes techniques qui ajoutent une source potentielle supplémentaire de variation, et donc de complexité, pour établir un taux normal de mortalité hivernale. Celle-ci peut être illustré par les Huîtriers pie adultes qui hivernent dans l'estuaire de l'Exe au cours des années 1980 et 1990. Il s'agit d'une situation relativement simple car il n'y a pas de pêche commerciale et les oiseaux consommateurs de coquillages s'alimentent pratiquement uniquement sur les moules (GOSS-CUSTARD & DURELL, 1983). D'autres adultes se nourrissent de *Nereis* et de *Scrobicularia*. Le rythme d'ingestion des marteleurs est supérieur à celui des inciseurs qui est, en revanche, supérieur à celui des spécialistes des scrobiculaires et des annélides. La fréquence avec laquelle les oiseaux supplémentent leur consommation à marée basse par une alimentation dans les champs à marée haute est inversement dépendante du rythme d'ingestion de ces différentes spécialisations. Les marteleurs sont rarement vus dans les champs tandis qu'à l'extrême, les consommateurs de scrobiculaires et d'annélides sont vus le plus fréquemment (DURELL *et al.*, 2001). La condition corporelle des oiseaux et les probabilités de mourir pendant l'hiver suivent la même tendance.



**Tableau XXXIV**

Espérance de vie (années) des Huîtres pies appartenant aux populations sédentaires ou migratrices de la mer des Wadden, au cours de trois périodes comprises entre 1975 et 2000 (DURIEZ et TRIPLET, 2014).

Période	Sédentaires	Migrateurs
1975-1986	11	9,6
1987-1990	7,3	5,4
1991-2000	5,0	4,8

**Tableau XXXV**

Mortalité des Huîtres pie adultes les hivers pendant lesquels les ressources sont abondantes et sans périodes d'intempéries prolongées.

Emplacement	Années	Mortalité %	Coquillages présents	Références
Wash, UK	1970-99	2	Coques communes, Moules communes	ATKINSON <i>et al.</i> , 2003
Oosterschelde, NL	1981-91	0,6	Coques communes, Moules communes	DURIEZ <i>et al.</i> , 2009
Mer des Wadden	1975-90	1,7	Coques communes, Moules communes	DURIEZ <i>et al.</i> , 2012
Estuaire de l'Exe, UK	1976-91	2	Moules communes	DURELL <i>et al.</i> , 2001
Estuaire de l'Exe, UK		3,7	Moules communes	DURELL, 2007
Côte frisonne	1978-95	1,8	Coques communes, Moules communes	ZWARTS <i>et al.</i> , 1996e
	Moyenne	2 ± 0,4		

La même étude reprise plus tard (DURELL, 2007) a montré que l'association entre le régime alimentaire et le risque de mortalité avait disparu : il n'y avait plus de différence significative entre les régimes spécialisés et la probabilité de mourir d'une année à l'autre, probablement parce que pendant la période de la deuxième étude les hivers étaient plus doux et la recherche alimentaire dans les champs à marée haute devenue plus favorable. Comme cela a été argumenté par VAN DE POL *et al.* (2010), DURELL a tenu le raisonnement que le risque de très faibles rythmes d'ingestion induits par des conditions météorologiques et non juste le rythme d'ingestion moyen, était un important facteur déterminant les chances de survie des Huîtres pie. Cette vision est compatible avec les découvertes de chercheurs néerlandais sur les taux

de survie des Huîtres pie en fonction du régime, des conditions météorologiques et de l'abondance des ressources dans des systèmes côtiers modifiés. Qu'il soit également nécessaire d'envisager à plus long terme l'effet des conditions d'alimentation en hiver sur les Huîtres pie a été renforcé par la découverte que les conditions hivernales peuvent provoquer un effet de report l'été suivant (DURIEZ *et al.*, 2012). ENS *et al.* (2004) et ALLEN *et al.* (2019b) ont également discuté de la possibilité que les conditions alimentaires au cours de l'hiver précédent puissent affecter le succès de la reproduction des Huîtres pie en mer des Wadden, une possibilité qui présente un intérêt croissant dans la littérature ornithologique en général (NORRIS, 2005 ; CALVERT *et al.*, 2009).





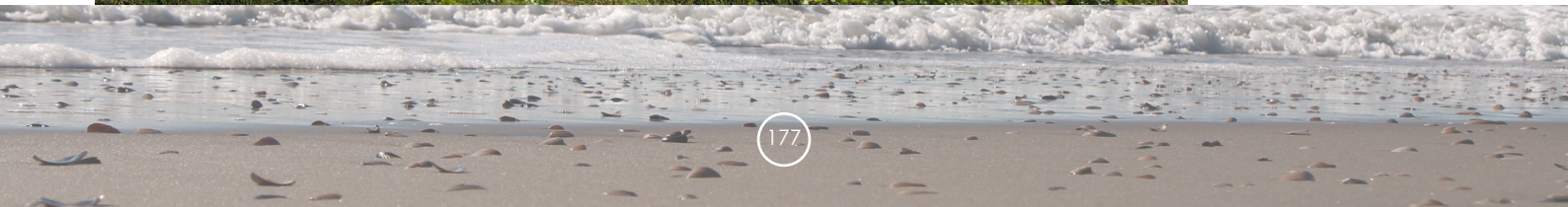
## VI.6. En conclusion

Le taux de mortalité hivernale des Huîtriers pie peut être élevé quand les conditions météorologiques sont défavorables et qu'il y a de nombreux jours de gel avec des températures moyennes inférieures à 0°C (SWENNEN, 1984 ; HULSCHER *et al.*, 1984 ; STOCK *et al.*, 1987 ; NEVE et VAN NOORDWIJK, 1997 ; ZWARTS, 1997 ; DURIEZ *et al.*, 2009, 2012 ; CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; SCHWEMMER *et al.*, 2014) et que les ressources alimentaires sont réduites (ATKINSON *et al.*, 2003 ; CAMPHUYSEN *et al.*, 1996, 2002 ; DURIEZ *et al.*, 2012). Il peut être particulièrement élevé quand ces deux conditions sont synchrones avec 30 % des individus susceptibles de mourir (DURIEZ *et al.*, 2012). Cependant des hivers rigoureux et des ressources alimentaires réduites ne conduisent pas nécessairement à une plus grande mortalité. Tous les hivers ne peuvent être considérés comme identiques (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; DURIEZ *et al.*, 2009, 2012). Même de grandes réductions dans l'abondance des ressources trophiques ne diminuent pas nécessai-

rement la survie. Par exemple, les travaux dans l'Oosterschelde réduisent la zone intertidale et donc probablement les ressources alimentaires pour les oiseaux d'un tiers, mais lors des hivers doux, il n'y a pas d'augmentation du taux de mortalité (DURIEZ *et al.*, 2009). De même, dans le Wash, les Huîtriers pie conservent un taux de survie élevé si les Coques communes sont rares à condition que les stocks de Moules communes restent élevés, mais pas si ces deux espèces sont rares (ATKINSON *et al.*, 2003). Ceci est probablement aussi le cas dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden (ENS *et al.*, 2004b). Bien que des recherches supplémentaires soient nécessaires pour identifier les catégories d'Huîtriers pie les plus exposées au risque de mourir au cours des hivers avec des périodes courtes ou prolongées d'alimentation défavorables, les recherches menées au cours des cinquante dernières années ont établi les circonstances dans lesquelles la mortalité d'une population est susceptible d'être exceptionnellement élevée.



**Figure 114** L'estuaire de l'Exe où l'Huîtrier pie a été intensément étudié, montrant la ligne de chemin de fer longeant le site © JOHN GOSS-CUSTARD.







7

Chapitre

# Menaces potentielles sur les populations d'Huîtres pie



## VII.1 Introduction

Des preuves considérables ont été réunies sur le fait que la pénurie alimentaire peut affecter la condition corporelle et la survie des Huîtres pie pendant la saison de non reproduction. La principale menace est la surpêche des espèces benthiques et la disparition des bancs de Moules communes et de Coques communes (ATKINSON *et al.*, 2003 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; ENS, 2006 ; VAN DE POL *et al.*, 2014). La collecte de vers est une menace par la perte d'espèces proies et le dérangement des espèces benthiques (VAN DE POL *et al.*, 2014). Le ramassage manuel des algues peut également constituer une cause de dérangement, sans toutefois que son importance soit définie (GOODSHIP et FURNESS, 2019).

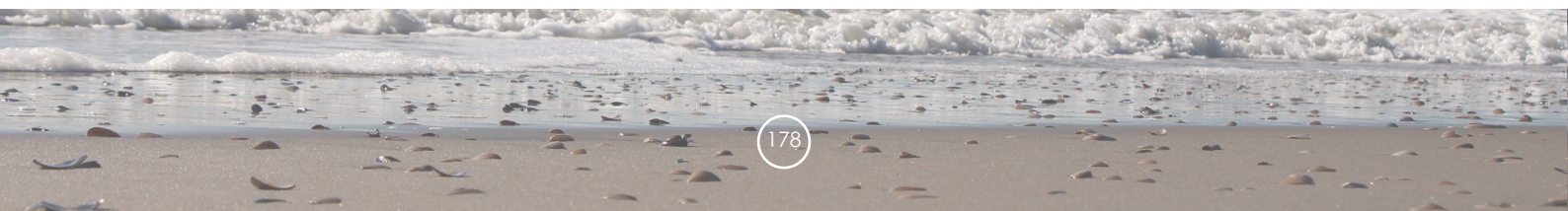
L'Huître pie est surtout menacé par la dégradation des habitats de ses zones d'hivernage à travers le développement de projets agricoles à forte emprise sur l'estran (exemple, la mer Jaune pour l'Huître pie de Corée, MELVILLE *et al.*, 2014), la pollution, les dérangements humains (KELIN et QIANG, 2006) liés à la construction d'infrastructures touristiques et aux activités récréatives (BURTON *et al.*, 2002 ; VAN DE POL *et al.*, 2014), la construction de barrages côtiers (BURTON *et al.*, 1996 ; 2002), le développement industriel incluant les ports et les complexes pétrochimiques, les pollutions aux hydrocarbures, les éoliennes (MELVILLE *et al.*, 2014) et la diminution du débit des fleuves (KELIN et QIANG, 2006).



Les loisirs ont fortement augmenté en zone littorale depuis quelques décennies (LAMBECK *et al.*, 1996). Les dérangements sur les oiseaux au repos ou en alimentation peuvent revêtir deux formes : le dérangement intentionnel de personnes marchant délibérément vers les oiseaux et le dérangement non intentionnel (LAMBECK *et al.*, 1996 ; KOFFIJBERG *et al.*, 2003), dû à des personnes qui n'ont pas conscience que leur comportement peut constituer un facteur de risque pour les oiseaux (NOLAN, 2007).

**Figure 115** Cet Huître pie qui a pris ce pneu pour perchoir montre que les oiseaux savent composer avec tous types d'éléments issus des activités humaines © GILLES et THÉRÈSE DEGRYSE.

Ce chapitre passe en revue l'état actuel de la connaissance sur les menaces potentielles ou réelles pesant sur l'Huître pie.







## VII.2. Les dérangements

### VII.2.1. Rappel de quelques notions

Lorsqu'elle fait référence aux termes « *dérangement* » et « *perturbation* », la littérature française le fait de manière très indistincte (TRIPLET *et al.*, 2003 ; 2019). « Dérangement » est utilisé ici du fait que cette notion concerne essentiellement les espèces alors que le terme « *perturbation* » relève plutôt de modifications dans l'environnement (TRIPLET, 2020). Un dérangement est donc la réaction à la présence, à distance trop faible, d'un être humain voire d'un oiseau, provoquant, de fait, le réflexe d'évitement ou de fuite d'un animal sauvage guidé par son instinct de survie supposé réduire ou supprimer tout risque de mortalité (BOERE, 1975 ; CAYFORD, 1993 ; MORTON, 1995 ; TRIPLET et SCHRICKE, 1998 ; NISBET, 2000).

L'étude des dérangements a été initiée dès le début des années 1990 (PIENKOWSKI, 1992 ; DAVIDSON, 1993 ; SMIT et VISSER, 1993) avec le développement des loisirs. Ces derniers se concentrent sur les rares zones naturelles restantes, notamment les grands espaces littoraux remodelés par la mer et dépourvus de végétation. Ceux-ci sont le siège d'activités nouvelles venant s'ajouter à celles qui y étaient pratiquées traditionnellement. Ce cumul a été rendu responsable de nombreuses réactions des oiseaux, dont la plus extrême peut être leur disparition, correspondant à leur départ, mais également, au moins au plan théorique, à une augmentation de leur mortalité.

En cas de dérangements récurrents, les animaux peuvent adopter plusieurs réponses :

- (i) *changer de comportement* : ils peuvent ainsi modifier le rythme de leurs activités quotidiennes ;
- (ii) *se déplacer et désertter les meilleures zones alimentaires pendant certaines périodes* : il y a un

risque pour les animaux d'avoir à se rabattre sur des habitats marginaux qu'ils connaissent peu ou pas, moins riches en ressources alimentaires et potentiellement plus dangereux (présence de prédateurs qui, eux, connaissent ces milieux de substitution) ;

(iii) *éviter tout contact* avec les êtres humains et fuir à leur approche ;

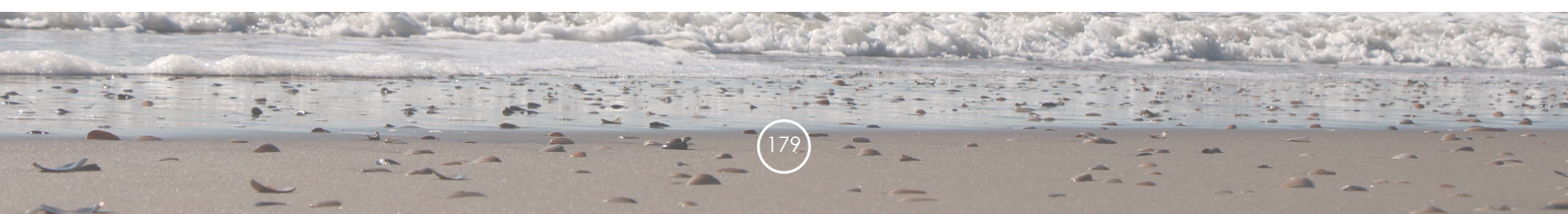
(iv) *s'habituer* et diminuer leurs réactions jusqu'à se laisser approcher facilement ;

(v) *être attirés par les êtres humains* qui peuvent se montrer sources de ressources alimentaires, avec toutes les conséquences que cela peut entraîner.

Ces comportements sont classés dans la catégorie « effets » car ils n'entraînent pas de conséquences irréversibles pour les individus ou leur progéniture. Si les dérangements sont importants et conduisent à un changement de comportement sur le long terme, il y a un risque d'augmentation de la mortalité des individus ou de leur descendance et de diminution de la natalité. On parle alors d'impact ou d'effet significatif.

Les dérangements peuvent se produire tout au long du cycle annuel, pendant la migration, l'hivernage, la reproduction, à tout moment de la phase de recherche de nourriture (BURGER *et al.*, 2004) et sont à l'origine de changements dans le comportement, la répartition et l'abondance des populations d'oiseaux. De nombreuses études mettent en avant le rôle des dérangements pendant la période de reproduction, que ce soit chez l'Huîtrier pie ou chez d'autres espèces de limicoles (PIENKOWSKI, 1992).

Un dérangement est d'autant moins grave que les espèces dérangées ont la possibilité de récupérer facilement sans modifier significativement leur équilibre énergétique, par exemple, en trouvant les res-







sources alimentaires qui leur sont nécessaires au quotidien, ainsi que celles qui compensent la perte énergétique consécutive à la réaction.

L'Huîtrier pie a fait l'objet de nombreuses observations et expérimentations et a été le premier oiseau à donner lieu à une modélisation sur le seuil de tolérance aux dérangements, dans l'estuaire de la Somme (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006). Les effets et impacts des dérangements ont été étudiés à différents niveaux (individus et populations), à différentes échelles de temps et à différents moments de l'année (BOYLE et SAMSON, 1985 ; GÖTMARK, 1989 ; DAVIDSON et ROTHWELL, 1993 ; TRIPLET *et al.*, 1999b, 2002 ; FLAMANT *et al.*, 2005). Les Huîtriers pie peuvent modifier leur comportement pour prendre en compte leurs effets, ce qui est possible en raison de leur plasticité comportementale (TJØRVE et TJØRVE, 2010), notamment lors de la phase de recherche alimentaire (NORTON-GRIFFITHS, 1969 ; SAFRIEL, 1985 ; SUTHERLAND *et al.*, 1996) ou du choix du nid (BRIGGS, 1984a ; HEPPLESTON, 1972). On a une vision assez précise de l'importance réelle des activités humaines sur cette espèce. L'exposé qui est fait ci-dessous s'attache à faire une synthèse de ces résultats mais également à situer les dérangements dans leur contexte et à en relativiser les

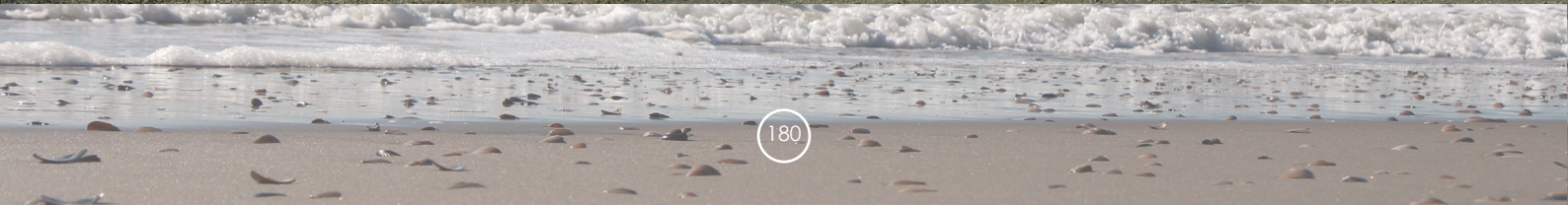
effets. Peu d'études en dehors de celles de STILLMAN *et al.* (2001, 2007) et de WEST *et al.* (2002), traitent des conséquences des dérangements au niveau des populations. Ces études tentent de prédire les effets sur les oiseaux hivernants et l'Huîtrier pie est, de fait, une espèce étendard pour l'analyse des interactions êtres humains – oiseaux sur les milieux littoraux (LILEY, 2007).

### VII.2.2. Analyser les effets des dérangements

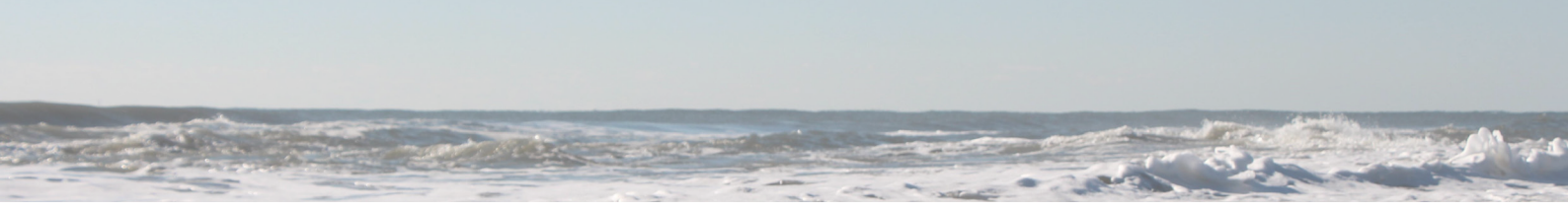
CAYFORD (1993) a argumenté sur l'importance des expériences de terrain pour tester les effets des dérangements sur les oiseaux pour mieux distinguer les variables confondantes. De même que COLEMAN *et al.* (2003), cet auteur a montré qu'une approche expérimentale permettait de déceler les changements (petits ou grands) dans le comportement des oiseaux, en réponse aux dérangements. La plupart des études ont utilisé uniquement les réponses avec envol comme mesure des dérangements tandis que, comme COLEMAN *et al.* (2003) et VERHULST *et al.* (2001) l'argumentent, le dérangement peut avoir des effets plus subtils que le simple envol des oiseaux. COLEMAN *et al.* (2003) ont par exemple testé les hypothèses selon lesquelles des dérangements



**Figure 116** L'estuaire de la Somme où de nombreuses études sur les dérangements ont été menées © PATRICK TRIPLET.







appliqués expérimentalement pourraient :

- (i) *augmenter la distance de marche* entre deux proies successives, et donc augmenter le temps et les coûts énergétiques de la recherche ;
- (ii) *augmenter le temps* que les Huîtriers pie consacrent à scanner leur environnement et à augmenter leur vigilance ;
- (iii) *diminuer l'efficacité alimentaire* des oiseaux, définie comme étant le ratio entre les tentatives alimentaires réussies sur les tentatives soldées par un échec.

Même quand les oiseaux ne prennent pas leur envol, les dérangements affectent leur comportement et réduisent leur succès alimentaire. Les oiseaux doivent consacrer plus de temps dans un état de vigilance et dans ce qu'on appelle le temps de repos forcé (COLEMAN *et al.*, 2003). Des résultats similaires ont été obtenus par FLAMANT *et al.* (2005) en période estivale dans l'estuaire de la Somme.

Réduire la quantité de dérangements à la fin de l'hiver quand les conditions alimentaires sont défavorables est de ce fait décrit comme le moyen le plus efficace par lequel il est possible de réduire le risque de mortalité. Quand le temps et les coûts énergétiques sont également pris en compte (STILLMAN *et al.*, 2007), de tels dérangements sont même considérés comme ayant un impact plus grand sur les Huîtriers pie que la perte définitive des habitats de recherche alimentaire.

Un autre effet subtil et potentiel des dérangements sur les limicoles est celui que l'on note sur les densités d'oiseaux s'alimentant dans une zone affectée par des activités. Bien que les oiseaux soient présents, ils pourraient être plus nombreux si les plus vulnérables de leurs congénères ne l'avaient pas quitté pour se nourrir ailleurs en des lieux moins perturbés. Ainsi, le plus grand site d'hivernage d'Huîtriers pie en France, la baie du Mont-Saint-Michel, voit ses possibilités d'accueil se dégrader pour l'espèce, en grande partie en raison de l'augmentation des dérangements qui réduisent les surfaces disponibles pour les oiseaux (EYBERT *et al.*, 2003). On peut relater ici le travail réalisé par VAN DER KOLK *et al.* (2019b ; 2020 ; 2021 ; 2022) qui démontrent que les Huîtriers pie peuvent éviter des dépôts les plus dérangés, au profit de dépôts plus tranquilles

même si pour cela les oiseaux doivent effectuer des déplacements plus longs (jusqu'à 8 km de plus) pour rejoindre leur zone d'alimentation, ce qui augmente leur dépense énergétique quotidienne de 3,4 %.

Après avoir pris en compte la nature du sédiment par une analyse de régression partielle, HAMZA (2020) a montré que la densité des Huîtriers pie dans le golfe de Gabès (Tunisie) était positivement corrélée avec la distance des installations humaines et négativement avec la densité de personnes se livrant à des activités récréatives et de pêche dans la zone intertidale au moment où le comptage des oiseaux est fait.

Dans l'estuaire de la Seine, les oiseaux adoptent une distance d'évitement de 226 m en moyenne par rapport au front de mer. La zone affectée sans zone tampon (c'est-à-dire une zone où les activités sont limitées afin de permettre la quiétude des oiseaux) est de 84 ha alors qu'elle n'est que de 28 ha lorsqu'une zone tampon est mise en place (DURELL *et al.*, 2005). BURTON *et al.* (2002) ont analysé l'impact des dérangements liés à la construction d'ouvrages sur les densités et le comportement d'alimentation des oiseaux d'eau utilisant les vasières intertidales de la baie de Cardiff. Les travaux conduisent à la diminution de la densité d'Huîtriers pie ainsi que de leur activité alimentaire et les auteurs attribuent cela à la nature irrégulière et au bruit engendré par les travaux.

En Afrique du Sud, *H. moquini* est moins présent, sur le plan numérique, dans des zones favorables probablement en raison de la présence humaine (SUMMERS et COOPER, 1977).

### VII.2.3. Les différentes causes de dérangement

Les causes de dérangements des oiseaux sont variables non seulement en fonction des saisons mais également en fonction des sites. Certaines activités ne sont pratiquées que lorsque les conditions météorologiques le permettent (promenades, activités ludiques) et si le site s'y prête. Les promenades sont possibles sur le sable ou sur les zones sablo-vaseuses mais ne le sont pas sur les zones plus vaseuses, par exemple. Elles sont également plus nombreuses le week-end et lors des vacances qu'en semaine.



## Êtres humains et rapaces

En hiver, les oiseaux peuvent être dérangés par les êtres humains et les rapaces dont la présence dans l'environnement occasionne une diminution du temps d'alimentation compromettant la possibilité de combler les besoins métaboliques élevés à cette période de l'année (URFI *et al.*, 1996). Pour éviter cela, ils conservent une distance d'évitement et, en cas de nécessité, s'envolent, ce qui peut avoir diverses conséquences sur leur comportement et leur prise quotidienne de ressources alimentaires. Les passages de Faucon pèlerin *Falco peregrinus* provoquent l'envol répété des Huîtriers pie, même sans qu'aucun ne soit capturé, et cela perturbe leur rythme alimentaire avec une perte de temps d'alimentation de 8 % par période diurne (QUINN, 1997). La présence du prédateur conduit à une diminution de l'efficacité de la recherche alimentaire : si les oiseaux sont capables de s'habituer à la présence humaine, leur comportement de crainte des rapaces est constant. Face aux prédateurs aériens, les Huîtriers pie augmentent leur vigilance, en particulier en fin de saison, l'espèce la plus fréquente alors étant le Busard Saint-Martin *Circus cyaneus*. Sur le Banc d'Arguin (Mauritanie), la prédation par les grands rapaces est peu importante et représente 0,1 % de la population présente pendant 7 mois sur le site (VAN DEN HOUT *et al.*, 2008).

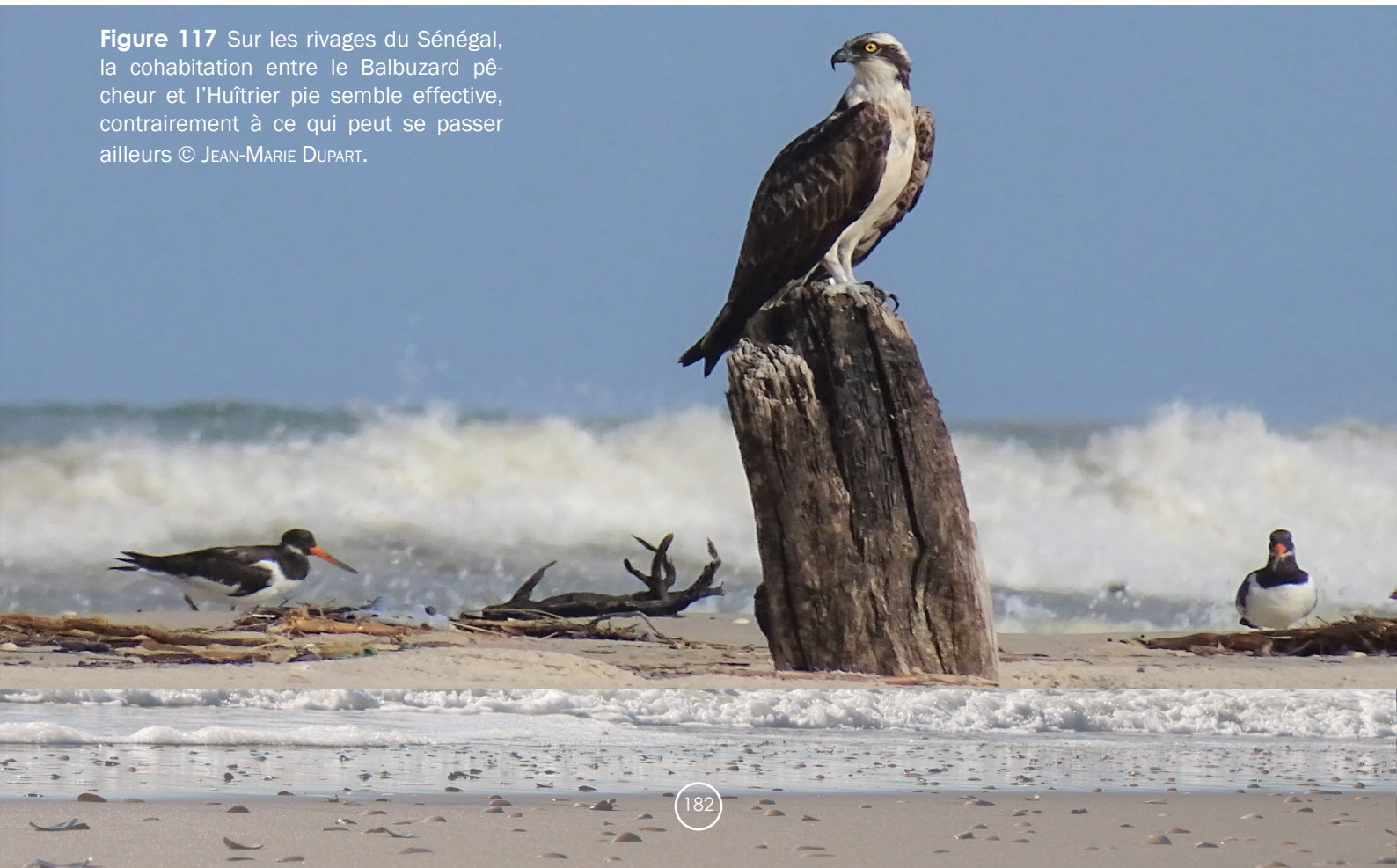
La quantité de temps perdue, à cause de ces dérangements ne réduit pas, cependant, la quantité de nourriture ingérée. Ces études montrent qu'il y a nécessité d'inclure les effets des dérangements naturels avec ceux occasionnés par les êtres humains (PETERS et OTIS, 2005), ce qui a pu être démontré dans l'estuaire de la Somme (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006).

L'hypothèse du risque de dérangement prédit que les individus de *H. palliatus* sont plus vigilants en réponse à des dérangements humains quand ceux-ci se produisent simultanément à un risque perçu de forte prédation (FRID et DILL, 2002 ; PETERS et OTIS, 2005).

## Promeneurs avec ou sans chiens

Dans la réserve naturelle nationale de la baie de Somme, les piétons sans chiens sont les plus nombreux, du fait de l'interdiction de ces derniers, et les dérangements dus aux activités récréatives y sont considérés comme plus fréquents les jours de repos que les jours de travail (TRIPLET *et al.*, 1999c). À l'inverse, sur le site de Teemouth (Royaume-Uni), les promeneurs avec chiens, tenus ou non en laisse, sont les plus abondants (figures 119 et 120 ; LINAKER, 2012).

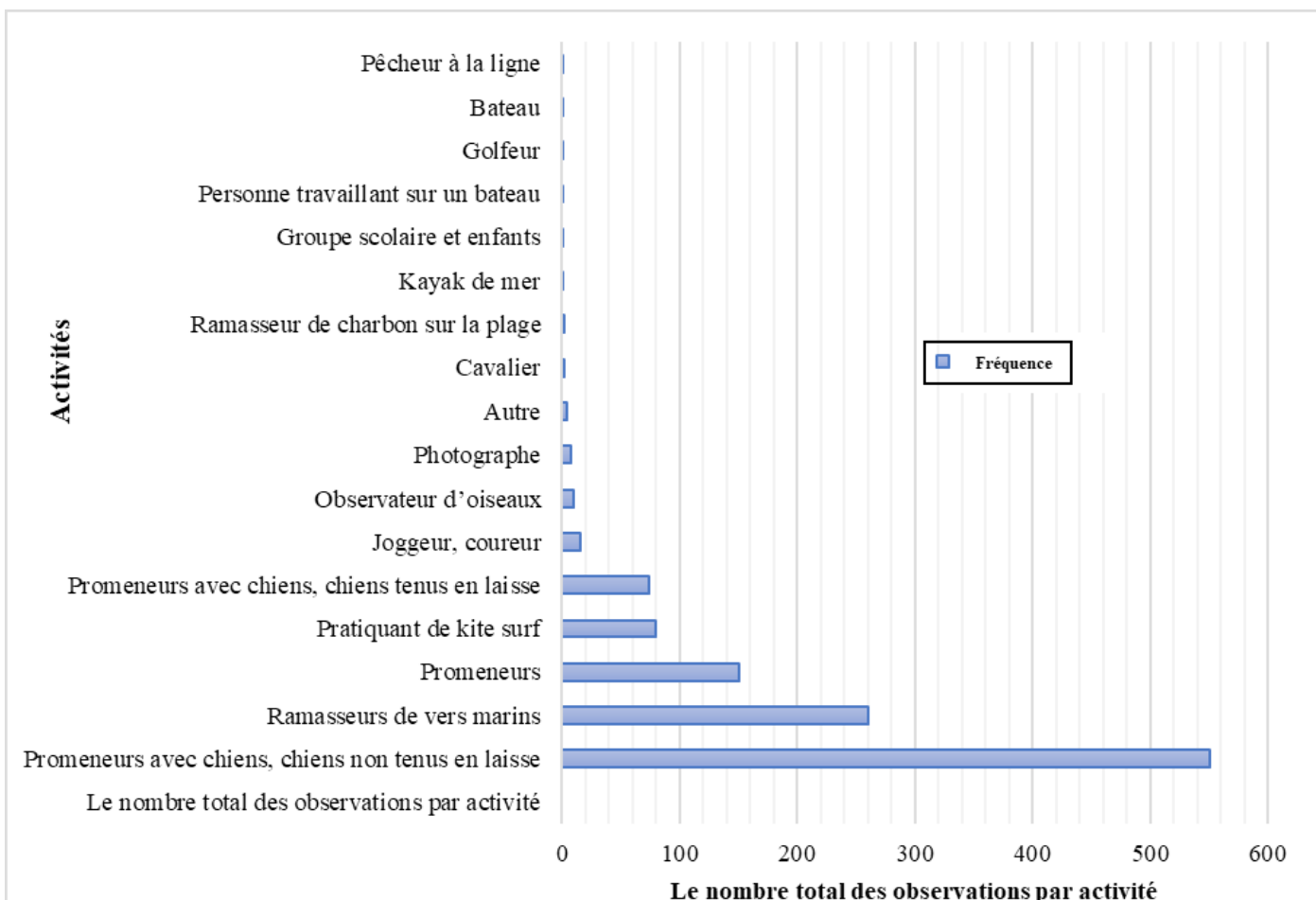
**Figure 117** Sur les rivages du Sénégal, la cohabitation entre le Balbuzard pêcheur et l'Huîtrier pie semble effective, contrairement à ce qui peut se passer ailleurs © JEAN-MARIE DUPART.



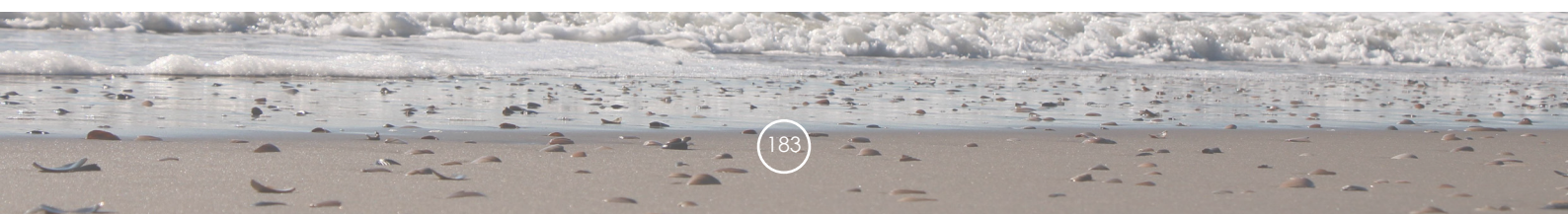




**Figure 118** Un kitesurfer passant à proximité d’Huîtres pie sans néanmoins provoquer leur envol © JOHN GOSS-CUSTARD.



**Figure 119** Les différentes activités sur l’estuaire de Teemouth (LINAKEr, 2012).







### Avions

Les Huîtriers pie se montrent très tolérants envers de nombreuses sources de dérangements (VISSER, 1986 ; SMIT et VISSER, 1989). Ils réagissent cependant très fortement et parfois de très loin au passage des avions, considérés comme des « volatiles » inconnus dont la silhouette et le vol peuvent leur inspirer la crainte d'un prédateur (VAN DER KOLK *et al.*, 2019b, 2020).

La réponse des oiseaux diffère selon les manifestations aériennes ; elle est la moins marquée pour les avions de transport et la plus vive pour les petits avions (VAN DER KOLK *et al.*, 2020). La dépense énergétique supplémentaire n'est pas supérieure à 0,25 %, mais peut monter jusqu'à 8,5 % lorsque l'activité aérienne est importante. Une hauteur de vol de 450 m pour les petits avions provoque peu de dérangements.

### Bruit

Le bruit est associé, chez les oiseaux, à la possibilité de l'approche d'un prédateur (FRANKS, 2020). GOSS-CUSTARD et BIERMANN (2021) ont montré que le bruit occasionné par des travaux n'affectait pas un reposoir de limicoles car, dans l'estuaire de l'Exe, lieu de leur étude, l'essentiel des marées hautes pendant lesquelles les oiseaux doivent gagner un reposoir proche de la zone de travaux se déroule tôt le matin ou tard le soir, donc en dehors des heures légales de travail. Seules quelques rares journées et au sein de celles-ci, une période de temps très limitée ont pu être perçues comme dérangeantes. De ce fait, les travaux de construction n'ont dérangé que très peu les oiseaux au

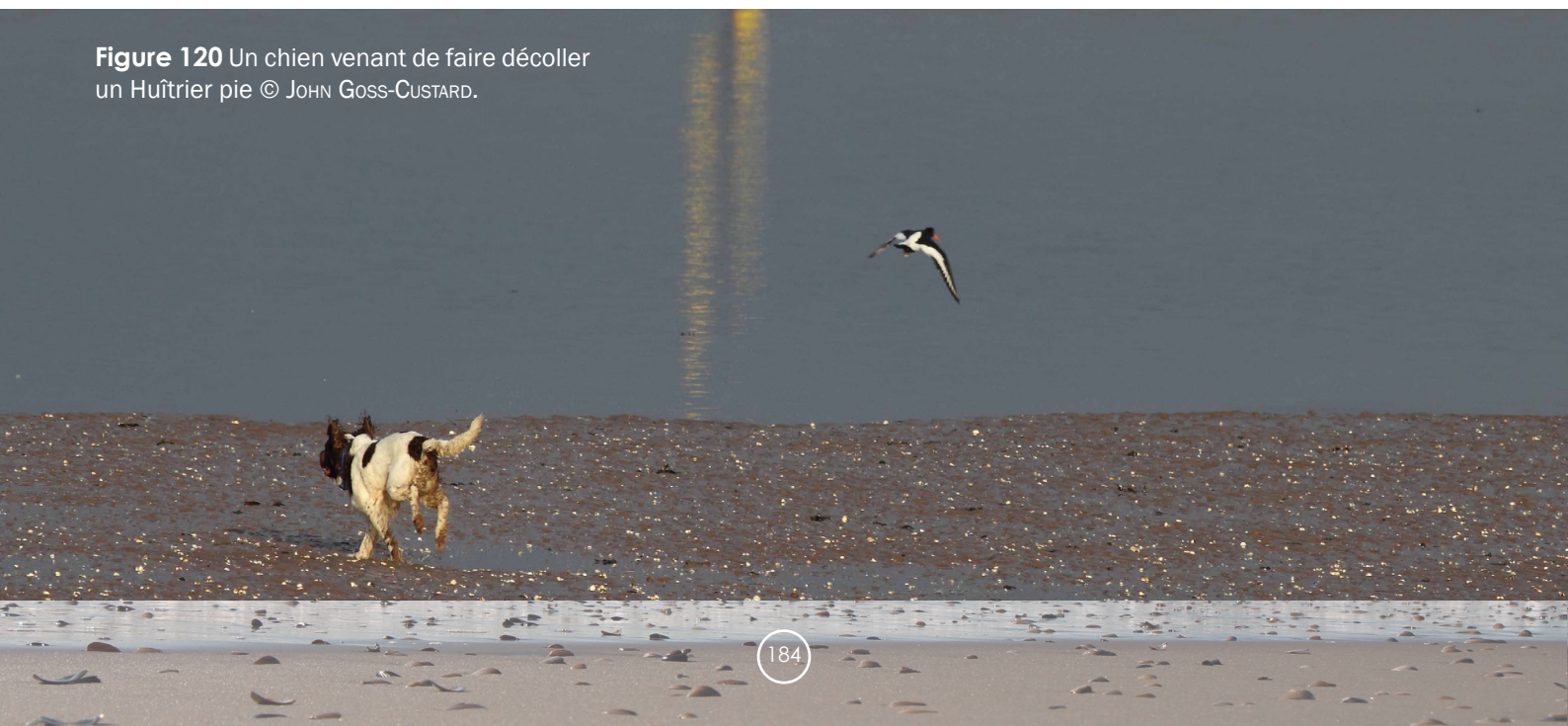
cours des trois mois qu'ils ont duré. Il peut être conclu que, si des décisions rationnelles attentives aux besoins de la conservation et aux impératifs de construction doivent être prises, il est essentiel que les circonstances dans lesquelles ces dérangements risquent de se produire soient toujours évaluées sérieusement.

### Chasse

La chasse est un facteur de mortalité qui n'existe plus, pour l'Huîtrier pie, qu'en France où elle est pratiquée sur l'ensemble du littoral. En dehors de la mortalité, le dérangement imputé à la chasse est direct par le déplacement des chasseurs mais également indirect par le bruit occasionné par les détonations. Au Royaume-Uni, les Huîtriers pie répondent au bruit d'une détonation à 324 m contre 167 m dans le cas d'un passage d'un bateau (COLLOP, 2016). Dans l'estuaire de la Somme, bien que les distances n'aient pas été notées, il a été montré que les oiseaux réagissaient aux coups de feu tirés en dehors de la réserve naturelle (TRIPLÉ *et al.*, 1999b). Ce phénomène est bien connu et repose sur le fait que les aires protégées ne sont pas efficaces en bordure de leur périmètre mais à une distance interne plus ou moins importante en fonction du type d'activité menée en dehors (TRIPLÉ et LIEUBRAY, 2016), ce qui avait d'ailleurs mené REHFISH *et al.* (1993) à considérer comme nécessaire la mise en place de zones tampons d'environ 250 m autour des aires protégées.

De manière directe, la chasse déplace les oiseaux et les contraint à se regrouper dans les aires protégées, lorsqu'elles existent. La densité d'oiseaux y

**Figure 120** Un chien venant de faire décoller un Huîtrier pie © JOHN GOSS-CUSTARD.







**Figure 121** Ces chasseurs entrent dans l'estuaire de la Somme à marée descendante pour tenter de tirer des oiseaux au moment où ils sortent de la réserve naturelle après avoir passé la marée haute sur leur reposoir © PATRICK TRIplet.

est donc supérieure à ce qu'elle serait si les oiseaux étaient libres de se répartir sur l'ensemble des vasières d'un estuaire. Cette situation conduit à des changements comportementaux liés à des densités supérieures à ce qu'elles devraient être, compte tenu de l'importance des ressources alimentaires (TRIPLET, 1996).

#### **Drones**

L'usage du drone pour les dénombrements d'oiseaux s'intensifie car cette méthode s'avère plus rapide, moins onéreuse, et comparable, en matière de résultats, à des dénombrements au sol (VALLE et SCARTON, 2018, 2019). Les Huîtriers pie réagissent au passage d'un drone alors qu'il est encore à plus de 100 m de distance (VALLE et SCARTON, 2018). L'atténuation du risque de dérangement avec les drones doit être améliorée car de plus en plus de personnes disposent de ce type d'engin et certaines n'appliquent pas les mesures de prudence nécessaires pour garantir la quiétude des oiseaux.

#### **VII.2.4. L'adaptation des oiseaux au dérangement**

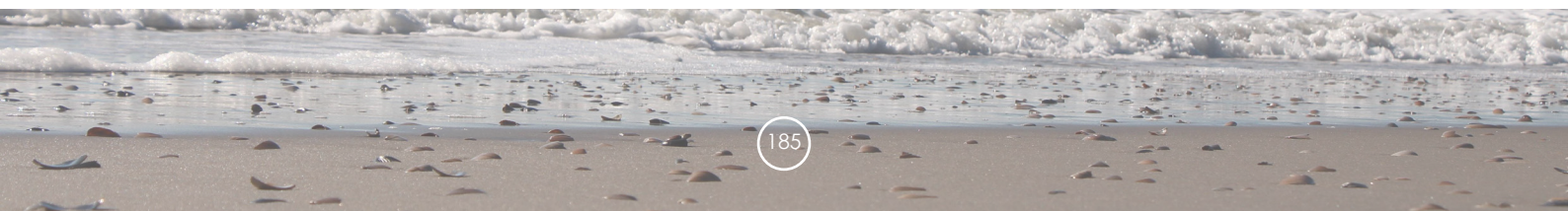
L'aptitude des oiseaux d'eau à évaluer les risques est fondée sur le compromis qu'ils doivent faire en permanence entre tolérer le(s) dérangement(s) les exposant à un risque d'accident (blessure) ou de mortalité prématurée, et se trouver face à un risque d'inanition en ne se nourrissant pas ou trop peu pour éviter un dérangement (STILLMAN et GOSS-CUSTARD, 2002). Les dérangements suscitent un stress chez les oiseaux et entraînent des chan-

gements physiologiques tels que l'augmentation du rythme cardiaque, de la température corporelle ou du taux de corticostérone (FOWLER, 1999). L'Huîtrier pie semble être moins sensible aux dérangements que d'autres espèces, permettant donc une approche et une accoutumance (ou habituation) aux activités humaines (DAVIDSON et ROTHWELL, 1993 ; TRIPLET *et al.*, 1999b ; CUTTS et ALLEN, 1999 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006 ; CUTTS *et al.*, 2009 ; VAN DE POL *et al.*, 2014 ; WOODWARD *et al.*, 2015).

L'accoutumance peut être une réponse importante à des dérangements réguliers mais peu importants, pour réduire la diminution du temps d'alimentation à un niveau compensable, tout au moins pendant la période estivale (FITZPATRICK et BOUCHEZ, 1998 ; COLEMAN *et al.*, 2003). Ces auteurs ont montré que les Huîtriers pie augmentaient le rythme de marche, caractérisé par le nombre de pas par unité de temps.

Les oiseaux sont capables d'ajuster leur réponse aux dérangements. Dans le Forth Estuary (Écosse), les oiseaux fréquentant les zones les plus dérangées permettent à un intrus de s'approcher à de plus courtes distances avant de montrer des signes d'inquiétude et enfin de partir (DWYER, 2010). En matière d'approche, pour une distance d'envol de 140 m, DWYER (2010) recommande ainsi une distance d'évitement de 350 m.

L'accoutumance peut également se produire lorsque les oiseaux considèrent qu'une présence humaine n'est pas synonyme de risque pour leur survie. Lorsque des pêcheurs arrivent, les Huîtriers



pie se réinstallent rapidement et certains même se nourrissent parfois tout près d'eux (GOSS-CUSTARD et VERBOVEN, 1993). FITZPATRICK et BOUCHEZ (1998) mettent en évidence une augmentation de la vigilance chez les Huîtriers pie en présence d'êtres humains se déplaçant rapidement, par exemple envers des coureurs à pied ou des cyclistes, alors qu'ils prêtent une attention moindre aux personnes immobiles ou se déplaçant lentement. Dans l'estuaire de l'Humber, au Royaume-Uni, l'Huîtrier pie est une des espèces capables de s'adapter à des dérangements en augmentation (CRUICKSHANKS *et al.*, 2010). Cette acceptation est confirmée par GOSS-CUSTARD et STILLMAN (2020b), ce qui montre qu'il s'agit d'un comportement adaptatif qui permet finalement de réduire le risque d'effets négatifs sur les oiseaux.

### VII.2.5. Distance d'envol

La distance d'envol mesure le seuil de tolérance des oiseaux à l'approche d'un intrus, être humain ou animal. Elle vise à mettre le ou les oiseaux dé-

rangés en sécurité par rapport à la source du problème. Si on compare un pêcheur à pied, qui représente une source immobile de dérangement et un promeneur, qui peut parcourir plusieurs dizaines de mètres en peu de temps, la distance d'envol ne sera pas la même.

Bien que cela n'apparaisse pas clairement, il semble qu'un facteur localisation soit à prendre en compte dans les distances d'envol mesurées sur différents sites (**tableau XXXVI**) ; ce facteur semble être la pression globale exercée par les activités humaines, dont en particulier la chasse. Ainsi, la distance d'envol est plus courte dans l'estuaire de l'Exe que dans l'estuaire de la Somme. Cet écart traduit la différence de perception qu'ont les oiseaux dans ces deux sites face à un danger tel que la chasse. L'Huîtrier pie est en effet chassé dans l'estuaire de la Somme et sa stratégie de survie implique sa vigilance et qu'il demeure à la plus grande distance possible des êtres humains puisque les oiseaux ne les distinguent pas toujours dans la réserve des chasseurs en dehors de celle-ci.

**Tableau XXXVI**

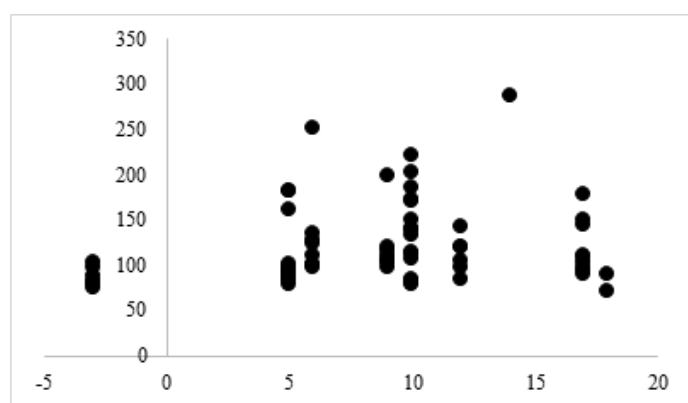
Distances d'envol (en mètres) de l'Huîtrier pie sur différents sites européens.

	Valeur	Site	Références
Piéton	29 ± 2 (53)	Royaume-Uni	FITZPATRICK et BOUCHEZ, 1998
Petit avion	500		
Piéton	82		
Piéton	85 (81-89)		
Piéton	136 (25-300)	Pays-Bas	SMIT et VISSER, 1993
Véhicule	106		
Agriculteur	60		
Bétail	10		
Piétons	48 ± 2 (n = 27)		
Piétons	41 ± 2 (n = 33)	Royaume-Uni, estuaire de l'Exe	URFI <i>et al.</i> , 1996
Piétons	26 ± 1 (23)		DWYER, 2010
Piétons	137,61 ± 40,53 (n = 22)		
Piétons	58 ± (SE 1,6) (n = 281) 97,28 ± 2,97 (extrêmes 30-228 ; n = 147)	Royaume-Uni	COLLOP, 2016 ; COLLOP <i>et al.</i> , 2016
Piétons	58,1 ± (SD = 13,4 ; n = 63)	Italie, lagune de Venise	SCARTON, 2018a
Piétons	76,7 ± (SE = 6,2 ; n = 13)	Italie, lagune de Venise	SCARTON, 2018b
Bateau	43 ± (SD = 19,5 ; n = 62)	Italie, lagune de Venise	SCARTON, 2018a
Bateau	74 ± (SE = 7,9 ; n = 10)	Italie, lagune de Venise	SCARTON, 2018b
Piétons	119,5 ± 43,3 (n = 253) (hiver)	France, estuaire de la Somme	TRIPLET et GEMBARSKI, 2001
Piétons	93,2 ± 29 (n = 220) (été)	France, estuaire de la Somme	TRIPLET <i>et al.</i> , 2001
Piétons	134 ± 54 (n = 70) (hiver)	France, estuaire de la Somme	TRIPLET <i>et al.</i> , 2007
Piétons	90 ± 21,4 (n = 142) (bancs de Coques communes) 63,5 ± 17,2 (n = 121) (banc de Moules communes)	France, estuaire de la Seine	TRIPLET <i>et al.</i> , 2002





La distance d'envol est peu dépendante des conditions météorologiques (**figure 122**). URFI *et al.* (1996) puis TRIPLET *et al.* (1999b), TRIPLET *et al.* (2002), DWYER (2010) et COLLOP (2016) ont mis en évidence des distances d'envol plus faibles en fin d'hiver. Il ne s'agit pas là d'un processus d'accoutumance des oiseaux à des dérangements répétés tout au long de l'hiver, mais plutôt d'une façon pour eux de tenter de réduire la probabilité d'envol, comme cela a été montré à partir d'un banc de Moules communes peu dérangé dans l'estuaire de l'Exe (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b). Si la source de dérangement reste à distance des oiseaux, ceux-ci peuvent éviter de décoller et économisent l'énergie qu'ils doivent réserver pour résister aux dernières rigueurs météorologiques de l'hiver et pour être en bonne condition physique au moment du départ en migration ou du retour vers les territoires de reproduction.



**Figure 122** Distance d'envol (en mètres) en fonction de la température en °C (d'après TRIPLET *et al.*, 1999b).

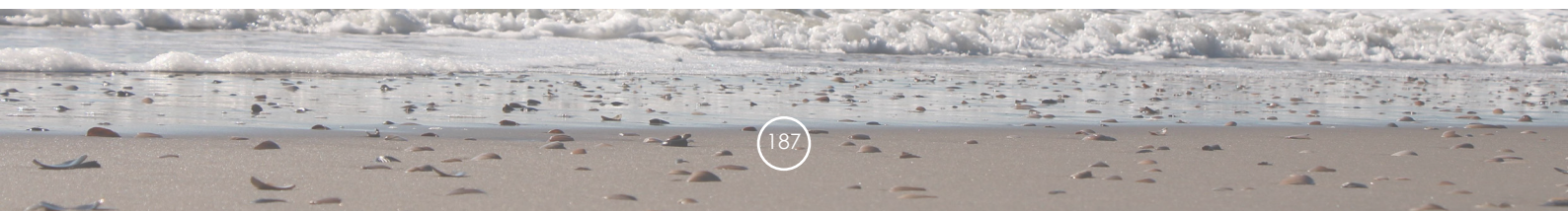
La distance d'envol est également conditionnée par la stratégie d'approche. Quand les êtres humains s'approchent en ligne droite, ils sont plus facilement détectés que s'ils approchent en ligne sinueuse / brisée ; une distance d'approche rectiligne peu élevée conduit les oiseaux à quitter plus vite la zone sur laquelle ils se trouvent. Ils réagissent également à plus grande distance lorsqu'ils sont approchés par un groupe que par une personne seule (TRIPLET *et al.*, 2007). Cette relation entre distance d'approche et distance d'envol a également été observée dans d'autres circonstances et sur d'autres espèces (BLUMSTEIN, 2003). Un Huîtrier pie voyant un prédateur potentiel

arriver de loin peut donc se préparer à s'envoler alors que celui-ci n'est pas encore en mesure de le capturer. Il augmente ainsi ses chances de survie. La prise en compte de la distance d'approche et non pas uniquement de la distance d'envol permet de définir une marge de sécurité assurant une plus grande quiétude. LAURSEN *et al.* (2005) ont ainsi calculé que la distance de retrait, c'est-à-dire celle que les êtres humains doivent respecter pour éviter de provoquer un envol des oiseaux est la distance d'envol assortie de deux fois l'écart-type calculé sur un jeu de données permettant de définir la distance moyenne à l'espèce sur un site.

Outre la sensibilité des espèces aux dérangements, il apparaît que la masse des oiseaux joue un rôle dans la distance à partir de laquelle ils s'envolent (TRIPLET *et al.*, 2001) ; l'Huîtrier pie n'échappe pas à la règle mais se situe parmi les espèces qui adoptent une distance d'envol inférieure à celle qui est prévue au regard de leur masse.

Tout n'est pas encore bien compris chez cette espèce. Ainsi, la distance d'envol est de 400 à 500 m sur le Banc d'Arguin, Mauritanie, avec le passage d'un avion (SMIT et VISSER, 1993). Pourquoi une valeur aussi élevée ? Est-ce une surestimation à une époque où les télémètres laser n'étaient pas encore répandus ? Cette hypothèse peut également expliquer les valeurs élevées relatives aux piétons dans la synthèse de SMIT et VISSER (1993).

Les Huîtriers pie présentent une capacité d'adaptation assez importante. Ainsi, sur plusieurs sites, ils sont capables d'ajuster leur réponse aux dérangements. Dans le Forth Estuary, les oiseaux présents dans les zones les plus dérangées permettent à un intrus de s'approcher à de plus courtes distances avant de s'envoler. Les oiseaux se déplacent à des distances plus courtes quand ils sont dans des zones perturbées que lorsqu'ils sont dans des zones plus tranquilles (DWYER, 2010). La saison et la distance n'ont pas d'effet significatif sur la distance d'envol. Cependant les oiseaux s'envolent à de plus faibles distances quand il fait froid ou à marée haute, lorsqu'ils sont en petits groupes ou associés à d'autres espèces. Les Huîtriers pie montrent des distances d'envol plus grandes dans des zones calmes de l'estuaire de l'Exe que dans les zones hautement fréquentées et donc dérangées





par la présence humaine (URFI *et al.*, 1996). Ils s'habituent à la présence de personnes en stationnement (promeneurs ou pêcheurs), en se déplaçant vers des zones alimentaires moins fréquentées, en réorganisant leur cycle d'alimentation pendant la période tidale ou en réduisant leur distance d'envol, ce qui permet de compenser le temps perdu pour l'alimentation (GOSS-CUSTARD et VERBOVEN, 1993 ; URFI *et al.*, 1996).

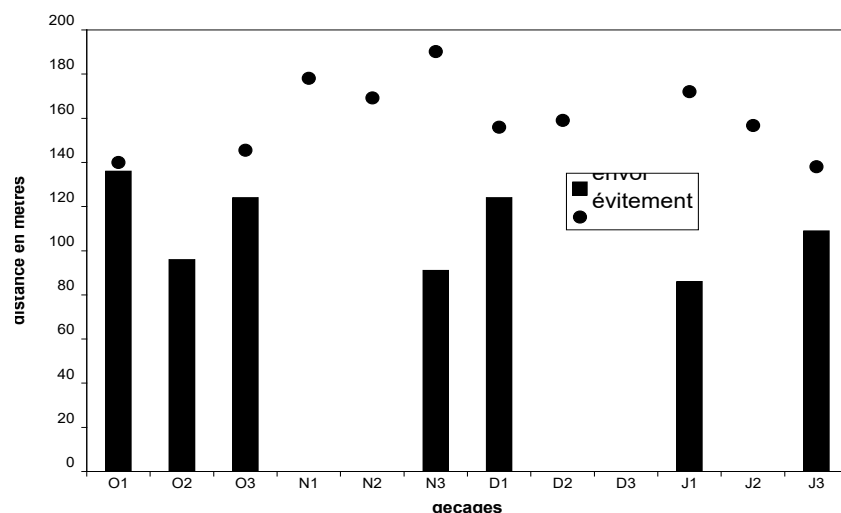
À titre de comparaison, la distance d'envol est de 20 à 35 mètres chez *Haematopus longirostris* (ROGERS *et al.*, 2015).

### VII.2.6. Distance d'évitement

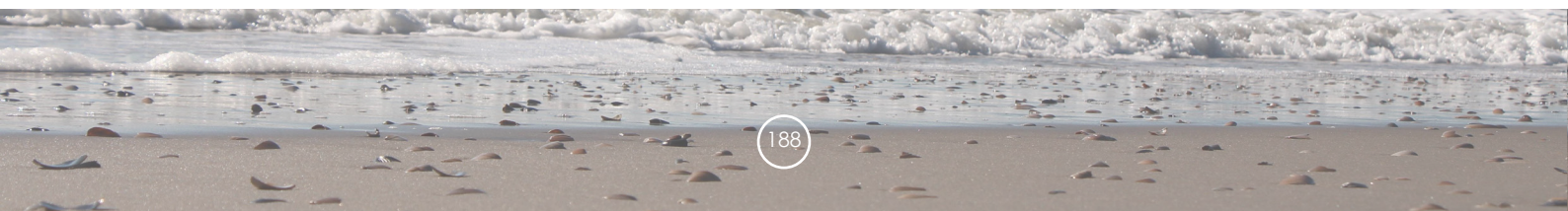
La distance d'évitement mesure l'intervalle existant entre une personne en position stationnaire et un ou plusieurs oiseaux, en l'occurrence ici un ou plusieurs Huîtriers pie. Elle est la distance minimale que les oiseaux tolèrent avant d'adopter un comportement de fuite. Si la personne ne bouge pas, les oiseaux conservent cette distance qui définit ce qu'on peut appeler un « *no bird's land* » car aucun oiseau ne se risque dans cette zone qui peut varier en fonction de différents facteurs qui seront étudiés par la suite. La distance d'évitement a fait l'objet d'une attention particulière dans l'estuaire de la Somme où elle a été mesurée au cours d'un hiver pendant lequel elle était de  $166,5 \pm 36,8$  mètres (TRIPLET et GEMBARSKI, 2001 ; **figure 123**). Elle est plus élevée que la distance d'envol établie à  $119,5 \pm 43,3$  m. Si la personne se met en mouvement, l'oiseau ou les oiseaux évaluent la distance

de séparation qu'ils peuvent encore tolérer avant de s'envoler. La distance d'évitement correspond à une surface de 4,5 ha sur lesquels les oiseaux ne peuvent pas s'alimenter. Selon la surface des habitats alimentaires, il suffit donc de quelques personnes immobiles pour empêcher les oiseaux d'acquiescer les ressources énergétiques qui leur sont nécessaires. Cette présence conduit également les oiseaux à augmenter leur propre densité sur des zones non dérangées, ce qui augmente les risques d'interférence entre les oiseaux (TRIPLET *et al.*, 1999b). Avec une densité moyenne sur les bancs de Coques communes de 115 oiseaux (TRIPLET *et al.*, 1999b), une personne peut donc empêcher au moins 520 oiseaux de s'alimenter.

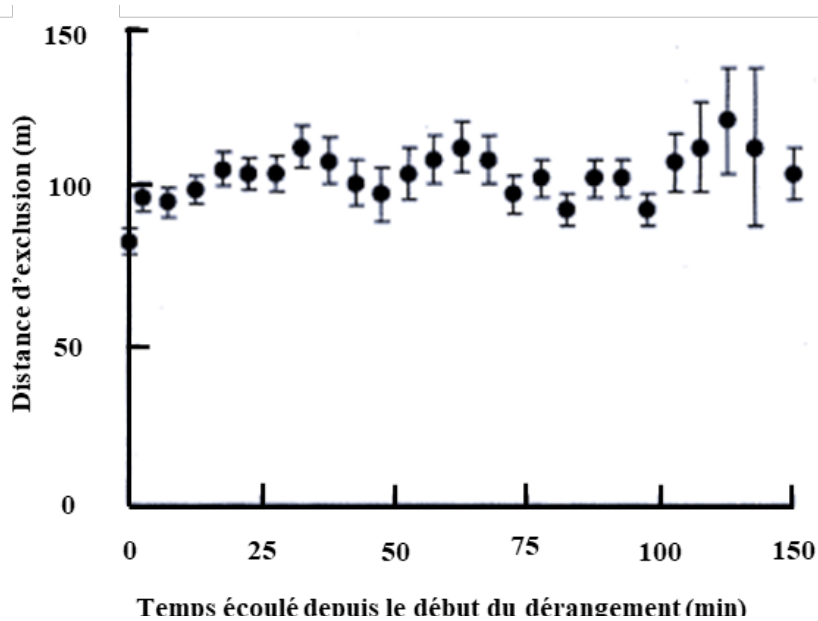
La distance d'évitement observée dans l'estuaire de la Somme est supérieure à celle mentionnée par STILLMAN et GOSS-CUSTARD, 2002 ; **figure 124**), égale à 123 m dans l'estuaire de l'Exe (Royaume-Uni), où ces auteurs l'ont mesurée après un dérangement, mais il est probable que sur ce dernier site, l'absence de chasse de l'espèce lui permette de tolérer des êtres humains à une distance plus faible que dans l'estuaire de la Somme où l'espèce est chassée et où les êtres humains représentent donc un danger.



**Figure 123** Variations de la distance d'évitement d'une personne en position stationnaire par le premier Huîtrier pie d'un groupe, comparée à la distance d'envol manifestée par les oiseaux dans des dérangements provoqués (d'après TRIPLET et GEMBARSKI, 2001). O1 = 1ère décennie d'octobre, O2 = deuxième décennie d'octobre...



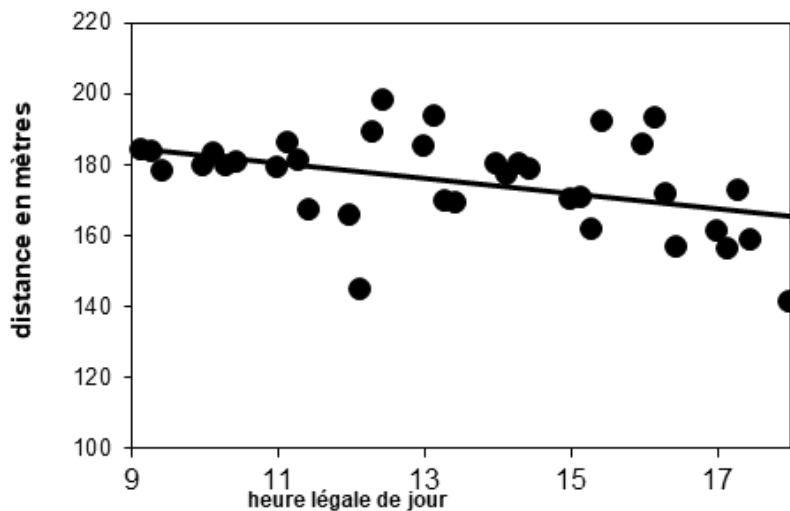




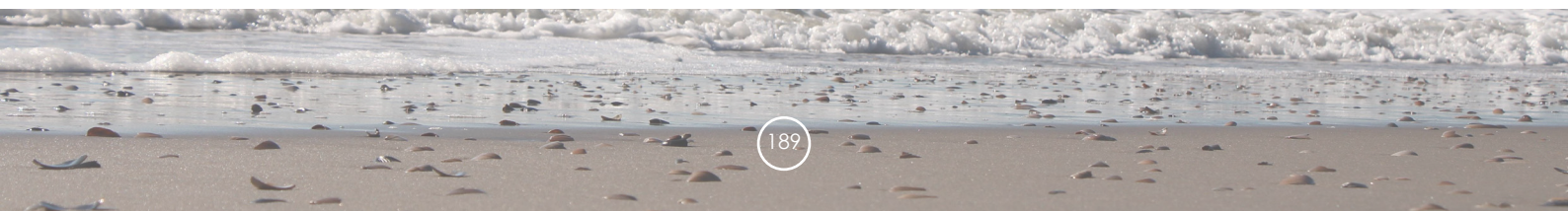
**Figure 124** Distances d'évitement (en mètres) de l'Huître pie après un dérangement et au cours des deux heures suivantes dans l'estuaire de l'Exe (STILLMAN et GOSS-CUSTARD, 2002).

La distance d'évitement diminue au cours de la journée, probablement en raison d'une accoutumance à la présence d'une personne immobile (figure 125). Elle est sans doute liée à une diminution du risque perçu de prédation associé avec les dérangements humains (VERHULST *et al.*, 2001). Les Huîtres pie s'envolent à de plus grandes distances dans l'estuaire de l'Exe quand les rencontres avec

des êtres humains sont peu fréquentes (URFI *et al.*, 1996), ce que SMIT et VISSER (1993) avaient également noté dans la mer des Wadden. Ainsi la présence régulière d'êtres humains ne cherchant pas à capturer les oiseaux ou à s'en approcher permet à ces derniers d'augmenter leur tolérance envers eux ; cela ne signifie pas pour autant qu'une cohabitation est possible.



**Figure 125** Distance d'évitement (en mètres) en fonction de l'heure légale du jour au cours des mois d'octobre à janvier dans l'estuaire de la Somme (données de l'hiver 1999/2000 ; TRIPLET et GEMBARSKI, 2001).

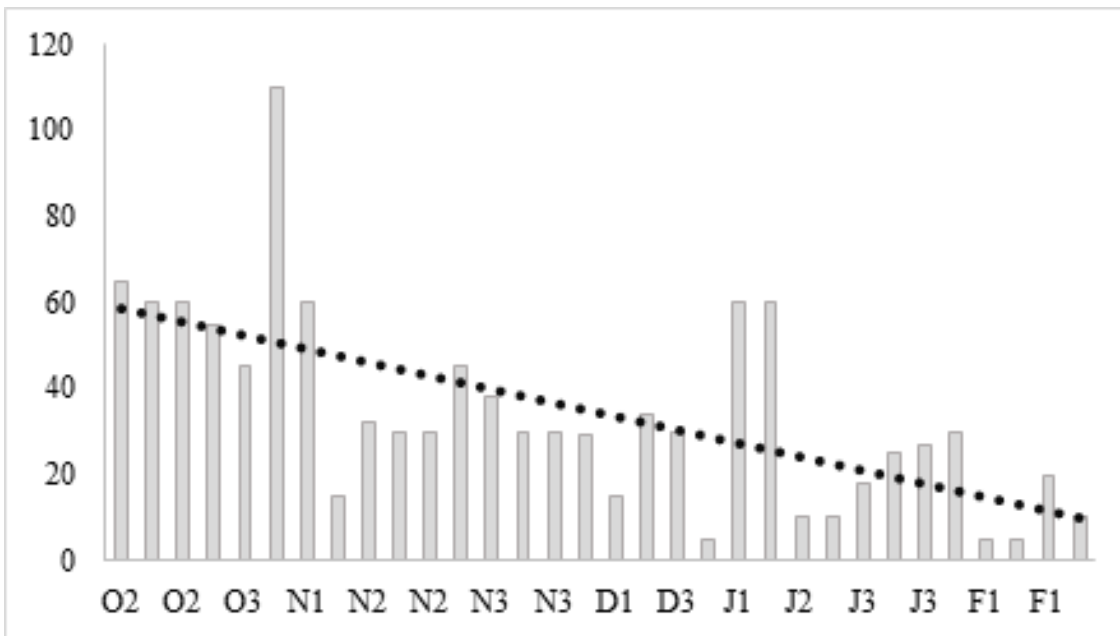


### VII.2.7. Temps de repos forcé

Après un dérangement, les oiseaux ne reprennent pas directement leur activité de recherche alimentaire. Il s'écoule une période dite de temps de repos forcé pendant laquelle les oiseaux semblent au repos et sont en attente du moment le plus favorable pour reprendre leur activité alimentaire. Le temps de repos forcé (dit également par certains auteurs temps de récupération) après un dérangement humain est plus grand qu'en cas de dérangements naturels (KIRBY *et al.*, 1993). Par exemple, dans l'estuaire de la Somme, ce temps de repos forcé est de 60 minutes en moyenne en octobre et n'est plus que d'une vingtaine de minutes en février (figure 126), indiquant qu'en fin d'hiver, les oiseaux diminuent le temps autre que celui consacré à l'alimentation, ce qui se traduit par une diminution du temps de repos forcé en lien avec la diminution de la température (TRIPILET *et al.*, 1999b). Dans l'estuaire de la Seine, le temps de repos forcé est de  $24,1 \pm 8,2$  minutes ( $n = 14$ ) et n'évolue pas en fonction des décades ni en fonction de la température, mais semble augmenter avec la taille des groupes étudiés (TRIPILET *et al.*, 2002).

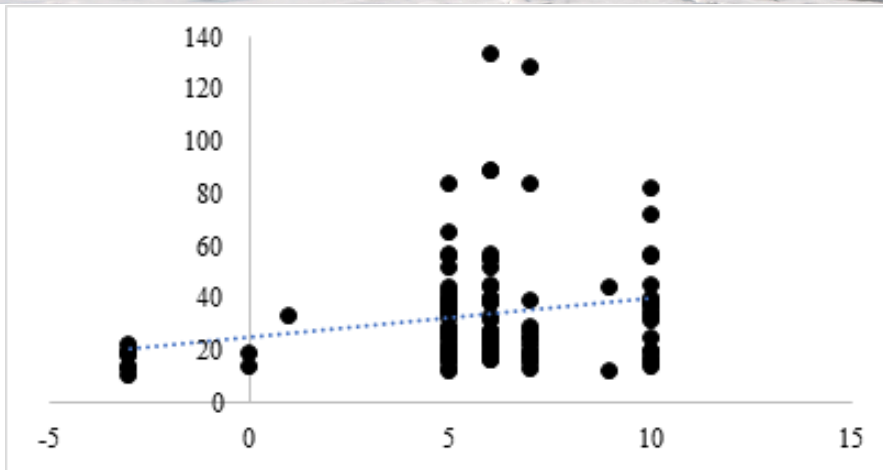
### VII.2.8. Temps de vol

Au Royaume-Uni, COLLOP (2016) fournit une valeur de  $17 \pm 0,9$  s, pour 169 mesures à Pool Harbour de temps de vol après dérangement, et un temps de vol par heure de  $21,17 \pm 0,94$  s (extrêmes 6-61), et un temps total perdu de  $59,86 \pm 2$  s (extrêmes 21-136). GOSS-CUSTARD *et al.* (2019a) obtiennent deux estimations sur des parties différentes de l'estuaire de l'Exe :  $22,6 \pm 2,56$  et  $13,1 \pm 0,98$  s. Dans l'estuaire de la Seine, le temps de vol après dérangement est de  $19,2 (\pm 18,8)$  s sur les bancs de Coques communes et de  $22,7 (\pm 22,2)$  s sur les bancs de Moules communes, pour respectivement 58 et 61 valeurs (TRIPILET *et al.*, 2002). Dans l'estuaire de la Somme, le temps de vol moyen après un dérangement est de 34 s pour 110 mesures et diminue lorsque la température baisse (figure 127) ce qui tend à montrer que les Huîtriers pie limitent les dépenses énergétiques liées à des éléments imprévus lorsque la température les conduit déjà à de fortes dépenses énergétiques (TRIPILET *et al.* 1999b). Dans ces circonstances, les oiseaux tentent de se poser le plus rapidement possible après un dérangement. Ainsi, déranger un Huîtrier pie par temps



**Figure 126** Représentation du temps de repos forcé (en minutes) en fonction des décades dans l'estuaire de la Somme au cours de la saison hivernale (données 1994 - 1997, P.TRIPILET, données personnelles).  $r = -0,645$ ,  $P < 0,01$ .





**Figure 127** Temps de vol (en s) exprimé en fonction de la température (en °C) au moment de l'observation ( $r = 0,21$  ;  $p = 0,023$  ;  $n = 110$ ), d'après TRIPLET *et al.* (1999b).

doux n'est pas aussi important que de le déranger lorsque la température est très basse et que ses besoins énergétiques sont à leur maximum. En moyenne, ces oiseaux sont en vol 36 s par heure (SMIT et VISSER, 1993). REHFISH *et al.* (1993) notent que les dérangements d'Huîtriers pie durent 38 s par heure après le passage de piétons.

### VII.2.9. Fréquence d'envol

Aux Pays-Bas, en moyenne, les oiseaux s'envolent 0,2 à 1,27 fois par heure en raison de dérangements d'origine militaire, récréative ou naturelle (VAN DER KOLK *et al.*, 2019a). Les dérangements à marée haute augmentent la consommation d'énergie de 0,1 à 1,4 % dont 51 % sont liés à des dérangements d'origine anthropique (VAN DER KOLK *et al.*, 2019). Par contre, le rythme d'ingestion des proies n'est pas affecté par le bruit des tirs d'entraînement des militaires (SMIT *et al.*, 1987). À Terschelling, des personnes marchant à 250 m d'un reposoir d'Huîtriers pie déclenchent leur envol dans 57 % des cas. (SMIT et VISSER, 1993).

### VII.2.10. Conséquences sur la phase alimentaire

Lors d'un dérangement, même bref, les oiseaux sont temporairement privés de leur habitat alimentaire. Un dérangement répété peut également entraîner une perte de cet habitat alimentaire à long terme et une réduction des possibilités d'alimentation (CAYFORD, 1993).

Ainsi, en réponse à un dérangement, le comportement alimentaire des Huîtriers pie change (VERHULST *et al.*, 2001 ; COLEMAN *et al.*, 2003). Le temps d'alimentation diminue au profit du temps passé en état

de vigilance (COLEMAN *et al.*, 2003 ; FLAMANT *et al.*, 2005) mais également en raison du vol et du temps de repos forcé. Cela implique parfois la nécessité de compenser en s'alimentant davantage après que le dérangement a cessé ou par une augmentation du rythme d'ingestion (SWENNEN *et al.*, 1989) ou un allongement du temps d'alimentation (URFI *et al.*, 1996 ; VERHULST *et al.*, 2001 ; TRIPLET *et al.*, 1999b). Dans leur étude, URFI *et al.* (1996) ont constaté que les Huîtriers pie répondaient au temps de recherche de nourriture perdu en raison d'un dérangement non pas en augmentant le rythme d'ingestion mais en consacrant plus de temps à leur recherche alimentaire sur les bancs de Moules communes. Ils suggèrent que les Huîtriers pie n'augmentent pas leur succès de capture car cela pourrait augmenter le risque de dommage du bec, ou celui d'ingérer une proie avec une charge parasitaire élevée. Pour cela, ils consacrent proportionnellement plus de temps à s'alimenter pendant des périodes de temps courtes et diminuent leur temps de recherche par proie prise et le temps consacré à leur ingestion, en particulier le temps consacré aux proies qui sont rejetées et laissées non ouvertes (SWENNEN *et al.*, 1989). URFI *et al.* (1996) ont également constaté que les Huîtriers pie s'accoutumaient aux dérangements humains, réduisant la distance à laquelle ils ont pris leur envol, ce qui permet de compenser le temps perdu pour la recherche de nourriture. Les Huîtriers pie qui ont été dérangés peuvent étendre leur période d'alimentation à la fin de la période de marée basse (URFI *et al.*, 1996) et sont capables de compenser les pertes énergétiques liées aux dérangements (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006b). Cependant, les consommateurs de Moules communes dans l'Exe ne montrent pas d'augmentation de leur rythme d'ingestion après un dérangement (URFI *et al.*, 1996).

Les conséquences de cette perte de temps d'ali-



mentation sont d'autant plus importantes pour les oiseaux d'eau dont les activités sont soumises au rythme nyctéméral mais également au rythme tidal (TRIPLET *et al.*, 2003a). Un dérangement peut ne durer que quelques minutes et permettre à l'animal de revenir à son état initial (fin de la réaction de défense ou de fuite) ou être continu et conduire à un abandon du site où l'oiseau s'alimentait ou se reposait (TRIPLET *et al.*, 2003b). La valeur moyenne trouvée dans l'estuaire de la Somme (34 minutes) est proche des 27 minutes de l'estuaire de l'Exe (STILLMAN et GOSS-CUSTARD, 2002).

En plus des coûts énergétiques induits par le vol, la réponse aux dérangements réduit les disponibilités en temps d'alimentation. Les données sur l'intensité alimentaire (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977a) montrent qu'une réduction du temps disponible pour l'alimentation ne peut être obtenue qu'avec 38 à 162 dérangements par jour (COLLOP, 2016). Avec l'avancée de l'hiver, les besoins énergétiques des oiseaux augmentent alors que leurs conditions d'alimentation se dégradent. Pour survivre ils doivent donc s'alimenter plus longtemps et perdre moins de temps à compenser les dérangements. Leur retour à un comportement normal est plus rapide. La réduction du temps après un dérangement est moindre quand ils ont plus de difficultés à survivre et que le risque de mourir de faim augmente (STILLMAN et GOSS-CUSTARD, 2002).

Les dérangements peuvent réduire le succès de capture de Moules communes de 33 à 50 %. Cependant l'effet global est plus bas car l'essentiel de la prise alimentaire se fait en l'absence de présence humaine (marée montante ou descendante, nuit). Les oiseaux s'adaptent aux dérangements en s'habituant à la présence de personnes en stationnement, en se déplaçant vers des bancs de Moules communes moins fréquentés, ou en réorganisant leur cycle d'alimentation pendant la période tidale (GOSS-CUSTARD et VERBOVEN, 1993).

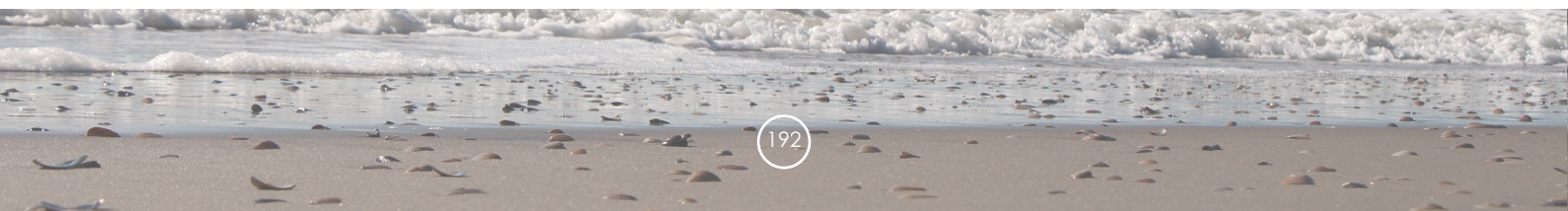
### VII.2.11. Coût des dérangements

Bien que les risques d'être dérangés par des êtres humains soient sans conteste moins élevés en hiver qu'en été, c'est bien en hiver qu'ils sont les plus préjudiciables aux oiseaux à la recherche de suffisamment de proies pour couvrir des besoins

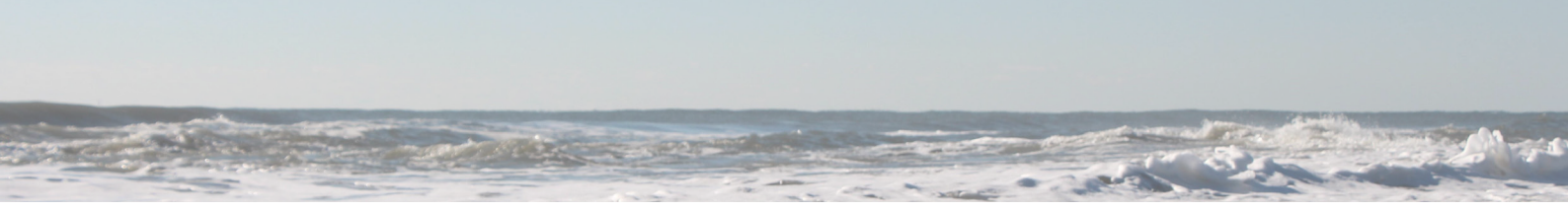
énergétiques élevés. Quand ils sont dérangés et doivent voler, ils dépendent de l'énergie et perdent du temps d'alimentation ; éloignés de leurs zones alimentaires préférentielles, ils sont contraints de s'alimenter sur des zones moins rentables à de plus hautes densités et de fait, soumis à une compétition par interférences intensifiée et avec un risque accru de prédation. Ces conséquences peuvent affecter sérieusement la survie hivernale des oiseaux et compromettre la constitution des réserves énergétiques requises pour migrer au printemps jusqu'aux zones de reproduction et réduire le succès annuel de reproduction. Il est cependant très difficile, en pratique, de tester si cet enchaînement de conséquences a un impact sur les oiseaux car de nombreux processus entrent en jeu. Il ne fait guère de doute que les besoins énergétiques des Huîtriers pie régulièrement dérangés sont plus élevés qu'ils ne le seraient en l'absence de dérangement.

D'un autre côté, dès qu'un Huîtrier pie est confronté à un dérangement, il doit ajuster sa réponse pour réduire au maximum ses effets afin que ceux-ci ne compromettent ni sa condition physique ni sa survie. Des dérangements occasionnent toute une série de changements adaptatifs dans le comportement. L'importance de la réponse d'un limicole à un dérangement d'origine humaine dépend des coûts énergétiques, prenant en compte l'impératif de sa sécurité vis-à-vis du risque de prédation (YASUÉ, 2006). Ces coûts sont influencés par une série de variables environnementales qui opèrent à différentes échelles spatiales et temporelles. Ainsi, le temps qui s'écoule entre un dérangement et la reprise alimentaire peut être très long selon le moment de la journée et le niveau de la marée. La réponse n'est donc pas simple et peut être plus ou moins importante.

La réaction de l'oiseau à un dérangement est l'envol, l'éloignant de son site d'alimentation, qui se traduit par une dépense énergétique importante, avant repos forcé pendant lequel il ne s'alimente pas, d'où une perte énergétique. L'importance de celle-ci doit être examinée en fonction de différentes données. Les besoins énergétiques des oiseaux restent sensiblement constants jusqu'à la température seuil de thermoneutralité (KERSTEN et PIERMA, 1987). Les besoins augmentent dès que la température moyenne quotidienne devient inférieure à 10°C et sont de plus en plus importants au cours de l'hi-







ver. Dans le même temps, les populations de proies ne se renouvellent plus, leur reproduction s'interrompant en fin d'été, obligeant les oiseaux à plus d'efforts, donc à une plus grande dépense énergétique pour trouver leur alimentation. Les dérangements augmentent cette dépense énergétique tout en réduisant le temps d'alimentation, ce qui peut avoir un effet significatif sur l'équilibre énergétique et le comportement des oiseaux. En revanche, en période hivernale, les activités récréatives sont moins importantes qu'en été, ce qui diminue très fortement les dérangements et les risques pour les oiseaux. Et dans ces conditions, les dérangements ont certainement plus d'effets qu'un impact avéré. Il n'existe pas, à notre connaissance, d'études montrant une augmentation de la mortalité en raison de dérangements et seuls sont relatés des cas de déplacements ou de changements comportementaux. L'impact reste limité tant que les dérangements ne contraignent pas les oiseaux à cesser toute recherche alimentaire et à quitter leur zone de stationnement habituel pour une autre méconnue où leurs chances de survie seront moindres.

Les dérangements à marée haute dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden, dont 51 % sont liés à une origine anthropique, augmentent la consommation d'énergie de 0,1 à 1,4 % (VAN DER KOLK *et al.*, 2019a et b).

COLLOP (2016) indique un temps de vol de  $21,17 \pm 0,94$  s (extrêmes 6-61, et un temps total perdu de  $59,86 \pm 2$  sec (extrêmes 21-136). Le coût d'un vol de ce temps est de 0,437 kJ pour une valeur du métabolisme de base de 723,08 kJ à la température de thermoneutralité, soit une perte énergétique exprimée en % de 0,06. L'augmentation des besoins énergétiques quotidiens après un dérangement est de 0,026 à 0,034 % tandis que la diminution du temps d'alimentation est de 0,046 à 0,082 % (COLLOP *et al.*, 2016). Le nombre de dérangements par jour qui pourraient réduire le temps d'alimentation est de 10 à 14 pour 1 % de réduction, 48-72 pour 5 % et 96-144 pour 10 %.

À partir d'oiseaux porteurs d'un GPS, VAN DER KOLK *et al.* (2021) ont mis en évidence des différences individuelles dans les réponses des Huîtriers pie dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden. Les oiseaux peu efficaces dans leur recherche alimentaire perdent plus de temps d'alimentation lors d'un

dérangement et peuvent manquer de temps pour compenser le dérangement qu'ils ont subi. Ces oiseaux, déjà moins performants que les autres dans la recherche alimentaire sont de fait plus affectés par les dérangements avec pour conséquence une dégradation de leur condition corporelle. Dans un contexte où le temps d'alimentation est limité, ces oiseaux ne parviennent pas à compenser les effets des dérangements.

De faibles estimations de coûts en temps et en énergie en raison de dérangement ont été rapportées pour les Huîtriers pie de l'estuaire de l'Exe. GOSS-CUSTARD *et al.* (2019a) y ont analysé le rôle des activités humaines sur les réactions des oiseaux, les vols, les distances d'envol, le temps de vol et ont mis en évidence que les promeneurs utilisaient les zones sablo-vaseuses alors que la plupart des limicoles se trouvent sur les vasières. Les personnes se promenant sur la terre ferme dérangent les Huîtriers pie uniquement sur les hauts niveaux du schorre à marée basse. En moyenne, les limicoles consacrent localement moins de 0,1 % de leur temps d'alimentation à voler à cause des promeneurs et la dépense énergétique supplémentaire est équivalente à moins de 0,02 % des besoins quotidiens. Il faudrait 29 à 43 fois plus de dérangements pour diminuer la condition corporelle et la survie des oiseaux. Les auteurs concluent que pour évaluer correctement le risque de dérangement des limicoles, des observations extensives et intensives doivent être faites de manière synchrone sur le comportement des promeneurs et des oiseaux. Les zones urbanisées riveraines des estuaires et la présence incessante d'un grand nombre de personnes dans leur environnement n'impliquent pas obligatoirement des dérangements significatifs des limicoles. LINSSEN *et al.* (2019 ; **tableau XXXVII**) ont combiné l'analyse de données GPS et d'observations de terrain pour calculer les distances parcourues par les Huîtriers pie à la suite de dérangements anthropiques ou non anthropiques pendant la saison de non-reproduction. Les dérangements occasionnent un déplacement d'environ 200 m à partir du point d'envol et les effets restent immédiats et stables. Les dérangements demeurent peu fréquents (0,17 par heure) et la plupart sont d'origine naturelle (62 %), ce qui entraîne un coût représentant 0,08 % des dépenses énergétiques quotidiennes soit 30 s d'alimentation supplémentaires par jour.

La valeur de 0,1 dérangement par heure est infé-

rieure aux 0,2–0,5 dérangement par heure, dans des conditions d’hiver froid et de faible disponibilité de ressources alimentaires dans l’estuaire de l’Exe (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006).

Bien que les dérangements puissent augmenter la mortalité des Huîtres pie consommateurs de Coques dans l’estuaire de la Somme, il est prédit que cela ne s’applique pas *in situ* car il faudrait qu’il y ait plus de 20 dérangements par jour pour que l’impact soit irréversible (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006a). WEST *et al.* (2002) indiquent cependant que, pour les consommateurs de Moules communes, lorsque les coûts en temps et en énergie sont intégrés, les dérangements peuvent être, au moins théoriquement, plus dommageables pour l’espèce qu’une perte permanente d’habitats.

### VII.2.12. Seuil de tolérance

La question fondamentale qui se pose pour la conservation de l’Huître pie est de savoir si le rapport entre une demande énergétique croissante et un temps réduit pour remplir cette demande est suffisamment important en hiver pour avoir un impact sur les paramètres démographiques des oiseaux, en particulier leur survie et leur condition corporelle au printemps. En fait, tout est question de proportions. Pour prendre un exemple hypothétique, déranger 0,001 % de la population

pendant une seconde (une fois entre septembre et mars) pendant les 9 mois de la période de non reproduction est le risque minimal de changer les taux démographiques d’une population, tandis que déranger 100 % des oiseaux de manière continue va avoir des conséquences importantes. Il est donc nécessaire de déterminer le point entre ces deux extrêmes à partir duquel une augmentation des dérangements commence à affecter l’un ou les deux paramètres démographiques. Cela situe le seuil de tolérance aux dérangements (GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2020b). Si la quantité de dérangements, la fréquence, l’intensité et la durée excèdent un seuil, le dérangement aura un impact significatif et des mesures d’atténuation seront alors nécessaires. Mais si la quantité de dérangements est inférieure au seuil, toute atténuation pour améliorer les choses est inutile car réduire un impact en dessous de 0 est impossible.

En utilisant la modélisation centrée sur les individus, GOSS-CUSTARD *et al.* (2006a) furent les premiers à démontrer l’existence d’un seuil de tolérance des Huîtres pie. Dans l’estuaire de la Somme, les consommateurs de Coques communes peuvent être dérangés 1 à 1,5 fois par heure avant que leur condition physiologique se dégrade lors des hivers favorables pour les oiseaux (Coques communes abondantes et températures clémentes), mais seulement 0,2–0,5 fois par heure quand les

**Tableau XXXVII**

Aperçu sur les dérangements en mer des Wadden (LINSSEN *et al.*, 2019).  
\*arrondi à la dizaine la plus proche.

	Source de dérangements	Nombre de dérangements	Oiseaux/nombre de dérangements	Fréquence des dérangements (par oiseau par heure)
<b>Anthropique</b>	Avion de chasse	20	800	0,028
	Hélicoptère	11	230	0,004
	Véhicule à moteur	9	1110	0,018
	Avion civil	6	680	0,007
	Promeneur	5	630	0,006
	Total	51	700	0,063
<b>Non anthropique</b>	Oiseau de proie	8	990	0,014
	Oiseau non prédateur	14	810	0,020
	Inconnu	42	930	0,069
	Total	64	910	0,103
<b>Expérimental</b>	Promeneur	118	720	0,150





conditions sont défavorables (peu de Coques communes et mauvaises conditions météorologiques). Ce nombre de dérangements inclut les passages des Rapaces. La fréquence des dérangements y est de 0,6 par heure (0,4 en lien avec des êtres humains et 0,2 induite par le passage de Rapaces). Quand les dérangements occasionnés par ces derniers sont importants, le nombre de dérangements par les êtres humains doit baisser. Dans le Wash (Royaume-Uni), la modélisation de la survie des Huîtres pie montre que celle-ci reste élevée tant que le nombre de dérangements par heure reste inférieur à 20, ce qui n'est jamais atteint dans la réalité (WEST *et al.*, 2002). GOSS-CUSTARD et STILLMAN (2020b) ont défini que le seuil critique à ne pas dépasser pour éviter un impact significatif sur les oiseaux est de 30 visites/ha/jour.

D'autres estimations du seuil de tolérance au dérangement ont été obtenues par la modélisation fondée sur des Huîtres pie hivernant dans les estuaires des îles Britanniques. Dans le Wash, le seuil de dérangement prédit est de 20 par jour, un taux qu'il est peu probable d'atteindre dans la réalité (WEST *et al.*, 2002). Dans d'autres cas, les taux de dérangements n'ont pas été mesurés directement et une mesure indirecte est plus appropriée. La métrique utilisée a été le nombre de visiteurs dans l'estuaire, soit dans la zone intertidale, ou dans les zones terrestres bordant l'estuaire. Les taux de visite dans le modèle fondé sur les individus pour Southampton Water et Poole Harbour ont été rapportés au nombre de visites par jour et par ha, soit en combinant les effectifs de visiteurs le long du rivage avec ceux recensés sur la zone intertidale (STILLMAN *et al.*, 2007 ; COLLOP, 2016). Les seuils de tolérance sont respectivement de 30 et 20 visites par ha et par jour pour Southampton Water et Poole Harbour.

Ces estimations du seuil de tolérance au dérangement ont été utilisées par GOSS-CUSTARD *et al.* (2019a) pour évaluer la signification probable du nombre de visites faites par les personnes sur l'estuaire de l'Exe en hiver. Ces auteurs ont noté ces visites sur l'ensemble de l'estuaire à tous les stades du cycle tidal quand une partie ou l'ensemble de la zone intertidale était découverte et donc accessible aux oiseaux, incluant les Huîtres pie :

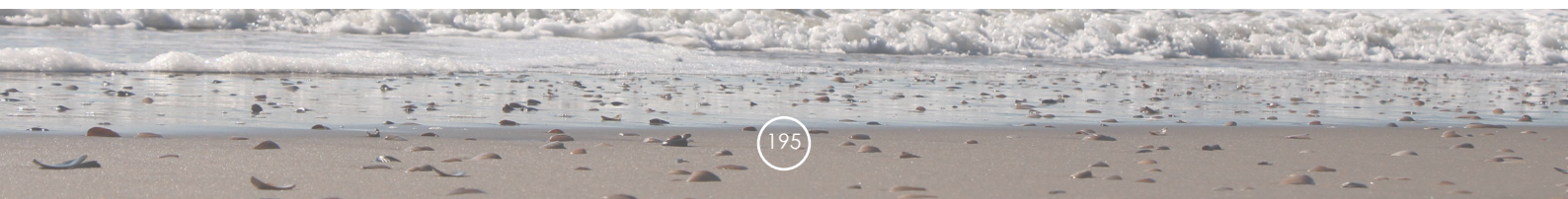
(i) le nombre et les activités des personnes sur les vasières intertidales et dans les zones terrestres adjacentes ;

(ii) les effectifs de limicoles présents et dérangés jusqu'à s'envoler, la distance et le temps de vol.

Les personnes fréquentent moins de 25 % des zones intertidales mais alors que les limicoles s'alimentent sur les vasières et les bancs de Moules communes, la plupart des personnes fréquentent les zones sableuses. Les personnes sur les zones terrestres ne sont visibles par les limicoles que sur 35 % d'entre elles. Les limicoles et les êtres humains sont donc significativement séparés dans l'espace. De plus, au sein des zones de chevauchement où les personnes sont susceptibles de déranger les limicoles, êtres humains et limicoles se croisent peu, n'étant généralement pas présents au même moment. Par exemple, les personnes présentes sur les zones terrestres dérangent principalement les limicoles quand seuls les hauts niveaux de l'estran sont découverts et fréquentés par les oiseaux contraints par la marée d'y rechercher leur nourriture. Il a été calculé que le nombre de visites faites par les personnes par jour et par ha sur les zones de chevauchement devrait être 29 à 43 fois plus important pour dépasser le seuil de tolérance tel qu'il a été estimé pour Poole Harbour et Southampton Water respectivement. Il a ainsi pu être conclu que :

(i) pour évaluer correctement le risque de dérangement pour les limicoles, des observations extensives et intensives doivent être faites sur le comportement des personnes et des oiseaux pour quantifier l'importance du chevauchement spatial et temporel ;

(ii) il ne peut être conclu qu'un estuaire situé à proximité d'une agglomération, et la présence d'un grand nombre de personnes vivant à proximité de la zone fréquentée par les oiseaux n'impliquent pas nécessairement un risque de dérangement significatif des limicoles.





### VII.3. Agents potentiellement pathogènes

---

Le risque parasitaire apparaît comme une menace et un coût qui peut ne pas être négligeable tant chez les adultes que chez les juvéniles (LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU, 2012).

La résistance des Huitriers pie aux parasites est un facteur à prendre en compte dans l'étude des variations de leur survie et de leur taux de reproduction. La fréquence d'infestation des proies des Huitriers pie peut également affecter leur taux de consommation alimentaire (nombre de proies prélevées) du fait de la perte de temps occasionnée par le rejet des proies parasitées (GOSS-CUSTARD, 1984). Dans le choix de ses proies, l'oiseau essaie de minimiser les coûts (de recherche, de préhension...) et de maximiser le gain énergétique.

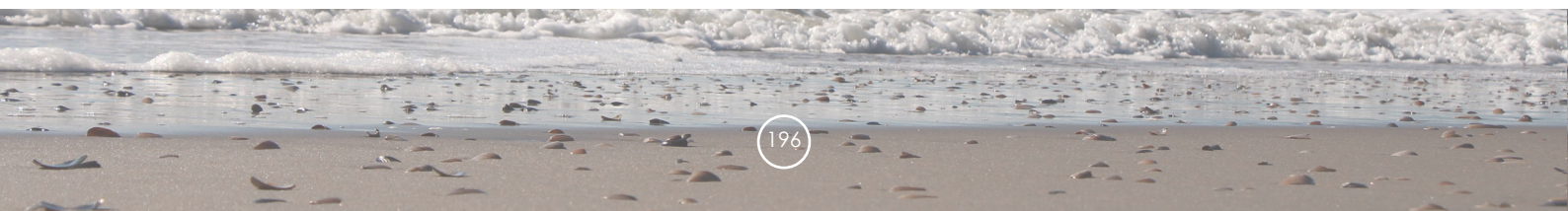
Les Coques communes vivant dans les substrats vaseux sont plus parasitées que celles vivant dans des substrats sableux et la vase contenue dans les Coques communes des substrats vaseux ne favoriserait pas leur digestion (GOATER, 1989). La présence de parasites et de vase dans les coquilles est repérée par les Huitriers pie qui les évitent (SPEAKMAN, 1987). En sélectionnant des bivalves proches de la surface et non infestés, les Huitriers pie prennent des proies dont la condition corporelle relative est inférieure à celle de proies plus profondes et qui contiennent donc moins de matière organique (ZWARTS et WANINK, 1991).

L'infestation parasitaire est un risque permanent tant pour les adultes que pour les juvéniles. De nombreux parasites infestent les Huitriers pies (SWENNEN et DUIVEN, 1983b ; BORGSTEEDE *et al.*, 1988 ; GOATER, 1989 ; GOATER *et al.*, 1995 ; GALAKTIONOV et BUSTNES, 1999). Les oiseaux les consomment à leur stade final ou à un stade intermédiaire, dans une proie hôte comme les bivalves ou les annélides, que ce soit en été ou en hiver (BORGSTEEDE *et al.*, 1988 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1993a). Les impacts sur la reproduction et la survie et donc sur la

dynamique de population ne sont pas connus (VAN OERS *et al.*, 2002). *Macoma balthica* est un hôte intermédiaire et définitif du Trématode *Parvatrema affinis* (SWENNEN et CHING, 1974 ; HULSCHER, 1982) qui est retrouvé chez les Huitriers pie, en particulier les jeunes oiseaux (HULSCHER, 1982). Tant en conditions expérimentales que dans la nature, les Huitriers pie sont capables de repérer et de rejeter activement les Tellines de la Baltique contenant des métacercaires de *Parvatrema affinitis* après les avoir ouvertes, probablement en raison de la consistance granuleuse de la chair mais peut-être aussi en raison du goût de la chair (HULSCHER, 1982).

Les espèces proies préférées des Huitriers pie (*Cerastoderma edule* et *Mytilus edulis*) hébergent de nombreux parasites, comme par exemple, dix espèces de Trématodes. Le nombre d'espèces de parasites augmente en fonction de la longueur de la coquille et peut atteindre en moyenne 4, voire un maximum de 7 chez la Coque commune et 2,6 (maximum 5 par individu) chez la Moule commune. Les plus jeunes bivalves de moins de 10 mm ne sont pratiquement pas parasités (MONTAUDOUIN *et al.*, 2000).

Les Huitriers pie s'avèrent particulièrement réceptifs aux Trématodes notamment *Psilostomum brevicolle* que les oiseaux ingèrent sous forme de métacercaires présents dans les glandes digestives des Coques communes et des Moules communes (JENNINGS et SOULSBY, 1957 ; LOOS-FRANK, 1968). Son occurrence est de 42,2 % dans 90 tubes digestifs analysés aux Pays-Bas (BORGSTEEDE *et al.*, 1988). *Gymnophallus fossarum* et *G. nereicola* sont également mentionnés (BARTOLI, 1981 ; Bowers et JAMES, 1967). FENNELL (1961) *in* THOMAS *et al.* (2007) a décrit un mâle de *H. osculans* de Corée du Sud qui était fortement infesté par des ectoparasites. *H. osculans* est considéré comme l'hôte naturel définitif du Trématode *Gymnophalloides*





*seoi* (RYANG *et al.*, 2000 ; CHAI *et al.*, 2001) tandis que l'Huître *Crassostrea gigas* est un hôte intermédiaire (SOHN *et al.*, 1998). En Corée, 5 sur 7 oiseaux capturés avaient entre 302 et 1 660 (moyenne 892) *Gymnophalloides seoi* adultes dans les intestins (RYANG *et al.*, 2000). *G. seoi* est un Trématode qui peut également infecter les êtres humains (CHAI *et al.*, 2001). L'espèce *Reesella doviensis* a été trouvée dans des oiseaux au Pays de Galles (METTRICK, 1956). Le Trématode *Echinostephilla patellae* infeste des Patelles *Patella vulgata* et finit son cycle chez l'Huître pie (KOLLIEN, 1996 ; FIRTH *et al.*, 2017).

VAN STRYDONCK (1965) indique avoir trouvé, dans des Huîtres pie trouvés morts pendant l'hiver 1962/1963, les Trématodes *Psilostomum brevicolle* et *Paramonostomum chabaudi*. Lors d'infestations par des Psilostomatidae, les oiseaux perdent leur appétit et maigrissent.

Dans l'estuaire de l'Exe, les principales espèces retrouvées dans les fientes d'Huîtres pie sont le Trématode *Psilostomum brevicolle* transmis par les Coques communes et les Moules communes et le Nématode *Capillaria* sp. par les Lombrics (LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU et GOSS-CUSTARD, 1999). La charge parasitaire (nombre d'œufs/g de fientes) ne varie pas significativement d'un mois à l'autre, mais elle y varie entre les sites d'alimentation (LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU *et al.*, 2001). Ces différences peuvent être dues à une sélection active ou passive de Moules communes *Mytilus edulis* non parasitées, les Moules communes étant l'hôte intermédiaire des principaux parasites de l'Huître pie, notamment de *Renicola* sp. et *P. brevicolle*. Le nombre de métacercaires de ces deux parasites varie en fonction du site d'alimentation et de la taille de la Moule commune. Ainsi, un Huître pie ingère moins de métacercaires de *Renicola* sp. et de *P. brevicolle* en sélectionnant des petites Moules communes. Les auteurs suggèrent qu'il n'y a pas de sélection active des Moules communes non parasitées, mais plutôt une sélection passive, les Moules communes sélectionnées pour des raisons énergétiques étant également les moins parasitées. Selon ces auteurs, certains oiseaux seraient résistants à l'infestation par *P. brevicolle*. Il leur semble peu probable que les Huîtres pie puissent rejeter les Moules communes parasitées par *P. brevicolle*, au

moins sur la base du goût ou de la texture comme le suggère HULSCHER (1982). L'infestation par *Capillaria* sp. semble liée à l'alimentation dans les champs qui sont exploités par une partie des oiseaux à marée haute, en particulier ceux censés être les moins performants dans leur recherche alimentaire (LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU *et al.*, 2001). La différence de charge parasitaire entre les juvéniles et les adultes est seulement significative pour *Capillaria* sp., mais ne l'est pas pour *P. brevicolle* (BORGSTEEDE *et al.*, 1988). Les oiseaux les plus parasités par le Nématode *Capillaria* sp., connu comme pathogène chez les espèces domestiques, ont une efficacité alimentaire faible. Par contre, le degré d'infestation par le Trématode *Psilostomum brevicolle* n'est pas en relation avec le degré d'infestation des Moules communes. Certains individus seraient résistants à l'infestation (LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU et GOSS-CUSTARD, 1999). Ainsi, GOSS-CUSTARD *et al.* (1981, 1984, 1992) montrent que les Huîtres pie de l'estuaire de l'Exe évitent les bancs de Moules communes établis dans un sédiment très vaseux et ce indépendamment de la qualité des stocks de Moules communes présents et de leurs caractéristiques (valeur énergétique, épaisseur de la coquille, densité). Une des hypothèses que les auteurs avancèrent en 1992 et qui reste d'actualité, était que les Moules communes des bancs les plus vaseux étaient plus parasitées. Parmi les Trématodes, *Himasthla leptosoma* est cité par JENNINGS et SOULSBY (1957). Les Huîtres pie sont également les hôtes finaux de *Meiogymnophallus minutus*, qui a été noté dans un échantillon de 60 individus entre janvier 1986 et juillet 1988 dans l'estuaire de l'Exe (GOATER, 1993, **tableau XXXVIII**). En hiver, 5 des 31 oiseaux examinés hébergent plus de 5 000 vers. Les données d'infection pour les oiseaux collectés en été sont grandement affectées par le nombre considérable de parasites (15 333) dénombrés dans l'organisme d'un seul individu juvénile.



Tableau XXXVIII

Infection des Huîtres pie par le Trématode *Meiogymnophallus minutus* dans l'estuaire de l'Exe (GOATER, 1993).

	Automne	Hiver	Printemps	Été
N	10	31	7	11
Prévalence (%)	60	51,6	57,1	54,5
Abondance moyenne ( $\pm$ écart-type)	515 $\pm$ 1 033	2 040 $\pm$ 5 199	49 $\pm$ 108	1 395 $\pm$ 4 623
Intensité moyenne ( $\pm$ écart-type)	857 $\pm$ 1 252	3 956 $\pm$ 6 781	86 $\pm$ 139	2 557 $\pm$ 6 259
Intervalle	0 - 2957	0 - 22 594	0 - 293	0 - 15 533

Les Huîtres pie, hôtes définitifs de *Echinostephillia patellae*, selon KOLLIEN (1996), consomment préférentiellement les patelles les plus grandes, solitaires qui sont les plus faciles à déloger de leur support (FEARE, 1971 ; COLEMAN *et al.*, 1999). Cette préférence des oiseaux pour les mollusques les plus grands contribue à perpétuer le cycle de vie de *E. patellae* en augmentant les chances que les individus infectés soient consommés par l'hôte définitif, bouclant ainsi le cycle de vie.

Les Cestodes font également partie des parasites des Huîtres pie (tableau XXXIX). Le Cestode *Micrasomacanthus rectacantha* et le Trématode *Psilostomum brevicolle* sont les deux parasites intestinaux les plus communs dans l'estuaire de l'Exe (GOATER *et al.*, 1995). Les deux espèces ont été trouvées chez 57 des 60 oiseaux examinés, le Cestode à raison de 1 - 9 833 individus par oiseau, le Trématode à raison de 1 - 182 par oiseau. Des bivalves (*Cerastoderma edule*) servent d'hôtes paraténiques à *M. rectacantha* et d'hôtes intermédiaires secondaires à *P. brevicolle*. Plus de 90 % des *M. rectacantha* sont transmis de l'hôte intermédiaire aux oiseaux immatures pendant l'hiver. Les *C. edule* des fonds vaseux sont les plus exposés à la présence des Cestodes. L'exposition aux Trématodes *P. brevicolle* est liée à un site sablonneux. Les oiseaux immatures représentent plus de 90 % des oiseaux présents dans l'estuaire en été, au moment où significativement plus de parasites étaient gravides. Des estimations faites à partir du nombre d'œufs utérins de *P. brevicolle* ont révélé que 8 % de toute la population d'Huîtres pie de l'Exe (soit environ 200 oiseaux) sont responsables de 51 % des œufs libérés dans l'estuaire. Ces résultats démontrent que l'âge des hôtes, leurs préférences alimentaires et la structure de la population sont d'importants fac-

teurs de variation de l'abondance des Helminthes chez les oiseaux.

DAVIS (1939) indique, par ailleurs, la présence de quatre espèces de Cestodes du genre *Hymenolepis* trouvés dans 10 oiseaux. WILLIAMS (1960) relate celle de *Progynotaenia odhneri* et de *Andrepigynotaenia Haematopodis* dans le duodénum et l'intestin moyen de l'Huître pie au Pays de Galles entre novembre 1953 et janvier 1955. Le Cestode *Dildotaenia latovarium* a été noté chez l'Huître pie de Finsch (DRONEN *et al.*, 1988).

Des Nématodes sont également trouvés. Ainsi, sur 90 oiseaux analysés aux Pays-Bas, 36,7 % contenaient des *Capillaria* sp., 7,8 % des *Streptocara crassicauda* et 81,1 % des *Notocotylus* sp. dans le tube digestif (BORGSTEEDE *et al.*, 1988).

Dans une étude aux Pays-Bas, tous les tubes digestifs contenaient des gymnophallidés (BORGSTEEDE *et al.*, 1988). BOWERS *et al.* (1990) précisent que deux espèces (*Meiogymnophallus minutus* et *Meiogymnophallus fossarum*) sont communes chez l'Huître pie, qui est un hôte final, tandis que *Scrobicularia plana* est un hôte primaire.





**Tableau XXXIX**

Cestodes parasites des différentes espèces du genre *Haematopus* à travers le monde.

Sources		Origine
<i>H. bachmani</i>		
<i>Microsomacanthus alaskensis</i> (Deblock et Rausch, 1967 ; Deblock et Canaries, 2000)	DEBLOCK ET RAUSCH, 1967	Alaska, USA
<i>Fimbriaria fasciolaris</i> (Pallas 1781) Frölich, 1802	WEBSTER, 1943	Alaska, USA
<i>Fimbriarioides haematopodis</i> (Webster, 1943)	WEBSTER, 1943	Alaska, USA
<i>Ophryocotyle alaskensis</i> (Webster, 1949)	WEBSTER, 1943	Alaska, USA
<i>H. ostralegus</i>		
<i>Aploparaksis crassirostris</i> (Krabbe, 1869 ; Clerc, 1903)	HARRIS, 1967	Europe
<i>Micrasomacanthus rectacantha</i>	GOATER <i>et al.</i> , 1995	Îles Britanniques
<i>Monostoma petasatum</i> (Eudes Deslongchamps, (1824)	EINAR LÖNNBERG (1890) <i>in</i> DOLLFUS, 1966	Norvège
<i>Aploparaksis filum</i> (Goeze, 1782 ; Clerc, 1903)	MOVSESSIAN et NIKIGOSSIAN, 2002	Arménie
<i>Capsulata edenensis</i> (Sandeman, 1959)	BAER, 1962	Islande
<i>Cladogynia vaginata</i> (Baczynska, 1914 ; Czaplinski et Vaucher, 1994)	SMOGORZHEVSKAJA, 1976	Ukraine
<i>Dilepis undula</i> (Schrank, 1788 ; Weinland, 1858)	MADSEN, 1942	Féroé
<i>Echinocotyle brachycephala</i> (Creplin, 1829 ; Spasskaya, 1966)	JENNINGS et SOULSBY, 1957 ; HARRIS 1967	Europe, Royaume-Uni, Afrique, Asie

Les oiseaux présentant un bec ou des pattes déformés ont souvent une forte charge en ectoparasites. Cependant, ceci pourrait simplement s'expliquer par une détérioration de leur état général (CLAYTON,

1991). Les oiseaux blessés ont, par ailleurs, des masses plus faibles que les oiseaux valides, comme cela a pu être enregistré sur trois sites de Morecambe Bay (BRIGGS, 1984b ; [tableau XL](#)).

**Tableau XL**

Poids moyen  $\pm$  écart-type des Huîtriers pie avec des blessures aux pattes ou aux doigts en comparaison du poids moyen d'oiseaux sans blessures capturés en même temps sur trois sites de Morecambe Bay entre 1970 et 1972 (BRIGGS, 1984b). Les différences entre ces valeurs ne sont pas significatives au plan statistique.

Site	Date	Oiseaux blessés	n	Oiseaux non blessés	n
Heysham	Janvier 1970	554,4 $\pm$ 37,9	8	575,5 $\pm$ 45,9	57
Walney	Août 1971	534,3 $\pm$ 39,2	7	537,4 $\pm$ 26,4	51
	Novembre 1972	561,3 $\pm$ 29,1	11	592,9 $\pm$ 43,5	98

Le traitement de poussins d'Huîtriers pies avec un anthelminthique montre que la survie des oiseaux traités est inférieure à celle des oiseaux non traités, ce qui peut être dû au fait que le traitement peut agir sur le système immunitaire des oiseaux (VAN OERS *et al.*, 2002). Ces auteurs ne trouvent par ailleurs pas de différence dans les taux d'infestation entre les oiseaux fréquentant des zones d'eau douce et ceux fréquentant des zones d'eau salée, ce

qui leur fait conclure que les parasites sanguins ne sont pas dépendants de la salinité de l'eau. Il reste clairement des choses à découvrir sur les effets sub-létaux et létaux des parasites sur les Huîtriers pie et sur la façon dont ils interagissent avec les autres risques et contraintes environnementales comme la faim, la prédation ou les maladies.



En Nouvelle-Zélande, l'Acanthocéphale *Proflicolus novaezelandensis* a été trouvé chez *H. finschi* tandis que deux espèces de *Plagiorhynchus* (*P. menurae* et *P. allisonae*) ont été détectées chez *H. finschi* et *H. unicolor* (BROCKERHOFF *et al.*, 2002 ; SMALES, 2002). *Curtuteria australis* et *Acanthoparyphium* s'enkystent dans le pied des Coques *Austrovenus stutchburyi*, ce qui empêche ces dernières de s'enfoncer normalement dans le sable et les rend vulnérables à la prédation par les Huîtriers de Finsch (THOMAS et POULIN, 1998 ; THOMPSON *et al.*, 2005). Cette anomalie comportementale pourrait être mise à profit par l'Huîtrier de Finsch pour les capturer (HOCKEY, 1996).

Il est donc absolument évident que tous les Huîtriers à travers le monde, comme tous les autres animaux, présentent naturellement des parasites intestinaux. Ce qui demeure incertain, cependant, est l'importance relative de ce parasitisme sur la survie, la condition corporelle et les capacités reproductives des oiseaux infectés. La présence de certains parasites semble réduire la proportion de l'énergie que les oiseaux peuvent retirer des proies (THOMPSON *et al.*, 2005).

SIEBERT *et al.* (2012) relatent le cas d'un individu avec une hépatite granulomateuse nécrosante sévère associée à des fragments de parasites (figure 128) . Deux cadavres présentaient également des preuves histologiques de coccidies dans leurs reins et des hémorragies indiquaient que la mort provenait de ce traumatisme.



**Figure 128** Hépatite granulomateuse sévère chez un Huîtrier pie (taille du foie = 8,2 cm) (extrait de SIEBERT *et al.*, 2012).





Alors que quelques études ont été menées sur la prévalence des bactéries et des virus chez les Huîtres pie et leurs proies, notre connaissance des maladies et de leurs effets sur les oiseaux est plutôt limitée. La Tique *Haemaphysalis punctata* a été notée, sans autre précision (SCHULZE, 1930 ; 1939), un travail repris par JAENSON *et al.* (1994). Le Bornavirus 1 des oiseaux d'eau n'a été trouvé que chez un seul oiseau parmi 282 individus analysés (RUBBENSTROTH *et al.*, 2016). SMIT *et al.* (1987) relatent que sur un total de 95 Huîtres pie examinés, un seul était porteur du complexe *Mycobacterium avium* qui peut causer une infection potentiellement mortelle aux êtres humains. L'Huître pie, comme de très nombreuses espèces d'oiseaux, est potentiellement porteur des virus de l'influenza aviaire (MELVILLE et SHORTRIDGE, 2006).

Des cas de choléra aviaire par *Pasteurella multocida* sont signalés par THOMAS *et al.* (2007) chez l'Huître pie et chez l'Huître américain. Ces auteurs mentionnent aussi des cas de botulisme chez l'Huître pie et l'Huître de Moquin, espèce qui,

par ailleurs, peut être affectée par des Dinoflagellés (*Alexandrium catenella*).

GARCES *et al.* (2019) relatent deux cas d'abcès sur des becs d'Huîtres pie, attribués à la variole aviaire (figure 129) mettant les oiseaux dans l'impossibilité totale de se nourrir. L'infection de l'Huître pie par la variole est confirmée par THOMAS *et al.* (2007). Des circovirus sont mentionnées par KUIKEN *et al.* (2002) in THOMAS *et al.* (2007).



Figure 129 Illustration d'un oiseau atteint de variole aviaire au bec © GARCES *et al.* (2019).



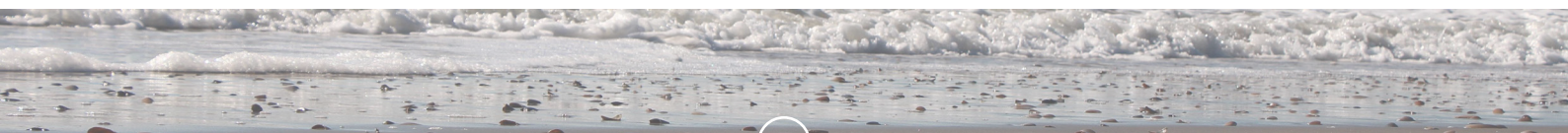
## VII.4. Pollutions

Des études ont été menées sur l'occurrence des polluants dans les tissus des Huîtres pie et leurs effets possibles sur leur survie et leur potentiel reproducteur. Au nord-ouest de l'Angleterre, l'analyse d'un échantillon de carcasses a montré des concentrations particulièrement élevées de Césium 137 dans les tissus des oiseaux mais aucun lien n'a pu être établi avec le succès de la reproduction (LOWE, 1991).

Les dosages des taux de Cadmium trouvés dans 150 oiseaux de la partie allemande de la mer des Wadden sont de 11,9  $\mu\text{g g}^{-1}$  dans les reins et de 4,9  $\mu\text{g g}^{-1}$  dans le foie (STOCK *et al.*, 1989). Les femelles accumulent cette substance chimique plus que les mâles. Sa concentration dans le foie et les reins est

dépendante de l'âge, les subadultes accumulant significativement plus que les juvéniles. La quantité de Cadmium augmente donc avec l'âge (HUTTON, 2001). Il est possible qu'il y ait une régulation de la quantité au fil du temps.

GOEDE (1993a ; 1994) a trouvé du Sélénium, jusqu'à 42 mg/kg de poids sec chez des oiseaux adultes et des concentrations de 2 mg/kg de poids sec dans les œufs sans toutefois pouvoir mettre en évidence des conséquences sur la reproduction. L'activité enzymatique de la *glutathion peroxydase* est de  $97 \pm 19$  unités/g d'hémoglobine, ce qui est une valeur entrant dans la norme trouvée chez les mammifères (GOEDE, 1994).





Lors de vagues de froid en 1986 et 1987 pendant lesquelles les oiseaux morts avaient perdu 40 % de leur poids hivernal, des polychlorobiphényles (PCB) ont été retrouvés dans le cerveau de 96 oiseaux, sans qu'il y ait de différence entre les sexes. Par contre, les jeunes oiseaux présentaient des teneurs inférieures à celles des subadultes et des adultes (LAMBECK *et al.*, 1991). Pour ces auteurs, la teneur en PCB contribue à la mortalité hivernale.

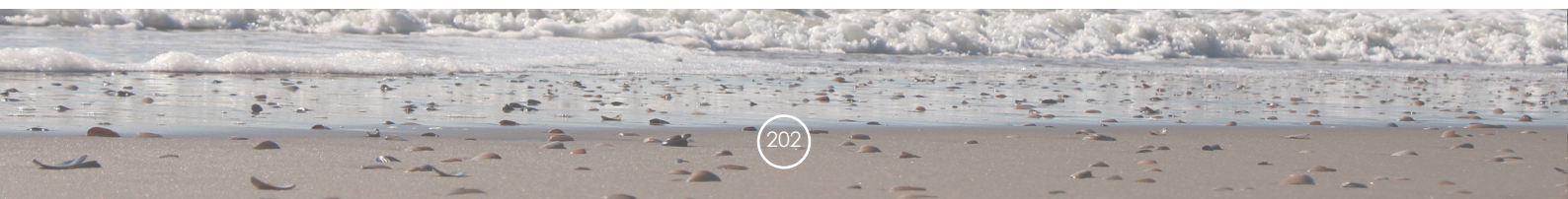
DITTMAN *et al.* (2012) ont analysé des œufs d'Huîtres pie en provenance des rivages de la mer du Nord et y ont trouvé du HCB and ΣHCH. EXO *et al.* (1998) ont collecté huit œufs d'Huîtres pie se reproduisant dans le Bas-Rhin et ont analysé leur teneur en biocides (DDT, DDE, HCH) et en produits chimiques tels que PCB, HCB et Hg et ont comparé les résultats avec ceux obtenus en mer des Wadden. Les œufs des oiseaux du Bas-Rhin présentent plus de résidus organochlorés alors que la concentration en mercure est plus faible que chez les oiseaux de la mer des Wadden. Cette étude ne met cependant pas en évidence une toxicité sur le développement embryonnaire des œufs. Aux Pays-Bas également, l'Hexachlorobenzène induit une diminution non significative de la densité de lymphocytes dans la bourse de Fabricius. HOLMES *et al.* (1967) avaient eux aussi trouvé des résidus de pesticides dans les œufs de l'Huître pie. Les concentrations moyennes de mercure dans la masse fraîche de 10 œufs d'Huîtres pie se reproduisant dans les embouchures de l'Elbe, Weser, Ems, Rhin / Escaut, Tamise, Humber, Tees et Forth ne devraient pas excéder les concentrations trouvées dans la masse fraîche de 10 œufs de couvées différentes collectés dans des habitats similaires mais non industriels du sud de la Norvège et de Moray Firth afin d'assurer leur viabilité (HESLENFELD et ENSERINK, 2008).

Sur 25 oiseaux qui montraient un plumage sans trace d'hydrocarbures, 12, soit 48 %, en présentaient dans les voies digestives (VAUK *et al.*, 1979). Les taux de mazoutage d'espèces typiques de la mer des Wadden telles que le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* et l'Huître pie sur les côtes allemandes de la mer des Wadden étaient, pendant la période 2001-2004, de 0,8 % (n = 126) et 0 % (n = 66) respectivement (FLEET, 2006).

COULSON (2001) indique que les Moules communes peuvent accumuler de hautes quantités de poisons. Si ces toxines ou d'autres facteurs ont diminué la survie des Huîtres pie depuis 1990 sur les zones de reproduction, la relation de densité dépendance mise en évidence par DURELL *et al.* (2000) pourrait ne pas être confirmée car il se pourrait que la mortalité soit essentiellement liée aux polluants.

Désormais les niveaux de contaminants semblent se situer au-dessous des niveaux qui affectent les oiseaux (BECKER et DITTMANN, 2009) ce qui conduit, sur des sites témoins où les pesticides sont mesurés, à un meilleur succès de la reproduction (THORUP et KOFFIJBERG, 2015).

Les pollutions par les rejets, les métaux lourds et les pesticides organochlorés constituent des menaces pour *H. osculans* (MELVILLE *et al.*, 2014). Chez l'Huître de Finsch, les concentrations en plomb dans le sang sont en moyenne comprises entre 58,2 ng et 143,1 ng par gramme de poids sec, avec des juvéniles pouvant présenter une concentration moyenne de 184 ng par gramme contre 113 ng par gramme chez les adultes. Quelques individus présentent même des valeurs supérieures à 200 ng par gramme (THOMPSON et DOWDING, 1999). Les apports de fertilisants et les efflorescences algales (blooms) ont pour conséquence une augmentation du rythme d'ingestion des Huîtres d'Amérique qui se nourrissent dans les zones impactées (GARCIA *et al.*, 2010).







## VII.5. Chasse

Les Huîtriers pie étaient tués et également capturés au nid et les œufs ramassés au cours du XIX<sup>e</sup> siècle dans les îles Britanniques et cela a pu y conduire à une réduction des effectifs (DARE, 1966).

Désormais, la France est le seul pays d'Europe où la chasse de l'Huîtrier pie est autorisée et pratiquée. WOLDHEK (1979) avait estimé le prélèvement annuel à environ 1 000 oiseaux, sans toutefois que cette estimation reposât sur des données réelles. Il a été ensuite estimé entre 7 000 et 10 500 individus au début des années 1990 (TROLLET, 2000) et à 12 677 au début des années 2000 (HIRSCHFELD et HEYD, 2005). TROLLET *et al.* (2018) l'évaluent à 8 165 oiseaux pour la saison de chasse 2013-2014. Parmi les oiseaux tués, 75 % sont de première année (TRIPLET *et al.*, 1987). Les prélèvements

tendent à augmenter très fortement lors des vagues de froid qui poussent de nombreux oiseaux à quitter leur aire habituelle d'hivernage. Il a ainsi été estimé qu'entre 10 000 et 27 000 avaient été tués à la chasse au cours de l'hiver 1987, dont de très nombreux oiseaux adultes, avec d'importantes conséquences démographiques (LAMBECK *et al.*, 1996). Étant donné qu'une faible proportion de reproducteurs insulaires migrent en France et que la mortalité additive par la chasse peut avoir une forte importance sur les espèces longévives (VAN DE POL *et al.*, 2014), la population continentale est affectée disproportionnellement par la chasse.

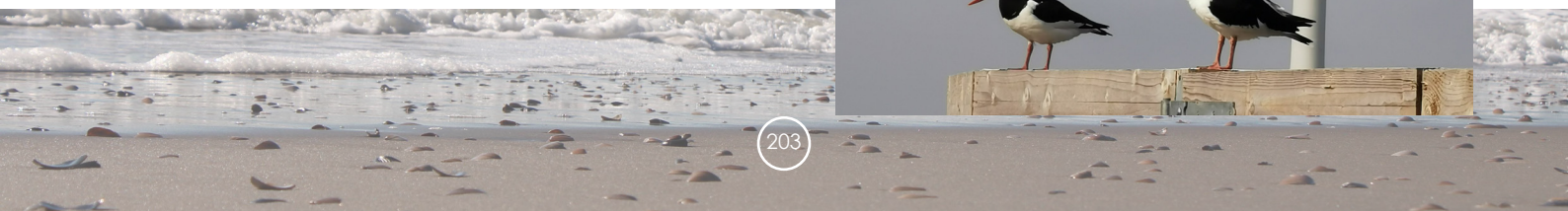
Il semble encore exister un ramassage d'œufs pour la subsistance en Chine pour *H. osculans* (MELVILLE *et al.*, 2014) et du braconnage localement (SARYCHEV et MISCHENKO, 2014).



## VII.6. Éoliennes

D'après le CORK LOWER HARBOUR ENERGY GROUP (2017), les éoliennes en mer seraient impactantes pour les Huîtriers pie, mais les auteurs ne fournissent aucune donnée chiffrée. Les travaux menés par WINKELMAN (1995) aux Pays-Bas et en Allemagne par KETZENBERG *et al.* (2002) ne montrent pas d'effets sur l'Huîtrier pie, contrairement à d'autres espèces, ce que confirment LANGSTON et PULLAN (2003). Dans leur synthèse, HÖTKER (2006) et HÖTKER *et al.* (2006) relatent six études sans effets négatifs contre sept études qui en indiquent en saison de reproduction, alors qu'en dehors de cette saison, quatre études n'indiquent aucun impact pour trois en mettant un en évidence. Ces auteurs notent que l'Huîtrier pie est

Figure 130 Huîtriers pie au pied d'une éolienne (extrait de <https://twitter.com/whiteleerangers?lang=he>).





fréquemment vu à 85 m en moyenne des installations (calcul mené sur huit études) pendant la saison de reproduction et à 55 m de celles-ci en dehors de cette saison (calcul issu de six études). Une publication décrit une accoutumance et une tendance à la diminution de la distance à l'installation hors de la période de reproduction et deux études montrant, en période de reproduction, une accoutumance et une diminution de la distance, pour deux

autres ne montrant pas cet effet. Le phénomène d'accoutumance est ensuite confirmé par BUSCH *et al.* (2015). Les Huîtres pie semblent, par ailleurs, moins affectés par les grandes turbines que par les petites. HÖTKER *et al.* (2006) ne concluent donc pas à des impacts significatifs des éoliennes sur l'espèce. MUSTERS *et al.* (1996) relatent la découverte d'au moins un Huître pie tué par une éolienne.



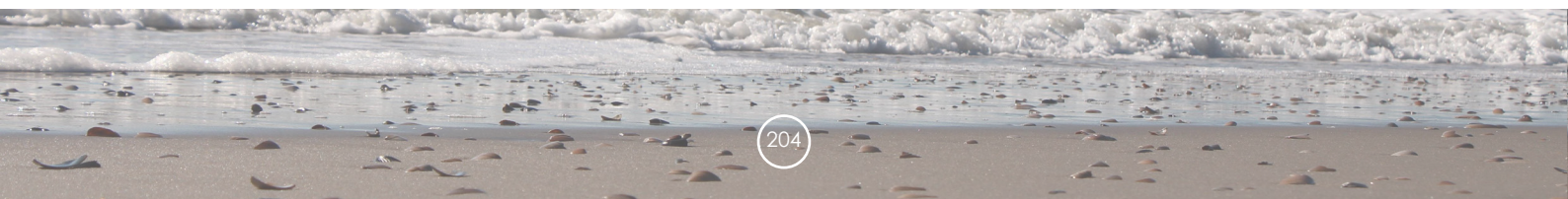
## VII.7. Perte d'habitats

La perte d'habitats crée une redistribution des oiseaux et une augmentation de la densité sur les zones restantes (GOSS-CUSTARD, 1977a ; 1980 ; 1993 ; SUTHERLAND et GOSS-CUSTARD, 1992). En mer des Wadden, les Huîtres pie subissent les modifications d'habitats côtiers (comme la construction de digues qui modifient le régime des marées), aggravées par la compétition des pêcheries de Coques communes et de Moules communes (ENS, 2006). Au cours des trois derniers siècles, de vastes surfaces de zones intertidales ont été perdues en raison du développement des activités humaines (LAMBECK *et al.*, 1996). La fermeture de l'Oosterschelde devrait entraîner la diminution des effectifs d'Huîtres pie qui de 40 000 dans les années 2000 passeraient à moins de 10 000 en 2045 (RAPPOLDT *et al.*, 2006). LAMBECK (1991) et MEIRE (1991) relient l'augmentation de mortalité à cet événement.

La fermeture d'une partie du Delta, aux Pays-Bas, a entraîné une perte de poids des Huîtres pie, d'environ 40 g, en raison de leur difficulté à satisfaire leurs besoins énergétiques quotidiens et d'une forte augmentation de la mortalité (SMIT *et al.*, 1987). Sur les vasières et les bancs de Moules communes restants, les effectifs et les densités d'Huîtres pie n'ont pas augmenté ce qui fait dire à MEIRE (1991) que la population locale s'est ajustée aux ressources disponibles, mais cela a donc poussé des oiseaux à partir vers d'autres régions.

La poldérisation est un problème pour *H. osculans* en Corée du Sud et en Chine tout comme la plantation à grande échelle de *Spartina alterniflora* sur la côte est de la Chine, car ces initiatives amputent gravement les habitats alimentaires et de reproduction (MELVILLE *et al.*, 2014).

DURELL *et al.* (2005, 2008) ont modélisé l'impact de la construction de Port 2000 dans l'estuaire de la Seine. Dans ce modèle, 20 % de réduction de la surface des vasières de la rive nord de l'estuaire a un impact important sur la mortalité et la condition physique de l'Huître pie. En utilisant un modèle démographique, GOSS-CUSTARD *et al.* (1995b ; 1996a) ont démontré que différents effectifs reproducteurs qui partagent les mêmes zones d'hivernage peuvent être affectés de façons différentes par une réduction progressive de ces zones. Tout d'abord, quand l'étendue de l'habitat hivernal commence à s'amenuiser, les oiseaux adultes subissent une mortalité hivernale accrue, les territoires de reproduction qu'ils laissent vacants sont occupés par les non-reproducteurs qui, les années précédentes, n'avaient pu en conquérir. Vient ensuite un point, cependant, où les jeunes issus d'un effectif local au faible succès à l'envol ne sont plus assez nombreux pour remplacer les reproducteurs morts au cours de l'hiver. Il n'y a alors plus de réservoir d'oiseaux non territoriaux pour remplacer les oiseaux disparus. De ce fait, la raison du taux élevé de diminution de certaines sous-populations reproductrices peut avoir besoin d'être analysée en fonction de ce qu'il se passe sur les zones d'hivernage.







## VII.8. Changement climatique

### VII.8.1. Sur l'espèce

Le changement climatique affecte à la fois la moyenne et la variabilité des paramètres climatiques. Pour la fin du XXI<sup>e</sup> siècle, les modèles de changement climatique prédisent que la température de l'air dans les îles Britanniques augmentera de 2 à 3° C et que le niveau moyen de la mer augmentera de 40–60 cm, voire, dans les scénarii les plus pessimistes, 100 cm. Au cours de cette période, le vent deviendra plus fort et la hauteur moyenne des vagues augmentera, tout comme la fréquence des tempêtes (KENDALL *et al.*, 2004).

Ces changements pourraient induire des coûts mais aussi des bénéfices pour l'Huitrier pie. Aux Pays-Bas, par exemple, une augmentation des températures moyennes serait favorable à une augmentation de la survie des Huitriers pie au cours de la saison de non reproduction. Cependant, aucune augmentation en résultant ne semble être à attendre sur la taille de leur population, étant donné la diminution de la fécondité, si des hivers doux réduisent l'abondance des proies principales au printemps (VAN DE POL *et al.*, 2010a ; b ; c ; 2011 ; 2014) et si de plus fréquentes tempêtes submergent un nombre croissant de nids dans les prés salés (VAN DE POL *et al.*, 2010b, c ; 2014). Les Huitriers pie seraient plus sensibles aux variations de la moyenne des températures qu'à la variabilité interannuelle de cette variable (VAN DE POL *et al.*, 2010).

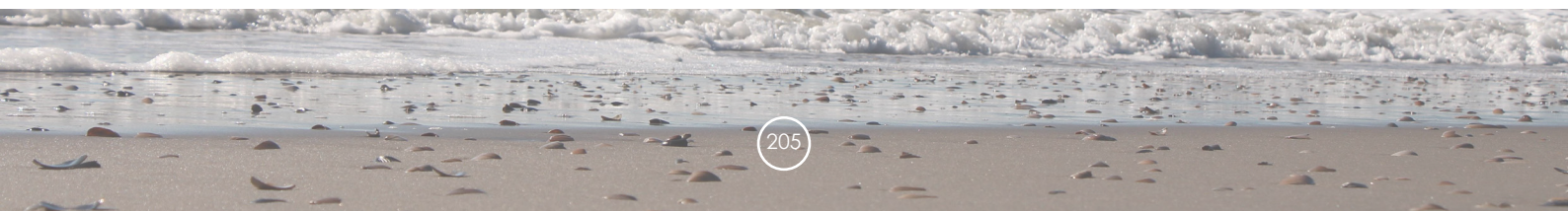
Aux fréquences de perturbation actuelles, les Huitriers pie sont susceptibles d'être en mesure de faire face à une augmentation de 5 cm du niveau de la mer sans que leur survie ou leur condition corporelle en pâtissent (COLLOP, 2016), notamment parce qu'une augmentation de la surface des zones sableuses dans les estuaires favoriserait un accroissement des effectifs et de la densité

des oiseaux (LEECH *et al.*, 2004 ; ROBINSON *et al.*, 2005b). D'un autre côté, l'élévation du niveau des mers conduisant à une augmentation de l'érosion côtière et à de plus nombreux épisodes de submersion contribue à la perte des habitats (MELVILLE *et al.*, 2014 ; VAN DE POL *et al.*, 2014).

Le climat hivernal de l'hémisphère nord est grandement influencé par la variabilité de l'Oscillation Nord Atlantique (HURRELL et VAN LOON, 1997) qui impacte une grande quantité d'organismes et de processus écologiques (OTTERSEN *et al.*, 2001). Le nombre d'Huitriers pie reproducteurs augmente après les hivers marqués par une NAO (North Atlantic Oscillation) en phase positive grâce à une meilleure survie pendant les hivers doux (DURRELL *et al.*, 2001b). L'effet net de toutes ces conséquences du changement climatique sur les populations d'Huitriers pie n'a pas encore été déterminé.

Le barycentre de la distribution des oiseaux en hiver est remonté de 38 km vers le nord-est, indiquant que l'espèce tend à réduire ses déplacements hivernaux lorsque les conditions météorologiques le permettent (MCLEAN *et al.*, 2008).

Dans le cas d'une élévation du niveau des mers et selon les estuaires et les modes d'exploitation actuels des ressources, les Huitriers pie seraient affectés ou non par une disparition des milieux terrestres, sur lesquels ils peuvent rechercher des compléments alimentaires (DURRELL *et al.*, 2007 ; GODET *et al.*, 2011). La recherche de proies en milieux terrestres, au cours de l'hiver, constitue une stratégie secondaire pour les oiseaux qui ne parviennent pas à obtenir autant de proies qu'il leur est nécessaire en milieu intertidal. Cette stratégie est donc un indicateur de déséquilibre et d'insuffisance de ressources pour un effectif hivernant (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b).



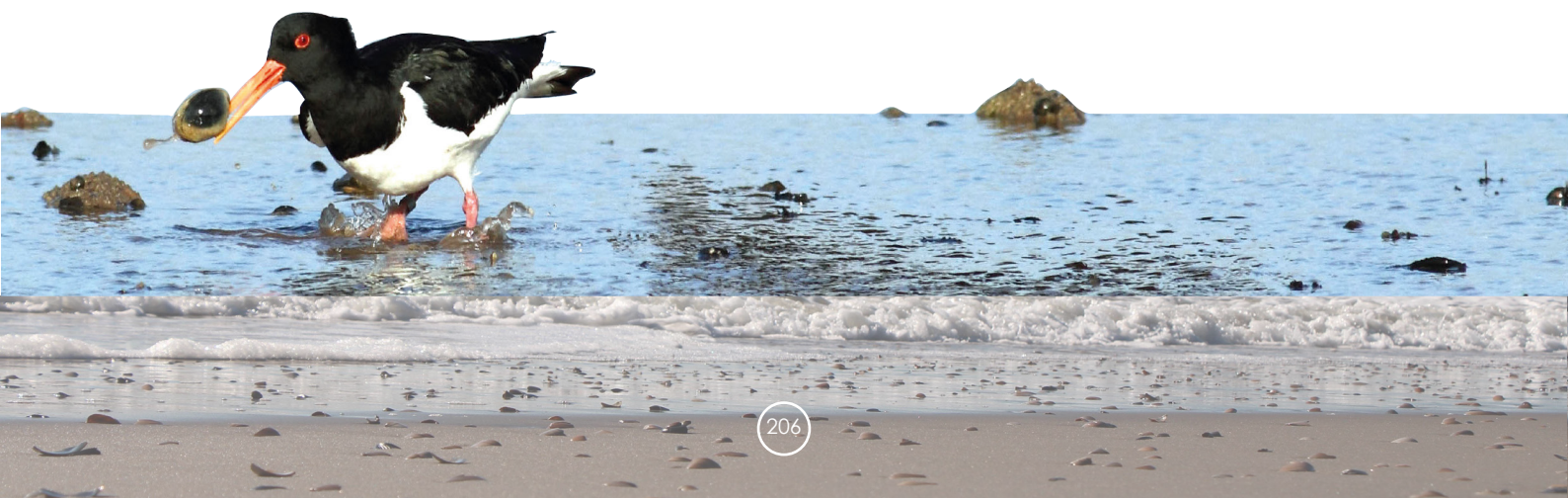
*H. bachmani* est classé dans la catégorie des espèces en danger du fait du climat, en raison d'une réduction prédite de son aire de distribution de l'ordre de 50 % d'ici 2050 (LANGHAM *et al.*, 2015). En effet, l'habitat de l'espèce limité aux côtes rocheuses intertidales risque de disparaître. La disponibilité en nourriture constitue un autre facteur de risque car les oiseaux se nourrissent de Mollusques aux coquilles calcifiées qui sont également menacés par l'acidification des océans (BENNETT, 2018).

### VII.8.2. Sur les proies

Les changements météorologiques et climatiques entraîneront des changements de distribution chez de nombreux invertébrés communs. L'augmentation des tempêtes aboutira à une réduction des zones vaseuses et à la disparition de nombreuses proies ; seules les Moules communes devraient pouvoir survivre sur les substrats rocheux. Comme les estuaires devraient devenir plus sableux, cela pourrait favoriser l'Huître pie (AUSTIN *et al.*, 1996 ; AUSTIN et REHFISCH, 2004).

Le changement climatique peut conduire à une réduction de la fécondité et du recrutement des invertébrés des substrats meubles chez les espèces qui utilisent des signaux environnementaux (photopériode et température) pour synchroniser leur reproduction (LAWRENCE et SOAME, 2004). Des hivers plus chauds risquent de réduire le recrutement des bivalves. Les Huîtres pie pourraient ainsi passer à des sources alimentaires alternatives moins sensibles aux augmentations de la température hivernale (VISSER, 2008).

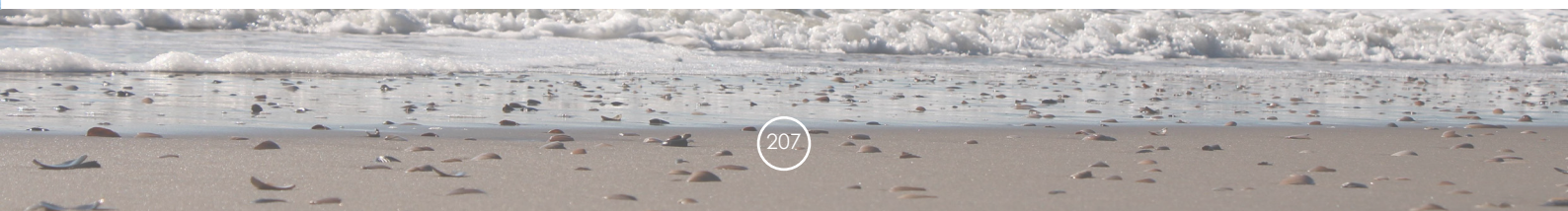
Sur les espèces de plus grande taille, l'impact du changement climatique le plus visible devrait se traduire par un bouleversement profond des équilibres existants entre espèces concurrentes. Ainsi, dans le sud de l'Angleterre, *Patella depressa* deviendra plus abondante que la Patelle nordique *P. vulgate*. *C. montagui* et *C. stellatus* remplaceront *S. balanoides*. Il est probable que chez les espèces chez lesquelles le succès de reproduction augmente, la taille moyenne des animaux adultes diminue. Cela pourrait avoir un impact sur l'efficacité avec laquelle les proies sont manipulées (KENDALL *et al.*, 2004).







**Figure 131** Un groupe d'Huîtriers pie à marée descendante © JOHN GOSS-CUSTARD.







# 8 Chapitre

# L'Huître pie, prédateur de coquillages



## VIII.1 Introduction

Les travaux pionniers de DAVIDSON (1967) puis de HANCOCK (1971) ont été suivis par des évaluations plus précises, notamment par HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977) qui ont tenté de résoudre la controverse sur la quantité de Coques communes prélevée par les Huîtres pie dans le Burry Inlet (Pays de Galles), site particulièrement étudié pour déterminer l'impact de l'Huître pie sur les bancs exploités.

L'objectif de ces différentes études était de montrer la part de l'Huître pie dans la mortalité des coquillages commercialisables, en particulier

les Coques communes. HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977) ont ainsi montré que les Huîtres pie seuls n'étaient pas responsables des 90 % de mortalité des Coques communes qui leur étaient imputés et qu'il y avait un niveau à partir duquel les oiseaux s'alimentaient sur d'autres proies.

Ce chapitre concerne essentiellement la manière dont la consommation des bivalves a été calculée en fonction des besoins des oiseaux. Le **chapitre IX** traitera des relations entre Huîtres pie et pêcheurs.



Figure 132 Deux Huîtres pie et deux formes utilisées par les chasseurs pour attirer les oiseaux sauvages mais qui peuvent également être utilisées dans le cadre d'études scientifiques © JEAN-MICHEL LECAT.





## VIII.2. Comment définir la quantité nécessaire quotidiennement à un oiseau



Connaître le nombre de Coques communes et de Moules communes adultes consommées par un seul oiseau est un des premiers problèmes à résoudre par les scientifiques analysant l'impact des Huîtres pie sur les stocks exploitables commercialement (DAVIDSON 1967 ; 1968). Pour cela, il faut commencer par l'analyse des besoins des oiseaux. Afin d'assurer ses fonctions métaboliques et sa survie, un prédateur doit acquérir le maximum de matière organique assimilable pour un effort de recherche donné, de telle sorte que la dépense d'énergie concédée soit inférieure à la quantité d'énergie ingérée (ROYAMA, 1970 ; KREBS, 1984 ; KREBS et McCLEERY, 1984 ; KREBS *et al.*, 1983 ; NORBERG, 1977). Si la quantité d'énergie ingérée est inférieure à la dépense, un oiseau devra compenser en convertissant ses tissus corporels en énergie, ce qui conduit à une perte de masse et le cas échéant, à un risque de mortalité par faim (GOEDE, 1993b). Les besoins alimentaires varient non seulement selon l'âge, le sexe et l'activité (KERSTEN et VISSER, 1996), mais également en fonction des conditions météorologiques, de l'accessibilité à la nourriture et de la qualité de cette nourriture.

Deux des plus importants facteurs qui affectent les besoins quotidiens des oiseaux, tant en période de reproduction que pendant la saison de non-reproduction, sont sa masse et la température ambiante. Plus un oiseau est lourd, plus ses besoins en énergie sont élevés pour assurer son fonctionnement métabolique. Pour la seule masse prise en considération, ZWARTS *et al.* (1996g) ont défini que les besoins énergétiques des Huîtres pie exprimés en kilojoules (kJ) peuvent s'exprimer sous la forme :

$$C = 0,061 M^{1,489} \text{ (équation 1)}$$

où C est le besoin journalier en énergie assimilée et M la masse de l'oiseau exprimée en grammes.

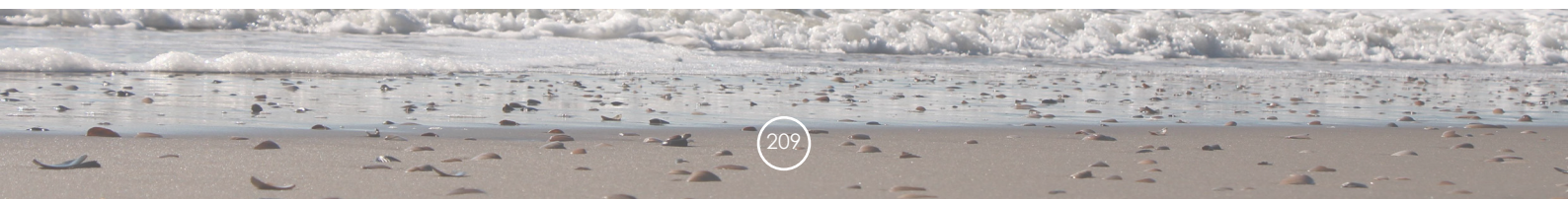
Plus la température est basse et plus les besoins en énergie sont élevés, donc plus la quantité de nourriture à trouver est élevée. À l'inverse, plus la température est élevée et moins l'oiseau doit dépenser d'énergie pour assurer son fonctionnement interne. À la température dite de thermoneutralité, un oiseau régule sa température interne sans dépenser d'énergie pour compenser la perte liée au froid. Chez l'Huître pie, cette température de thermoneutralité s'élève à 10 °C (ZWARTS *et al.*, 1996a et b). En termes de masse sèche sans cendre de chair de bivalves, cela correspond à un besoin supplémentaire de 1,37 à 1,44 g MSLC par degré en dessous de 10°C (ZWARTS *et al.*, 1996c). Dans les expériences avec des oiseaux captifs, la consommation quotidienne augmente de 40 à 50 %, passant de 30-35 g MSLC à 45-50 g MSLC quand la température chute de 10 à 0°C, soit une augmentation de 4,5 % pour chaque degré en dessous de 10°C (KERSTEN et PIERSMA, 1987).

La consommation quotidienne exprimée en grammes de matière sèche libre de cendres d'un oiseau s'exprime ainsi sous la forme de l'équation :

$$C = (0,061 M^{1,489} + 30 (10 - \text{temp})) \times 1,15 / E \text{ (équation 2)}$$

où

- (10 - temp) exprime le nombre de degrés entre 10°C et la température à laquelle l'oiseau doit faire face ;
- E = 22 kJ/g MSLC par gramme de matière organique sans cendre des différentes espèces du benthos (ZWARTS et WANINK, 1993 ; KERSTEN et VISSER, 1996). L'énergie contenue dans un gramme de MSLC est de  $22,6 \pm 1,1$  kJ pour les Moules communes et  $21,5 \pm 0,8$  kJ pour les Coques communes, ce qui fait une valeur moyenne globale de 22 kJ/g MSLC pour les proies principales des Huîtres pie (ZWARTS et WANINK, 1993).



Le besoin quotidien C, en kJ, peut être converti en besoin quotidien en g MSLC,  $C_{\text{MSLC}}$  de chair de bivalves par l'expression

$$C_{\text{MSLC}} = 1,117C/E \text{ (équation 3)}$$

- 1,117 est le facteur permettant de corriger l'énergie assimilée en énergie consommée car 85 % de la quantité de chair ingérée peut être convertie en énergie utilisable par les oiseaux (KERSTEN et PIERSMA, 1987).

Un autre facteur important qui affecte les besoins quotidiens en énergie est le nombre et le type d'activités auxquels les oiseaux se livrent, parmi lesquels le vol, le plus coûteux au plan énergétique, est estimé à 12 BMR (MASMAN et KLAASSEN, 1987). L'énergie dépensée pendant les périodes de vol des Huîtriers pie est estimée par DURELL *et al.* (2005) à partir de l'équation de NUDDS et BRYANT (2000).

$$C = 61,718 t M^{0,7902}$$

- C est le coût énergétique en Joules ;
- t est le temps de vol ;
- M est la masse moyenne en kg.

Le contenu d'une Moule commune en eau salée est positivement corrélé avec sa taille et l'excrétion du sel excédentaire par un oiseau en alimentation sur des proies intertidales, comme les Moules communes ; il implique des coûts énergétiques supplémentaires (NYSTROM *et al.*, 1991) que NEHLS (1995) évalue à 2,4 à 3,1 % de l'énergie ingérée, en fonction de la taille des proies.

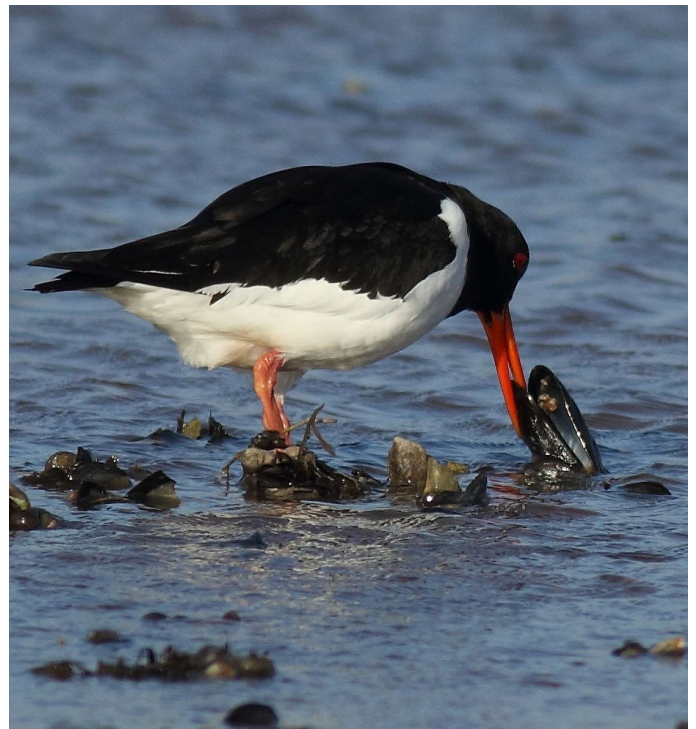
Un moyen fréquent et facile de calculer la consommation quotidienne d'un Huîtrier pie a été d'utiliser un facteur multiplicatif du métabolisme de base (BMR), qui correspond à l'énergie d'un oiseau au repos dans des conditions de thermoneutralité et en dehors de la période de digestion :

$$\text{BMR (W)} = 5,06 M^{0,729} \text{ (KERSTEN et PIERSMA, 1987), exprimé en kJ}$$

- M = masse de l'espèce en kg, revue chaque mois

La consommation quotidienne qui est également le produit du rythme moyen d'ingestion par seconde

par le nombre de secondes d'alimentation au cours d'une période de 24 h, est définie plus par commodité que par la réalité. Une base de temps de 24 h est nécessaire parce que la quantité de nourriture consommée par un Huîtrier pie peut différer entre la nuit et le jour. Il ne peut pas satisfaire tous ses besoins au cours d'un seul cycle tidal et le rythme d'ingestion peut différer entre le jour et la nuit.



**Figure 133** Après que l'Huîtrier pie a ingéré la chair de cette Moule commune, il reste des morceaux du muscle adducteur et des lambeaux de chair dont il faut calculer l'importance pour obtenir une image réelle de la quantité consommée par rapport à la quantité disponible © JOHN GOSS-CUSTARD.





### VIII.3. Consommation quotidienne

---

La quantité de chair tirée des bivalves consommés par oiseau et par jour, fluctuerait, selon DAVIDSON (1967), entre 150 et 200 g, ce qui correspond à quelque 750 à 1 000 g de Coques communes en poids frais, équivalant à environ 363 bivalves. Ces données sont semblables à la consommation individuelle journalière de 47 g MSLC de matière organique (WOLFF *et al.*, 1976).

Dans la baie de Morecambe, les oiseaux capturaient environ 315 Coques communes par jour, de taille comprise entre 20 et 30 mm en janvier, et 214 de taille comprise entre 25 et 35 mm en octobre (DRINAN, 1957). La consommation par seconde est de 1 à 3 mg et peut monter à 4 mg/s pendant une courte période suivant une longue période de repos. Des niveaux aussi élevés ne peuvent être durables car un maximum de 80 à 85 g de chair fraîche, équivalant à 12 g de chair sèche, peut être stocké dans le tube digestif (DARE et MERCER, 1973 ; KERSTEN et VISSER, 1996a ; ZWARTS *et al.*, 1996d) et la digestion n'excède pas 4,4 mg de masse sèche par seconde ou 0,66 mg de matière sèche sans cendres. Le maximum d'énergie pouvant être assimilée au

cours d'une période de 24 h est de 1 067 kJ, ce qui correspond à 4,25 fois le taux métabolique de base. Dans la nature, les oiseaux collectent de la nourriture plus rapidement que ce qu'ils sont capables de digérer. Il y a donc un goulot d'étranglement qui les force à arrêter de s'alimenter à intervalles réguliers afin de procéder à la digestion. De ce fait, un temps considérable peut être consacré à d'autres activités que l'alimentation (KERSTEN et VISSER, 1996). Comme le temps d'exposition des vasières est de 5 à 6 heures (SMIT et WOLFF, 1981), les Huîtres pie ne peuvent pas acquérir leur ration alimentaire quotidienne en une seule période de marée basse.

Ce modèle du goulot d'étranglement prédit le maximum que les oiseaux peuvent ingérer. S'ils s'alimentent pendant une période courte de moins de trois heures, leur rythme d'ingestion reste très en dessous de ce maximum. Le **tableau XII** récapitule les données disponibles sur la consommation de bivalves à différentes périodes de l'année et sur différents sites.



**Tableau XLI**

Quantité de Coques communes et de Moules communes ingérées par 24 h par un Huîtreur pie de masse comprise entre 500 and 550 g.

Localité	Période/ température	Proie	g MSLC	Kcal	KJ	G masse fraîche	Nombre /24 h	Références
Morecambe Bay	Hiver	Coque					315	DRINNAN, 1957
Burry Inlet	Hiver	Coque	47				363 - 500	DAVIDSON, 1968
Ythan estuary			30,8	354				HEPPLESTON, 1971b
Mer des Wadden	10°C (oiseau captif)		35		602			KERSTEN et PIERSMA, 1987
Mer des Wadden	<0°C (oiseau captif)		50					KERSTEN et PIERSMA, 1987
Mer des Wadden	Mai-octobre		40					BEUKEMA, 1993
Mer des Wadden	Novembre-avril		55					BEUKEMA, 1993
Mer des Wadden	Mai		43,58					KERSTEN, 1996
Mer des Wadden			52,04					KERSTEN, 1996
Mer des Wadden			23,5-36,3					HULSCHER, 1974
Mer des Wadden	Hiver		41,3-59,2					HULSCHER, 1982
Mer des Wadden			36					ZWARTS <i>et al.</i> , 1996c
Mer des Wadden			25-40		550-850			ZWARTS <i>et al.</i> , 1996g
France	Hiver		47					LE DRÉAN-QUÉNEC'HDU, 1995 et LE DRÉAN-QUÉNEC'HDU et MAHÉO, 1997
Baie de Saint-Brieuc (France)			47			625 à 1 275 g poids frais avec coquilles ; 125 à 255 g de poids frais sans coquilles		ANNEZO et HAMON, 1989
Mer des Wadden	Eté Mai-septembre Janvier				615 600 875			KERSTEN, 1996
Mer des Wadden	Octobre Décembre/janvier			380 412				BIANKI, 1977
Mer des Wadden						150 à 200 g de chair pour un poids frais, avec coquille de 750 à 1 000 g		DAVIDSON, 1967
Mer des Wadden					723-772			STILLMAN et WOOD (2013a)
Estuaire de l'Exe	Septembre-mars					238-372		John GOSS-CUSTARD
Ythan			30,8 ± 0,74	354				DAVIDSON et EVANS (1982)





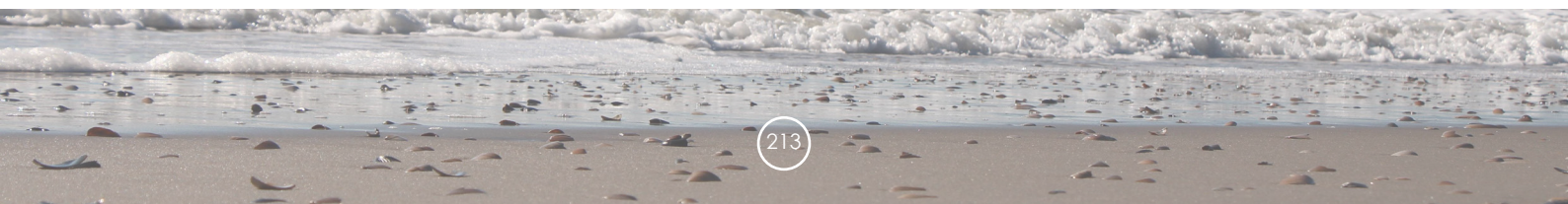
## VIII.4. Importance de la prédation

Au sein d'un site, plusieurs facteurs affectent la quantité de bivalves consommés. La réponse numérique, la distribution des tailles des bivalves, de même que la nature des sédiments varient considérablement sur l'ensemble de la zone intertidale d'un estuaire ou d'une baie, ce qui peut affecter l'attractivité du site pour les Huîtriers pie en recherche alimentaire (**chapitre IV**). Par exemple, tant chez les consommateurs de Coques communes (JOHNSTONE et NORRIS, 2003) que de Moules communes (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1981), les Huîtriers pie tendent à éviter les zones à sédiments fins et vaseux, même si les proies y sont abondantes et potentiellement rentables. L'importance du prélèvement par les oiseaux est donc moindre que dans les zones avec des stocks similaires mais plus sableux et plus fermes (JOHNSTONE et NORRIS, 2003). Parmi les facteurs qui varient spatialement et influencent la densité des oiseaux en alimentation figurent la densité, la distribution des tailles, l'épaisseur des coquilles des bivalves et leur contenu en chair ; leur influence relative sur la densité des oiseaux peut varier avec l'importance de la population d'Huîtriers pie (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1981). En affectant le nombre d'Huîtriers pie qui s'alimentent sur une zone, et donc la quantité de bivalves qu'ils prélèvent, ces facteurs ont un impact sur le pourcentage enlevé au cours d'une période de temps spécifique. Par exemple, en concentrant leur recherche alimentaire sur des zones à faibles densités de Coques communes rentables de grande taille, les Huîtriers pie infligent les taux les plus élevés d'effondrement des ressources hivernales à Traeth Melynog dans des zones où les Coques communes sont présentes à de faibles densités (SUTHERLAND, 1982b). Il est donc nécessaire de préciser si une estimation du pourcentage de disparition des stocks de bivalves attribuable aux Huîtriers pie concerne juste une partie de l'estuaire ou de la baie ou l'ensemble du site.

Les Huîtriers pie peuvent consommer une proportion importante du stock de Coques communes présent au début de la période de non reproduction et, de ce fait, contribuer de manière significative à la diminution de la densité numérique et à la réduction de la distribution de taille des bivalves enfouis dans le sédiment. Dans le Burry Inlet, la population d'Huîtriers pie a la capacité potentielle de prélever la totalité des Coques communes de deuxième hiver les années de faible recrutement (HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977). Bien qu'il y ait un chevauchement dans les classes de tailles de Coques communes consommées par les oiseaux ou ramassées par les pêcheurs, les oiseaux orientent leur préférence vers des Coques communes de moindre taille que les pêcheurs (ATKINSON *et al.*, 2000). La compétition n'est donc pas immédiate mais différée puisque les Coques communes n'atteignent leur taille commercialisable que plus tard. Pour les consommations on peut citer :

- (a) Oosterschelde – 20 % de la biomasse totale de Coques communes et de Moules communes (MEIRE *et al.*, 1994) ;
- (b) Estuaire de l'Exe et mer des Wadden – 25-40 % des grandes Moules communes présentes sur des bancs non pêchés (ZWARTS et DRENT, 1981 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996a) ;
- (c) Nord du Pays de Galles – 10 % des Moules communes de réensemencement (POTTS et DARE, 1969) ;
- (d) Burry Inlet et autres estuaires – 20-36 % du stock de Coques communes à l'automne (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996a ; BELL *et al.*, 2001).

Ces estimations du pourcentage de Coques communes et de Moules communes prélevées au cours de la saison de non reproduction conduisent à la conclusion que les Huîtriers pie peuvent supprimer une part hautement variable du stock initial. Une conclusion similaire s'applique aux quelques estimations qui ont été faites de la proportion de la mortalité annuelle des bivalves attribuable aux





Huîtres pie et de la proportion de la production annuelle de bivalves exploités par les pêcheurs au cours d'une même année. Par exemple, sur l'île de Spiekeroog, en Basse-Saxe, les Huîtres pie sont responsables de 54 % de la prédation totale sur les bancs de Moules communes, ce qui correspond à une perte de 17,1 à 38,25 g MSLC/m<sup>2</sup>/an (HILGERLOH, 1997). La prédation qui peut être compensée par la production nécessite qu'on évalue son impact en prenant en compte les stocks en place et la production annuelle. La prédation par les Huîtres pie y est responsable de 7 à 15 % de la mortalité des Moules communes.

Les Huîtres pie prélèvent au total 48 g de matière sèche sans cendres par m<sup>2</sup> et par an, soit 40 % de la production annuelle, mais 60 % des Moules communes de taille comprise entre 30 et 50 mm dans l'Eastern Scheldt (sud-ouest des Pays-Bas) (CRAEYMEERSCH *et al.*, 1986). Ces auteurs indiquent que 40 % des Moules communes ne sont pas accessibles à l'Huître pie, ce qui les conduit à considérer que la population est limitée par les ressources alimentaires. En moyenne, sur les hivers 1990/1991 à 2003/2004, environ 27 % du poids frais des Coques communes présentes à l'automne dans les parties ouvertes à la pêche dans la mer des Wadden sont consommées par les Huîtres pie, 11 % sont pêchées, 6 % meurent de causes diverses et 6 % meurent gelées lors des hivers très froids (ENS *et al.*, 2004a ; **figure 135**). Dans les parties fermées à la pêche, la prédation n'est que de 14 %. Avec environ 8,4 oiseaux/ha (ZWARTS et ENS, 1999) sur toute l'année, la prédation totale de l'Huître pie est estimée à 12 g/m<sup>2</sup>/an sur les 56 g/m<sup>2</sup> de production annuelle d'invertébrés. Comme 32 g/m<sup>2</sup> ne sont pas exploitables par les limicoles, les Huîtres pie seuls consomment la moitié (12/(56-32)) de la nourriture à la disposition des oiseaux. Ils contribuent à 25 % de la diminution des Coques communes et des Tellines de la Baltique, 22 % des Myes communes, 17 % des Scrobiculaires. Globalement, les Huîtres pie peuvent être respon-

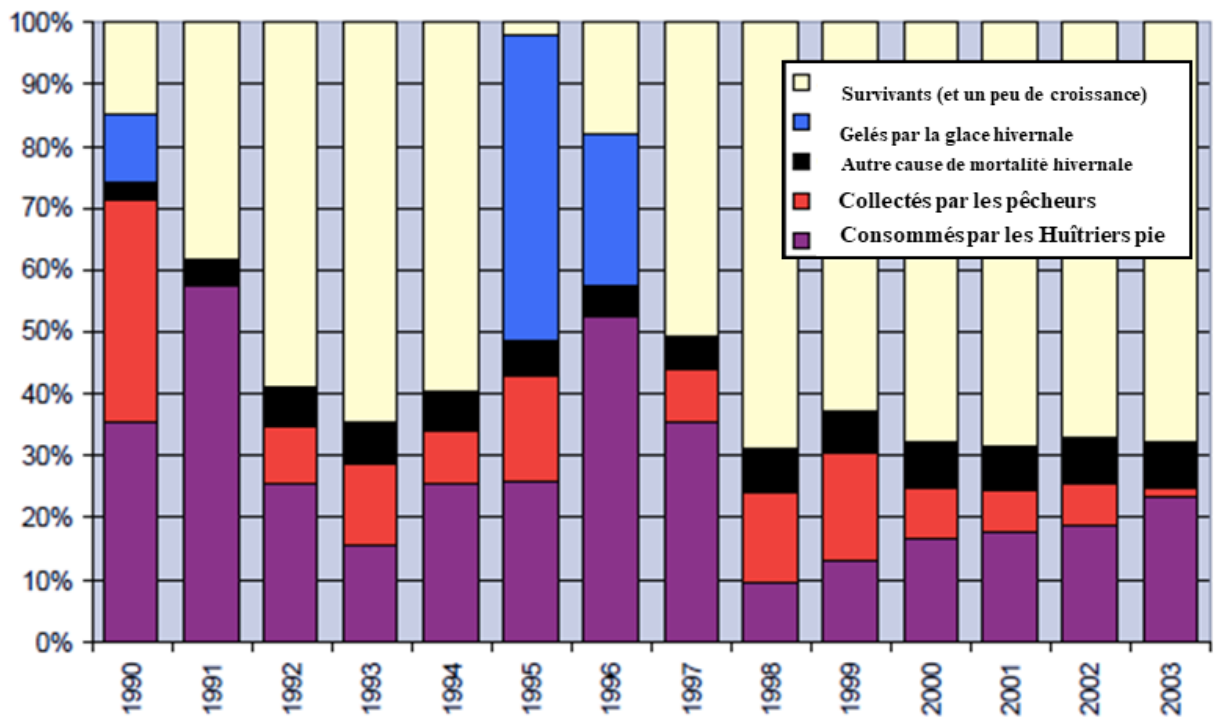
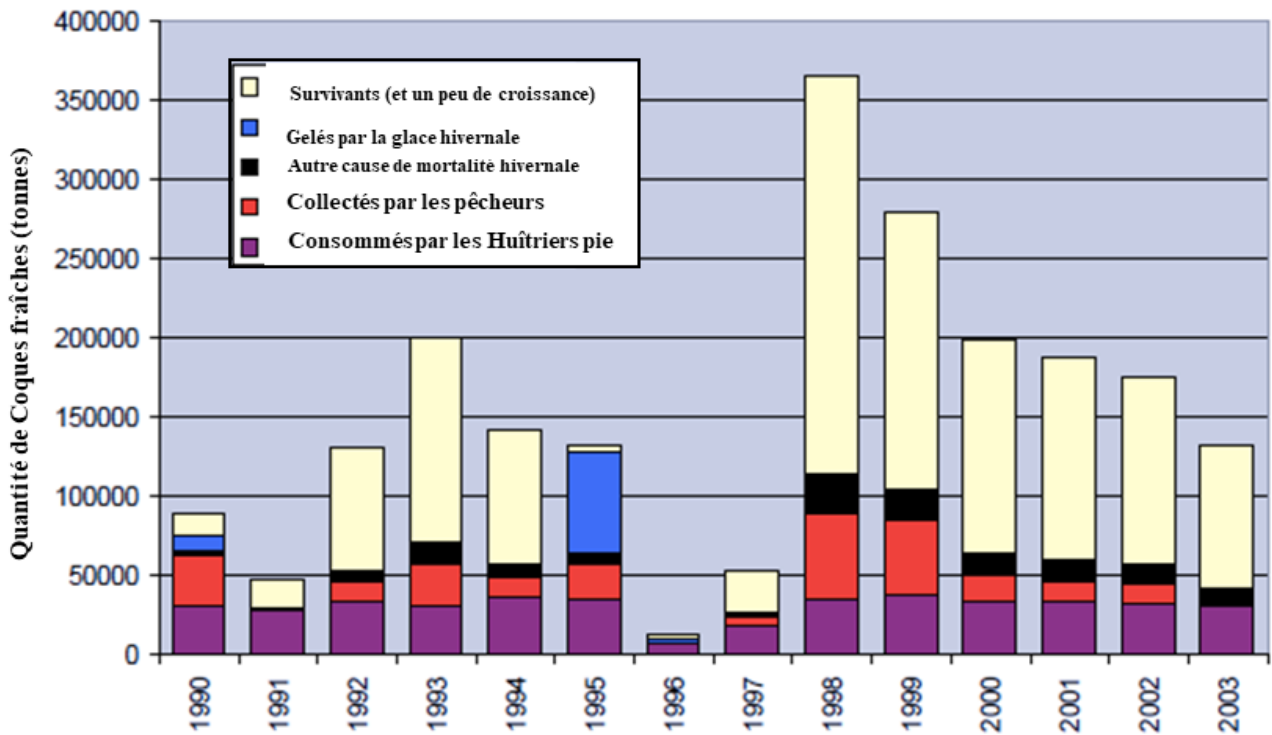
sables d'une large part de la mortalité annuelle qui affecte les bivalves adultes et du prélèvement d'une grande proportion de la production annuelle de bivalves mais l'ampleur de leur impact varie fortement entre les sites et les années. Comme c'est le cas avec leur impact sur les bivalves au cours d'une période de temps, il n'y a pas de valeur universellement applicable pour l'ensemble des sites d'hivernage.

Dans le Wash, le pourcentage du stock consommé par les Huîtres pie varie considérablement selon les hivers, d'environ 13 % les années où les bivalves sont abondants à 53 % les années où ils sont rares (STILLMAN *et al.*, 2003). Il se peut toutefois, dans ce dernier cas, que les estimations soient trop élevées car il est impossible d'estimer l'importance du report des oiseaux sur des bivalves non commercialisables durant ces années où les Coques communes sont rares. Les stocks de Moules communes adultes prises par les Huîtres pie et les pêcheurs dans l'estuaire de l'Exe entre l'automne et le printemps varient peu pendant une période de sept années d'études, avec des oiseaux qui prélèvent environ 12 % du stock de Moules communes adultes de taille supérieure à 30 mm, un effectif d'Huîtres pie qui varie peu et un prélèvement par des pêcheurs occasionnels qui reste inférieur à 1 % (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2001).

**Figure 134** Coques dans le tamis (appelé localement venette) dans l'estuaire de la Somme © SABINE GODARD.







**Figure 135** Causes de mortalité des Coques communes entre le début de l'automne et le printemps suivant, dans les zones ouvertes à la pêche de la partie néerlandaise de la mer des Wadden, estimées pour différentes années. D'après les données sur la croissance des Coques communes et la survie estivale (KAMERMANS *et al.*, 2003) et la prédation sur la Coque commune et la mortalité hivernale (RAPPOLDT *et al.*, 2003). Le poids frais total des Coques communes présentes au début de l'automne peut être attribué aux différentes causes de mortalité. **(a)** Mortalité des Coques communes exprimée en tonnes de poids frais s'ajoutant à la perte hors prédation de poids frais entre septembre et mai. **(b)** La mortalité est une fraction de la perte totale de poids frais entre septembre et mai (d'après ENS *et al.*, 2004a).



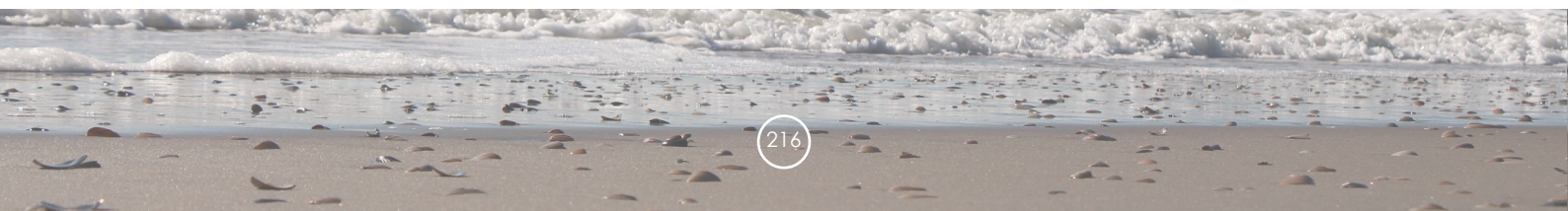
## VIII.5. Impact sur les bancs de coquillages

Mesurer l'importance de la prédation sur la dynamique de population d'une espèce proie est souvent difficile car cela requiert une connaissance détaillée des changements de densité de la proie et du prédateur à travers le temps et de savoir quelle part représente la prédation parmi toutes les causes de mortalité de l'espèce proie considérée (AMBROSE, 1986 ; COOPER *et al.*, 1984). Chez les espèces de bivalves consommées par les Huîtriers pie, les densités et/ou les taux de recrutement peuvent varier fortement et généralement de manière imprévisible, entre les années et les sites (BEUKEMA et DEKKER, 2019). Le produit du nombre d'Huîtriers pie, du nombre de jours de la période considérée et du nombre de coquillages consommés par 24 h par un seul oiseau fournit une estimation du nombre total de coquillages consommés. Ce calcul peut amener à des valeurs impressionnantes. Par exemple, une population de 10 000 oiseaux dont chacun prend 500 Coques communes/24h pendant 212 jours, entre le 1<sup>er</sup> septembre et le 31 mars, consomme un milliard (très précisément 1 060 000 000) de Coques communes. Il n'est donc pas étonnant que des personnes aient considéré les Huîtriers pie comme de sérieux concurrents de la pêche (DAVIDSON, 1967). En exprimant la consommation en termes de biomasse, on parvient également à de grandes quantités. Par exemple, la consommation annuelle totale des Huîtriers pie en mer des Wadden est estimée à 3 000 tonnes de chair de Moules communes et 8 000 tonnes de chair de Coques communes, ce qui, en incluant les coquilles, est équivalent à pas moins de 15 000 t et 50 000 tonnes de poids vivant (DANKERS, 1993). Avec une consommation quotidienne de 225 g de matière fraîche, le prélèvement en mer des Wadden s'élève à 11,9 millions de kilogrammes par an pour une population moyenne de 145 000 oiseaux (SMIT, 1995).

La prédation des plus grands bivalves a un impact important sur le taux de recrutement des principales espèces proies, mais de manière différente pour les Coques communes et les Moules communes. La

présence de grandes Coques communes peut empêcher l'installation de petites (le naissain). En conséquence, une prédation sélective sur les plus grands individus favorise le recrutement qui permet, en deux ans, le renouvellement du stock consommé. Dans le Burry Inlet, par exemple, l'installation potentielle de quantités de naissain a été empêchée par de fortes densités d'adultes (HANCOCK, 1971) de sorte que, en prenant les Coques communes de deuxième hiver, les Huîtriers pie ont contribué à restaurer les stocks qui s'effondraient (HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977). Dans ce cas, la prédation peut être nécessaire pour garantir la dynamique normale de la population qui conduit au renouvellement des stocks.

Par contre, la prédation des Huîtriers pie sur les Moules communes adultes peut avoir exactement l'effet opposé sur le recrutement (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996c). Dans l'estuaire de l'Exe, par exemple, un abondant naissain de Moules communes ne peut s'installer avec succès, et survivre au premier hiver, que dans les filaments de byssus de Moules communes adultes (de plus d'un an). Le naissain est ici protégé de la prédation des Crabes (MCGRORTY *et al.*, 1990). En enlevant plus de 30 % des Moules communes adultes au cours de l'hiver, les Huîtriers pie peuvent ainsi réduire la quantité d'espace protégé dans lequel les jeunes Moules communes peuvent s'établir, à moins que les taux de croissance des Moules communes survivantes soient suffisamment augmentés pour compenser la perte de refuge pour le naissain. Dans d'autres populations des deux espèces, où le naissain s'implante dans des zones différentes de celles des adultes, les Huîtriers pie ont une faible influence sur le recrutement. D'un autre côté, dans la plupart des populations, la prédation par les Huîtriers pie est susceptible d'affecter directement l'abondance de grandes Coques communes et de grandes Moules communes dont les pêcheries commerciales dépendent. Dans d'autres populations de Moules communes où le naissain s'implante dans des endroits différents des adultes, les Huîtriers





pie ont une faible influence sur le recrutement. En raison de cela et d'autres complexités, il n'y a pas encore d'approche entièrement acceptée pour gérer les populations de bivalves de façon à garantir la durabilité à long terme de leur exploitation par les Huîtres pie et les pêcheurs.

Même si les bivalves sont abondants, les Huîtres pie peuvent consommer une grande partie de leurs effectifs du début de la saison de non-reproduction. Comme le montre le **tableau XLII**, le pourcentage de Moules communes et de Coques communes commercialisables prises par les Huîtres pie varie entre les études des différentes zones de pêche mais peut s'élever jusqu'à 70 %.

Les quantités consommées par les Huîtres pie dans un système, tel qu'un estuaire ou une baie,

peuvent également varier selon les années. Dans le Wash, par exemple, où les stocks de Coques communes et de Moules communes à l'automne ont fortement varié au cours des années 1990 (ATKINSON *et al.*, 2003) et où le nombre d'Huîtres pie est resté stable entre les hivers, les Huîtres pie ont prélevé, entre l'automne et le printemps suivant, jusqu'à 58 % des coquillages les années où ils sont abondants mais seulement 14 % les années où ils ne le sont pas (ATKINSON *et al.*, 2003 ; STILLMAN *et al.*, 2003).

Le pourcentage est affecté par l'abondance des Huîtres pie qui se spécialisent sur les Coques communes et les Moules communes en fonction de leur abondance et de l'abondance de différentes autres ressources alimentaires potentielles mais aucune analyse formelle des causes de variation présentées dans le **tableau XLIV** n'a jusqu'à présent été menée.

**Tableau XLII**

Pourcentage de bivalves présents au début d'une période qui ont été consommés par les Huîtres pie sur la période.

Site	Proies	Période	n	% prélevés et er-reur standard	Classes de taille (mm)	Références
Eastern Scheldt (sud-ouest des Pays-Bas)	Moules communes			40		CRAEYMEERSCH <i>et al.</i> , 1986
Oosterschelde (Pays-Bas)	Coques communes et Moules communes			Respectivement 70 et 55		MEIRE <i>et al.</i> , 1994
Oosterschelde	Moules communes	Oct-Mar	1	9,3	30-60	MEIRE, 1996c
Estuaire de l'Exe	Moules communes	Sep-Mar	7	12,1 ± 2,7	30-60	GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 2001
Mer des Wadden	Moules communes	Jul-Nov	1	15	>40	ZWARTS et DRENT, 1981
Nord du Pays de Galles (Royaume-Uni)	Moules communes (Réensemencement)			10		POTTS et DARE, 1969
Wash (Royaume-Uni)	Coques communes			14-58		ATKINSON <i>et al.</i> , 2003 et STILLMAN <i>et al.</i> , 2003
Morecambe Bay (Royaume-Uni)	Coques communes			21,9		DRINNAN, 1957
Traeth Melynog (Royaume-Uni)	Coques communes			20-40		SUTHERLAND, 1982 b
Burry Inlet (Royaume-Uni)	Coques communes	Nov-Mai		34		HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977
Strangford Lough (Royaume-Uni)	Coques communes			22 - 36		BROWN et O'CONNOR, 1974
Menai Strait (Royaume-Uni)	Moules communes (>40 mm)			19 % du prélèvement des pêcheurs		CALDOW <i>et al.</i> , 2004
Différents sites (Royaume-Uni)	Coques communes			20-36		GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 1996c ; BELL <i>et al.</i> , 2001
Île de Spiekeroog (Allemagne)	Moules communes			7-15		HILGERLOH, 1997
Traicts du Croisic (France)	Coques communes			11,2 - 17,8		LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU et MAHÉO, 1997
Estuaire de la Somme (France)	Coques communes (≤30 mm)			72		TRIPLET <i>et al.</i> , 1998a



## VIII.6. Réduction des ressources

Les Huîtriers pie arrivent sur les zones d'hivernage à la fin de l'été et y restent jusqu'au printemps. Pendant cette période, leurs conditions d'alimentation changent. En automne, les ressources alimentaires sont généralement à leur pic saisonnier à la suite de la saison de reproduction et la température est généralement au-dessus de la valeur de thermoneutralité et donc les besoins énergétiques quotidiens ne sont pas exceptionnellement élevés. En conséquence, les oiseaux peuvent passer de nombreuses heures au repos sur les vasières intertidales pendant la période de marée basse et sur le reposoir pendant les périodes de marée haute. Mais au fur et à mesure que l'hiver approche, ils recherchent leur nourriture pendant une plus grande proportion du temps disponible, comme cela est le cas dans le Wash, à l'est de l'Angleterre (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1977b). Ce comportement s'explique en partie parce que leur demande énergétique s'accroît avec la baisse de la température. Mais ils réagissent aussi face à l'évolution des stocks de ressources alimentaires disponibles. Chez les consommateurs de Moules communes, il faut également noter des changements dans leur comportement alimentaire. Les individus inefficaces sont ceux qui sont les plus affectés par la dégradation de la situation alimentaire pendant la saison de non reproduction tandis que les oiseaux dominés sont plus sensibles aux changements saisonniers de leur environnement compétitif.

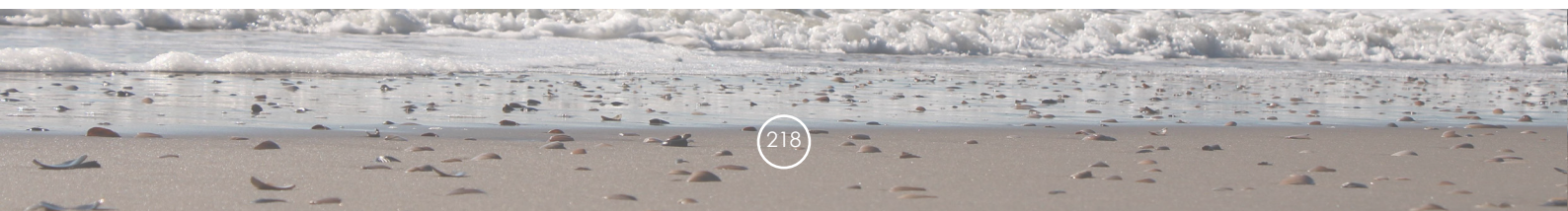
La diminution des stocks de Moules communes est causée par des facteurs indépendants des Huîtriers pie mais également par les oiseaux eux-mêmes qui, puisant dans les stocks initiaux, les amenuisent. Chaque Huîtrier pie consomme 50 à 100 Moules communes par jour, en fonction de leur contenu en chair. Au cours des 200 jours environ que dure la saison de non-reproduction, un seul Huîtrier pie peut prendre 20 000 Moules communes ou plus. Avec des densités courantes sur les bancs de Moules communes de 50 à 100 oiseaux par ha (ZWARTS et

DRENT, 1981 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982b), les Huîtriers pie peuvent enlever 1 à 2 millions de Moules communes par ha au cours de cette période. Mais comme les Moules communes des tailles sélectionnées par les oiseaux peuvent être présentes à de très hautes densités, l'exploitation qu'ils font de la ressource réduit rarement les stocks automnaux de plus 40 %, comme cela a été montré par ZWARTS et DRENT (1981) pour une moulière de la partie néerlandaise de la mer des Wadden.

Dans l'Oosterschelde, les marteleurs et les inciseurs suppriment entre 5 et 35 % des Moules communes présentes à l'automne, en fonction des classes de taille, ce qui a pour résultat une réduction de 9 % de toutes les Moules communes de plus de 17,5 mm de long (MEIRE, 1996c). Mais comme seule une minorité de Moules communes possède les caractéristiques qui les rendent acceptables aux Huîtriers pie, ces valeurs peuvent considérablement sous-estimer l'effet de l'épuisement de la ressource par les Huîtriers pie sur leur propre approvisionnement alimentaire en hiver. Chez les marteleurs, la rentabilité diminue fortement avec l'épaisseur de la coquille et diffère pour une épaisseur donnée entre les classes de taille. En se fondant sur ce point, MEIRE (1996c) a émis la prédiction que :

- (i) dans chaque classe de longueur de Moules communes, celles avec les coquilles les plus épaisses devraient ne pas être ouvertes ;
- (ii) l'épaisseur de la coquille des Moules communes capturées devrait avoir augmenté avec la longueur de la Moule commune.

Il semble cependant qu'un taux d'épuisement de 25 % voire même de 40 %, ne réduise pas le rythme d'ingestion des oiseaux au fur et à mesure qu'avance l'hiver. Pour des raisons qui restent obscures, le rythme auquel les Huîtriers pie capturent des Moules communes est plus ou moins constant

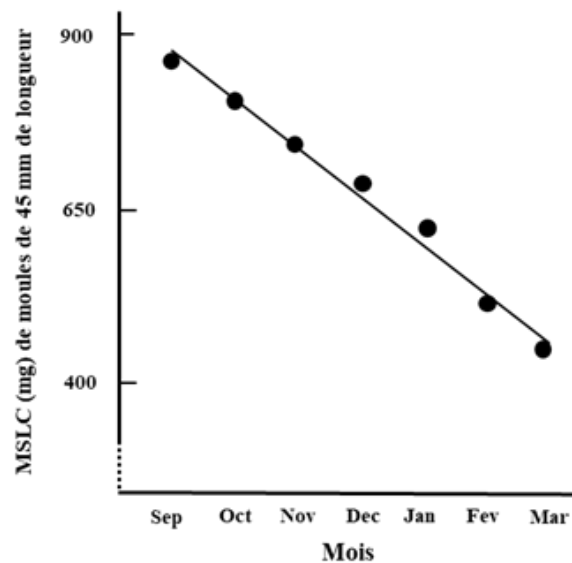




sur une très grande gamme d'abondance et ne commence vraiment à diminuer que lorsque les Moules communes deviennent très rares (figure 136). Sachant que les Huîtres pie présents dans l'estuaire de l'Exe se nourrissent là où les densités de Moules communes sont les plus élevées (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982b), il est peu probable que la réduction des bancs par les Huîtres pie ait un effet sur leur rythme d'ingestion à un moment quelconque pendant la saison de non reproduction (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2001).

D'éventuelles réductions peuvent avoir été compensées, dans une certaine mesure, par l'amincissement des coquilles pendant l'hiver, mais si cela était, ce serait à un taux qui n'a pas pu être estimé. Dans l'estuaire de l'Exe, des expérimentations en enclos et la modélisation ont montré que la chute des effectifs de Moules communes n'avait pas d'effet détectable sur l'épaisseur des coquilles et donc sur la disponibilité des Moules communes pour les 60 % d'oiseaux qui ouvrent ces bivalves par martelage (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2001).

La perte de chair des Moules communes entre l'automne et le printemps cause une réduction substantielle dans le rythme d'ingestion en fin d'hiver, la période de l'année dans l'hémisphère nord où les oiseaux ont besoin d'un rythme élevé de consommation. Les analyses de ZWARTS *et al.* (1996a ; f) et GOSS-CUSTARD *et al.* (2006b) montrent que le rythme d'ingestion des consommateurs de Moules communes dépend principalement du contenu en chair des proies, celui-ci diminuant de près de 50 % entre l'automne et le printemps (ZWARTS et WANINK, 1993 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 2001), voir également figure 136. Comme cela a été discuté plus haut, les Huîtres pie pourraient réduire leur seuil de taille minimale lorsque les Moules communes perdent de la chair et que le rythme moyen d'ingestion diminue. Ils pourraient également inclure dans leur régime des individus qu'ils auraient rejetés dans d'autres circonstances, telles que ceux présentant des coquilles épaisses. Par exemple, dans une étude menée dans la partie allemande de la mer des Wadden, les oiseaux consomment d'abord des Moules communes de 50 mm de long mais, quand elles deviennent rares, ils prennent des Moules communes de plus petite taille tout en favorisant toujours les plus grandes d'entre elles (HILGERLOH et PFEIFER, 2002).



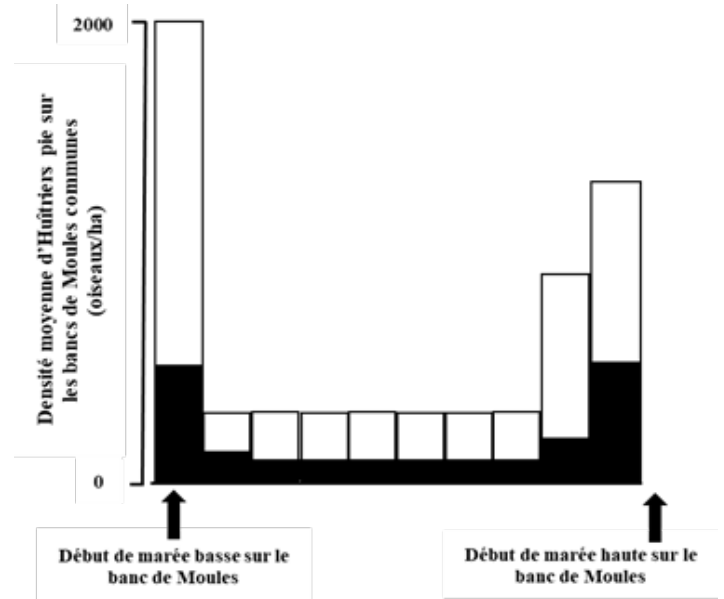
**Figure 136** Diminution moyenne du contenu en chair de Moules communes de 45 mm de long, à partir d'un échantillon de bancs de moules au cours de trois saisons hivernales. À noter que l'axe des ordonnées est tronqué et ne descend pas à 0 (d'après GOSS-CUSTARD, 2017).

La perte de chair dans les Moules communes tout au long de l'hiver est accompagnée d'une augmentation de l'intensité de la compétition, comme cela est mesuré par les STI des individus (STILLMAN *et al.*, 1996a). La modélisation montre que, à de hautes densités d'oiseaux, le rythme d'ingestion des consommateurs de Moules communes dans l'estuaire de l'Exe diminue uniquement par interférence, ce qui mène beaucoup d'oiseaux à manquer de ressources en fin d'hiver quand le contenu charnu des Moules communes est faible (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2001). Le modèle révèle, en outre, que ce ne sont pas seulement les oiseaux dominés, les plus sujets à l'interférence, qui meurent quand la densité de la population augmente, mais aussi les moins efficaces, même si la mortalité hivernale est densité dépendante dans cette population (DURELL *et al.*, 2000 ; 2003) et que le rôle joué par la compétition par interférence (STILLMAN *et al.*, 2000c) n'est pas lié à l'épuisement des stocks.

Une explication crédible de ces résultats imprévus est que les individus ayant une efficacité alimentaire basse pourraient ne pas satisfaire tous leurs besoins alimentaires au milieu de la période de marée basse quand, sur la plupart des marées, la densité d'Huîtres pie est en dessous du seuil d'in-



terférence (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987c). Les individus faiblement efficaces doivent se nourrir au début et à la fin de la période de marée basse, quand l'espace disponible réduit sur les moulières conduit à des densités élevées d'oiseaux (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987c). Il apparaît que ces oiseaux meurent seulement en raison d'une conséquence indirecte de leur faible efficacité alimentaire. Inaptes à combler leurs besoins lors du moment de la marée basse où la densité des oiseaux est faible, ils doivent se nourrir au début et à la fin de la période de marée basse quand seules les Moules communes de l'étage médiolittoral de l'estran sont exposées et accessibles. Comme les densités d'Huîtres pie sont alors très élevées (figure 137 ; GOSS-CUSTARD et DURELL, 1987c), les interférences liées à la compétition sont intenses. Les individus les plus efficaces, au contraire, semblent éviter de se nourrir à ces périodes car leur rythme d'ingestion est assez élevé pour qu'ils satisfassent leurs besoins en nourriture au cours de l'étale de basse mer notamment, quand les densités sont faibles et que la dominance sociale des oiseaux a peu d'effet sur le succès de la recherche alimentaire.



**Figure 137** Densité moyenne d'Huîtres pie sur des quadrats de 25x25 m positionnés sur l'ensemble d'un banc de Moules communes au cours de marées de vives eaux. Le temps de marée basse est divisé en dix périodes d'égale longueur. Le premier intervalle se réfère au premier dixième de la période de marée basse. Ceci est nécessaire pour positionner les observations quand la période de marée basse est longue, par rapport aux marées de mortes eaux quand le temps de marée basse est plus court (d'après GOSS-CUSTARD, 2017).



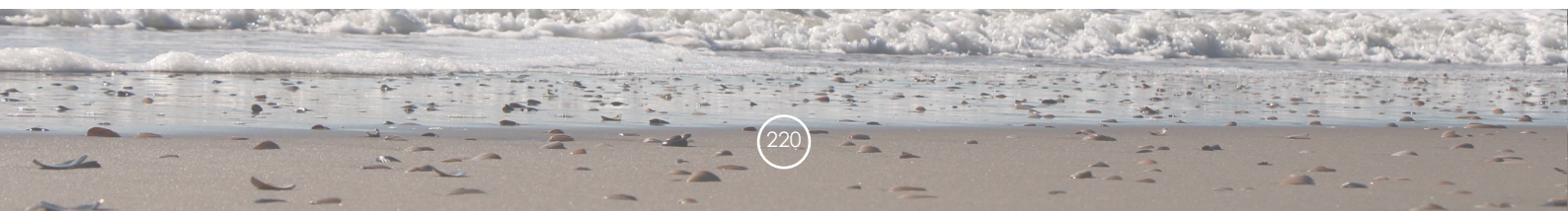
## VIII.7. Réponse à la déplétion

Les hivers rigoureux et les chaleurs fortes en période estivale réduisent les effectifs de Coques communes, ce qui peut avoir des conséquences sur leur possibilité d'exploitation. Leur diminution en hiver permet l'installation d'un nais-sain abondant au printemps (BEUKEMA et DEKKER, 2020a). Les années avec des valeurs de production élevées se produisent un an après une bonne saison de reproduction et des biomasses élevées sont atteintes 1 à 3 ans après une saison très réussie (BEUKEMA et DEKKER, 2006). En revanche, de faibles biomasses sont enregistrées après des hivers très froids ayant entraîné une forte mortalité des Coques communes. Ainsi la production varie en fonction de la variation locale du recrutement, mais ces auteurs montrent également l'importance du recrutement dans les zones subtidales qui per-

met de renforcer les populations intertidales.

Les oiseaux prennent initialement des Coques communes de deuxième hiver et plus, mais en fin d'hiver quand les densités de proies s'effondrent, ils recherchent des individus de plus petite taille et les zones auparavant négligées deviennent importantes pour les oiseaux. Ces résultats sont en accord avec la théorie de la rentabilité (ROYAMA, 1970).

À Traeth Melynog, Anglesey, les Coques communes en bas d'estran sont plus grandes, plus vieilles et plus lourdes que celles du haut de l'estran. Cela provient d'un processus progressif dans lequel les jeunes Coques communes se déposent en abondance sur les parties hautes, puis elles se





déplacent vers les parties basses au fur et à mesure de leur croissance et de la diminution de leur densité. Ainsi la taille et le contenu en chair sont corrélés avec la densité (SUTHERLAND, 1980).

Parfois, la déplétion des stocks de Coques communes par les Huîtres pie à partir de l'automne est assez importante pour affecter les effectifs d'oiseaux qui peuvent séjourner sur un site jusqu'à la fin de la saison hivernale. À Strangford Lough, Irlande du nord, lorsque les Huîtres pie réduisaient sévèrement les stocks de Coques communes, environ la moitié de leur contingent d'automne avait quitté le site en mars (O'CONNOR et BROWN, 1977). Ceci implique que la déplétion des Coques communes par les Huîtres pie affecte l'effectif qui peut rester dans le Lough jusqu'au printemps.

Une séquence similaire d'événements a été notée dans le Burry Inlet bien que la cause principale de déplétion des stocks fût la pêche des Coques communes et non la prédation par les oiseaux (NORRIS *et al.*, 1998). Les Huîtres pie qui y séjournent peuvent consommer suffisamment de Coques communes de deuxième hiver au cours de l'hiver pour amener le stock initial à une densité basse qui n'implique un ralentissement du rythme d'ingestion des oiseaux que les années où les densités initiales de Coques communes sont inférieures à 400-600/m<sup>2</sup> (HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996c). Les effectifs d'Huîtres pie hivernant dans le Burry Inlet ne sont pas liés aux stocks de Coques communes présents en fin d'automne mais dépendent seulement de la taille de la population britannique et, de ce fait, des effectifs disponibles pour occuper le site à l'automne (NORRIS *et al.*, 1998). D'un autre côté, les effectifs d'oiseaux restant au printemps sont affectés par la quantité de Coques communes enlevées au cours de l'hiver, en partie par les Huîtres pie, mais majoritairement par la pêche. Cette conclusion est fondée sur le fait que l'abondance des Huîtres pie au printemps est positivement corrélée avec la biomasse de Coques communes présentes l'automne précédent mais négativement corrélée avec la biomasse de Coques communes pêchées au cours de l'hiver suivant ; en l'occurrence, c'est une combinaison de la taille des stocks de coques initiaux et de la quantité prélevée par les pêcheurs au cours de l'hiver qui détermine combien d'Huî-

triers pie peuvent rester dans l'Inlet jusqu'au printemps. Même si les Huîtres pie tendent à prendre de plus petites Coques communes que les pêcheurs, il y a apparemment un chevauchement suffisant dans les classes de taille consommées par les oiseaux pour que la pêche ait un impact sur les stocks disponibles pour les oiseaux (ATKINSON *et al.*, 2000). On ignore si le départ précoce des Huîtres pie du Burry Inlet, les années durant lesquelles les stocks sont bas, a un effet sur la survie et sur le succès de reproduction du printemps suivant.

Les effets d'une augmentation de la mortalité hivernale résultant d'une réduction des ressources alimentaires sur la taille des effectifs d'Huîtres pie ont été modélisés par DURELL *et al.* (2001b). Les résultats de ce travail révèlent que les conséquences sur les effectifs de l'espèce dépendent en grande partie des classes d'âge et de sexe les plus affectées par les changements dans la quantité de ressources alimentaires en hiver.





## VIII.8. Compétition et distribution pendant la saison de non reproduction



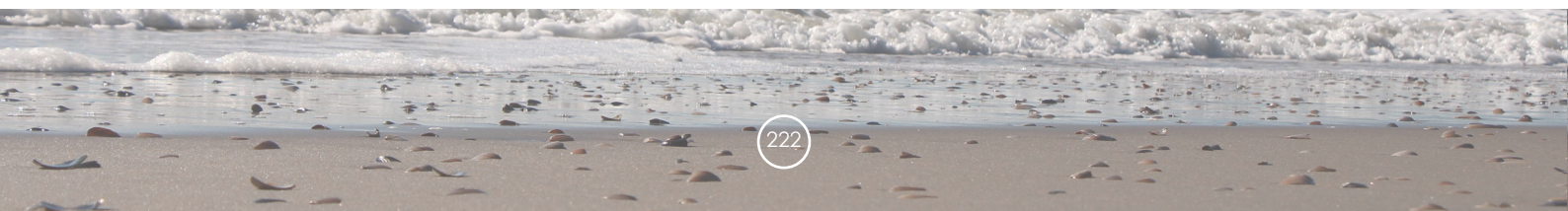
La nécessité de distinguer l'influence séparée et indépendante de la densité numérique, de la taille et du contenu en chair des Coques communes sur les activités alimentaires des Huîtriers pie a été illustrée par de nombreuses études sur la distribution des Huîtriers pie sur les zones alimentaires. Dans l'estuaire de la Somme, par exemple, les Huîtriers pie se regroupent sur les zones présentant des biomasses de Coques communes élevées au m<sup>2</sup>, c'est-à-dire là où la taille moyenne des Coques communes est élevée plutôt que sur les zones de fortes densités (TRIPLET, 1984) : les densités d'oiseaux sont ici comparables à celles que l'on trouve sur des bancs de Moules communes (50 à 100 oiseaux/ha).

La distribution et la densité des oiseaux sont étroitement liées à la distribution et à la densité des Coques communes de deuxième année, qui sont généralement les plus abondantes (DRINNAN, 1957 ; HANCOCK et URQUHART, 1965 ; DARE, 1966 ; DAVIDSON, 1967 ; RANDE et BARKHAM, 1981). Pour d'autres auteurs, comme GOSS-CUSTARD (1976), la densité d'oiseaux est corrélée avec la biomasse la plus élevée. La relation entre la densité d'oiseaux et celle des proies est meilleure lorsque la densité des proies est multipliée par le cube de la taille moyenne des Coques communes, afin d'obtenir une densité de biomasse (YATES *et al.*, 1993). Ainsi, les Huîtriers pie ne recherchent pas les zones de forte densité de proies, mais celles pouvant leur permettre d'obtenir la plus importante quantité de matière organique pour un effort de recherche déterminé.

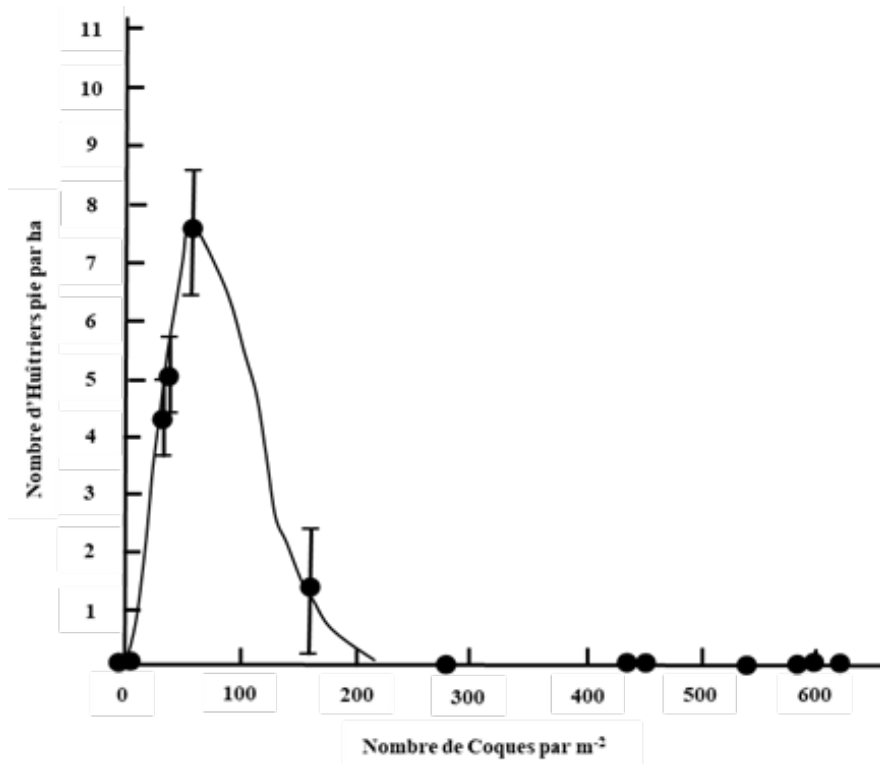
À Traeth Melynog, les densités les plus élevées d'oiseaux sont notées dans des zones avec de faibles densités de Coques communes (figure 138) car c'est ici que leur rythme d'ingestion est le plus élevé. En raison de la corrélation inverse entre la réponse numérique de la proie et sa taille, le rythme d'ingestion est le plus élevé à 25-100 Coques communes

par m<sup>2</sup>. De ce fait, les Huîtriers pie concentrent leur recherche alimentaire dans les zones avec de faibles densités numériques de grandes Coques communes qui, généralement, sont situées à des niveaux moyens de l'estran (SUTHERLAND, 1982b ; c). De manière similaire, les densités d'Huîtriers pie sont fortement corrélées avec la taille des Coques communes dans différentes localités ( $P < 0,001$ ) et, de manière indépendante, mais pas fortement ( $P = 0,07$ ), avec leur densité numérique (ENS *et al.*, 1996c). Comme on pouvait s'y attendre, le rythme d'ingestion est positivement corrélé avec la taille des Coques communes tandis que l'influence de la densité numérique ne peut pas être établie.

Néanmoins, les variations spatiales dans les densités d'Huîtriers pie en alimentation sont souvent corrélées avec la densité de biomasse des Coques communes telle que mesurée par le produit de la densité numérique et du contenu moyen des classes de tailles consommées par les oiseaux, comme cela a été montré dans le Wash (GOSS-CUSTARD, 1977 ; YATES *et al.*, 1993) et l'Oosterschelde (MEIRE, 1996a). Dans ces deux sites, tout comme à Traeth Melynog (SUTHERLAND, 1982b, c) et dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden (ENS *et al.*, 1996c), les Huîtriers pie suivent généralement le reflux de la marée vers les zones de bas estran qu'ils essaient d'atteindre le plus vite possible car leur rythme d'ingestion y sera à son maximum. La détectabilité et l'accessibilité des Coques communes peuvent être les plus élevées lorsque la marée descend, tout comme pour la plupart des limicoles (SPRUZEN *et al.*, 2008). Des changements dans le rythme et la profondeur des sondages tout au long de la période de marée basse sont en phase avec l'hypothèse que la détectabilité et l'accessibilité des Coques communes diminuent quand le sédiment s'assèche (BROWN et O'CONNOR, 1974).







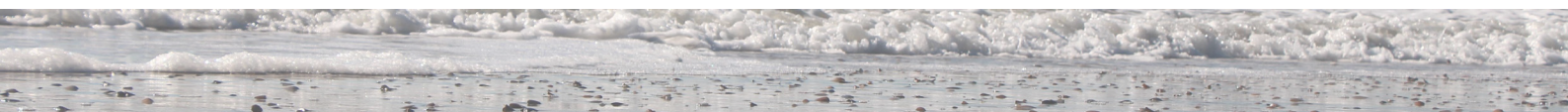
**Figure 138** Nombre de consommateurs de Coques communes par ha en fonction de la densité de Coques communes par m<sup>2</sup> à Traeth Melynog (d'après SUTHERLAND, 1980).

Le naissain de Coques communes peut varier considérablement entre les années de telle sorte que l'âge et la distribution des tailles d'une population de Coques communes peuvent être dominés par une classe d'âge. La distribution des Huîtres pie peut être étroitement corrélée avec la densité numérique des Coques communes puisqu'il n'y a qu'une très petite variation spatiale dans la taille des Coques communes. La distribution et la densité des Coques communes ont été notées comme liées à la distribution et à la densité numérique des Coques communes de deuxième année qui représentent la classe d'âge préférentielle pour les Huîtres pie (DRINNAN, 1957 ; HANCOCK et URQUHART, 1965 ; DARE, 1966 ; DAVIDSON, 1967 ; RANDES et BARKHAM, 1981).

En dépit de tout effet indépendant de la taille des Coques communes et de la densité numérique sur les densités d'Huîtres pie en alimentation, les densités ne sont pas souvent corrélées avec la biomasse des Coques communes (GOSS-CUSTARD, 1977 ; YATES *et al.*, 1993 ; MEIRE, 1996a). Tout dépend de la relation entre la taille des Coques communes et leur densité numérique. Par exemple, comme le recrutement de Coques communes peut varier fortement entre les années, la distribution

d'âge et de taille d'une population de Coques communes peut être dominée par une seule classe d'âge. Dans ces circonstances, la distribution des Huîtres pie peut être fortement liée à la fois à la densité numérique et à la biomasse par unité de surface car il y a peu de variations spatiales dans la taille des Coques communes. De même, la distribution et la densité d'Huîtres pie sont liées à la distribution et à la densité numérique des Coques communes de deuxième hiver, la classe d'âge préférentielle (DRINNAN, 1957 ; HANCOCK et URQUHART, 1965 ; DARE, 1966 ; DAVIDSON, 1967 ; RANDES et BARKHAM, 1981).

L'abondance des Coques communes n'est pas le seul facteur qui affecte la distribution des Huîtres pie sur leurs zones d'alimentation. Comme chez les consommateurs de Moules communes dans l'estuaire de l'Exe, la nature du sédiment a une forte influence sur la densité d'oiseaux en alimentation dans le Burry Inlet (JOHNSTONE et NORRIS, 2000b). Les Huîtres pie ne s'agrègent pas sur des zones où la biomasse de Coques communes par unité de surface est la plus élevée car ces zones sont vaseuses. Ils évitent les zones vaseuses parce que le sédiment mou rend difficile le martelage de la coquille, la méthode principale d'ouverture des





Coques communes dans le Burry Inlet (JOHNSTONE et NORRIS, 2000b). Cette découverte peut expliquer pourquoi, sur ce même site, HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977) n'ont pas trouvé de corrélation entre la densité d'Huîtres pie et la densité numérique de Coques communes de deuxième hiver. Outre qu'elles sont plus fréquemment parasitées, les Coques communes des sédiments vaseux contiennent généralement une forte teneur en particules minérales indigestes et obligent les oiseaux à trouver un point d'eau pour les nettoyer avant de les consommer, ce qui constitue une perte supplémentaire de temps et d'énergie (P. TRIPLET, obs. pers.).

À l'échelle plus large de l'ensemble des estuaires, la distribution hivernale des Huîtres pie est déterminée par deux éléments : le déplacement des oiseaux entre les sites et les changements dans leur survie ou leur succès de reproduction (SUTHERLAND, 1980). GOSS-CUSTARD *et al.* (1977b) proposent quatre mécanismes par lesquels le nombre de limicoles, y compris d'Huîtres pie dans un estuaire peut être lié à la densité des ressources :

(i) *le même groupe d'oiseaux* et leurs descendants retournent chaque année dans le même estuaire et pas un autre et leur effectif est déterminé par les ressources locales, soit directement par la faim, soit indirectement par une réduction subséquente de leur succès de reproduction ;

(ii) *les oiseaux qui arrivent à l'automne* s'établissent avec des densités ajustées dans tous les estuaires et meurent de faim à un taux disproportionnellement élevé dans les estuaires où leurs proies préférentielles sont rares ;

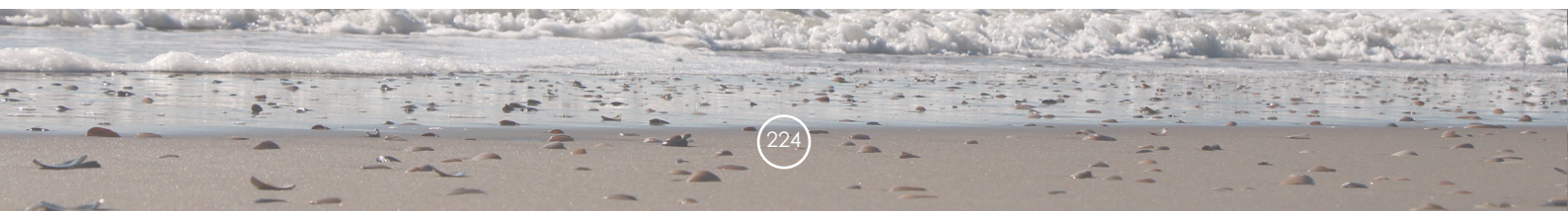
(iii) *les oiseaux réagissent à la densité* des proies dans différents estuaires et se dispersent en conséquence en automne et en hiver mais leur survie est indépendante de l'abondance des ressources ;

(iv) *les oiseaux se dispersent* en fonction de la densité alimentaire dans différents estuaires mais meurent ensuite de manière disproportionnée là où les ressources alimentaires sont rares.

Tester ces différentes possibilités alternatives est extrêmement difficile mais il semble que les choix

faits par les juvéniles pour un site où ils vont passer l'hiver peuvent avoir un rôle important. Les possibilités (i) et (ii) sont des processus populationnels impliquant la survie et le succès reproductif des oiseaux hivernant dans chaque estuaire, tandis que la possibilité (iii) implique des processus de dispersion qui déterminent la distribution entre les estuaires et que (iv) est une combinaison des deux. La mortalité des limicoles semble très faible pendant l'hiver (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1995b) de sorte que les processus populationnels doivent se mettre lentement en place ou n'ont qu'un effet très limité. Ainsi, si les populations de limicoles répondent aux changements rapides de leurs ressources alimentaires, leur dispersion est probablement le principal processus impliqué.

Dans l'estuaire du Ribble, dans le nord-est de l'Angleterre (SUTHERLAND, 1982a), une quantité considérable de naissain en 1975 a conduit à une augmentation énorme mais éphémère de la population de Coques communes et un parallèle a pu être fait avec l'augmentation des effectifs d'Huîtres pie : la corrélation entre les deux phénomènes était élevée. La plus grande partie de l'augmentation des effectifs cette année-là était attribuable à une immigration de jeunes oiseaux (juvéniles ou immatures). En effet, les adultes changent rarement de zones d'alimentation (ANDERSON et MINTON, 1978) : ce comportement routinier a été démontré dans le Wash (DARE, 1970) et a servi d'argument pour dire que si les Huîtres pie étaient tués pour réduire l'impact sur les stocks de coquillages commercialisables, ils ne seraient pas remplacés par d'autres venus d'ailleurs. Bien qu'il soit peu probable que l'augmentation de la population puisse être reliée entièrement au déplacement de jeunes oiseaux à la recherche d'un site approprié, ces derniers sont plus susceptibles de trouver le meilleur estuaire, tandis que les adultes retournent, comme l'avaient proposé PIENKOWSKI et KNIGHT (1975), dans celui qu'ils ont trouvé lorsqu'ils prospectaient pour un site d'hivernage pendant leurs premier et deuxième hivers (SUTHERLAND, 1982a). Ce lien n'est pas retrouvé dans le Burry Inlet où le nombre d'Huîtres pie ne varie pas en fonction du nombre de Coques communes (SUTHERLAND, 1982c).







## VIII.9. Définir la quantité de ressources présentes

Les densités et les tailles des Coques communes et des Moules communes dans différents sites au sein d'un estuaire à différents moments varient fortement (**chapitre II**). Le nombre de bivalves par  $m^2$  peut varier de plusieurs milliers à moins de 5 par  $m^2$ . De nombreuses pêcheries avaient pour pratique de décider d'une « densité couperet » et de la taille des bivalves en dessous de laquelle ils ne sont considérés que comme une partie insignifiante de l'approvisionnement alimentaire. Généralement, la taille limite est décidée en utilisant des critères propres à l'industrie des pêches plutôt que des critères répondant aux exigences comportementales des oiseaux. Par exemple, dans le Wash,

les stocks de coquillages sont habituellement mesurés uniquement en dessous d'un niveau de 4 m du niveau marin car la pêche n'est pratiquée que sur ces bas niveaux (STILLMAN *et al.*, 2003). Dans le Burry Inlet, l'abondance des Coques communes n'est généralement estimée que sur les principales zones exploitées par les pêcheurs (HANCOCK, 1971). En suivant la suggestion faite par HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977), l'approvisionnement alimentaire en Coques communes pour les Huitriers pie dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden a été considéré comme représentant seulement la partie des densités supérieures à  $50/m^2$  (GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2020a).

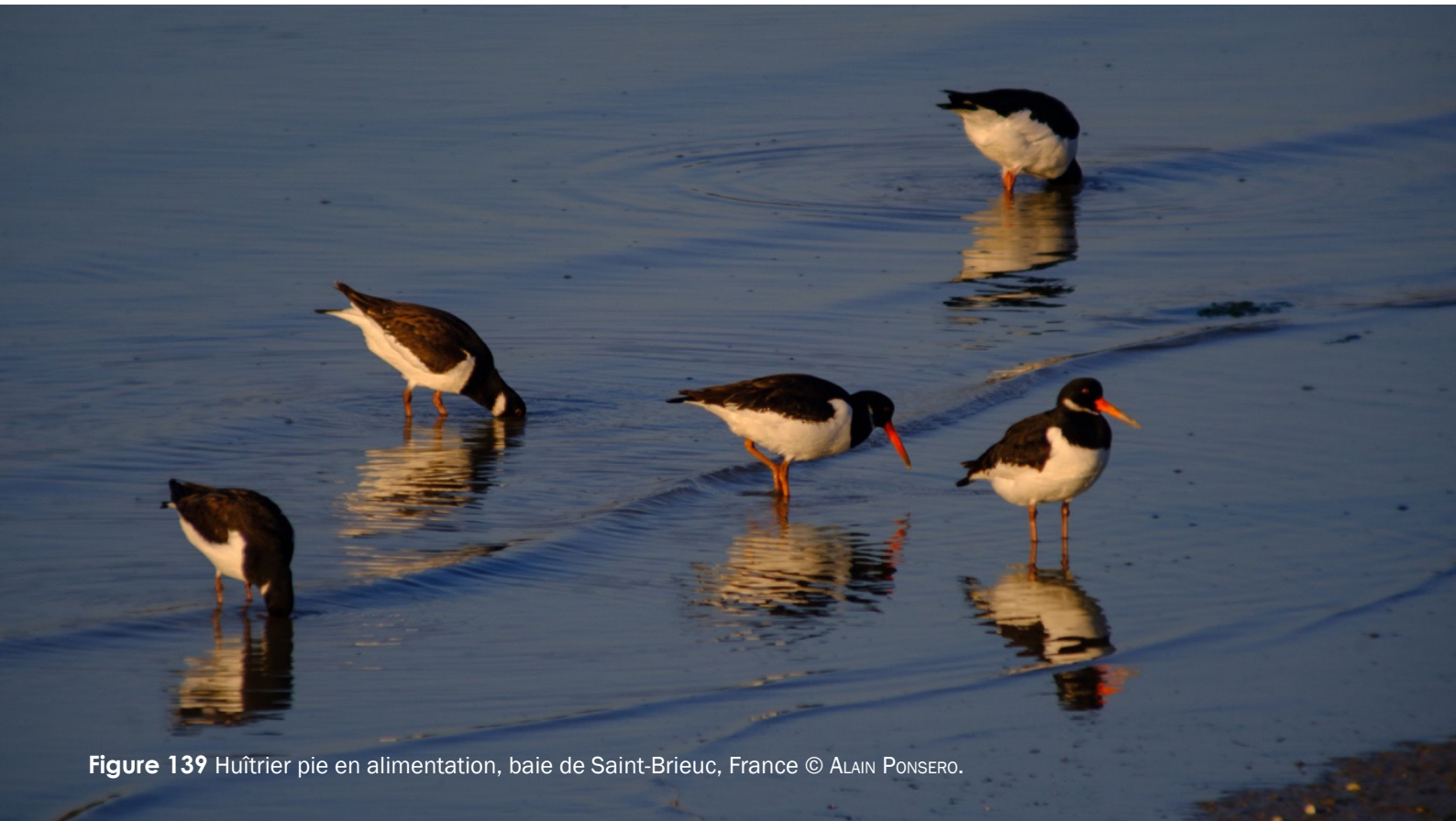


Figure 139 Huitrier pie en alimentation, baie de Saint-Brieuc, France © ALAIN PONSERO.



9

## Chapitre

# La compétition avec les êtres humains en dehors de la saison de reproduction : Les Huîtres pie et la pêche à pied



### IX.1 Cadre général

La prédation par les Huîtres pie a une signification spéciale parce qu'elle semble être la cause principale de mortalité des Coques communes de deuxième hiver. Comme leur prédation se produit juste quand les Coques communes de deuxième hiver et de deuxième été croissent vers des classes de taille qui peuvent être pêchées, les Huîtres pie prennent les Coques communes qui, si elles étaient laissées, pourraient être collectées plus tard par les pêcheurs : les Huîtres pie et les pêcheurs sont donc clairement en compétition. Le recrutement densité-dépendant de larves de Coques communes signifie que la population de Coques communes compense, jusqu'à un certain point entre les générations, les pertes infligées par les Huîtres pie. Cependant, les pertes de Coques communes de deuxième hiver dues aux Huîtres pie sont si importantes que les oiseaux semblent être un facteur majeur déterminant l'abondance des Coques communes de plus de deux ans qui seraient disponibles pour la pêche.

L'augmentation de la mortalité et la réduction de la taille des populations d'Huîtres pie ont été très largement documentées (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; ATKINSON *et al.*, 2003 ; 2005 ; 2010) et ont été modélisées par différents auteurs (en particulier par STILLMAN, 2008 ; STILLMAN et GOSS-CUSTARD, 2010) et pour différents sites comme dans le Burry Inlet (STILLMAN *et al.*, 2010). Ces études répondent au besoin d'informer

les autorités décisionnaires sur la quantité de ressources alimentaires qui doit être laissée aux oiseaux après une campagne de pêche (TRIPLET et ETIENNE, 1991b ; CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; TRIPLET *et al.*, 1999a ; VERHULST *et al.*, 2004 ; ATKINSON *et al.*, 2003 ; 2005 ; 2010 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 2004 ; STILLMAN, 2008 ; STILLMAN *et al.*, 2010). Les études concernent différents sites, que ce soit au Pays de Galles (DAVIDSON, 1967 ; HANCOCK, 1971 ; HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977), en Irlande (O'CONNOR et BROWN, 1977), en France (TRIPLET, 1984 ; TRIPLET *et al.*, 1998a ; SUEUR, 1987 ; ANNEZO et HAMON, 1989) ou aux Pays-Bas (SMIT *et al.*, 1998 ; ENS *et al.*, 2004 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; TROOST *et al.*, 2018). Que de telles études continuent encore aujourd'hui dans le Burry Inlet et dans différentes parties du monde montre combien il est difficile de résoudre deux questions imbriquées :

- (i) la prédation par les Huîtres pie réduit-elle significativement les gisements de coquillages commercialisables et donc réduit-elle la taille de ce qui peut être collecté ? ;
- (ii) la pêche à pied réduit-elle suffisamment les stocks pour affecter la condition corporelle des oiseaux, et donc réduire la taille de leurs populations ?

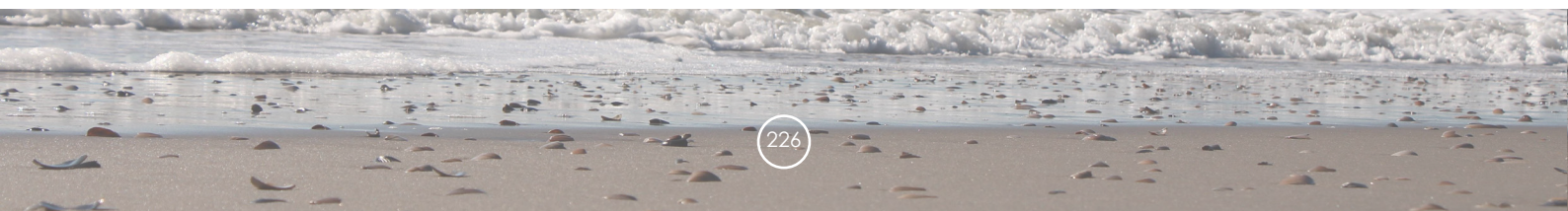






Figure 140 Huîtrier pie adulte, estuaire de la Somme © ALEXANDER HILEY.



## IX.2. Effets de la pêche sur l’Huîtrier pie

La réponse des Huîtriers pie et des autres espèces de limicoles à un manque de ressources alimentaires a été analysée de manière extensive en raison du besoin d’informer les décideurs sur la quantité de ressources alimentaires qui doit être laissée aux oiseaux après une campagne de pêche (TRIPLET et ETIENNE, 1991b ; CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; TRIPLET *et al.*, 1999c ; VERHULST *et al.*, 2004 ; ATKINSON *et al.*, 2003 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 2004 ; ATKINSON *et al.*, 2005 ; STILLMAN, 2008 ; ATKINSON *et al.*, 2010 ; STILLMAN, 2015 ; STILLMAN *et al.*, 2010).

La diminution des stocks de coques et de moules dans le Wash, attribuée à un recrutement insuffisant, à la surpêche et à des changements de nature du substrat, avait entraîné la diminution des effectifs d’Huîtriers pie (SUTHERLAND, 1998). De même, la surpêche des Coques communes dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden, au début des années 1990, par exemple, a conduit à la diminution des effectifs d’Huîtriers pie et à une consommation

accrue de petites Coques communes ou d’autres proies ainsi qu’à un allongement de la période d’alimentation (HULSCHER, 1993). La fermeture d’une partie de la région du Delta, dans le sud-ouest des Pays-Bas, s’est traduite par une perte moyenne de masse des Huîtriers pie d’environ 40 g et par une forte augmentation de leur mortalité, les oiseaux peinant à combler leurs besoins énergétiques quotidiens (SMIT *et al.*, 1987). Enfin, dans les années 1990, dans le Wash où, selon ATKINSON *et al.* (2003), 99 % des Huîtriers pie survivent à l’hiver lorsque les Coques communes sont abondantes, il a été noté que plus de 20 % des Huîtriers pie peuvent mourir de faim lors des hivers marqués par des stocks de bivalves au plus bas. Rappelons qu’une partie des oiseaux se déplace vers des zones plus tempérées lors des hivers rigoureux. Le déclin des effectifs d’Huîtriers pie se traduit par une baisse de la consommation de biomasse (SCHEIFFARTH et FRANK, 2005) en mer des Wadden, excepté dans sa partie danoise, entre 1993 et 1999.





**Figure 141** Dans l'estuaire de la Somme, les Huîtres pie doivent composer entre la chasse, la pêche à pied, le tourisme et, sur le haut de l'estran, le développement de la Spartine anglaise *Spartina anglica* © PATRICK TRIPLET.

Il y eut alors une corrélation négative entre les quantités de Moules communes extraites pour la commercialisation et la consommation par l'Huître pie et l'autre espèce consommatrice de Moules communes, l'Eider à duvet *Somateria mollissima*, ce qui montre de manière patente la concurrence existant entre les êtres humains et les oiseaux. En contraste apparent avec ce résultat, TRIPLET *et al.* (1999c) indiquent l'absence de lien entre l'abondance des Coques communes commercialisables et les stationnements d'Huîtres pie et la nécessité de considérer l'ensemble des classes de taille de proies dans l'analyse d'une relation de causalité avec les effectifs. Cette absence de relation nette est en effet liée à la capacité des Huîtres pie à atteindre des rythmes d'ingestion appropriés avec des Coques communes plus petites que celles qui sont collectées par les pêcheurs. Par contre, les densités sur les zones alimentaires sont étroitement dépendantes de la superficie de celles-ci et la diminution des surfaces occupées par la Coque commune n'avait pas comme réponse une diminution des effectifs d'Huîtres pie mais une augmentation de leur densité, avec pour conséquence une augmentation des interrelations entre les individus (TRIPLET *et al.*, 1999c). Cette augmentation de

la compétition entre les Huîtres pie peut diminuer leur survie, comme cela a été modélisé (DURELL *et al.*, 2008). Ceci suggère que la survie des Huîtres pie dans l'estuaire de la Somme pourrait diminuer fortement si la densité de grandes Coques communes était réduite ou si les effectifs de pêcheurs étaient doublés.

Une conséquence différente pour les Huîtres pie de la collecte de Coques communes a été identifiée dans le Burry Inlet (NORRIS *et al.*, 1998). Comme dans l'estuaire de la Somme, l'abondance des Huîtres pie pendant l'hiver n'y est corrélée ni à la biomasse des Coques communes en début d'hiver (novembre) ni à la biomasse des Coques communes commercialisées pendant l'hiver. L'abondance des Huîtres pie en fin d'hiver (en jours-oiseaux) est positivement corrélée avec la biomasse de Coques communes au début de l'hiver et négativement avec la biomasse commercialisable pendant l'hiver, même avec de faibles taux de prélèvements.

Le principal impact sur les Huîtres pie de la collecte commerciale des Coques communes pendant l'hiver est qu'il détermine combien d'oiseaux peuvent rester dans le Burry Inlet jusqu'à la fin de





**Figure 142** La pêche à pied des Coques communes dans l'estuaire de la Somme © SABINE GODARD.

l'hiver. Ceux qui ne restent pas doivent trouver un autre site pour terminer leur phase pré-migratoire avant le départ pour les zones de reproduction (NORRIS *et al.*, 1998). Même une réduction de 25 % de la biomasse des Coques communes consécutive à des prélèvements manuels est suffisante pour réduire le nombre d'Huîtres pie au printemps, ce qui indique que des méthodes de pêche plus performantes pourraient avoir un impact sérieux sur les effectifs (NORRIS *et al.*, 1998). D'un autre côté, la culture de Moules communes peut fournir une source alternative intéressante de proies qui peut compenser la diminution de la biomasse de Coques communes (ATKINSON *et al.*, 2003).

Le départ des Huîtres pie du Burry Inlet à la fin de l'hiver quand les stocks de Coques communes ont été réduits par la pêche peut altérer leur capacité à migrer et à se reproduire avec succès. De fait, changer de zone d'hivernage semble avoir un coût pour leur condition corporelle (LAMBECK *et al.*, 1996). Contre toute attente, les Huîtres pie présents sur les zones surpêchées ne rejoignent

pas des zones protégées, ce qui a pour effet de dégrader leur condition corporelle et de réduire leur survie (VERHULST *et al.*, 2004). Les années de faible abondance de Coques communes dans le Wash, les Huîtres pie s'orientent vers des méthodes d'alimentation alternatives plutôt que de se déplacer, même si cela a pour conséquence d'augmenter le risque de mortalité (ATKINSON *et al.*, 2003). Ce choix des oiseaux pourrait être lié au coût du déplacement qui est souvent supérieur à celui de rester sur place, en raison des incertitudes entourant les zones de repli potentiels : la compétition avec les oiseaux dominants locaux qui détiennent des pseudo-territoires (ENS et CAYFORD, 1996), le manque de connaissance des conditions abiotiques locales (régime tidal, types de sédiments) et l'abondance des proies, la vulnérabilité face aux prédateurs sur des sites dont ils méconnaissent la configuration.

D'autre part, le fait pour les oiseaux de quitter un site alors qu'ils sont en mauvaise condition peut réduire leur vitesse de vol, amoindrir leur résistance à des maladies ou leur aptitude à surmonter un





manque de ressources sur leur zone de reproduction, et peut retarder leur installation voire leur reproduction. Il s'agit de l'effet domino (PIERSMA, 1987). Ces effets sont augmentés lorsque les proies manquent ou ne sont pas accessibles sur les sites de reproduction ; des stocks insuffisants peuvent également contribuer à une réduction de la production de jeunes (VAN DE POL *et al.*, 2010a). Une telle situation a poussé plusieurs milliers d'Huîtres pie à se déplacer à plusieurs centaines de kilomètres de la mer des Wadden pour s'alimenter dans des zones terrestres (HULSCHER *et al.*, 1993).

Comme cela est discuté au **chapitre VI**, la mortalité des Huîtres pie au cours de la saison de non-reproduction dépend non seulement de la sévérité de l'hiver mais également des stocks de leurs principales espèces proies, en particulier les Coques communes et les Moules communes (CAMPHUYSEN

*et al.*, 1996 ; NÈVE et VAN NOORDWIJK, 1997 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; ATKINSON *et al.*, 2005). Dans une étude sur le nombre d'Huîtres pie morts trouvés sur les hauts de plage du littoral néerlandais de la mer des Wadden entre 1969 et 1996, par exemple, très peu d'oiseaux sont trouvés au cours des hivers doux, excepté quand les stocks de bivalves sont bas (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996). De même, dans le Wash, la survie est la plus basse les années avec de très faibles stocks de Coques communes et de Moules communes (ATKINSON *et al.*, 2003, 2005). Il ne fait aucun doute désormais que la pêche peut affecter la condition corporelle et la survie des Huîtres pie pendant la saison de non-reproduction. Elle est un contributeur majeur de la réduction des stocks de Coques communes à un niveau auquel les oiseaux ont des difficultés à satisfaire leurs besoins en nourriture.

### IX.3. L'enseignement apporté par les études dans le Burry Inlet

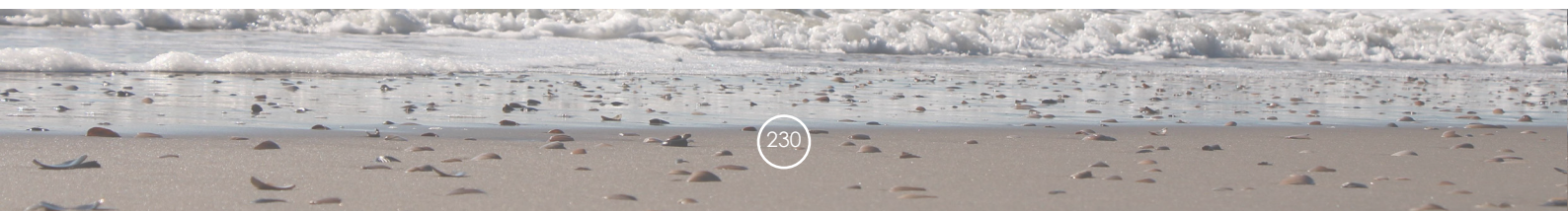


La première tentative pour calculer la possibilité d'une pêche à pied soutenable à long terme, sujette à la prédation par les Huîtres pie, a été menée dans le Burry Inlet (HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977). Les résultats de cette étude sont discutés ici en détail car ils illustrent l'ampleur et la profondeur de la recherche menée sur la dynamique des bivalves et le comportement de leurs prédateurs et des pêcheurs pour que la soutenabilité de la pêche soit maintenue sur du long terme.

La pêche à pied y fournit un très bon exemple de la façon dont les attitudes dans ce conflit ont changé au cours des 50 dernières années. HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977) ont utilisé les données de HANCOCK (1971) et DAVIDSON (1967). Les Coques communes dans le Burry Inlet pondent en mai et les jeunes Coques communes font l'expérience d'une mortalité plus ou moins densité dépendante pendant leur premier hiver et leur deuxième été. Bien que les Huîtres pie prennent une large gamme de taille de Coques communes, ils préfèrent les

Coques communes de deuxième hiver auxquelles ils infligent la plus grande mortalité. Ils consomment plutôt peu d'espèces autres que les Coques communes. Celles qui survivent à leur deuxième hiver se reproduisent en mai puis disparaissent progressivement, collectées par les pêcheurs avec une petite mortalité due aux Huîtres pie et à d'autres causes. Peu d'entre elles survivent plus de 4 ans.

Le rude hiver 1962/1963 y a tué la plupart des Coques communes adultes, ce qui a eu pour résultat une production massive de naissain suivie par une énorme augmentation de Coques communes de taille commercialisable (HANCOCK, 1971). Par suite de la surpêche liée à un effet d'aubaine, les stocks et les récoltes ont diminué considérablement. Parce que chaque Huître pie du Burry Inlet consomme jusqu'à 500 Coques communes adultes par jour, les oiseaux ont été considérés comme de sérieux compétiteurs pour la pêche à pied et désignés comme peste pour cette activité (DAVIDSON, 1968).







Des milliers d'oiseaux ont donc été abattus sans qu'aucun bénéfice ait été constaté pour les stocks de Coques communes et la pêche (PRATER, 1981). Même s'il est improbable qu'une telle action soit encore engagée dans l'un ou l'autre des pays d'Europe, l'impact des Huîtres pie sur les stocks de coquillages reste un sujet d'intérêt scientifique et pas seulement pour l'industrie halieutique (ENS, 2006 ; SWART et VAN ANDEL, 2008).

Le Burry Inlet a fait l'objet d'une modélisation sur la base de la situation qui prévalait au cours de l'hiver 2000-2001 quand des quantités énormes de petites Moules communes recouvraient les gisements de Coques communes habituellement exploitées (WEST *et al.*, 2003). Soucieux de produire les quantités habituelles de coques, les pêcheurs à pied ont émis le souhait d'enlever ces petites moules non exploitables commercialement mais les conservateurs de la nature considéraient que cette masse représentait une nourriture abondante et de qualité pour les Huîtres pie et les supprimer pourrait représenter un manque alimentaire pour les oiseaux. Un modèle centré sur le comportement des oiseaux a été utilisé pour

définir les conséquences possibles. Ce modèle a parfaitement défini la proportion d'oiseaux s'alimentant sur les différents types de proies. Il a également montré qu'une surface donnée d'un banc de Moules communes pouvait nourrir plus d'Huîtres pie qu'une même surface d'un banc de Coques communes mais la plus grande surface occupée par ces dernières signifie que les Coques communes sont plus importantes que les Moules communes pour définir l'effectif pouvant hiverner dans le Burry Inlet. La suppression des accumulations de petites moules pour découvrir les coques n'a aucun effet sur la mortalité et la condition corporelle des oiseaux dans les conditions qui prévalaient au cours de l'hiver 2000-2001. Cependant ces accumulations peuvent augmenter les possibilités d'accueillir les oiseaux quand les gisements habituels de Coques communes et de Moules communes sont significativement réduits (WEST *et al.*, 2003). Le Burry Inlet montre ici encore qu'il est un site exceptionnel pour l'analyse des relations existant entre les intérêts des pêcheurs, ceux des oiseaux et la dynamique des bivalves recherchés par les uns et les autres.

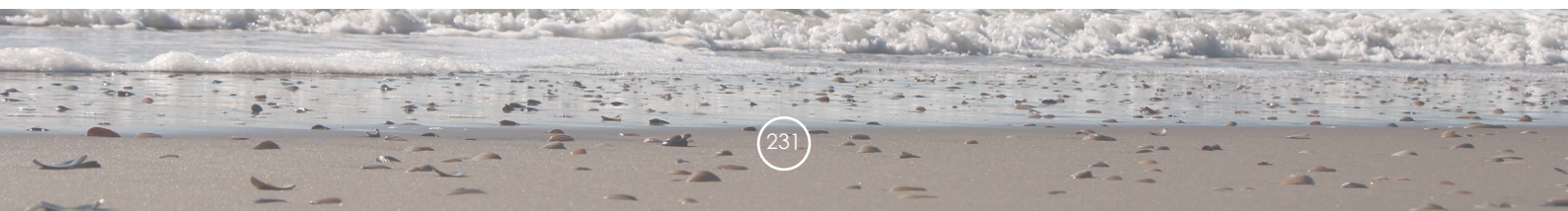
## IX.4. L'enseignement apporté par les études dans la mer des Wadden



La réduction de la taille de la population d'Huîtres pie dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden, suivant l'augmentation du taux de mortalité des Huîtres pie pendant la saison de non reproduction a été bien documentée (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; ATKINSON *et al.*, 2003 ; 2005 ; 2010 ; ENS, 2006). Le suivi démographique éclaire la façon dont la quantité de ressource diminue en raison d'un manque de contrôle de la pêche et affecte une population d'importance internationale. Ceci a été prouvé par les événements qui se sont déroulés dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden (VERHULST *et al.*, 2004 ; DURIEZ *et al.*, 2009 ; KRAAN *et al.*, 2009) où une forte diminution des apports de phosphates a entraîné la diminution de la production de bivalves

(PIERSMA et KOOLHAAS, 1997). Au lieu de s'y adapter, les pêcheurs ont intensifié la récolte afin de maintenir leur production, ce qui a eu pour conséquence de réduire considérablement les stocks de Coques communes et de Moules communes et d'affecter les populations d'oiseaux, notamment d'Huîtres pie (PIERSMA *et al.*, 2001 ; CAMPHUYSEN *et al.*, 2002 ; RAP-POLDT *et al.*, 2003 ; ENS *et al.*, 2004a ; b ; 2007 ; ENS, 2006).

Le déclin de l'abondance des Huîtres pie et l'augmentation de leur mortalité hivernale au milieu des années 1990, coïncident avec l'intensification de la collecte de Coques communes par l'usage de dragues-suceuses à partir des années 1990 (ENS, 2006).





À la même période, une erreur de l'administration a donné l'opportunité de pêcher les bivalves sans régulation, ce qui a conduit à l'effondrement des stocks (SMIT *et al.*, 1998). Pour la première fois de mémoire d'être humain, il n'y avait plus de gisements interdits de Moules communes. Les stocks de bivalves ayant atteint leur plus bas niveau au cours de l'hiver 1991, les Huîtres pie se sont rabattus sur d'autres proies qui ont alors été sujettes à une forte mortalité tandis que les oiseaux devaient consacrer plus de temps à leur alimentation (HULSCHER, 1993). Les stocks de *Macoma balthica* et de *Mya arenaria*, *Scrobicularia plana*, *Ensis leei*, *Hediste* spp. et *Arenicola marina* n'ont pu compenser la perte des deux proies principales et ont été particulièrement réduits (BEUKEMA 1993 ; BEUKEMA et CADÉE, 1996). BEUKEMA et DEKKER (2019 ; 2020b) ont d'ailleurs établi le bilan de 46 années de suivi sur une zone de vasières de 50 km<sup>2</sup> où quatre espèces de bivalves sont abondantes. Les valeurs les plus faibles de biomasse ont été notées en 1991 à la suite de la surpêche de 1990 sur les Coques communes et surtout sur les Moules communes. Une correspondance incontestable a été établie entre cet effondrement sans précédent de la biomasse et la découverte du plus grand nombre de cadavres d'Huîtres pie sur les hauts de plage (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996).

Ainsi, le taux de mortalité des oiseaux consommateurs de mollusques augmenta, et en particulier celui des Huîtres pie (PIERSMA *et al.*, 2001 ; CAMPHUYSEN *et al.*, 2002 ; RAPPOLDT *et al.*, 2003 ; ENS *et al.*, 2004 ; 2007 ; ENS, 2006). La population norvégienne d'Huîtres pie fut divisée de moitié en raison de la surexploitation des ressources en bivalves de la mer des Wadden (MELTOFTE *et al.*, 2006). IMESON et VAN DEN BERGH (2006) ont résumé l'histoire de l'effondrement des gisements de coquillages et de la mortalité des oiseaux qui en a résulté.

La collecte mécanique des bivalves a eu des conséquences sur le fonctionnement du micro-écosystème que constitue le substrat des vasières où les pseudo-fèces (boulettes ou rubans rejetés par certains mollusques qui ne sont que le produit d'un tri suivi d'agglutination des particules impropres à la consommation) des Coques communes contribuent à former celui-ci et à favoriser l'installation de nombreuses espèces benthiques (PIERSMA *et al.*, 2001).

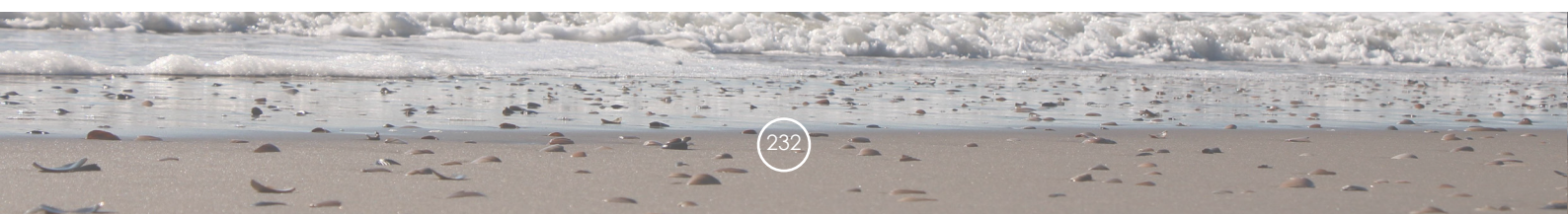
Les deux facteurs qui ont le plus altéré l'abondance du benthos au cours de leur étude à long terme étaient l'augmentation des températures et la réduction

de l'eutrophisation (PIERSMA et KOOLHAAS, 1997 ; BEUKEMA et DEKKER, 2015 ; 2020b). Au cours du XX<sup>e</sup> siècle, la taille totale de la population d'Huîtres pie a augmenté fortement, probablement en raison de son adaptation à se reproduire sur des terres agricoles humides et bien fertilisées (MELTOFTE, 1993 ; BRIGGS, 1984a ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996a) et de l'eutrophisation des eaux marines qui a stimulé la production des invertébrés proies jusqu'à en doubler la masse à la fin des années 1970 (PHILLIPART *et al.*, 2007 ; BRINKMAN et SMAAL, 2004 ; 2008 ; BEUKEMA et DEKKER, 2020b). Le déclin démographique de l'Huître pie observé au cours des années 1990 pourrait être considéré comme un retour à une situation d'équilibre. Ainsi, Hans MELTOFTE, *chairman of the conservation committee of DOF/BirdLife Denmark*, commente le statut en ces termes : « Les effectifs d'Huîtres pie diminuent d'abord en raison d'une réduction de l'eutrophisation. Ainsi, l'augmentation des effectifs a été artificielle et il s'agit donc actuellement pour l'espèce d'un retour à la normale, d'un ajustement avec les possibilités d'accueil de sites naturels non eutrophisés » (*in* Archived 2015 topics : Eurasian Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) – uplist from Least Concern to Vulnerable ? Posted on July 7, 2015 by Andy SYMES (BirdLife).

En effet, pendant pratiquement 50 ans, de 1970 à 2019, les plus grands changements dans l'abondance et le taux de croissance du benthos dans la partie occidentale de la mer des Wadden (Balgzand) étudiée par BEUKEMA et DEKKER (2020b) ont pu être attribués à l'élévation de la température de 2 °C et à une réduction de l'eutrophisation à partir du milieu des années 1980 ; une de leurs principales conséquences a été la diminution de la biomasse du benthos à la fin de l'été, période à laquelle arrivent les premiers limicoles. Il faut d'ailleurs noter également que dans le Burry Inlet, une meilleure gestion des eaux usées a, semble-t-il, réduit les apports en éléments nutritifs susceptibles de contribuer à la productivité en Coques communes (MURRAY et TARRANT, 2015).

Il n'est pas surprenant que la réduction des stocks de Coques communes et de Moules communes interdites permise par ce mode d'exploitation ait fait diminuer la survie hivernale et ait dégradé la condition corporelle des Huîtres pie parce que, historiquement, ces coquillages ont constitué leur principale source de nourriture en hiver (HULSCHER, 1996).

Néanmoins, la relation entre l'augmentation de la mortalité sur les zones d'hivernage et le déclin des







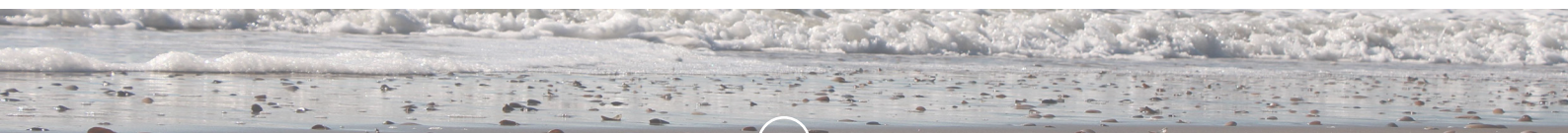
populations n'est pas clairement comprise. La taille de la population est une fonction de l'interaction entre deux taux démographiques : le taux de mortalité qui inclut l'ensemble des individus morts tout au long d'un cycle annuel, à savoir pendant la période de non reproduction, sur les haltes migratoires et dans les zones de reproduction, et le taux de reproduction (GOSS-CUSTARD, 1978/79, 1993). Si ces taux s'équilibrent en moyenne pendant quelques années, la population se stabilise. En fait, cela est rarement le cas dans la nature car le taux de reproduction comme le taux de mortalité sont éminemment fluctuants et peuvent présenter des tendances à la hausse ou à la baisse pendant plusieurs années : bien que régie par des mécanismes de régulation destinés à la maintenir à un niveau d'équilibre, la population réelle est au centre des interactions d'un environnement changeant qui la fait évoluer dans un sens ou un autre et auquel elle doit sans cesse s'adapter pour survivre. Si la survie diminue, la taille de la population diminue en conséquence à moins qu'il y ait une augmentation exactement compensatoire dans le succès de la reproduction de la saison suivante (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1990 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1995a ; b ; c ; d ; 1996c ; SUTHERLAND, 1996).

Cela peut prendre des années de recherche, difficile et coûteuse, pour établir scientifiquement les causes d'une tendance positive ou négative dans la taille d'une population, notamment pour une espèce migratrice comme l'Huîtrier pie chez lequel la mortalité annuelle liée à l'hiver et celle liée à la reproduction interviennent dans différents sites. Malheureusement, dans un monde en constante évolution et extrêmement instable, il n'est pas impossible qu'au moment où une recherche parvient à des conclusions, les facteurs responsables de l'évolution de la population étudiée, ayant changé, affaiblissent leur pertinence.

C'est ainsi que la politique de gestion de l'écosystème mise en place à partir de 1993 ne s'est pas révélée concluante. La décision de fermer 25 % des vasières intertidales à la pêche pour conserver assez de coquillages et assurer 60 % des besoins des oiseaux n'a pas eu le succès escompté, les estimations calculées étant trop parcimonieuses (ENS, 2000). La gestion des pêches n'a donc pas permis d'éviter le déclin de l'Huîtrier pie (SMIT *et al.*, 2000 ; CAMPHUYSEN *et al.*, 1996).

La population des Huîtriers pie des Pays-Bas, en général, et de la mer des Wadden en particulier, a

atteint leur maximum au milieu des années 1980, période à partir de laquelle elles ont décliné régulièrement (ALLEN, 2019b). Ce déclin continu n'est pas lié à un déclin continu des stocks de Coques communes et des Moules communes dont les oiseaux tirent leurs plus grands rythmes d'ingestion (ZWARTS *et al.*, 1996g). Après avoir pratiquement disparu de la zone littorale au début des années 1990 (ENS *et al.*, 2004 ; ENS, 2006), les Moules communes ont augmenté à la fois en termes de surfaces occupées et de biomasse (VAN DEN ENDE *et al.*, 2018 ; ENS *et al.*, 2009, 2019). Après avoir été à un niveau très bas au début des années 1990, la biomasse de Coques communes a également augmenté à partir de la fin des années 1990 et du début des années 2000 (ENS *et al.*, 2009, 2019) ; pourtant, il n'y a pas eu de recrudescence dans les effectifs d'oiseaux hivernants. Il est possible, bien entendu, que la baisse drastique des stocks de Coques communes et de Moules communes au début des années 1990 ait réduit l'importance de ces coquillages en tant que proie des Huîtriers pie. La présence croissante de l'Huître du Pacifique sur certains gisements de Moules communes peut avoir réduit le bénéfice potentiel de l'abondance recouvrée des Moules communes parce que sa concurrence avec la Moule commune fait perdre à celle-ci du contenu en chair et donc de sa rentabilité pour les Huîtriers pie (WASER *et al.*, 2016). On peut également spéculer sur le fait que les coquilles de Coques communes se sont épaissies au cours de la dernière décennie si bien que le risque de blessure au bec peut avoir réduit la pertinence de cette espèce comme proie (RUTTEN *et al.*, 2006 ; VAN DE POL *et al.*, 2009a ; DOKTER *et al.*, 2017).



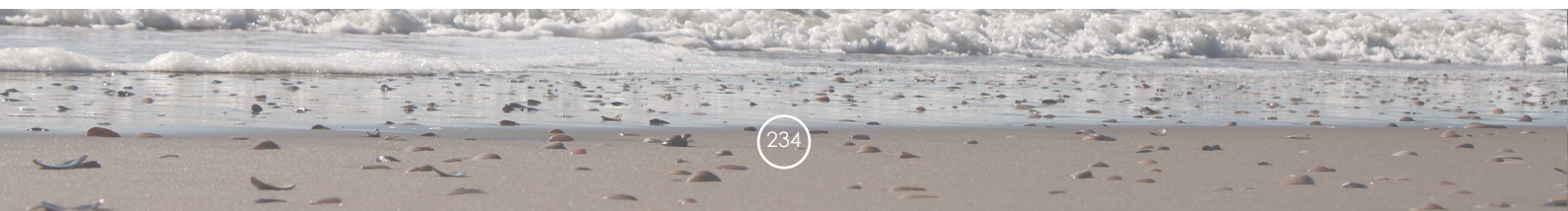


La taille et le contenu énergétique des Coques communes pourraient aussi avoir diminué depuis le début des années 2000. Malheureusement, il n'a pas encore été possible de tester toutes ces hypothèses.

Il est également plutôt compliqué de distinguer l'effet particulier d'une mortalité hivernale croissante résultant de stocks hivernaux de proies réduits sur la taille des populations de leur prédateur. DURELL *et al.* (2001b) ont mis en évidence, par la modélisation, que les conséquences sur la taille d'une population dépendaient en grande partie de la classe d'âge et de sexe la plus affectée par des changements dans la quantité de ressources disponibles en hiver. L'augmentation de la mortalité chez les oiseaux de premier et de deuxième hiver réduit la taille de la population mais a peu d'impact sur la proportion d'oiseaux qui deviennent adultes. Une augmentation de la mortalité chez les femelles adultes réduit à la fois la taille de la population et augmente la proportion de mâles, ce qui, *de facto*, conduit à une diminution du nombre de couples reproducteurs et donc du nombre de jeunes produits. De plus, un déséquilibre dans la sex-ratio des adultes reproducteurs conduit à une diminution de la taille de la population, même quand la mortalité des adultes demeure constante. La modélisation montre aussi que l'augmentation de la mortalité densité-dépendante des jeunes oiseaux, résultant de ressources alimentaires réduites en hiver, conduit à une réduction substantielle de la taille de la population car ceux-ci sont les recrues pour les futures générations. Une mortalité densité-dépendante plus importante parmi les femelles conduit également à une réduction de la taille de la population quand la mortalité densité-dépendante des mâles est réduite en parallèle à l'augmentation de la mortalité des femelles. La modélisation montre également que l'augmentation de la mortalité hivernale densité-indépendante ou densité-dépendante chez un sexe par rapport à l'autre amplifiait les effets de la réduction des ressources alimentaires pendant l'hiver sur des sous-populations séparées qui hivernent ensemble. Regroupés, ces résultats mettent en évidence l'importance d'établir si une classe particulière d'âge et/ou de sexe est plus vulnérable à toute intensification de la compétition pour les ressources en hiver en raison d'une réduction de la biomasse de bivalves.

Une étude à long terme de la population reproductrice de Schiermonnikoog pourrait avoir éclairé de manière convaincante le rôle d'un facteur qui contribue au déclin continu de la population aux Pays-Bas (VAN DE POL *et al.*, 2010c). Les variations annuelles dans toutes les classes d'âge sont liées aux variations annuelles de la température hivernale, celle-ci étant particulièrement impactante sur les jeunes oiseaux qui sont la base des futures générations (GOSS-CUSTARD et DURELL, 1984b). Cependant, la température ambiante en hiver est également la plus corrélée avec la fécondité mais de manière opposée à celle de la mortalité hivernale. Alors que le taux de mortalité hivernale décroît au cours des hivers doux de plus en plus fréquents ces dernières décennies, la fécondité des Huîtriers pie diminue. L'explication semble être que les températures hivernales douces diminuent l'abondance, le printemps suivant, d'une espèce proie importante pour les reproducteurs, la Néréis, et ceci réduit le succès de la reproduction. Pour la majorité (>75 %) des Huîtriers pie qui nichent dans les zones agricoles, le déclin des effectifs est également mis en évidence par l'étude à long terme de la fécondité. Cette étude montre que l'augmentation de la prédation, et probablement les changements dans les pratiques agricoles, ont grandement réduit la fécondité de l'Huîtrier pie au cours des dernières décennies (KLOK *et al.*, 2009 ; ROODBERGEN *et al.*, 2011).

Le déclin dans le succès de la reproduction et donc le taux de recrutement de la population, ont joué un rôle dans la diminution de la taille de la population continentale. Le résultat montre que les stocks de bivalves en hiver ne sont pas la seule cause de la tendance à la baisse de la population d'Huîtriers pie : ces stocks peuvent être juste un des facteurs limitants qui interagissent entre eux pour déterminer les effectifs d'oiseaux à tout moment et sur tout site (GOSS-CUSTARD, 1993). En l'état actuel de nos connaissances, il ne semble pas tout à fait certain que les différentes causes agissant à la fois sur les sites d'hivernage et de reproduction interagissent pour déterminer les effectifs qui hivernent et se reproduisent dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden mais aussi ceux de la population continentale et, probablement, atlantique d'Huîtriers pie. Il est patent que le nombre d'Huîtriers pie hivernant au Royaume-Uni a également







diminué depuis le milieu des années 1990 alors que peu sinon aucun de ces oiseaux ne se reproduit aux Pays-Bas (HULSCHER *et al.*, 1996b). La diminution de la population de la mer des Wadden, bien que sans conteste accélérée initialement par la réduction

brutale des stocks de bivalves dans la partie néerlandaise, apparaît être la manifestation d'un phénomène plus large concernant l'ensemble de l'Europe et qui n'est pas totalement expliqué.

## IX.5. Combien de bivalves faut-il laisser aux oiseaux ?



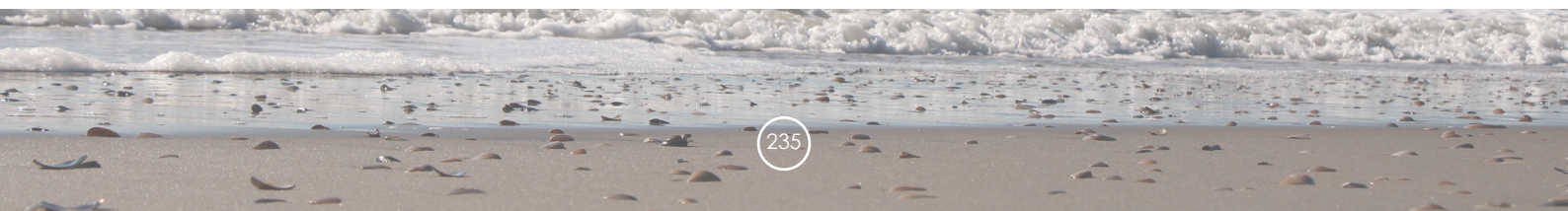
Il est évident à partir de ce qui précède et du **chapitre VIII** qu'une réduction des stocks de bivalves au cours de la saison de non-reproduction peut contribuer à ce que les Huîtriers pie voient se dégrader leur condition corporelle et meurent de faim en nombres inhabituels. Il est non moins évident que des conditions météorologiques sévères peuvent aggraver la situation alimentaire des Huîtriers pie en amenuisant des stocks très bas de coquillages mais ce n'est pas une condition nécessaire car de nombreux oiseaux peuvent aussi mourir de faim lors d'hivers doux avec de faibles stocks de bivalves. Ceci conduit à la question : Combien de bivalves doivent être laissés après la récolte professionnelle pour supporter une population d'Huîtriers pie qui arrive sur un site d'hivernage à la fin de l'été ou à l'automne ?

Avant le début des années 2000, il était demandé aux pêcheurs de laisser derrière eux l'équivalent de 60 à 70 % des besoins des oiseaux pour la saison de non reproduction ; on spéculait sur le fait que les oiseaux sauraient obtenir les 30 % restants de leurs besoins en nourriture en exploitant des proies invertébrées sans valeur commerciale (SMIT, 1995). En d'autres termes, l'hypothèse était que les oiseaux pourraient parfaitement survivre avec 60 à 70 % de leurs besoins couverts par les bivalves. Les taux élevés de mortalité par inanition que l'on a enregistrés alors que les recommandations de gestion étaient appliquées ont montré de manière irréfutable qu'on ne laissait pas suffisamment de ressources aux oiseaux après la pêche. Il est apparu clairement que plus de bivalves devaient être disponibles au début de la saison de non reproduction pour maintenir la capacité d'accueil de la

partie néerlandaise de la mer des Wadden pour la population d'Huîtriers pie.

Les raisons de l'échec des dispositions réglementaires prises en faveur des oiseaux sont assez évidentes. Comme cela a été discuté au **chapitre II**, la quête alimentaire de l'oiseau répond à une équation simple : le profit de la consommation d'une proie doit être au moins égal à la dépense consentie pour la capturer. La première variable étant sujette de nombreux facteurs, la notion de ration est inappropriée. Les oiseaux ne sont pas comme les *êtres* humains qui peuvent collecter leur ration quotidienne en se servant sur une étagère (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2002b) ! Les bivalves peuvent être abondants mais nombre d'entre eux peuvent être inaccessibles (MEIRE, 1996c) ou trop dangereux à manipuler (JOHNSTONE et NORRIS, 2000 ; NORRIS, 1999) ou encore nécessiter trop de temps de recherche et de manipulation (ZWARTS *et al.*, 1996g) pour que les Huîtriers pie les exploitent.

La consommation est également affectée par la diminution du contenu en chair des bivalves au cours de la saison de non reproduction et par la compétition par interférence entre les oiseaux. Ces données ainsi que la mortalité des proies sans lien avec la prédation des Huîtriers pie (ENS, 2006) sont à prendre en compte pour évaluer la quantité de bivalves qui doit être laissée aux oiseaux après la récolte afin de leur assurer un taux de mortalité minimal. Cette réserve alimentaire est plusieurs fois plus grande que la quantité de nourriture qu'ils doivent réellement consommer.



De ce fait, une distinction doit être faite entre les besoins physiologiques et les besoins écologiques des oiseaux (STILLMAN *et al.*, 2003 ; ENS *et al.*, 2004a ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 2004) :

(i) *les besoins physiologiques* (PR) représentent la quantité totale de nourriture qu'un oiseau consomme pendant l'hiver pour rester en bonne santé ;

(ii) *les besoins écologiques* (ER) équivalent à la quantité de nourriture qui doit être présente sur un site au début de l'hiver afin que l'oiseau puisse satisfaire ses besoins physiologiques au cours de l'hiver.

Le ratio ER/PR est généralement appelé le multiplicateur écologique (*ecological multiplier*, EM). La

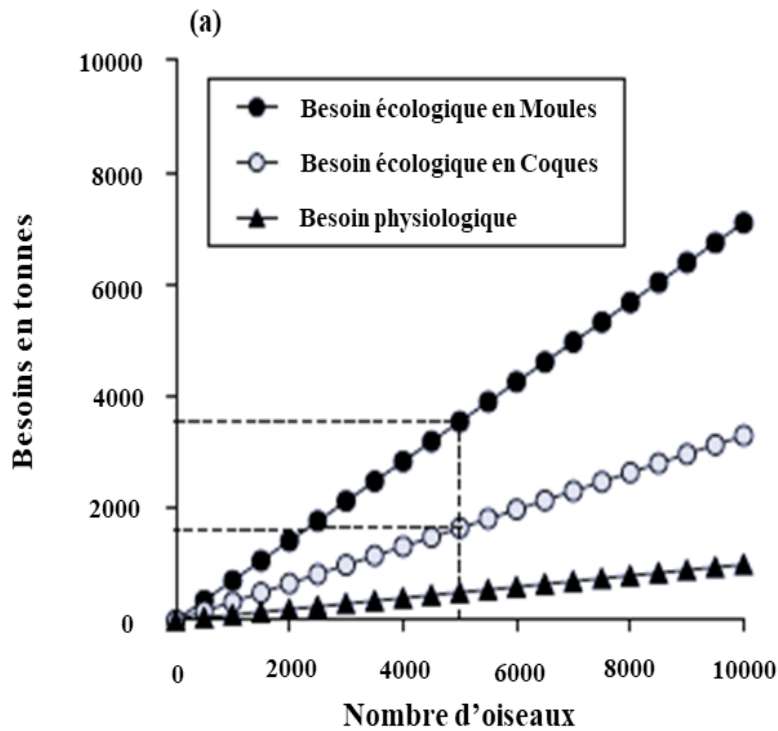
modélisation fondée sur le comportement des Huîtres pie et des bivalves (RAPPOLDT *et al.*, 2003 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 2004 ; STILLMAN *et al.*, 2003 ; 2015 ; 2016) a suggéré que EM doit se situer dans un intervalle de 6 à 10 pour les consommateurs de Moules communes ; celui-ci est moins élevé pour les consommateurs de Coques communes (Tableau XLIII ; figure 143). De ce fait, afin de protéger les oiseaux, les autorités en charge de la pêche des coquillages, demandent qu'on laisse de plus grandes quantités de bivalves après la collecte qu'auparavant, en particulier si les Moules communes contribuent majoritairement à la biomasse de bivalves (figures 143 et 144). Même si les oiseaux peuvent compléter leur alimentation en consommant d'autres proies que les bivalves commercialisables, le ratio ER/PR est toujours supérieur à 1.

**Tableau XLIII**

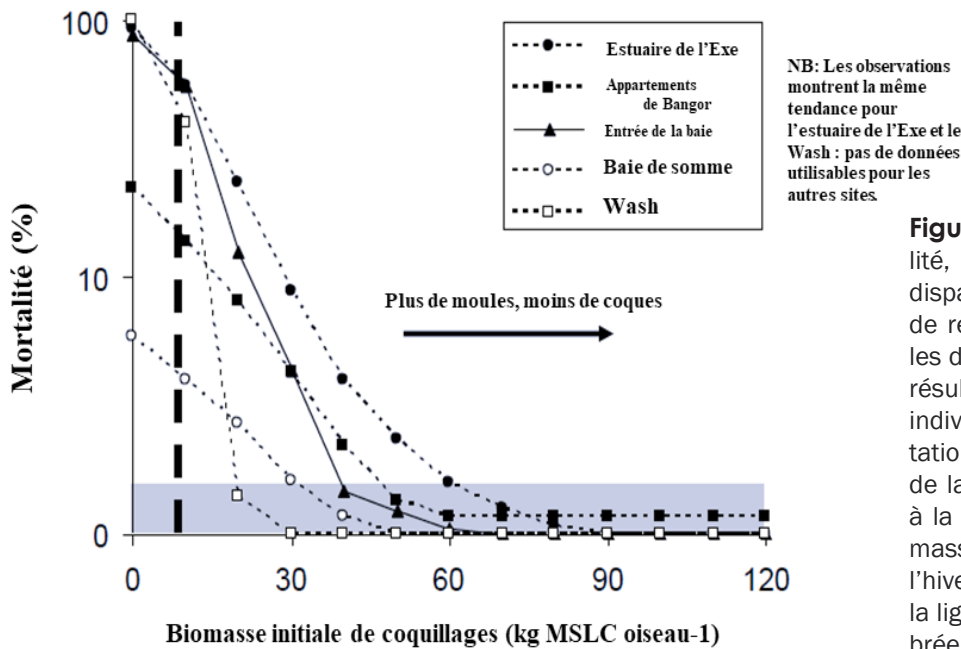
Comparaison entre les besoins physiologiques et écologiques rapportés dans la littérature suivant ENS (2006), les estimations de GOSS-CUSTARD *et al.* (2004), STILLMAN *et al.* (2010) ; les données fournies en poids sec sans cendres ont été rapportées en poids humide en partant des équivalences fournies par RICCIARDI et BOURGET (1998), d'après STILLMAN *et al.* (2016), modifié.

Lieu d'étude	Type d'étude	Espèces proies dominantes	Besoins physiologiques -P- (kg oiseau <sup>-1</sup> hiver <sup>+1</sup> )	Besoins écologiques -E-(kg oiseau <sup>+1</sup> hiver <sup>-1</sup> )	Multiplicateur de référence écologique E/P	
Baie de Somme (France)	Modélisation	Coque	85	424	5,0	GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 2004
Oosterschelde (Pays-Bas)	Empirique et modélisation	Coque	146	366	2,5	RAPPOLDT <i>et al.</i> , 2003
The Wash (Angleterre)	Modélisation	Coque	102	256	2,5	GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 2004
Mer des Wadden (Pays-Bas)	Modélisation	Coque	159	488	3,1	RAPPOLDT <i>et al.</i> , 2003
Burry Inlet (Pays de Galles)	Modélisation	Coques communes et Moules communes	100	566	5,7	GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 2004
Burry Inlet 2004 (Pays de Galles)	Modélisation	Coques communes et Moules communes	54	134	2,5	STILLMAN <i>et al.</i> , 2010
Burry Inlet 2005 (Pays de Galles)	Modélisation	Coques communes et Moules communes	54	122	2,3	STILLMAN <i>et al.</i> , 2010
Burry Inlet 2006 (Pays de Galles)	Modélisation	Coques communes et Moules communes	54	232	4,3	STILLMAN <i>et al.</i> , 2010
Burry Inlet 2007 (Pays de Galles)	Modélisation	Coques communes et Moules communes	54	232	4,3	STILLMAN <i>et al.</i> , 2010
Burry Inlet 2008 (Pays de Galles)	Modélisation	Coques communes et Moules communes	54	122	2,3	STILLMAN <i>et al.</i> , 2010
Burry Inlet 2009 (Pays de Galles)	Modélisation	Coques communes et Moules communes	54	110	2,0	STILLMAN <i>et al.</i> , 2010
Bangor Flats (Pays de Galles)	Modélisation	Moule	100	641	6,4	GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 2004
Estuaire de l'Exe (Angleterre)	Empirique et modélisation	Moule	100	783	7,8	GOSS-CUSTARD <i>et al.</i> , 2004
The Wash (Angleterre)	Empirique et modélisation	Coques communes et Moules communes	9	40	4,4	STILLMAN <i>et al.</i> , 2003 ; 2021

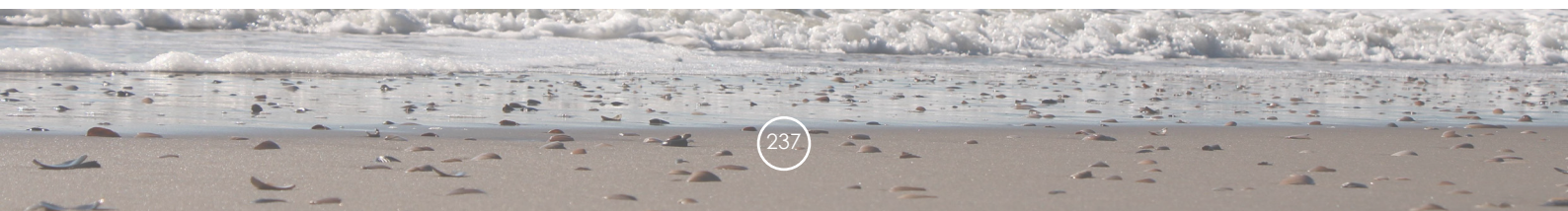




**Figure 143** Relation entre besoins physiologiques et besoins écologiques. (a) : quantité de ressources alimentaires nécessaires selon l'effectif d'oiseaux. Le besoin écologique équivaut à 3,3 fois le besoin physiologique si le site est surtout riche en Coques communes ou d'un mélange de Coques communes et de Moules communes. Il est de 7,1 fois le besoin physiologique si le site est surtout dominé par des Moules communes qui sont plus agrégées, ce qui fait que plus d'oiseaux sont exclus de l'accès aux ressources alimentaires (Extrait de STILLMAN, 2015).



**Figure 144** Représentation de la mortalité, exprimée en pourcentage d'oiseaux disparaissant en fonction de la quantité de ressources alimentaires présentes sur les différents sites au début de l'hiver. Les résultats ont été obtenus par des modèles individus-centrés dans cinq zones d'exploitation des bivalves, classées en fonction de la contribution des Moules communes à la biomasse totale des bivalves. La biomasse requise pour qu'un oiseau survive l'hiver en bonne condition est montrée par la ligne verticale en pointillés. La zone ombrée horizontale représente l'objectif de conservation pour une mortalité hivernale maximale de 2 %, d'après STILLMAN (2015).





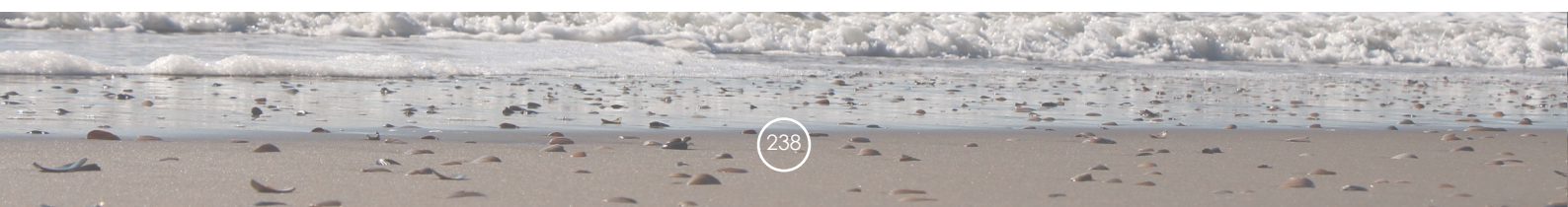
## IX.6. Impact des pêcheries mécaniques

Depuis le milieu des années 1990, les modèles fondés sur les individus ont été développés pour prendre en compte ces facteurs lorsqu'il faut prédire la quantité de ressources dont une population d'oiseaux a besoin pour survivre l'hiver. Les Huîtriers pie norvégiens sont ainsi affectés par la surexploitation des ressources en mer des Wadden (PIERSMA *et al.*, 2001 ; ATKINSON *et al.*, 2003 ; VAN ROOMEN *et al.*, 2012 ; BLEW et SÜDBECK, 2005) où leurs effectifs hivernants ont été divisés par deux (MELTOFTE *et al.*, 2006). Une modélisation du système estuarien de Poole Harbour (DURELL *et al.*, 2006 ; BOWGEN *et al.*, 2015) sur les effectifs en automne et en hiver a montré que le déclin des effectifs le plus marqué est noté quand les changements de régime du site réduisent l'abondance des invertébrés les plus grands et que les oiseaux ne sont pas capables de compenser ce manque en se nourrissant d'autres proies.

Dans le Wash, au cours des années 1990, la forte mortalité et le faible recrutement ont réduit les stocks de Coques communes et de Moules communes, entraînant la diminution des effectifs d'Huîtriers pie (ATKINSON *et al.*, 2010). La modélisation, fondée sur les estimations de survie et de recrutement, a montré que la disponibilité moindre en Coques communes et en Moules communes était associée à des modifications du taux de survie de l'Huîtrier pie entre 1970 et 1998. La condition pour garantir une faible mortalité des Huîtriers pie est de s'assurer que les stocks de Moules communes restent importants les années de faible disponibilité en Coques communes (ATKINSON *et al.*, 2003). ATKINSON *et al.* (2003, 2010) ont établi le lien entre la mortalité massive d'Huîtriers pie et les stocks très bas de Coques communes et de Moules communes sur ce site et ont avancé que le faible effectif de jeunes oiseaux pouvait être lié à l'absence de ressources. La faible abondance des proies principales explique aussi l'augmentation du pourcentage d'annélides dans le régime alimen-

taire des oiseaux (ATKINSON *et al.*, 2010).

Dans le Westerschelde, aux Pays-Bas, la collecte mécanique des Coques communes est responsable d'une diminution de 30 % des possibilités d'accueil des oiseaux (RAPPOLDT et ENS, 2006). Dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden, la pénurie alimentaire qui en a résulté a conduit à une mortalité massive des oiseaux lors des hivers rigoureux (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; VAN DE POL *et al.*, 2010a), mais une telle mortalité peut également survenir au cours d'hivers normaux en cas de pénurie sans qu'il y ait de migration, indiquant que les Huîtriers pie ne sont pas flexibles face à des conditions alimentaires adverses (ATKINSON *et al.*, 2003). Pour ces derniers auteurs, les pratiques de pêche qui réduisent la quantité de coquillages sans impacter la surface de leurs bancs ont un impact mesuré sur les populations d'oiseaux dans la mesure où elles n'aggravent pas les conditions d'interférence, c'est-à-dire les relations intraspécifiques, entre les oiseaux.







## IX.7. La capacité d'accueil au cours d'une saison d'hivernage

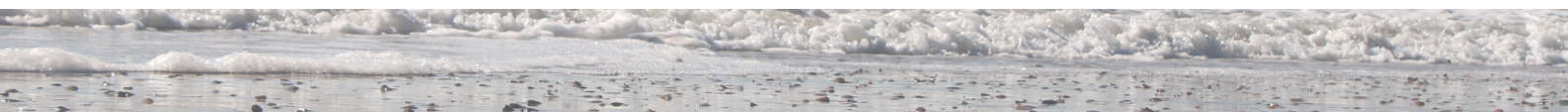


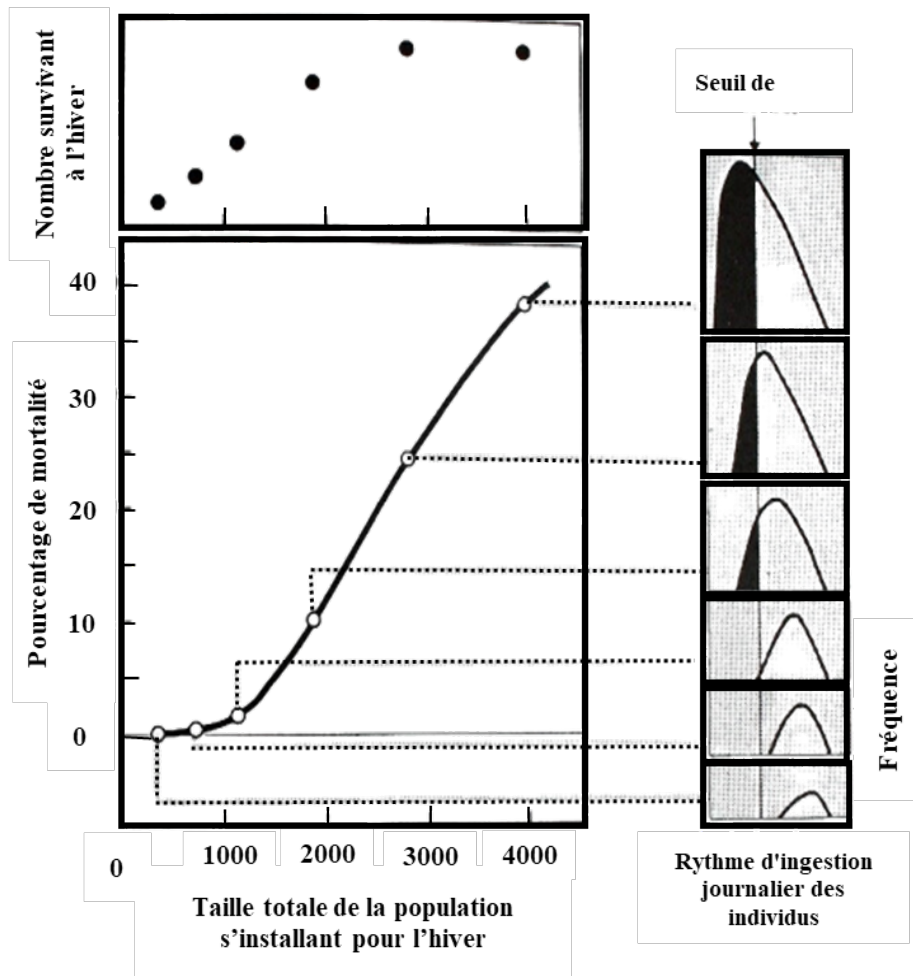
En pratique, la plus grande partie de la discussion sur les interactions entre la pêche à pied et les Huîtres pie repose sur la notion de capacité d'accueil. Une question fréquente est : est-ce que la pêche à pied réduit significativement la capacité d'accueil d'un site pour les limicoles ? Il s'agit d'une question trompeusement simple qui, en pratique, nécessite une recherche spécifique, notamment parce que les scientifiques peuvent définir et mesurer cette capacité de différentes manières (GOSS-CUSTARD, 1993). La notion survit à cette incertitude conceptuelle parce qu'elle englobe une idée simple, de bon sens, que les ressources sont limitées et doivent établir une limite supérieure aux effectifs de limicoles qui peuvent être accueillis par une zone pendant toute la saison de non reproduction (GOSS-CUSTARD, 1993).

Le concept de capacité d'accueil tel qu'il est appliqué aux limicoles au cours de la saison de non-reproduction repose sur l'idée suivante : Etant donné que les ressources disponibles pour accueillir les oiseaux sur un site ne sont pas infinies, il doit y avoir une limite aux effectifs que ce site peut accueillir de l'automne au printemps. Le mécanisme qui permet d'atteindre la capacité d'accueil est la compétition entre les oiseaux : quand le nombre d'oiseaux arrivant à l'automne augmente, la compétition entre eux s'intensifie graduellement jusqu'à un point à partir duquel aucun nouvel oiseau ne peut être accueilli. L'augmentation potentielle des effectifs est contrainte par la faim ou l'émigration due à la combinaison de deux mécanismes de compétition connus chez les limicoles : l'interférence et

la déplétion (épuisement de la ressource).

La définition la plus stricte de la capacité d'accueil est « un oiseau arrive, un oiseau part » (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1993b ; GOSS-CUSTARD et WEST, 1997). Pour tout nouvel oiseau qui arrive, un oiseau déjà présent doit partir ou mourir de faim car il ne peut pas plus longtemps obtenir les ressources alimentaires dont il a besoin pour survivre (figure 145). Une analogie peut être faite avec un parking : une fois que toutes les places sont occupées, aucune voiture ne peut se garer et toutes celles qui sont en dehors doivent trouver une place ailleurs.





**Figure 145** Représentation de la mortalité densité-dépendante et/ou de l'émigration chez l'Huîtrier pie et la mesure « un oiseau arrive, un oiseau part » de la capacité d'accueil pour les ressources trophiques (pris de GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996b). Les résultats sur les panneaux de gauche sont obtenus à partir des histogrammes présentés sur le panneau de droite dans lequel le nombre d'Huîtriers pie arrivant dans l'estuaire à l'automne est variable. La période hivernale va du 1er septembre au 31 mars quand la plupart des adultes partent vers leurs zones de reproduction. La ligne verticale dans le panneau de droite montre la consommation quotidienne moyenne qu'un oiseau doit atteindre pour survivre dans de bonnes conditions corporelles pendant toute la période considérée. Les individus varient dans leur efficacité alimentaire et leur aptitude à entrer en compétition avec leurs congénères. Le panneau de droite montre également les distributions de fréquence à différentes tailles de population de la consommation quotidienne moyenne atteinte par tous les individus dans la population. Dans la partie la plus basse du panneau de droite, par exemple, très peu d'Huîtriers pie arrivent dans l'estuaire, l'histogramme est petit en conséquence. Il y a trop peu d'oiseaux pour que la compétition les affecte. Même les plus faibles compétiteurs peuvent trouver une zone alimentaire, ce qui permet à tous d'acquérir leurs besoins en nourriture sans interférence par des compétiteurs dominants et l'épuisement des proies par les oiseaux est trop faible pour affecter leur rythme d'ingestion. Quand la taille de la population augmente sur le panneau de droite au-dessus, la compétition liée à l'interférence et à l'épuisement des ressources s'intensifie. En conséquence, la consommation quotidienne d'une proportion croissante de la population n'atteint pas la quantité de ressources quotidiennes requises pour survivre, et les individus commencent à mourir de faim ou à émigrer. Quand la population augmente encore, l'histogramme de fréquence se gonfle vers la gauche. Ce gonflement traduit le fait que, tandis que les taux de consommation quotidienne des compétiteurs les plus aptes ne sont pas affectés par l'augmentation du nombre de compétiteurs, ceux des moins bons compétiteurs, de plus en plus nombreux, sont réduits. La consommation quotidienne d'une proportion croissante d'oiseaux tombe en dessous d'un taux minimum nécessaire pour échapper à la faim. De ce fait, la proportion d'oiseaux qui meurent de faim augmente quand la taille de la population augmente et la faim est densité-dépendante (en haut du panneau à gauche). Si le nombre d'oiseaux arrivant à l'automne est suffisamment élevé, un point peut être atteint à partir duquel pour chaque oiseau supplémentaire qui arrive, un oiseau doit mourir de faim ou quitter le site, et les effectifs atteignent une asymptote (haut du panneau).





La **figure 145** montre que le concept de capacité d'accueil « un oiseau arrive, un oiseau part » est peu susceptible d'être atteint par les Huîtres pie car les taux de mortalité sont normalement très inférieurs aux 25-40 % qui seraient nécessaires pour que cela se produise (**chapitre VI**). Si le taux de mortalité était aussi élevé, la taille de l'ensemble de la population, de même que celle de la population locale, décroîtraient jusqu'à un point à partir duquel il n'y aurait plus assez d'oiseaux disponibles pour que cette notion de capacité d'accueil ait un sens (GOSS-CUSTARD, 1993).

Si le concept de capacité d'accueil « un oiseau arrive, un oiseau part » s'appliquait au moment où les oiseaux arrivent en fin d'été, il faudrait que tout oiseau excédentaire à la capacité de la zone émigre immédiatement ou au plus tard pendant l'automne, c'est-à-dire que l'émigration devrait être parfaitement compensatoire : en termes de facteur  $k$ , la pente de la relation entre le logarithme du nombre d'oiseaux émigrant et le nombre tentant de s'implanter sur la zone devrait être 1 (GOSS-CUSTARD, 1981 ; 1993). Bien que cela puisse parfois se produire là où les territoires de reproduction font l'objet d'une forte compétition au printemps (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996a), il serait hautement spéculatif de considérer que cela se produit, et encore moins que cela se produit chez les Huîtres pie s'installant sur leurs zones d'hivernage.

Ici nous utilisons la définition très simple et facile à comprendre de la capacité d'accueil. Nous la définissons comme le nombre d'Huîtres pie en hiver que les ressources alimentaires peuvent permettre d'accueillir. L'accueil signifie que la mortalité normalement basse au cours de la saison de non-reproduction est maintenue et que les survivants ont une condition corporelle normale avant leur départ pour les zones de reproduction. Si le taux de mortalité normal et la condition corporelle des oiseaux sont maintenus après la pêche à pied, la taille de la population ne devrait pas être affectée.

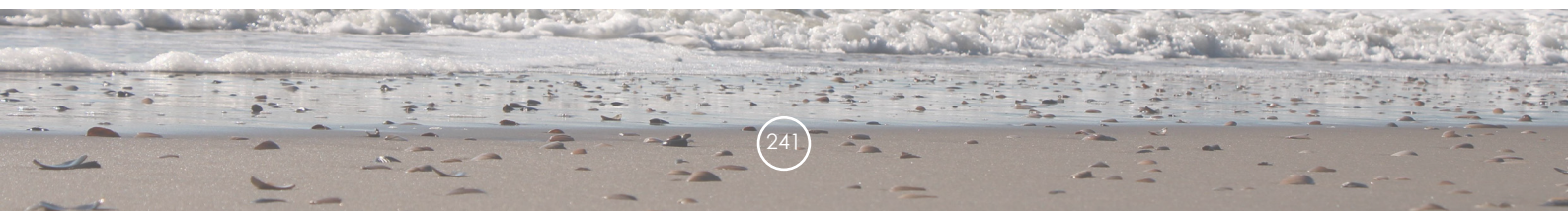
Une expression typique sur la capacité d'accueil d'une zone de non reproduction pourrait donc être : « cette zone peut accueillir jusqu'à N Huîtres pie au cours de la saison de non reproduction ». Nous appelons cette mesure la capacité de charge « intra-hivernale » pour souligner qu'elle se réfère à

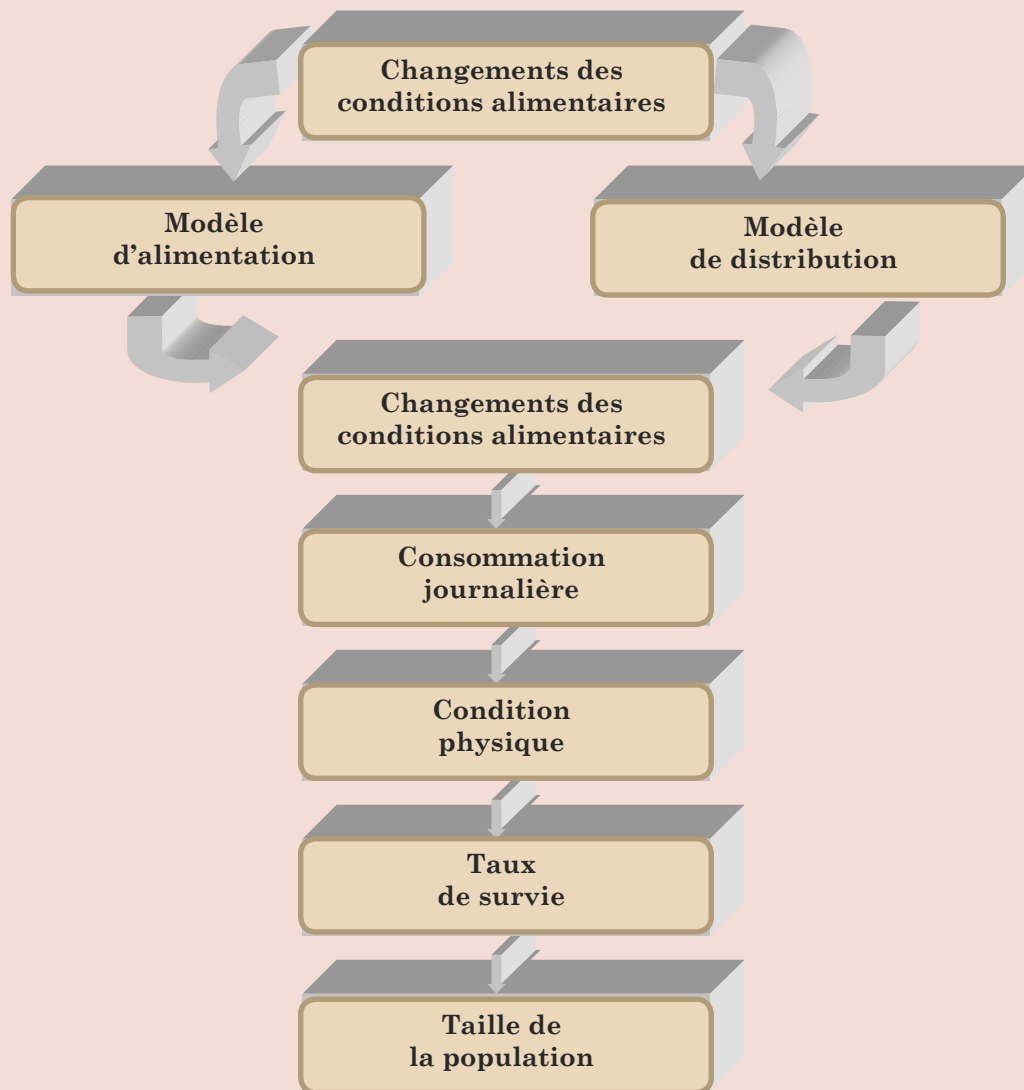
une seule saison sans reproduction.

### **La modélisation, un outil pour mieux appréhender les relations de l'Huître pie et de ses proies**

Bien que la capacité d'accueil définie de cette manière ait pu parfois être mesurée dans la nature (STILLMAN *et al.*, 2003 ; ENS *et al.*, 2004b), elle est le plus souvent définie en utilisant la modélisation fondée sur le comportement individuel des oiseaux, et particulièrement la version du modèle MORPH décrit en détail par STILLMAN (2008), voir également **figure 146**. Dans les grandes lignes, ce modèle représente des oiseaux qui utilisent des règles de décision d'optimisation pour décider comment satisfaire rapidement leurs besoins énergétiques quotidiens qui, dans le modèle et dans la réalité, dépendent de la température ambiante. Les individus varient dans leur aptitude compétitive et chaque oiseau prend en considération les décisions prises par les compétiteurs en décidant quand (par exemple la nuit et le jour), où (par exemple sur quel gisement de coquillages) et quelle proie capturer (par exemple Coques communes, Moules communes ou espèces proies alternatives). Il s'agit donc d'une théorie du jeu (SUTHERLAND, 1992). Parce que les coquillages leur sont particulièrement rentables (ZWARTS *et al.*, 1996f), les Huîtres pie hivernants tentent d'abord de satisfaire leurs besoins avec des coquillages seuls, mais, s'ils échouent, ils consomment d'autres invertébrés intertidaux ou des proies terrestres, telles que les vers de terre Lumbricidae.

Cette approche de modélisation fondée sur les individus a été pour la première fois développée et testée sur une population d'Huîtres pie hivernant dans l'estuaire de l'Exe et qui consomment des bivalves principalement des Moules communes et, dans une moindre mesure, des Coques communes et des Scrobiculaires dans la zone intertidale et des vers de terre dans les champs à marée haute.





**Figure 146** Principes opérationnels d'un modèle prédictif des effets des variations hivernales du benthos sur les conditions physiques des Huîtres pie et sur le devenir de leur population (d'après STILLMAN *et al.*, 2000b).

Une des premières versions a été proposée par GOSS-CUSTARD *et al.* (1994). La modélisation a ensuite concerné les besoins en Coques communes des Huîtres pie (WEST, 2009 ; 2010 ; 2011 ; 2012 ; WEST *et al.*, 2003 ; STILLMAN et WOOD, 2013a ; b ; c ; GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2020a) et les besoins des oiseaux pour survivre en hiver (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2004 ; STILLMAN, 2003 ; 2008 ; 2015 ; STILLMAN et GOSS-CUSTARD, 2010 ; STILLMAN *et al.*, 2010 ; 2015 ; WEST *et al.*, 2005 ; 2007 ; 2011). STILLMAN *et al.* (2000b ; 2001) décrivent le modèle en détail et STILLMAN *et al.* (2000) effectuent une analyse de sa sensibilité.

Le modèle sur les Huîtres pie de l'estuaire de

l'estuaire de l'Exe est décrit ici plus en détail. Les zones alimentaires intertidales découvertes à marée basse sont divisées en dix zones de différentes qualités en fonction de la densité numérique, de la distribution de taille et du contenu en chair des Moules communes, la proie principale des Huîtres pie dans le modèle. Chaque individu est classé selon son âge et sa méthode d'ouverture des Moules communes. Au cours de chaque itération quotidienne pendant la période s'étendant du 15 septembre au 15 mars, chaque individu décide sur quelle zone il va s'alimenter au cours de la période de marée basse, de jour et de nuit. Son choix d'une zone alimentaire est fait sur la base de la zone dont il pourra extraire le rythme d'ingestion le plus élevé





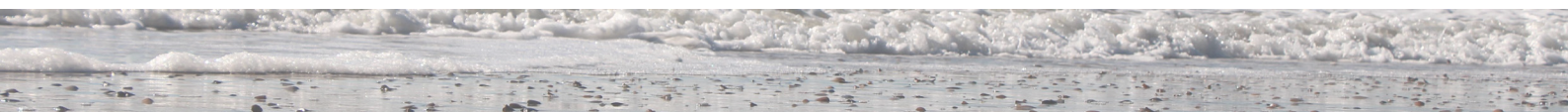
à partir de la consommation de Moules communes. Afin de choisir une zone, chaque oiseau du modèle doit d'abord estimer son rythme d'ingestion potentiel sur chaque zone, qui est calculé par le modèle en deux étapes. D'abord, le rythme d'ingestion d'un oiseau moyen qui n'est pas soumis à la compétition par interférence est calculé avec les densités, les tailles et l'énergie contenue dans chaque proie en utilisant un sous-modèle sur le choix de proies qui maximisent le rythme d'ingestion (**chapitre II**).

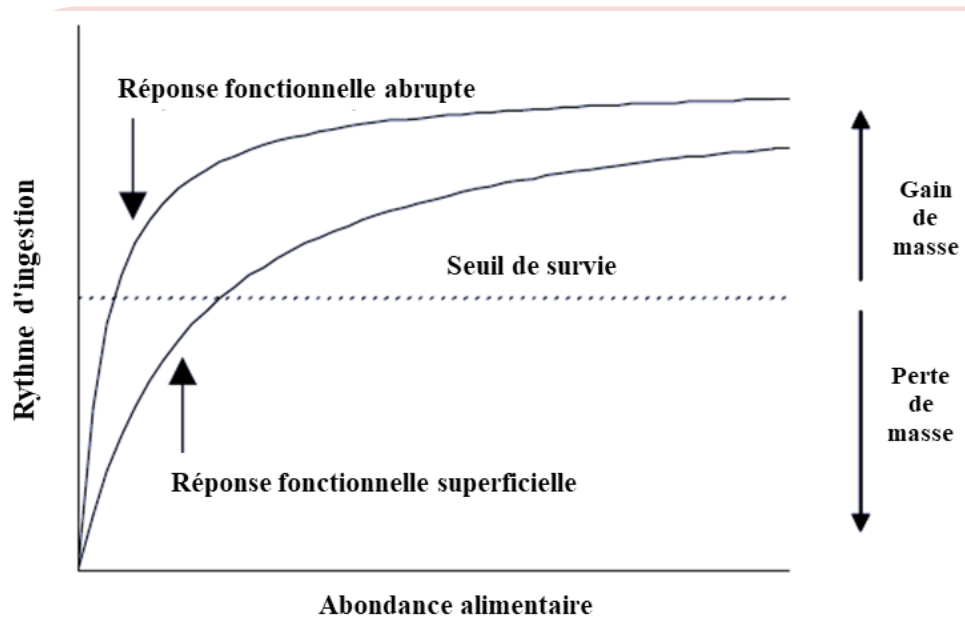
Le rythme d'ingestion d'un Huîtrier pie dans chaque zone est ensuite multiplié par chaque efficacité alimentaire individuelle pour calculer le potentiel, ou la base limite, du rythme d'ingestion qu'un individu peut atteindre dans chaque zone ; il s'agit du rythme d'ingestion individuel libre d'interférence pour chaque zone. Puis le modèle calcule, toujours pour chaque individu dans chaque zone, de combien le rythme d'ingestion de base serait réduit par l'interférence liée à la compétition dans chaque zone. Comme cela est décrit au **chapitre V**, ceci dépend à la fois de la densité d'oiseaux dans la zone et de la sensibilité de chaque oiseau à l'interférence, qui, à son tour, dépend :

- (i) de la période du cycle tidal, car une zone de Moules communes change quand la mer monte et descend ;
- (ii) de la dominance sociale de chaque oiseau par rapport à celle des autres oiseaux se nourrissant dans la même parcelle au même moment.

Le calcul détermine de combien le rythme d'ingestion de base, sans interférence, de chaque oiseau est réduit par la compétition par interférence auquel il est sujet dans chaque parcelle à chaque stade de la marée basse. De ces calculs et pour un pas de temps donné, chaque oiseau du modèle connaît le rythme d'ingestion qu'il devrait obtenir

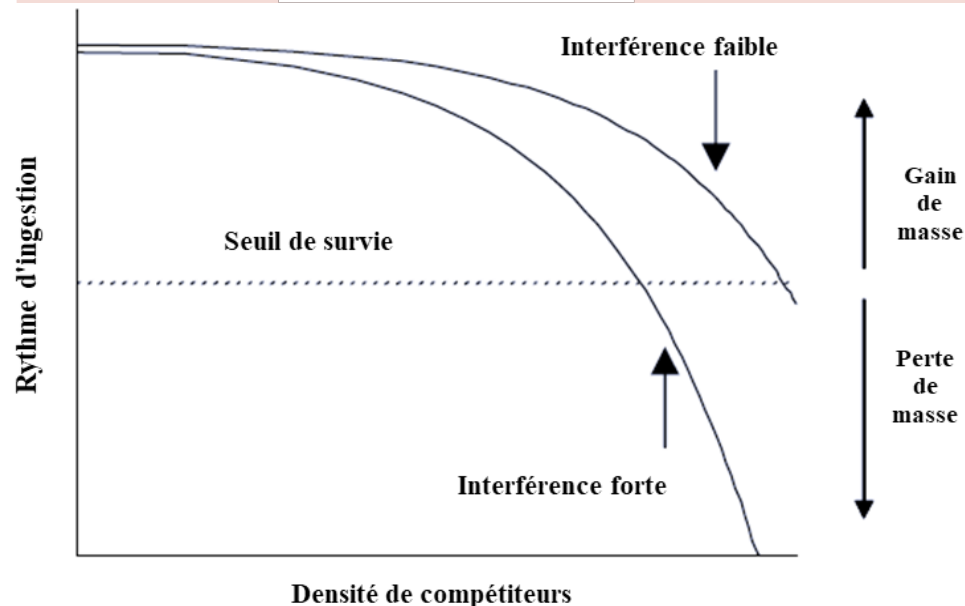
sur chacune des dix parcelles et s'alimente pendant un pas de temps sur celle qui lui fournit son rythme d'ingestion le plus élevé. Le modèle est donc une application de la théorie des jeux car les choix du lieu d'alimentation de chaque individu sont affectés par les choix des autres oiseaux dans une population estimée ici à 1 550 individus. Bien que tous les oiseaux prennent leurs décisions en utilisant le même principe, le rythme d'ingestion maximisé, la décision réelle de savoir où un oiseau devrait s'alimenter diffère selon les individus. Le processus est répété au début de chacun des plusieurs milliers de pas de temps continus pendant la saison de non-reproduction. Le taux de survie et le gain de masse sont déterminés par l'équilibre entre les taux de dépenses énergétiques quotidiens et la consommation d'énergie. La dépense énergétique dépend des coûts du métabolisme de base et de tout autre coût lié à la thermorégulation à basses températures. La consommation d'énergie dépend non seulement du rythme d'ingestion pendant la période d'alimentation mais également du temps disponible pour l'alimentation de jour et de nuit, les deux variant au cours d'un cycle de marée et au cours de la saison de non reproduction. Quand la consommation énergétique quotidienne excède la dépense énergétique quotidienne, les individus stockent le gain d'énergie (avec une estimation de l'efficacité obtenue dans la littérature) à moins qu'ils aient déjà atteint la limite de leurs capacités physiologiques de réserve saisonnière. Quand la dépense énergétique quotidienne excède la consommation quotidienne, l'oiseau pompe sur ses réserves énergétiques. Si les réserves tombent à zéro, l'oiseau meurt, la seule source de mortalité dans le modèle. L'idée de base de l'interaction entre les différences entre les individus dans l'efficacité alimentaire et la sensibilité aux interférences en lien avec leurs besoins énergétiques est illustrée sur la **figure 147**.





**Figure 147**

Graphique du haut : Comment la compétition alimentaire par interférence est incorporée dans le modèle (STILLMAN *et al.*, 2004). Les oiseaux doivent maintenir un seuil d'apport pour survivre ; si leur apport dépasse ce seuil, ils peuvent gagner de la masse, mais si leur apport est inférieur au seuil, ils perdent de la masse et mourront finalement de faim. L'épuisement de la ressource se produit lorsque la densité des proies est réduite par l'alimentation des oiseaux. La forme de la réponse fonctionnelle détermine comment l'épuisement de la ressource affecte le rythme d'ingestion et donc les taux de gain de masse et de survie (une réponse fonctionnelle abrupte signifie que les oiseaux peuvent survivre à des densités de proies plus faibles).



Graphique du bas : L'interférence se produit par le biais d'interactions concurrentielles directes ou indirectes. La forme de la fonction d'interférence détermine comment la densité des compétiteurs affecte le rythme d'ingestion et donc les taux de gain de masse et de survie (une faible interférence signifie que les oiseaux peuvent survivre à des densités de compétiteurs plus élevées). Les formes de la réponse fonctionnelle et de la fonction d'interférence peuvent varier entre les différentes espèces ou entre les individus de la même espèce (STILLMAN *et al.*, 2004).

Comme dans la réalité, si un oiseau ne parvient pas à couvrir ses besoins alimentaires en consommant des Moules communes quand les gisements sont découverts par la marée, il peut compléter son alimentation en se nourrissant sur les gisements de Coques communes et de Moules communes du haut estran ou sur les vers de terre dans les prairies à marée haute quand les vasières intertidales sont couvertes par la marée.

À la fin de chaque période de 24 h, la biomasse totale consommée par tous les oiseaux dans chaque parcelle est cumulée et soustraite de la biomasse qui était présente au début du jour. De ce fait,

l'épuisement de la principale ressource pour les oiseaux, les Moules communes, est calculé sur une base quotidienne. Les réductions de biomasse des proies relatives à d'autres causes, telles que la diminution tout au long de l'hiver de la masse individuelle des proies et la mortalité liée aux tempêtes ou à la pêche, si elle existe, sont également incluses. De ce fait, les individus du modèle peuvent réagir aux changements dans la distribution de leurs principales sources alimentaires en changeant de zones d'alimentation au cours de l'hiver quand les quantités relatives de ressources dans les parcelles sont modifiées. Comme l'estuaire de l'Exe est un territoire peu étendu, le modèle assume qu'il n'y a ni



perte de temps ni d'énergie par les oiseaux quand ils se déplacent d'une parcelle à une autre.

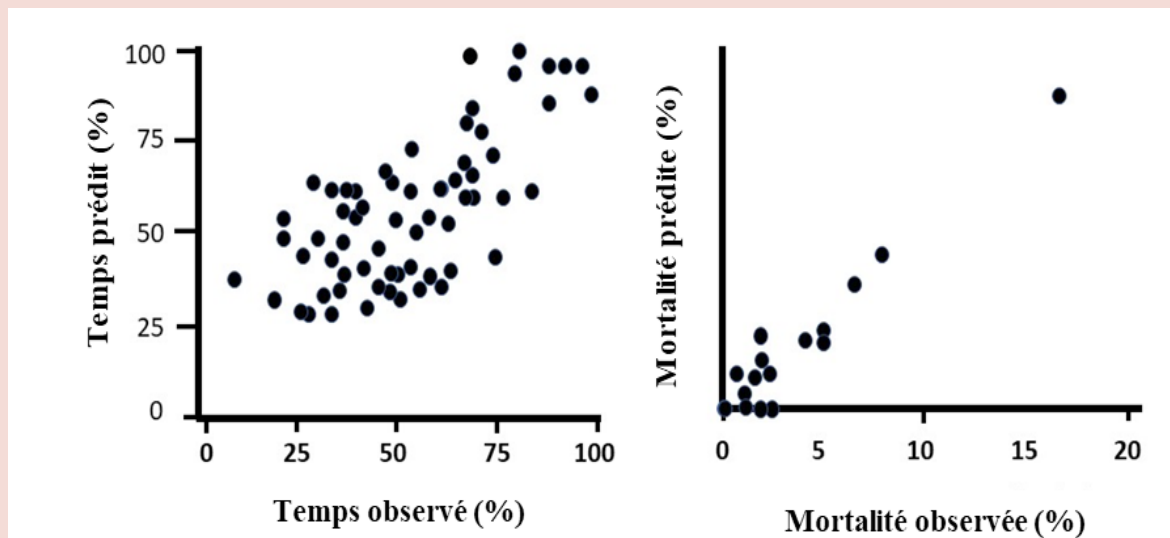
Le modèle construit sur le couple Huîtrier pie-Moules communes dans l'estuaire de l'Exe a été testé en comparant ses prédictions pour le taux de mortalité des adultes et des subadultes au cours d'un nombre donné d'années quand la taille de la population était substantiellement plus élevée que ce qu'elle était au cours des années pendant lesquelles le modèle a été paramétré (STILLMAN *et al.*, 2000). Le modèle prédit avec succès l'augmentation densité dépendante de la mortalité mais aussi :

- (i) le nombre de minutes que les oiseaux consacrent à s'alimenter au cours de la journée et de la nuit ;
- (ii) le stade de la saison de non-reproduction à partir duquel les oiseaux commencent à s'alimenter au début et à la fin de la marée basse sur les vasières du haut-schorre des gisements de Moules communes et sur les champs au cours de la marée haute ;
- (iii) la proportion de Moules communes présentes en septembre qui sont prises par les Huîtriers pie au cours de la saison de non reproduction ;

(iv) le stade de la saison de non reproduction auquel les oiseaux commencent à mourir de faim. Il est important de comprendre que le modèle ne fait pas d'hypothèse sur la capacité d'accueil et ne permet pas de dire si la mortalité est densité dépendante ou non. Ce sont des propriétés émergentes du modèle et non une partie de sa construction.

Le modèle peut prédire l'effet d'une large gamme de changements environnementaux sur le taux de survie de la population et sur la condition corporelle des oiseaux à la fin de l'hiver.

MORPH est également appliqué à une grande variété de problèmes et d'espèces en plus de l'Huîtrier pie et ses deux plus importantes prédictions ont été extensivement testées, et avec un succès raisonnable dans la plupart des cas (Figure 148). Il existe relativement peu de tests sur la mort provoquée par la faim au cours de la saison de non reproduction parce que le temps d'alimentation a été moins souvent mesuré pendant cette période que celui au cours de la période de marée basse. La quantité de temps consacrée à l'alimentation caractérise l'effort que fait un oiseau pour acquérir l'énergie nécessaire chaque jour. La concordance entre la prédiction et l'observation dans les deux types de mesures est encourageante.

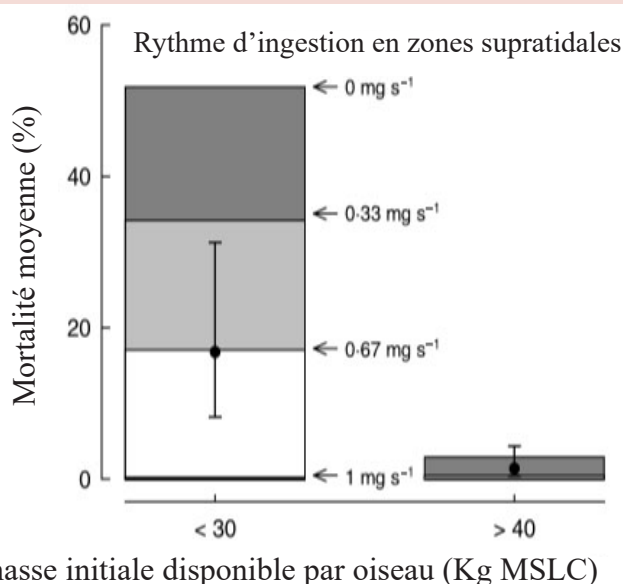


**Figure 148** Tests de terrain des prédictions du modèle MORPH pour le temps passé à rechercher la nourriture pendant une période de marée basse (gauche) et relatif à la mortalité de l'Huîtrier pie due à la faim au cours de l'hiver (1er septembre - 31 mars). Les espèces incluses dans les données sur le temps de recherche alimentaire sont l'Huîtrier pie, l'Huîtrier pie à long bec, le Bécasseau minute, le Bécasseau sanderling, le Bécasseau variable, le Courlis cendré, le Grand Gravelot, le Tourne-pierre à collier, le Bécasseau maubèche, le Pluvier argenté, la Barge rousse, la Barge à queue noire, l'Avocette élégante, le Tadorne de Belon, le Cygne muet, la Bernache cravant et l'Oie à bec court. Les tests ont été menés dans différents pays d'Europe et d'Amérique, d'après BROWN et STILLMAN (2021).

Pour estimer la capacité d'accueil au cours d'une seule période hivernale, il est nécessaire de sélectionner un taux de mortalité comme un objectif que les règles de conservation doivent tenter de maintenir. Ce taux correspond à la mortalité naturelle ou normale des Huîtres pie au cours de l'hiver en l'absence de rigueurs météorologiques et de privation de ressources liée à des changements anthropiques dans l'environnement alimentaire qui régule la population et maintient sa stabilité. Le taux de mortalité retenu dans le modèle est celui des oiseaux adultes plutôt que celui des subadultes car la taille de la population d'Huîtres pie semble plus sensible à cette classe dominante au plan numérique dans le Wash (ATKINSON *et al.*, 2003), aux Pays-Bas (OOSTERBEEK *et al.*, 2006) et plus généralement en Europe (KLOK *et al.*, 2009). Les simulations de la version MORPH « Burry Inlet 2000-01 » suggèrent, cependant, que les besoins écologiques des Huîtres pie immatures et juvéniles pourraient être très similaires à ceux des adultes, et peut-être même légèrement inférieurs (STILLMAN *et al.*, 2021). Par conséquent, cela ne fera peut-être aucune différence si des recherches futures révèlent qu'il serait plus approprié d'utiliser de jeunes oiseaux plutôt que des adultes lors de l'estimation de la capacité d'accueil.

Selon le **chapitre VI**, la mortalité hivernale normale de l'Huître pie sur la période allant du 1<sup>er</sup> septembre au 31 mars est environ de 2 %. En conséquence, on définit ici la capacité d'accueil d'une zone d'hivernage comme celle de la population pour laquelle le taux de mortalité hivernale densité-dépendante des adultes est 2 %. Ceci est dénommé « capacité d'accueil à 2 % » (2 % CC, correspondant aux deux lettres de l'expression anglaise *Carrying Capacity*).

Une autre application de la modélisation fondée sur des individus dans le Wash a montré que les faibles valeurs du rythme d'ingestion ne diminuent pas l'importance de l'alimentation sur les zones hautes de l'estran (**figure 149**). La capacité à se nourrir sur les zones supratidales est clairement importante pour la survie. La raison semble être que même quand les rythmes d'ingestion qui y sont obtenus sont faibles par rapport à la valeur habituelle supérieure à 2 mg/s sur l'estran, la recherche alimentaire en zone supratidale augmente le temps disponible pendant lequel les oiseaux peuvent s'alimenter (GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2020a ; 2022).



**Figure 149** Le taux de mortalité des Huîtres pie consommateurs de bivalves dans le Wash tel que prédit par le modèle MORPH en hiver quand les proies sont abondantes (> 40 kg MSLC par Huître pie) et rares (<30 kg MSLC par Huître pie) en lien avec le rythme d'ingestion attendu des oiseaux sur les zones supratidales. Quand les bivalves sont abondants, le rythme d'ingestion sur les zones supratidales a peu d'effet sur la mortalité prédite, qui est toujours faible. Lors des hivers caractérisés par une faible quantité de bivalves, avec impossibilité de se nourrir sur les zones supratidales, le taux prédit de mortalité est supérieur à 50 %. Le taux prédit diminue quand le rythme d'ingestion supposé augmente et est égal à 0 % lorsque les oiseaux peuvent consommer 1 mg MSLC/s sur les zones supratidales à marée haute (GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2020a).





## IX.8. La capacité d'accueil d'un site pour les Huîtres pie consommateurs de Coques communes ou de Moules communes au cours d'une saison de non reproduction



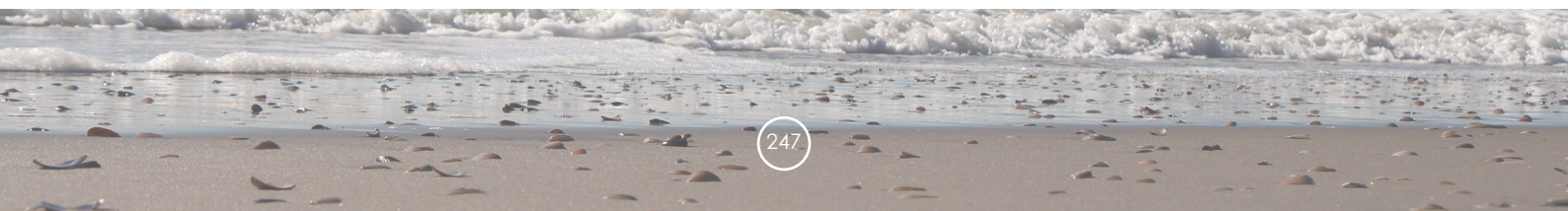
Considérons une population hivernante de N Huîtres pie adultes qui ne consomment que des Coques communes d'une taille minimale supérieure à 20 mm. Le stock initial au 1<sup>er</sup> septembre est 758 tonnes MSLC. La collecte manuelle par des pêcheurs se déroule en été avant l'arrivée des oiseaux. La question que les gestionnaires de la pêche doivent se poser est : combien de ces 758 tonnes qui restent au 1<sup>er</sup> septembre pourraient être collectées par les pêcheurs au cours de l'automne et de l'hiver sans que plus de 2 % des Huîtres pie adultes meurent de faim à un certain moment au cours de l'hiver ?

On trouve une réponse à cette question en déroulant une série de simulations avec MORPH. Dans ces simulations, le stock initial de Coques communes présent le 1<sup>er</sup> septembre d'une année particulière est multiplié par une série de fractions pour identifier celle qui coïncide avec un taux de mortalité de 2 %. Dans l'exemple de la **figure 149**, la fraction estimée à 2 % de mortalité est 0,2081 pour la population de 12 343 oiseaux qui passent la saison de non reproduction 2000-2001 dans le site modélisé, le Burry Inlet. Ceci signifie qu'après la pêche 158 des 758 tonnes initiales ( $0,2081 \times 758$ ) devront avoir été laissées sur le site si N oiseaux adultes doivent y séjourner l'hiver avec un taux de mortalité de 2 %. Cette quantité est appelée le « besoin écologique 2 % » de la population. En théorie, les pêcheurs de Coques communes pourraient donc collecter 600 (758-158) tonnes de masse sèche sans cendres à partir du stock existant le 1<sup>er</sup> septembre sans faire passer le taux de mortalité hivernale des oiseaux au-dessus de son niveau normal, indépendamment des conséquences possibles à long terme pour l'abondance des Coques communes à prendre en considération.

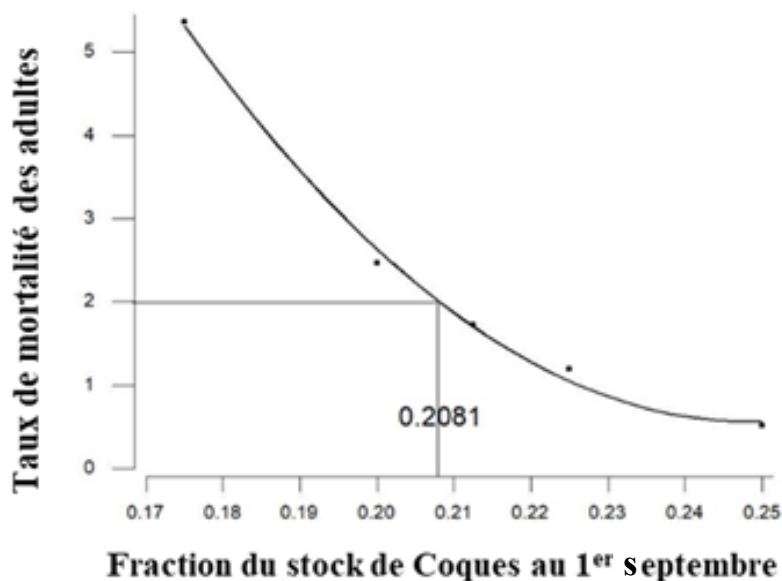
Comme certains des 2 % d'adultes promis à disparaître vont mourir d'autres causes que la faim, d'accidents par exemple, ce taux de 2 % est d'évi-

dence trop élevé pour servir de référence. Un taux plus bas aurait pu être utilisé, comme dans GOSS-CUSTARD *et al.* (2004). Néanmoins, ce choix pourrait constituer un excès de précaution non justifié parce que parmi les oiseaux affaiblis et morts de faim, certains peuvent avoir été victimes d'un prédateur ou d'une infestation parasitaire létale auxquels ils auraient échappé s'ils n'avaient pas été confrontés à un manque de ressources trophiques (*in* GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2022). Mais, en fait, les simulations avec MORPH faites pour la pêche des Coques communes dans le Burry Inlet en 2000-2001 montrent que les besoins écologiques sont plutôt peu affectés par le taux de mortalité retenu pour les définir : au-dessus de taux de 0,5 %, 1,0 % et 2 %, les besoins prédits diffèrent seulement de 10 % (STILLMAN *et al.*, 2021). En tout cas, les taux de mortalité ciblés inférieurs à 2 % peuvent facilement être utilisés, dépendants du taux qui est considéré comme approprié au moment souhaité et sur le site en question. Ici, nous utiliserons 2 % pour illustrer quelques résultats.

Un Huître pie lambda dans une population de 12 343 oiseaux séjournant dans un estuaire consomme au cours de l'hiver une quantité totale de 10,5 kg MSLC. Le besoin physiologique (P) de l'ensemble de la population est donc de 129 602 kg MSLC ( $12\ 343 \times 10,5$ ), ou 130 tonnes. Si les oiseaux satisfont à leurs besoins énergétiques à partir de Coques communes de taille commercialisable, et si la mortalité normale des adultes de 2 % est maintenue, le stock de Coques communes qui va rester après la récolte doit être 1,215 (158/130) fois la quantité qu'ils consomment réellement. Ce ratio entre la quantité de chair de Coques communes nécessaire pour conserver une mortalité de 2 % et la quantité que la population doit ingurgiter est le Multiplicateur écologique à 2 % (2 % EM). Il peut être calculé pour un seul Huître pie ou pour une population. Si nous connaissons la valeur de 2 % EM, les besoins en nourriture de n'importe



quel oiseau peuvent être calculés en multipliant les besoins physiologiques entre le 1<sup>er</sup> septembre et le 31 mars par la valeur de 2 % EM. Le 2 % CC de la zone est calculé en divisant la biomasse de Coques communes par le 2 % ER d'un seul Huître pie.



**Figure 150.** Comment le besoin écologique de 2 % relatif au stock de Coques communes qui doivent être laissées pour les Huîtres pie après la récolte, est calculé en utilisant le modèle MORPH. Chaque point montre le taux de mortalité prévu des adultes, chacun étant calculé sur dix simulations. Les lignes horizontale et verticale illustrent comment la fraction du stock initial qui garantit le maintien d'un taux de mortalité de 2 % est estimée par l'équation quadratique au-dessus de la figure, d'après STILLMAN *et al.* (2021).

Les simulations dans GOSS-CUSTARD *et al.* (2019b) montrent que 2 % EM de l'hiver est grandement relié au taux de chair perdu des Moules communes qui peut être aussi élevé que 50 % de septembre à mars dans l'estuaire de l'Exe (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1993a). Sans aucune diminution, le 2 % EM est 2,7, calculé dans le modèle, ce qui a été interprété comme la conséquence de la compétition par interférence entre les Huîtres consommant des Moules communes (STILLMAN *et al.*, 1996). La quantité de chair perdue par les Moules communes du fait de leur amaigrissement hivernal est plus importante que la totalité des pertes imputables aux diverses causes de mortalité, hors pêche et hors prédation dans la détermination du 2 % EM parce que :

- (i) il est 9 fois plus grand (STILLMAN *et al.*, 2000b) ;
- (ii) le rythme d'ingestion des Huîtres pie est plus affecté par le contenu en chair d'un coquillage individuel et plutôt peu par leur densité numérique (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2006b).

La haute valeur du multiplicateur écologique (EM), cependant, signifie que certains pêcheurs souffrent d'un nombre croissant de collectes réduites et donc de difficultés économiques. La mise en évidence du fait qu'une grande part des besoins écologiques (ER) calculés en septembre est due à la perte de chair des bivalves au cours de l'hiver conduit à deux suggestions sur la façon dont la pêche peut être augmentée sans accroître le taux de mortalité des Huîtres pie. Les bénéfiques possibles pour les pêcheries d'employer soit l'une ou les deux suggestions ont été explorés en utilisant le modèle de la pêche des Moules communes (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2017 ; 2019b).

Le multiplicateur écologique (EM) mesuré en septembre dans ce cas est 7,86. Ceci signifie qu'après la récolte faite avant septembre, on doit laisser environ 8 fois la quantité de bivalves réellement consommée par une population d'Huîtres pie au cours d'une saison de non reproduction.





## IX.9. Prélèvement maximum autorisé

Goss-Custard *et al.* (2019b) proposent deux méthodes par lesquelles le total autorisé des captures (TAC) pourrait être augmenté sans impact prévu sur les oiseaux. L'analyse de l'impact des pêcheries sur les quantités nécessaires pour qu'une population d'Huîtriers pie passe l'hiver avec une mortalité au plus égale à 2 % a été fondée sur le besoin écologique ER (voir, par exemple, Goss-Custard et Stillman, 2020a ; **tableau XLIV**). Il existe deux méthodes de calcul du prélèvement :

**(i)** Dans l'approche *roll-over* ou de renversement, le surplus de biomasse restant à la fin d'un mois donné est récolté au cours du mois suivant. Goss-Custard et Stillman (2020a) indiquent que dans cette approche, si 2 % de EM est égal à 7,86 en septembre, ceci signifie que presque 8 fois la quantité dont a besoin l'Huîtrier pie pour satisfaire ses besoins énergé-

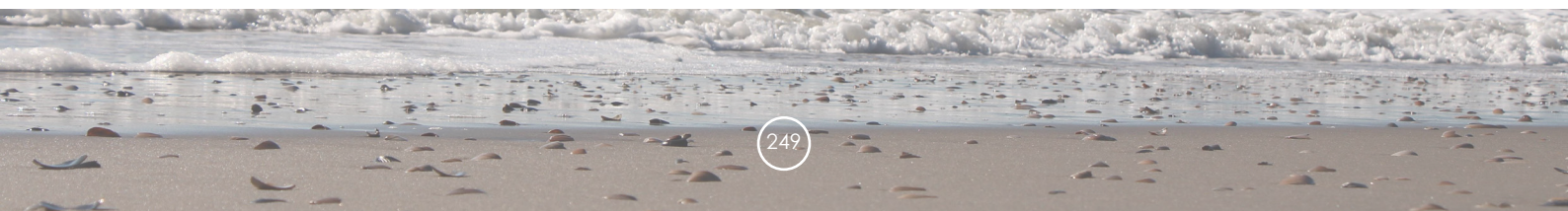
tiques en automne et en hiver doit rester non exploitée pour garantir une survie des oiseaux égale à 98 % jusqu'en mars. Le surplus peut donc être exploité et les auteurs considèrent que celui-ci peut être compris entre 35 et 50 % de la biomasse initiale.

**(ii)** Dans l'approche « *delayed start* » ou démarrage différé, le ratio EM n'est pas établi à l'automne mais au début de l'hiver, soit à la période à partir de laquelle les oiseaux commencent à mourir. Les deux approches peuvent être appliquées simultanément et peuvent permettre de collecter plus de Moules communes sans pour autant accroître la mortalité des Huîtriers pie. Le TAC peut ainsi passer de 5 à 35-45 % des Moules communes présentes en septembre quand les oiseaux arrivent (Goss-Custard *et al.*, 2019a).

**Tableau XLIV**

Multiplicateur écologique (2 % EM) pour les mois successifs de l'hiver (dernière colonne). La colonne 1 est la date à laquelle les Huîtriers pie sont arrivés sur les bancs de Moules communes servant de modèles. La colonne 2 est la valeur particulière de la valeur écologique (ER) qui donne un taux de mortalité de 2 % (2 % ER) à chaque date de début de mois mais mesuré en termes d'abondance et de masse sèche sans cendres (MSLC) des Moules communes au 1er septembre. Puisque les Moules communes perdent leur chair et meurent entre le 1er septembre et chacune des dates de début de mois successives, la biomasse de la colonne 2 doit être réduite de la grandeur combinée de ces 2 pertes pour mesurer les 2 % ER en termes de nombre et de teneur en chair des Moules communes présentes à la date de départ. Déduire la colonne 3 de la colonne 2 donne (dans la colonne 4) la biomasse nécessaire à chaque date de début, mesurée en termes de MSLC des Moules communes effectivement présentes à l'époque. La colonne 5 montre la quantité de nourriture nécessaire à la survie de la population d'Huîtriers pie (exigence physiologique, PR) jusqu'à la fin de l'hiver (jour 196) à chaque début de mois. La dernière colonne donne le rapport ER/PR, c'est-à-dire les 2 % EM résultants.

Date de début	2 % ER (t MSLC)	Biomasse perdue par jour de départ (t MSLC)	2 % le jour du début (t MSLC)	PR pour le repos hivernal (t MSLC)	2 % EM pour le repos hivernal
1 Septembre	119,53	0	119,53	15,21	7,86
1 Octobre	108,83	8,35	100,48	12,88	7,80
1 Novembre	103,02	16,06	86,96	10,48	8,30
1 Décembre	97,21	22,60	74,61	8,15	9,16
1 Janvier	94,81	29,54	65,27	5,74	11,37
1 Février	62,94	24,58	38,36	3,42	11,23





# 10 Chapitre

## Gestion durable de la pêche à pied et conservation

### X.1 Vers un équilibre entre pêche à pied durable et gestion des Huîtres pie



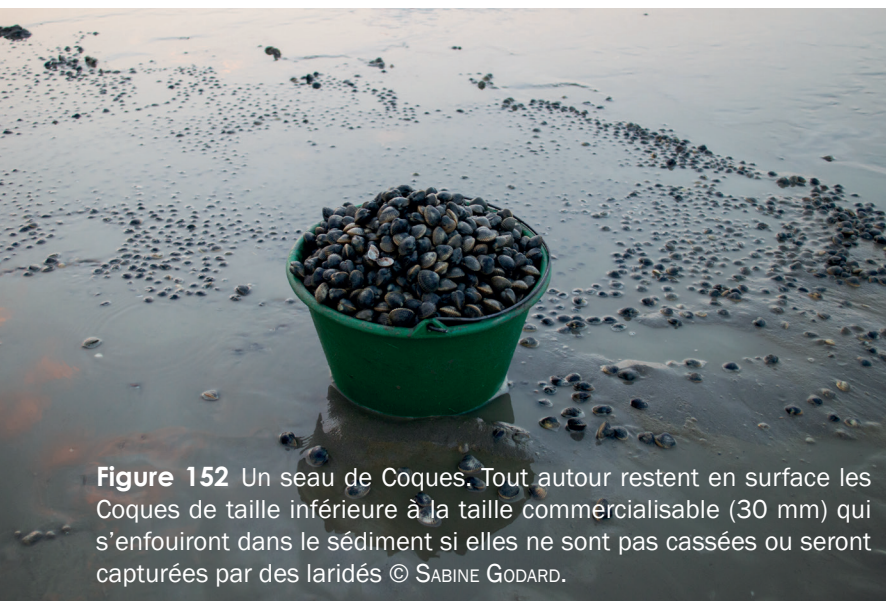
S'assurer que des ressources alimentaires en quantité suffisante vont rester après la pêche pour nourrir les Huîtres pie au cours de l'hiver suivant doit être pris en compte quand le règlement de la pêche est discuté.

Il existe deux catégories de conséquences à long terme :

(i) La première est l'effet d'un règlement sur la persistance et l'abondance future des bivalves et concerne des problèmes tels que, par exemple, s'assurer qu'il y a suffisamment de bivalves adultes pour fournir le naissain nécessaire au re-

nouvellement des générations.

(ii) La deuxième est l'effet possible d'un règlement de la pêche sur la qualité de l'habitat pour garantir que la procédure de pêche ne va pas affecter la capacité du sédiment à héberger les générations futures de bivalves. Ceci concerne les besoins en habitats des bivalves, en particulier des larves à la recherche de zones d'installation. Ce chapitre décrit les différentes façons par lesquelles les administrations compétentes ont tenté d'atteindre cet objectif dans les pêcheries de Coques communes et de Moules communes.



**Figure 152** Un seau de Coques. Tout autour restent en surface les Coques de taille inférieure à la taille commercialisable (30 mm) qui s'enfouiront dans le sédiment si elles ne sont pas cassées ou seront capturées par des laridés © SABINE GODARD.



**Figure 151** Adulte, avec le collier blanc qui montre qu'il est en période de non reproduction © JOHN GOSS-CUSTARD.





## X.2. Fonder les prélèvements sur la durabilité de la ressource



C'est dans le Burry Inlet, sud du Pays de Galles, que l'on a tenté pour la première fois de calculer la possibilité d'une pêche à pied soutenable à long terme, sujette à la prédation par les Huîtres pie (HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977). Les résultats de cette étude sont discutés ici en détail car ils illustrent l'ampleur et la profondeur de la recherche qui a été menée sur la dynamique des bivalves et le comportement de leurs prédateurs et des pêcheurs pour que la soutenabilité de la pêche soit maintenue sur le long terme.

La prédation des Coques communes par les Huîtres pie paraît avoir une signification spéciale parce qu'elle semble être la cause principale de mortalité des Coques communes de deuxième hiver. Comme leur prédation intervient juste durant la période de croissance des individus de deuxième hiver et de deuxième été qui vont atteindre les classes de taille commercialisables, les Huîtres pie prennent les Coques communes qui, si elles étaient laissées, pourraient être récoltées plus tard par les pêcheurs : les Huîtres pie et les pêcheurs sont donc clairement en compétition sur ces classes de taille. Le recrutement densité-dépendant de larves de Coques communes signifie que la population de ce bivalve compense, jusqu'à un certain point entre les générations, les pertes infligées par les Huîtres pie. Elles sont cependant si importantes sur les Coques communes de deuxième hiver que les oiseaux semblent être un facteur majeur déterminant l'abondance des Coques communes de plus de deux ans qui seraient disponibles pour la pêche.

La densité de Coques communes de toutes les classes d'âge est hautement variable dans le temps et dans l'espace et semble déterminée par différentes relations liées à la densité et à l'âge, incluant :

(i) *la suppression du recrutement* à des densités à la fois basses et hautes de Coques communes adultes, probablement en raison de la compé-

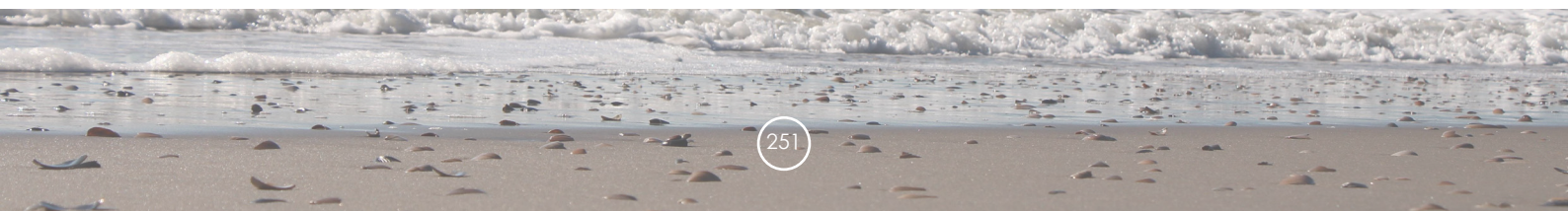
tion pour les ressources alimentaires ou de la consommation des larves par les adultes ;

(ii) *un taux de croissance réduit* à de grandes densités de Coques communes, probablement en raison de la compétition pour les ressources alimentaires ;

(iii) *une relation en cloche* entre le pourcentage de perte des Coques communes de deuxième hiver et leur propre densité au début de l'hiver de telle sorte que les pertes les plus élevées se produisent à des densités moyennes.

À de faibles densités, les oiseaux changent leur régime, passant des rares Coques communes de deuxième hiver à des classes de taille alternatives, tandis qu'à de hautes densités, la consommation totale de Coques communes par tous les Huîtres pie n'est simplement pas assez importante pour infliger une perte substantielle sur les stocks de Coques communes de deuxième hiver.

Au cours de la première partie de l'étude, de 1958 à 1962, la population de Coques communes était caractérisée par un taux de turnover élevé et un taux de recrutement relativement stable pour une population adulte composée essentiellement de jeunes individus (HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977). Cette situation plutôt stable a pris fin après l'hiver long et rigoureux de 1962-1963 qui a tué la plupart des Coques communes. Cet hiver a été suivi d'une arrivée massive de naissain en mai 1963 qui a permis la constitution d'un stock important de Coques communes de deuxième hiver en 1964 avec une survie faible du naissain les années suivantes. L'abondance de Coques communes de deuxième hiver en 1964-1965 a grandement excédé la capacité de consommation totale de la population d'Huîtres pie ; il en a résulté une énorme quantité de Coques communes âgées disponibles pour les pêcheurs en 1964 et 1965 : la pêche était alors, de manière



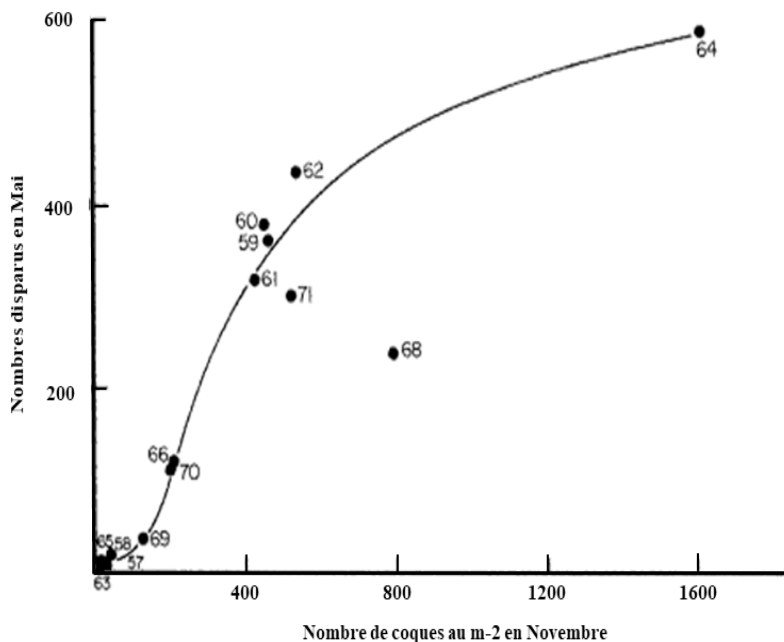


temporaire, particulièrement rentable même si la population d'Huîtres pie avait pratiquement doublé. Cependant, dès le début des années 1970, les bancs de Coques communes commercialisables étaient revenus à leur niveau d'avant 1963 sous l'effet conjugué d'une augmentation de la prédation par une plus importante population d'Huîtres pie, d'une augmentation de la pêche et d'une production de naissain grandement réduite. On a alors considéré devant le déclin de leurs stocks que les Coques communes ne pouvaient supporter à la fois une augmentation de la prédation par les Huîtres pie et une augmentation du prélèvement par les pêcheurs devenue la norme dans les années 1970. C'est ainsi qu'il a été recommandé la destruction de 14 000 Huîtres pie pour revenir à l'effectif initial de 8 000 individus. La conclusion, donc, était que, depuis 1970, la prédation des oiseaux sur les Coques communes de deuxième hiver réduisait grandement les volumes disponibles pour les pêcheurs les années suivantes.

Le réexamen des données par HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977) a jeté un sérieux doute sur cette conclusion. Le point de départ de leur ré-

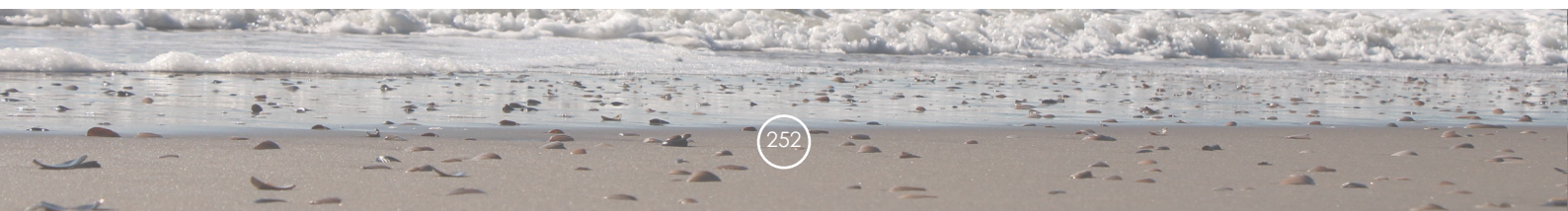
flexion est que, l'hiver 1968-1969 mis à part, il y a une relation sigmoïde entre le nombre de Coques communes de deuxième hiver qui disparaissent au cours de l'hiver et le nombre qui était présent au début de l'hiver (figure 153). Ceci suggère que, si le pattern de perte annuelle est dû primitivement à la prédation par les Huîtres pie, il aurait dû être possible de l'expliquer par la réaction des oiseaux à l'abondance de leurs proies préférées.

Une réponse pourrait être une réponse numérique tamponnée (SOLOMON, 1949), définie comme une augmentation du nombre d'Huîtres pie hivernant dans le Burry Inlet jusqu'à une densité plafond correspondant à la capacité d'accueil « un oiseau arrive, un oiseau part » (chapitre IX), résultant d'un taux de survie plus élevé ou, plus probablement, d'une immigration à partir d'autres sites d'hivernage. Cependant, le nombre total de jours-oiseaux varie indépendamment du nombre de Coques communes présentes au début de l'hiver. De ce fait, s'il s'agissait des réponses des oiseaux à l'abondance variable des Coques communes de deuxième hiver qui conduisaient au pattern présenté sur la figure 153.



**Figure 153** Le nombre de Coques communes de deuxième hiver disparues au cours de l'hiver en relation avec leur densité au début de l'hiver. Chaque point se réfère à un hiver, l'année de l'automne précédent étant indiquée à côté (extrait de HORWOOD et GOSS-CUSTARD, 1977).

Une tendance à concentrer leur consommation sur d'autres classes d'âge de Coques communes et, de manière moins importante, sur d'autres proies quand les Coques communes de deuxième hiver, préférées aux autres, se raréfient, pourrait expliquer la courbe de la figure 153. Cependant, la contribution de ces proies alternatives à la consommation des Huîtres pie n'est pas connue.







Mais si les Huîtres pie étaient véritablement la cause principale de mortalité des Coques communes de deuxième hiver, le nombre maximum qui aurait été consommé par eux pendant l'hiver devrait toujours être soit excédentaire, soit similaire au nombre qui disparaît réellement au cours de l'hiver. En droite ligne avec cette hypothèse, au cours des six années pendant lesquelles la densité initiale des Coques communes était basse, la prédation potentielle maximale par les Huîtres pie excédait grandement le nombre qui a réellement disparu pendant cinq de ces années : au cours de celles-ci, les oiseaux doivent donc avoir pris d'autres proies que des Coques communes de deuxième année. Cependant, dans les quatre années de densités médianes élevées, les estimations de la consommation maximale potentielle de Coques communes de deuxième hiver prennent en compte, au plus, 34 à 47 % des effectifs qui ont réellement disparu, excepté au cours de l'hiver 1968/1969 quand la consommation et la perte étaient similaires.

Ces résultats donnent des arguments au fait que la prédation par les Huîtres pie n'est pas la seule cause de perte des Coques communes de deuxième hiver les hivers durant lesquels les Coques communes sont à des densités moyennes ou élevées (supérieures à 400 ind./m<sup>2</sup>), années au cours desquelles les pertes sont les plus nombreuses. En fait, ils n'ont peut-être pas été non plus l'agent principal de mortalité au cours des années pendant lesquelles les Coques communes de deuxième hiver étaient moins abondantes, mais les données permettant de tester cette hypothèse ne sont pas disponibles. La survie des Coques communes de deuxième hiver dépend clairement de facteurs autres que la prédation par les Huîtres pie comme cela a été étayé précédemment (DEMPSTER, 1975).

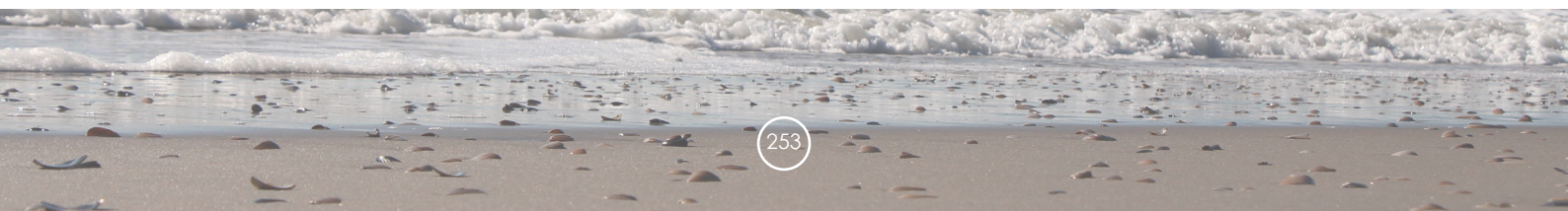
Si d'autres facteurs de mortalité, tels que la prédation par les crabes, ne peuvent être exclus, HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977) suggèrent que de nombreuses Coques communes de deuxième hiver doivent avoir été pêchées. Cette interprétation est soutenue par l'observation du fait que, quand au cours de l'hiver 1968/1969 la perte de Coques communes de deuxième hiver a diminué au-dessous de la tendance sigmoïde de la **figure 153**, la plupart des pêches ont, de manière inhabituelle,

été conduites dans des zones autres que la zone d'étude où les Coques communes sont échantillonnées. Il est donc possible alors qu'une plus grande proportion de Coques communes de deuxième hiver ait été prise par les pêcheurs que ce qui était précédemment estimé.

Lors des hivers pendant lesquels les densités de Coques communes de deuxième hiver sont basses, la population d'Huîtres pie a la possibilité d'épuiser la ressource en consommant tous les individus de cette classe de taille mais elle ne le fait pas. Il semble que, en conjonction avec les pêcheries dont les effets séparés ne peuvent être estimés, les Huîtres pie réduisent les densités de Coques communes jusqu'à un seuil de 50 à 100 individus par m<sup>2</sup> avant de s'orienter vers d'autres sources de proies, comme des Coques communes plus jeunes, ou plus vraisemblablement, plus âgées (**chapitre III**).

Un modèle de rendement équilibré des pêches a été construit pour investiguer l'effet de la prédation par les Huîtres pie par rapport à la récolte potentielle de Coques communes par les pêcheries. Il est supposé dans le modèle que les Huîtres pie se nourrissent de Coques communes de deuxième hiver jusqu'à une densité seuil à partir de laquelle ils s'orientent vers des Coques communes plus âgées. En raison de l'incertitude sur les valeurs véritables, il est supposé que la densité seuil puisse être 100, 75 ou 50 Coques communes de deuxième hiver par m<sup>2</sup>. Le modèle est également lancé sans seuil de densité pour examiner quel effet cela pourrait avoir au cas où les oiseaux seraient réellement capables de se nourrir à des densités extrêmement basses, comme cela peut être le cas (voir **chapitre III**).

Le modèle a été utilisé pour prédire la pêche soutenable à long terme avec différents effectifs d'Huîtres pie et différentes quantités de prélèvements autorisés sur des Coques communes de deuxième hiver, sur un stock totalement exploitable. Les données sur la dynamique de population des Coques communes viennent de HANCOCK (1971, 1973). La pêche soutenable à long terme a été calculée pour des conditions d'équilibre dans lesquelles le recrutement est égal aux pertes dues à toutes les causes et à une structure d'âge de la





population de Coques communes constante d'une année à l'autre. Les principaux résultats de ces simulations sont les suivants :

(i) si la densité seuil à partir de laquelle les oiseaux et les pêcheurs s'orientent vers d'autres proies est établie à zéro, il n'y a pas d'équilibre stable, de sorte que des taux élevés de pêche et de prédation par les Huîtres pie, dans la gamme de ce qui se produit réellement dans le Burry Inlet, supprimeraient complètement les stocks pré-reproducteurs de deuxième hiver et de deuxième été et détruiraient la population de Coques communes. Cependant, des Coques communes de deuxième été ont été observées se reproduisant dans le Burry Inlet lorsque ces études ont été menées (données non publiées) et cette prédiction n'est pas appropriée ;

(ii) si les pêcheurs n'étaient pas autorisés à collecter les Coques communes immatures, de deuxième hiver, la valeur utilisée pour le seuil de densité, soit 50, 75 ou 100 Coques communes par m<sup>2</sup> n'aurait pas d'effet sur la pêche soutenable à long terme (figure 154). Mais si les pêcheurs étaient autorisés à prélever les Coques communes de deuxième hiver, le seuil aurait un grand effet sur la pêche soutenable mais uniquement quand il y aurait un grand nombre d'Huîtres pie dans l'Inlet (figure 154) ;

(iii) augmenter la quantité pouvant être pêchée augmente la pêche soutenable à long terme à moins que les effectifs d'oiseaux soient très élevés et qu'une proportion élevée de Coques communes de deuxième hiver soit autorisée à la pêche ;

(iv) l'augmentation de la pêche soutenable atteinte en prenant des Coques communes de deuxième hiver est très faible dans la plupart des circonstances, et généralement inférieure à 5 %. Cependant, si les effectifs d'Huîtres pie sont suffisamment élevés et si plus de 25 % des Coques communes de deuxième hiver sont autorisés aux pêcheurs, la pêche soutenable à long terme est plus petite que si aucune activité de pêche n'était autorisée sur des Coques communes de deuxième hiver et de deuxième été.

Quelles que soient les hypothèses faites à propos des paramètres dans le modèle, l'augmentation du nombre d'Huîtres pie dans l'Inlet réduit la pêche soutenable à long terme. Les exceptions étaient que la quantité de pêche effectuée et la proportion de Coques communes du deuxième hiver incluses dans la récolte avaient une influence importante sur la taille de la récolte durable à long terme (figure 155).

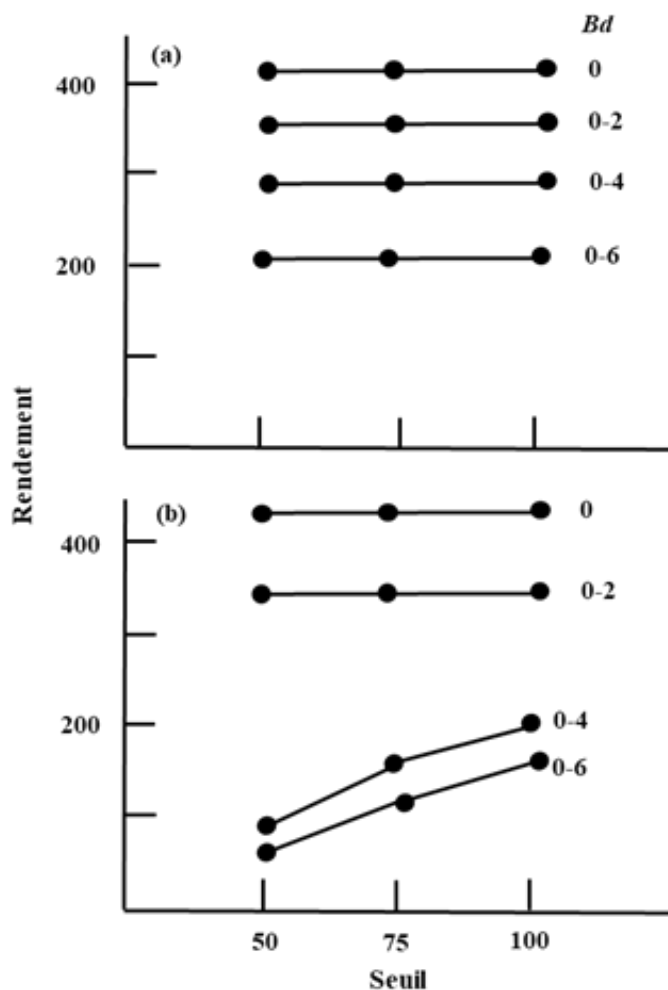
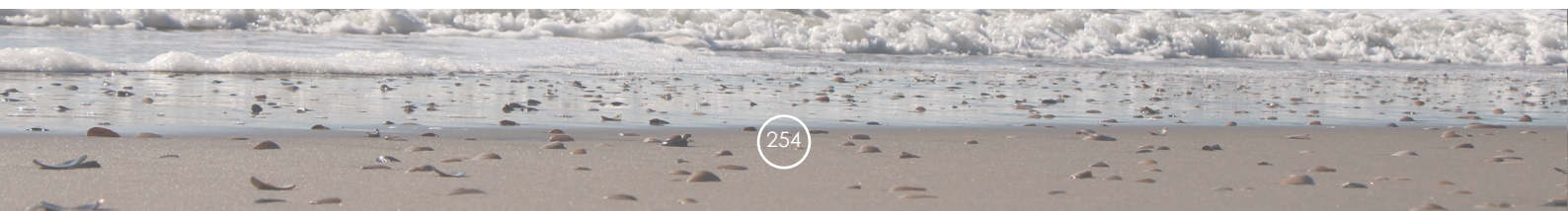
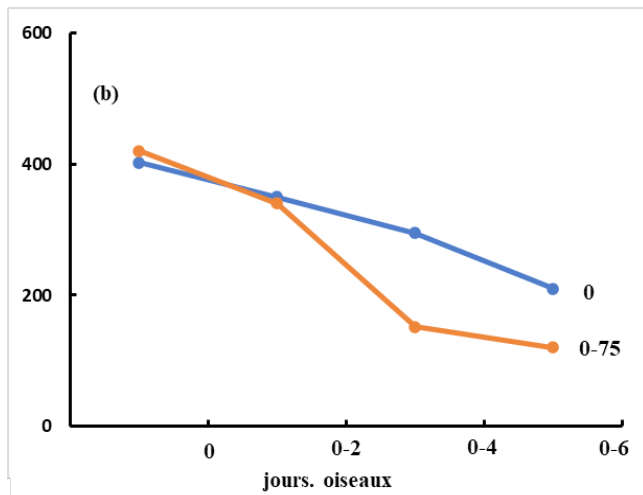


Figure 154 : L'effet de la densité seuil de Coques communes de deuxième hiver sur la pêche soutenable à long terme en lien avec le nombre de jours, oiseaux. La quantité pouvant être pêchée est élevée. (a) pas de pêche de Coques communes de deuxième hiver. (b) une densité de 75 m<sup>2</sup> des Coques communes de deuxième hiver est autorisée à la pêche. Extrait de HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977).







**Figure 155** : L'effet de la quantité totale de jours . oiseaux sur la pêche soutenable à long terme à différentes valeurs de la proportion de Coques communes de deuxième hiver qui sont autorisées à la pêche. Le seuil pour les Coques communes de deuxième hiver a été établi à 75 Coques communes/m<sup>2</sup> et la proportion de Coques communes de deuxième hiver qui peuvent être pêchées est 0 (ligne du haut) ou 0,75 (ligne du bas). Extrait de HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977).

Différents points généraux ressortent du travail d'HORWOOD et GOSS-CUSTARD (1977). Les simulations révèlent que si la récolte de Coques communes de deuxième hiver n'avait pas été autorisée, une réduction de l'effectif hivernant d'Huîtres pie de 13 000 à 8 700 aurait augmenté de 40 % la récolte soutenable à long terme de Coques communes. En l'absence d'oiseaux, l'augmentation de la récolte aurait été de 100 %. Sur la base de ces simulations, il ne faisait aucun doute que les Huîtres pie avaient un impact considérable sur la taille du prélèvement possible, en dépit de nombreuses déclarations contraires dans les années

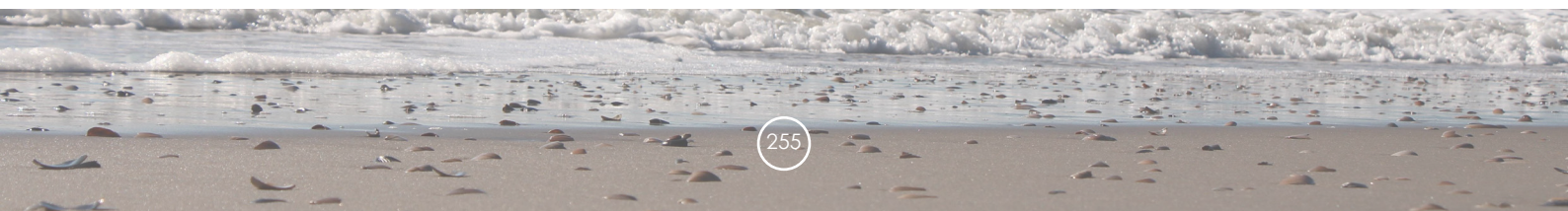
1960. Ceci est un fait qui n'est plus contesté mais plus personne désormais, ne demande l'abattage d'Huîtres pie. De plus, les simulations mettent en évidence l'importance de l'existence d'un seuil alimentaire sur la survie à long terme de la population de Coques communes. En s'orientant vers d'autres proies lorsque les Coques communes de deuxième hiver se font rares, les Huîtres pie réduisent leur prédation sur la population d'adultes reproducteurs de Coques communes qui, à travers une descendance, peut contribuer à sa pérennité à long terme.



### X.3. La règle des tiers : Coques communes

Le fait de laisser un stock suffisant de Coques communes adultes après la pêche et la prédation hivernale par l'Huître pie a été essentiel dans le développement de la règle du tiers pour gérer la pêche des Coques communes dans le Burry Inlet (BELL *et al.*, 2001). À partir d'une longue série d'années de suivi pour lesquelles des données étaient disponibles, ces auteurs ont mis en évidence une relation ténue entre la quantité de naissain qui s'établit sur les gisements de Coques communes commercialisables et le nombre de Coques communes de plus de deux ans.

La relation était une courbe stock-recrutement en forme de dôme de type Ricker (RICKER, 1954). Cela signifie que le recrutement de naissain de Coques communes est faible quand la densité de Coques communes matures est soit faible, soit très élevée, alors que le recrutement est élevé avec des densités intermédiaires. La seule exception réelle est le printemps 1963 quand des quantités exceptionnelles de naissain se sont implantées dans les gisements exploités à un moment où l'abondance des Coques communes matures était au plus bas : cela s'est probablement produit parce que l'hiver rigoureux a fortement réduit le taux de destruction du naissain par les prédateurs tels que les crabes.





La courbe de recrutement du stock suggère que, pour maximiser le recrutement du naissain de Coques communes dans l'Inlet la plupart des années, et donc maximiser le stock exploitable à la fois à court et à long terme, les gestionnaires de la pêche doivent garder des densités de Coques communes matures au printemps à des niveaux intermédiaires.

Comme cela est généralement le cas pour les Coques communes, le recrutement de naissain varie fortement d'une année à l'autre. Au contraire, la mortalité subséquente du naissain recruté varie assez peu entre les années et indépendamment de leur densité ; le taux de mortalité est de 60-70 % au cours de la première année, 40-50 % au cours de la deuxième année et 50 à 60 % les années suivantes, les classes d'âge à partir desquelles la collecte peut se faire. Comme la mortalité de chaque classe d'âge varie peu d'une année à l'autre, les fluctuations interannuelles d'abondance des Coques communes pourraient être expliquées entièrement à partir des variations du naissain. Par conséquent, le déterminant principal de la taille du stock commercialisable après deux ans est la taille du recrutement les deux années précédentes.

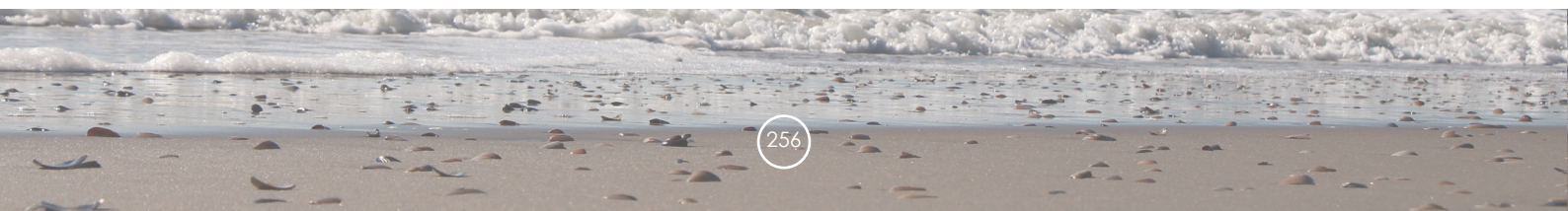
Cette découverte qu'il n'y a pas de variation significative dans le taux de mortalité des Coques communes est particulièrement remarquable étant donné le nombre et la diversité des agents de mortalité, incluant la pêche à pied, qui affectent les Coques communes tout au long de leur vie. Au nombre de ceux-ci figurent les Bécasseaux maubèches (*Calidris canutus*) qui consomment les Coques communes de première année, les Huîtres pie, localement les laridés, et les pêcheurs à pied qui collectent les bivalves de deux ans et plus. L'importance de chacun d'entre eux sur la mortalité des Coques communes varie considérablement entre les années et leur impact agrégé sur chacune des classes d'âge reste plus ou moins constant. Ce résultat inattendu forme la base de la déclinaison de la règle des tiers qui définit les limites de sécurité pour l'exploitation des Coques communes.

Les trois principaux agents de mortalité (Bécasseau maubèche, Huître pie et pêcheurs à pied) ne sont cependant pas responsables de toute la mortalité qui frappe chacune des classes d'âge des

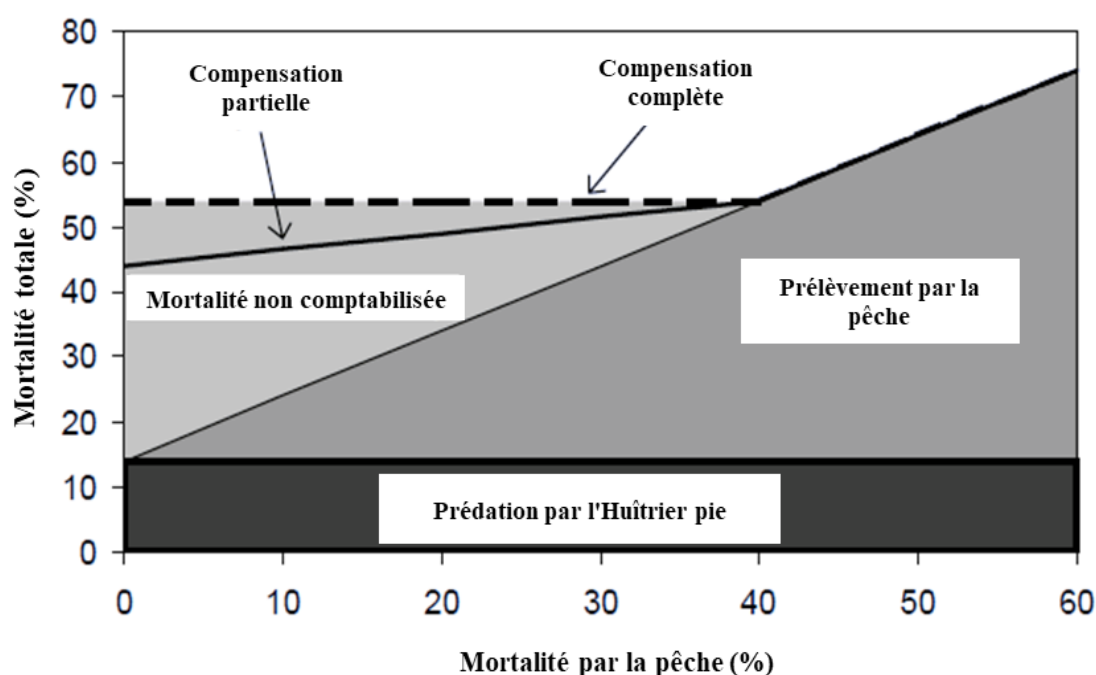
Coques communes. Il existe toujours une cause inconnue de mortalité dont l'amplitude varie entre les années. De manière remarquable, chez chacune des classes d'âge, l'amplitude de la mortalité annuelle non connue varie inversement avec l'amplitude des mortalités connues, dues à la prédation par les oiseaux ou à la pêche. Il semble y avoir une compensation entre les mortalités connues et inconnues dans toutes classes d'âge de telle sorte que la mortalité totale reste comparable année après année.

Cette compensation s'arrête, cependant, lorsque la quantité de Coques communes prélevées a dépassé 40 % du stock exploitable de Coques communes matures. Au-delà de ce niveau de prélèvement, relevant souvent d'une pêche intensive, les mortalités deviennent additives, si bien que le taux de mortalité totale passe au-dessus de la moyenne à long terme qui, chez les Coques communes matures exploitables, est de 50 à 60 %. Cette découverte est la base de la règle du tiers (figure 156).

Cette règle vise à maintenir la mortalité des Coques communes matures autour d'une moyenne à long terme qui permet le recrutement du naissain destiné à assurer la pérennité du stock de Coques communes. Aussi longtemps que le prélèvement est inférieur à 40 % des stocks exploitables, la mortalité totale va rester inférieure à la moyenne à long terme parce que d'autres causes de mortalité, non connues, seront plus basses. Cette compensation va tenir la mortalité totale à un niveau de 50-60 %, ce qui est efficace pour maintenir le stock et son exploitation au fil des années. Le seuil de compensation de 40 % représente une limite supérieure de sécurité pour l'exploitation soutenable parce que le recrutement futur et donc la taille du stock, ne seront pas compromis par la pêche actuelle. Cependant par prudence, la règle empirique de gestion dans les pêcheries de Coques communes du Burry Inlet a été d'établir le prélèvement total autorisé à un tiers de la biomasse de Coques communes de taille commercialisable. Cette même limite a été appliquée dans d'autres zones de pêche, telles que dans le Wash et l'estuaire de la Tamise, bien qu'il ne soit pas encore clair que ce principe de seuil de compensation et sa valeur de 40 % puissent être appliqués dans de telles zones.







**Figure 156** La gestion des stocks de Coques communes dans le Burry Inlet. Un diagramme de mortalité compensatoire présente les causes connues et inconnues de mortalité en fonction de la mortalité par la pêche. Les valeurs des axes ont été choisies approximativement pour représenter la contribution de la pêche à la mortalité dans les classes d'âge commercialisables avec une population moyenne d'Huîtriers pie. La possibilité que la compensation soit seulement partielle est prise en compte par la ligne continue (extrait de BELL et al., 2001).

## X.4. La gestion des pêcheries de Coques communes dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden



Comme cela a été décrit au [chapitre IX](#), il a été compris au début des années 2000 qu'insuffisamment de bivalves étaient laissés aux Pays-Bas après la pêche, pour alimenter les grands effectifs d'Huîtriers pie et d'autres oiseaux malacophages qui passent la saison de reproduction sur les zones côtières néerlandaises. À partir de la saison 2007/2008, une nouvelle réglementation de la pêche à pied a été introduite afin de s'assurer de l'avenir à long terme à la fois des oiseaux et des pêcheries. Annuellement, 2,5 % de la biomasse totale de Coques communes commercialisables sont retenus pour les pêcheurs, avec une taille de Coques communes pouvant être prélevées supérieure à 21 mm sur des bancs présentant des densités supé-

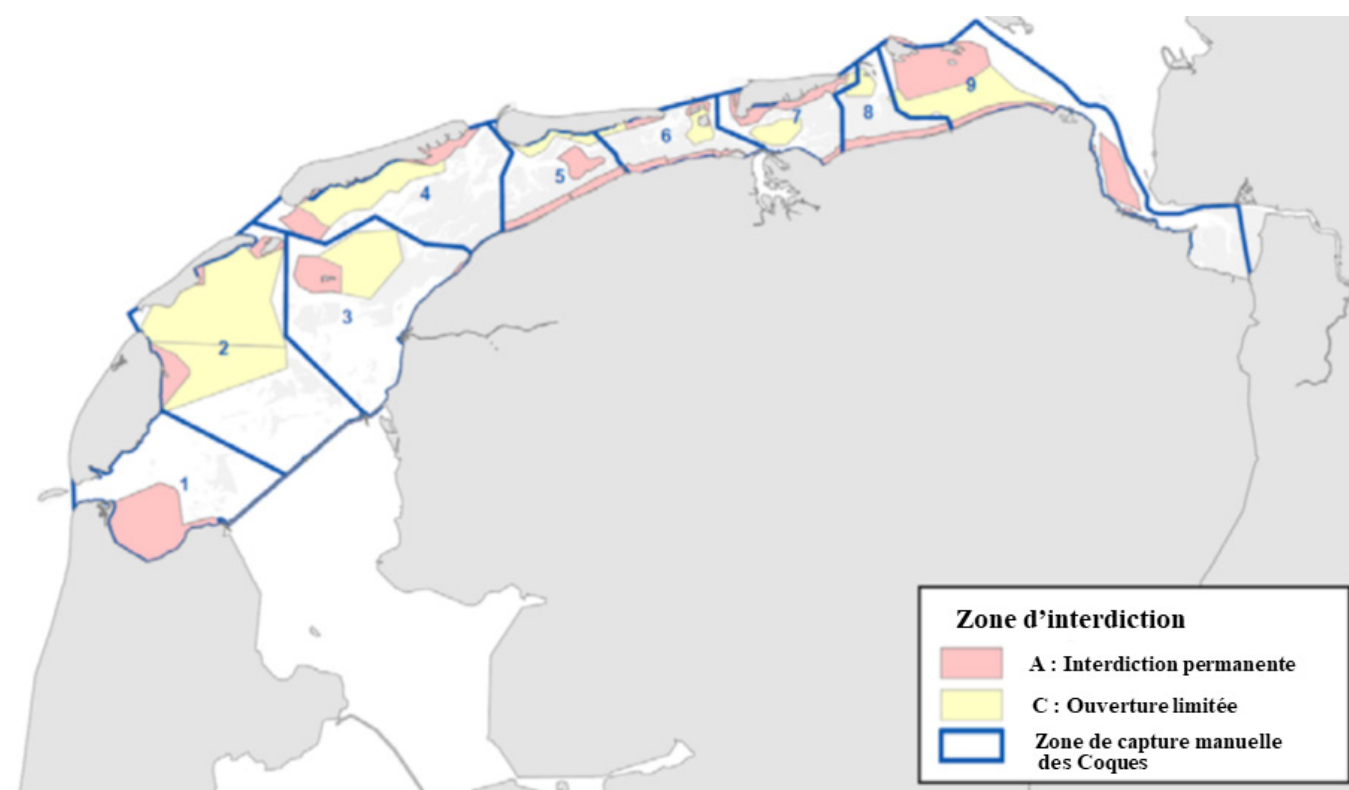
rieures à 50/m<sup>2</sup>. L'effort de pêche est réparti sur huit zones de la mer des Wadden, la pêche étant interdite ailleurs ([figure 157](#)). Les pêcheurs suivent un système de rotation organisé pour que le total des Coques communes prélevées ne puisse être supérieur à 2,5 % quelle que soit la zone. L'analyse de TROOST et VAN ASCH (2018), se rapportant à la réglementation mise en place depuis la saison 2007/2008, montre en fait que plus de 8 % de la biomasse de Coques communes ont été pêchés (donc en violation de la réglementation) dans une zone particulièrement favorable avec de hautes densités de Coques communes. Ces auteurs ont également montré que si cette activité se poursuit sur plusieurs années, plus de 3 % de la biomasse



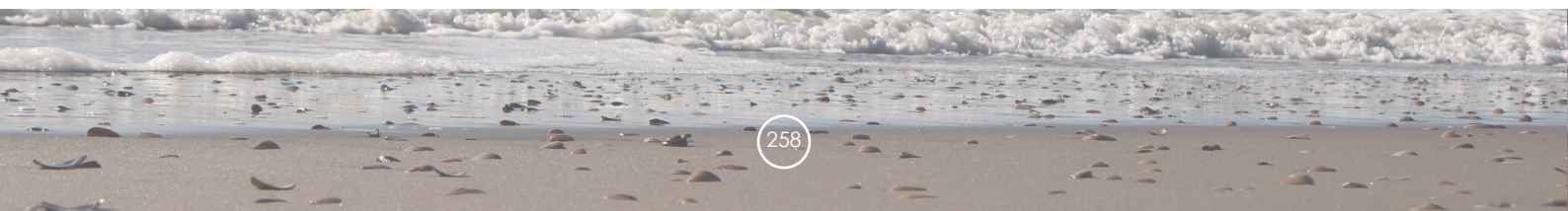
de la mer des Wadden dans son ensemble seront pêchés, une proportion qui pourrait atteindre 24 % dans les zones les plus favorables. Les conséquences de tels prélèvements agrégés sur l'abondance des Coques communes les années suivantes ont été identifiées comme un problème sérieux à résoudre pour à la fois la protection des oiseaux et les collectes futures des pêcheurs. Il semblerait que l'effet à long terme de la règle des 2,5 % sur les stocks de Coques communes soit finalement assez limité en regard aux fluctuations de l'abondance des Coques communes dues à d'autres causes non identifiées (TROOST et VAN ASCH, 2018 ; AGONUS FISHERIES CONSULTANCY, 2019 ; GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2020). Il en ressort que la nouvelle réglementation de la pêche ne semble pas avoir un effet à long terme sur l'abondance des Coques communes et qu'elle ne menace pas la survie hivernale des Huîtres pie. Les effets densité-dépendants sur le

recrutement, les taux de croissance, la survie, le contenu en matière organique et peut-être même sur l'épaisseur des coquilles peuvent signifier que, sur du long terme, la pêche peut améliorer la qualité des ressources alimentaires des oiseaux dans une certaine mesure (BEUKEMA et DEKKER, 2015 ; 2018). Il pourrait également y avoir des conséquences génétiques quelle que soit la politique de pêche adoptée, telle qu'une reproduction à un stade plus jeune des Coques communes (BRINKMAN *et al.*, 2008) : cette idée a été étudiée dans le Burry Inlet où les éléments de preuve recueillis ne sont pas clairs (ELLIOT *et al.*, 2012).

Bien des choses restent encore à découvrir à propos de l'interaction à long terme de la pêche, de l'abondance des Coques communes et de la survie des Huîtres pie pendant la période de non reproduction.



**Figure 157.** La partie néerlandaise de la mer des Wadden montrant les zones fermées à la pêche en permanence (en rose) et celles où la collecte manuelle est autorisée (en jaune) (extrait de GOSS-CUSTARD et STILLMAN (2020a).







## X.5. La méthode de pêche et l'abondance des Coques communes et des Huîtres pie



En réduisant l'abondance des Coques communes matures, la pêche a deux effets contradictoires sur le recrutement et, de ce fait, sur la dynamique à long terme de la population de Coques communes dans son ensemble. D'un côté, la suppression de Coques communes matures peut diminuer l'apport de nouvelles recrues en réduisant l'abondance des adultes reproducteurs mais, d'un autre côté, elle peut aussi augmenter le nombre de larves de Coques communes qui deviennent capables de s'implanter sur les gisements de Coques communes. Dans les populations de Moules communes qui vivent dans des zones côtières abritées de certains estuaires anglais, l'effet du prélèvement des grands bivalves sur l'abondance à long terme de cette espèce est différent, et dépend de la méthode utilisée pour la pêche (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996c).

Ceci peut être illustré par une série de simulations en utilisant le modèle individu-centré d'Huîtres pie consommateurs de Moules communes dans l'estuaire de l'Exe où, en réalité, seules de petites quantités de Moules communes sont pêchées sur les gisements qui font l'objet du modèle (STILLMAN *et al.*, 2001). Les effets de trois modes de pêche ont été explorés :

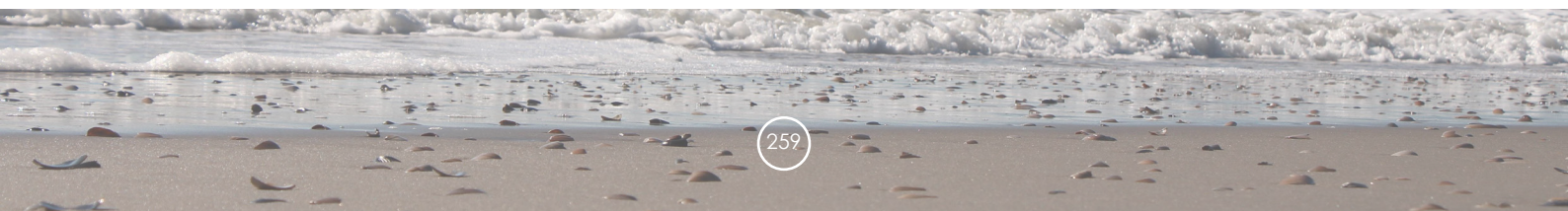
- (i) Dans la collecte manuelle, les Moules communes sont sélectionnées individuellement à la main pendant la période de marée basse.
- (ii) Dans la collecte manuelle avec un râteau, les zones sont ratissées à marée basse.
- (iii) Dans le dragage, les Moules communes sont extraites à partir d'un bateau à marée haute.

La pêche des bivalves est intégrée dans le modèle en incluant un nombre d'unités de pêche, chacune d'elles représentant une personne ou un groupe de personnes ou des bateaux, selon la méthode de collecte utilisée. Des unités de pêche occupent le gise-

ment de Moules communes ou les gisements, ayant les densités les plus élevées de Moules communes les plus grandes et exploitables car ce sont les endroits les plus rentables à l'exploitation. Quand la saison de pêche se déroule, et que les pêcheurs réduisent les stocks des gisements initialement les plus rentables, les unités de pêche changent et occupent une plus grande surface des gisements avec des densités plus basses de grandes Moules communes.

Le dérangement des Huîtres pie par les pêcheurs utilisant les méthodes manuelles à marée basse est intégré au modèle en postulant que les oiseaux se sont déplacés selon une zone circulaire autour de chaque unité de pêche. Le dérangement est supposé persister tout au long de la période de marée basse. Si plus d'une unité est présente sur le gisement de Moules communes, la zone d'exclusion totale est la somme des zones unitaires. Quand les pêcheurs sont nombreux, aucun oiseau ne peut se nourrir à marée basse parce que le cumul des zones qu'ils explorent et dérangent couvre l'ensemble du gisement de Moules communes. Les Huîtres pie dérangés rejoignent un autre gisement de Moules communes (s'il en est), où, selon les conditions prévalant à ce moment, ils peuvent maximiser leur rythme d'ingestion. Bien qu'en principe, les coûts en énergie et en temps de leur déplacement d'un gisement à l'autre puissent être inclus dans le modèle, ils ne le sont pas dans ces simulations car les dérangements dans l'estuaire de l'Exe sont très peu importants.

Ces méthodes de pêche pourraient affecter les populations de Moules communes de différentes manières. La collecte manuelle enlève seulement les Moules communes des classes de taille souhaitées sans réduire ni la densité des plus petites ni la surface du gisement dans son ensemble. Au contraire, tant le ratissage que le dragage enlèvent toutes les classes de taille de Moules communes et réduisent la surface totale du gisement. Bien qu'à une moindre





échelle, le ratissage manuel est de nature à réduire la surface du banc plus que le dragage. Praticué à marée basse, il peut supprimer complètement les gisements parce que les bivalves restent visibles aux ramasseurs, ce que le dragage depuis un bateau ne permet pas. En effet, l'enlèvement grossier de fragments du banc de Moules communes exploité masque inévitablement la localisation de ses parties résiduelles. En se fondant sur ces observations, il est supposé que la collecte manuelle n'a pas d'effet négatif sur la survie des Moules communes pour les classes d'âge non collectées.

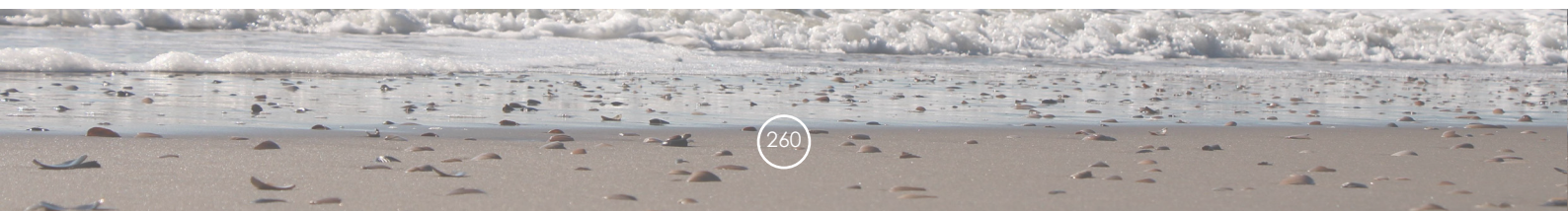
Ce modèle prédit que les méthodes de pêche et l'effort minimal réellement employés dans les années 1980 et 1990 n'a d'effet significatif ni sur la masse moyenne corporelle des Huîtres pie, ni sur le pourcentage de ceux qui meurent au cours de la saison de non reproduction. Mais avec l'augmentation des quantités de Moules communes pêchées et l'adoption du dragage comme moyen d'exploitation, les oiseaux dans le modèle ont dû adapter leur comportement afin de maintenir leur masse corporelle. Par exemple, la version du modèle appliquée dans ces simulations a utilisé un sous-modèle de recherche alimentaire optimale pour calculer les rythmes d'ingestion des Huîtres pie sur les Moules communes. En conséquence, les oiseaux dans le modèle prennent de plus en plus de petites Moules communes quand la pêche réduit l'abondance des plus grandes et des plus rentables. Un moment arrive, en effet, où l'effort de pêche augmentant, de nombreux Huîtres pie ne peuvent compenser leur consommation réduite sur les grandes Moules communes qu'ils préfèrent. Ils sont contraints alors de consommer des Moules de taille plus petite donc moins rentables ou d'aller se nourrir sur les prairies littorales à marée haute ou encore de s'alimenter plus longuement sur la zone intertidale. C'est à ce moment-là que les oiseaux les moins aptes du modèle tirent sur leurs réserves énergétiques, perdent de leur masse et éventuellement meurent de faim.

Au cours d'un hiver, la pêche des Moules communes par ratissage contribue à augmenter la mortalité des oiseaux dans une proportion plus grande que la pêche par dragage et bien sûr que par ramassage manuel. Le ratissage manuel au cours de la marée basse est le plus impactant, en partie parce qu'il réduit la surface du gisement de Moules communes en créant des parcelles de substrat dénudé sans au-

cune Moule dessus. L'amenuisement subséquent de cette ressource crée un climat d'insécurité alimentaire propice à la multiplication des interférences entre les Huîtres pie. La pratique de cette pêche à marée basse qui dérange les oiseaux au moment où ils se nourrissent sur les gisements accroît encore leur concurrence. En revanche, le dragage à marée haute ne dérange pas les oiseaux. Cette pratique diminue seulement la surface du gisement de Moules communes en enlevant des grappes entières de proies potentielles et en décapant le substrat sous-jacent. Le ramassage manuel est le moins dommageable pour les oiseaux parce que, bien qu'il crée du dérangement, il n'affecte pas la surface des gisements de Moules communes ; il réduit juste la densité des plus grosses Moules communes. Il augmente la densité d'oiseaux, et donc l'interférence mais de manière temporaire seulement là où il a lieu temporairement quand la pêche est pratiquée.

Les effets cumulés de la pêche des Moules communes sur plusieurs années pourraient être plus importants à la fois pour les Moules communes et les oiseaux que leurs effets immédiats sur une seule année. Par exemple, en réduisant la surface des gisements de Moules communes, le ratissage manuel compromet le recrutement de naissain la saison de reproduction suivante, le naissain nécessitant la présence d'adultes qui le protègent de la prédation des crabes (McGROTTY *et al.*, 1990) et, par-là, obère pour longtemps, voire définitivement, à moins d'une réimplantation, la renaissance des bancs de Moules communes, et menace les populations d'Huîtres pie qui en dépendent.

Ces effets cumulés sur les oiseaux ont été explorés dans une série de simulations avec un modèle individu-centré qui a fait l'objet d'itérations sur plus de dix saisons de non reproduction successives. Parce que l'effort réel de pêche au cours des années 1980 et 1990 n'a pas d'effet à long terme sur, soit les stocks de Moules communes, soit les oiseaux, les simulations multi-années ont été réalisées 50 fois avec le même effort de pêche (actuel). Dans cette simulation multi-années, la taille de la population d'Huîtres pie a été réduite à un effectif qui a survécu à la saison de non-reproduction précédente, avec quelques oiseaux juvéniles en complément. La dynamique de population de Moules communes a été incorporée en utilisant un modèle démographique de la population (STILLMAN *et al.*, 2000c).







Ce modèle était spatialement structuré en 10 gisements et en neuf classes d'âges. Déterminés empiriquement, les taux de mortalité densité-dépendants et densités-indépendants opèrent sur chaque classe de taille de Moules communes de chaque gisement pour chaque hiver (septembre-mars) et chaque été (mars-septembre). Un élément clé du modèle est que le naissain de Moules communes n'est recruté que là où les adultes sont présents. Les méthodes de pêche qui ont dépouillé le gisement de Moules communes réduisent la zone occupée par des Moules communes à long terme. De ce fait, au début de chaque saison de non reproduction, excepté la première, la surface de chaque gisement de Moules communes est réduite à la taille qu'il avait à la fin de la saison de non-reproduction. Ainsi, le taux de recrutement augmente quand la densité d'adultes augmente, contrairement aux Coques communes chez lesquelles le recrutement diminue quand la densité des adultes augmente (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996c).

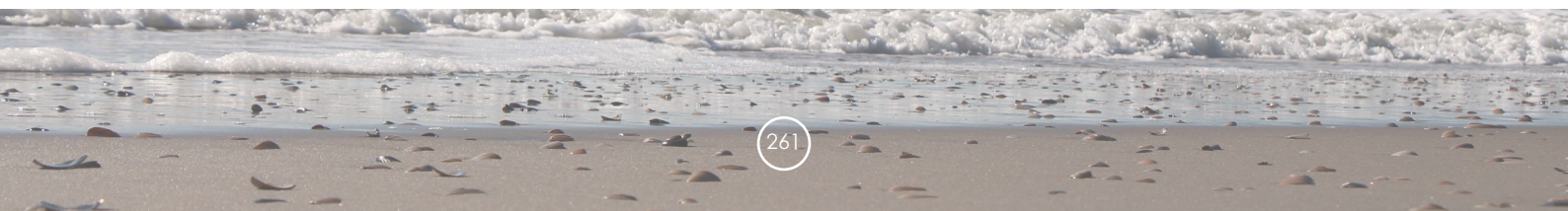
Les simulations montrent que des augmentations minimales de la mortalité des Coques communes liées à une pêche intensive peuvent réduire considérablement la taille de la population d'Huîtres pie (figure 158). Par exemple, le taux de mortalité des Coques communes au cours de la saison de non reproduction a augmenté de 2,9 à 4,6 % avec 200 ramasseurs manuels. Cette augmentation superficiellement modeste du taux de mortalité des Coques communes a pour résultat une diminution de taille de 35 % de la population d'Huîtres pie. Au contraire, le ramassage par ratissage réduit la surface des gisements de Moules communes et donc réduit le recrutement du naissain, provoquant une forte diminution de la population de Moules communes et donc des oiseaux au cours des années suivantes. Les conséquences de la pêche peuvent gravement s'accroître au fil du si les méthodes de collecte utilisées ne permettent pas aux bivalves de récupérer.

Il n'est pas certain, cependant, que les interactions observées dans l'Exe entre les Moules communes, les Huîtres pie et les pêcheurs soient typiques d'autres zones de pêche ou qu'elles se produisent uniquement dans des estuaires abrités. Le problème essentiel est que, pour survivre, le naissain doit s'implanter parmi les Moules communes adultes. Dans les zones où cela n'est pas une précondition

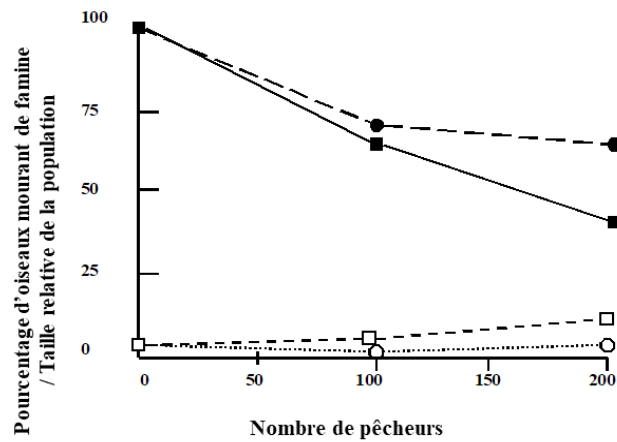
essentielle de recrutement, ni la prédation par les Huîtres pie, ni la pêche ne peuvent avoir d'effets sur l'abondance à long terme et sur la persistance des ressources qu'exploitent les oiseaux et la pêche.

Ceci est très probablement le cas dans les nombreuses populations de coquillages où les larves s'établissent dans des zones largement exemptes d'individus adultes. Dans les populations installées sur des côtes ouvertes, par exemple, des épisodes de mortalité massive d'adultes liés à des tempêtes sont suivis par l'installation de grandes densités de naissain sur des substrats dépourvus d'adultes. Un pattern similaire est souvent montré par les Moules communes vivant dans les baies ouvertes et sableuses où les quantités de naissain peuvent s'implanter dans les tubes des Annélides polychètes, dans les tapis denses de Coques communes, sur de l'argile solidifiée ou sur des galets. Ces implantations se développent en gisements uniformes d'individus de même âge, à la croissance rapide, mais qui peuvent devenir instables en raison de la bio-déposition et de l'élévation subséquente du gisement (DARE, 1969).

Les tempêtes et les fortes marées dégagent souvent ces gisements, parfois avant même que les bivalves aient grandi suffisamment pour être exploités soit par les Huîtres pie soit par les pêcheurs. Chez les Coques communes, une séparation spatiale similaire de l'implantation du naissain et des adultes peut également se produire dans les gisements qui se développent dans des baies non protégées. La survie du naissain de zones non pêchées dépend, elle, probablement en grande partie de la prévalence de prédateurs subtidiaux. L'impact des Huîtres pie et de la pêche sur les densités d'adultes n'ont clairement pas un impact direct sur l'abondance du recrutement.

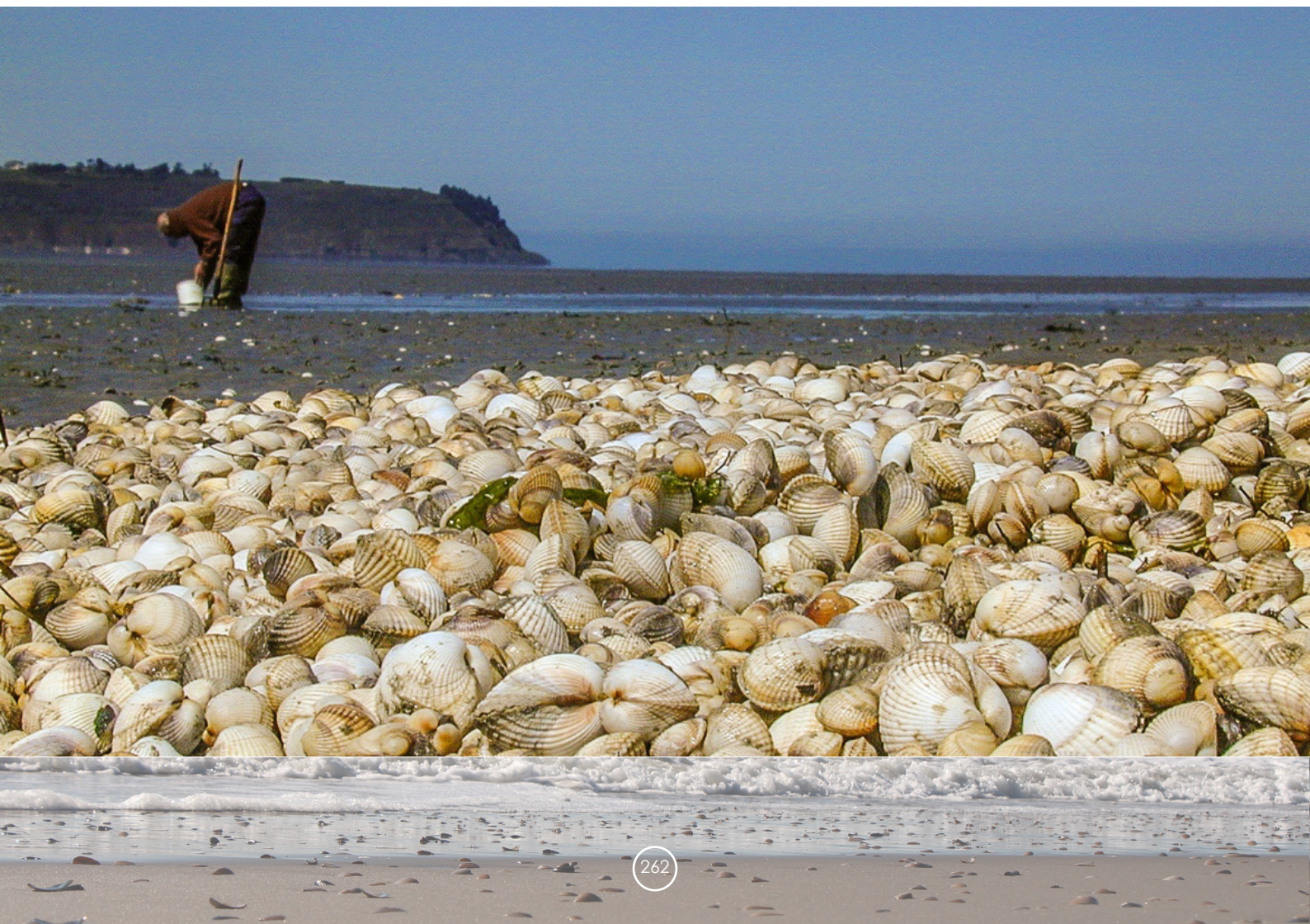






**Figure 158** : L'effet prédit du ramassage à la main (cercles) et du ratissage (carrés) sur le taux de mortalité (symboles ouverts) sur les Huîtres pie au cours d'une seule saison de non reproduction et la taille à l'équilibre à long terme de la population (symboles pleins). La population initiale compte 1 550 oiseaux. La taille de la population est exprimée comme un pourcentage de la population qu'il y aurait sans pêche de Coques communes sur le site (extrait de GOSS-CUSTARD, 2017b).

**Figure 159** : Un tas de Coques communes, un pêcheur à pied en Baie de Saint Brieu © ALAIN PONSERO.







## X.6. Impacts de la pêche mécanique

Ce ne sont pas seulement les conséquences possibles à long terme de l'exploitation sur la dynamique des populations et la persistance des populations de mollusques qui doivent être prises en compte lors de l'élaboration des politiques d'exploitation. Il est indispensable de considérer aussi ses effets indirects sur la qualité des milieux et sur les autres espèces d'invertébrés et en particulier lorsque l'exploitation est mécanisée. FERNES *et al.* (2000) ont bien montré que des coquillages de grande taille pouvaient être collectés plus rapidement et plus efficacement avec des méthodes mécaniques qu'avec des méthodes traditionnelles. Le problème de la mécanisation est qu'elle n'est pas sélective et affecte les tailles de coquillages non exploitables et les autres espèces benthiques. La récolte mécanique semble en effet très impactante sur le recrutement du naissain (DARE *et al.*, 2004), en particulier en raison des changements de caractéristiques du substrat remanié.

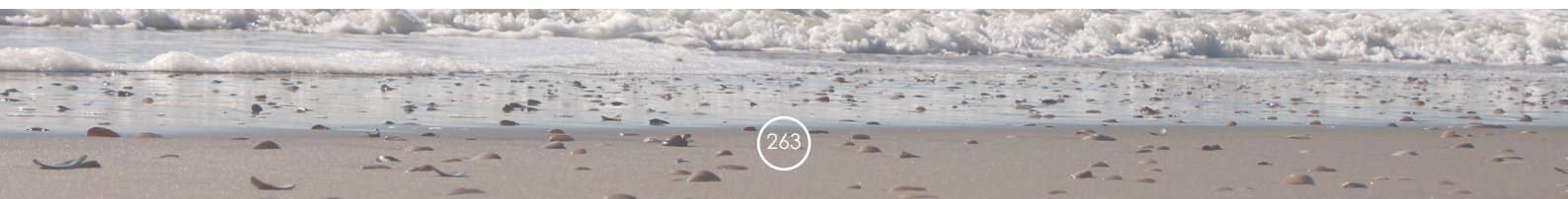
De nombreuses publications comparent l'impact de la pêche mécanique, intensive et industrielle, à celui de la pêche manuelle, plus sélective et moins perturbatrice des habitats non végétalisés. La récolte mécanisée de coquillages, Moules communes ou Coques communes, s'effectue sur des individus d'une taille qui pourrait correspondre à ce que recherchent les oiseaux. La surpêche des coquillages entraîne la disparition des gisements intertidaux de Moules communes et de Coques communes (ATKINSON *et al.*, 2003 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; ENS, 2006 ; VAN DE POL *et al.*, 2014). La pêche peut également engendrer des dérangements préjudiciables aux oiseaux dans leur recherche alimentaire. Elle les amène à se regrouper sur des zones marginales de moindre valeur où leur densité est donc élevée, ce qui induit une augmentation des interférences entre eux (STILLMAN *et al.*, 2001). Comme les Moules communes enrichissent les sédiments, leur enlèvement a une plus grande importance sur

l'habitat que les Moules communes en elles-mêmes (ENS *et al.*, 2007).

La pêche mécanique des Coques communes ou des Moules communes constitue une menace majeure pour l'Huîtrier pie car elle peut engendrer une diminution drastique des ressources alimentaires et une pénurie alimentaire pour les oiseaux au cours de la période hivernale, comme cela a été montré au Royaume-Uni et aux Pays-Bas (ATKINSON *et al.*, 2003 ; 2005 ; ENS *et al.*, 2004). À titre d'information, la modélisation de la pêche mécanique dans le Burry Inlet a permis d'estimer que 60 machines peuvent occasionner la mort de tous les Huîtriers pie présents sur le site, alors qu'une équipe de 500 ramasseurs n'en occasionne aucune (STILLMAN *et al.*, 2001 ; CALDOW *et al.*, 2003).

Aux Pays-Bas, les Coques communes étaient à l'origine collectées manuellement mais dans les années 1960, la mécanisation a pris la forme d'une exploitation avec une drague suceuse qui enlève les 3 à 5 premiers cm du substrat sur des bandes de 1 m de large, à un rythme plus élevé que celui du ramassage manuel (FERNES *et al.*, 2000). Les Coques communes de taille commercialisable sont conservées tandis que la vase et les animaux de petite taille sont rejetés. La pêche par dragage enlève les Coques communes de différentes cohortes sur environ 25 % de la surface qu'elles occupent chaque année (ENS *et al.*, 2007). L'efficacité est telle que la collecte est passée de 2 à 80 millions de kg entre 1960 et 1989 (DIJKEMA, 1997 *in* SWART et VAN ENDEL, 2008), ce qui représente 9,5 % du total de la production naturelle d'invertébrés de la mer des Wadden.

La mécanisation n'est pas sélective et affecte les tailles non exploitables et les autres espèces benthiques. Elle est également impactante sur le recrutement du naissain (DARE *et al.*, 2004) parce qu'elle modifie la nature et la consistance du subs-



trat ; on note en particulier une diminution de la teneur en argile des couches superficielles de sédiments (PIERSMA *et al.*, 2001). Les Coques communes ne joueraient plus alors leur rôle dans l'accumulation de particules fines ce qui ne permettrait pas la réinstallation du naissain (ENS *et al.*, 2004). Pour les Moules communes, le ré-établissement de gisements peut être difficile si la collecte mécanique endommage la structure physique du substrat (STILLMAN *et al.*, 2001).

De fait, la mécanisation peut conduire à une réduction des ressources exploitables par les oiseaux et donc à une augmentation de leur mortalité. S'ils ne meurent pas les oiseaux peuvent être durablement affaiblis ; certains ne récupèrent pas des effets de la pêche de l'hiver avant le suivant, ce qui, immanquablement, a un retentissement sur leurs capacités à se reproduire avec des conséquences à long terme sur leur population. Par ailleurs, les engins de pêche dérangent environ 30 à 40 % de la zone de pêche (ENS *et al.*, 2004a).



## X.7. Impacts de la pêche manuelle

La collecte manuelle des bivalves est considérée comme moins impactante sur la survie des oiseaux si elle ne conduit pas à une surpêche (STILLMAN *et al.*, 2001 ; ATKINSON *et al.*, 2005). Le prélèvement de 25 % des Coques communes, dans le Burry Inlet, peut conduire à une diminution du nombre d'Huîtres pie au printemps, dès lors que les Coques communes prélevées sont également une ressource pour les oiseaux (NORRIS *et al.*, 1998). Le grattage du substrat pour la collecte des Coques communes provoque une importante mortalité chez les plus petites d'entre elles (JACKSON et JAMES, 1979). Celles-ci constituent des proies faciles pour les laridés qui n'hésitent pas à les consommer tout près des pêcheurs qui s'activent, jusqu'à ce que la marée recouvre les zones pêchées et permette aux survivantes de se mettre hors de portée (TRIPLET *et al.*, 1998a) ; cette prédation initiée par l'être humain affecte inévitablement le renouvellement de leur population.



**Page suivante : Figures 160 et 161**

**Figure 160** : Dans l'estuaire de la Somme, le matériel de base pour la pêche manuelle se compose d'un râteau, d'un tamis et d'un seau © SABINE GODARD.

**Figure 161** : Le vélo (de plus en plus souvent électrique) favorise les déplacements rapides des pêcheurs à pied, en dehors du tracteur, dans l'estuaire de la Somme © PATRICK TRIPLET.









11

Chapitre

# Des mesures de conservation pour l'Huîtrier pie



## XI.1 Introduction

Il n'est pas ici possible de développer l'ensemble des mesures à prendre pour s'assurer que les effectifs d'Huîtriers pie resteront à un niveau stable, voire augmenteront et que l'espèce continuera de jouer le rôle d'espèce ombrelle pour les nombreux autres limicoles partageant les

mêmes habitats qu'elle. Un plan d'actions pour l'espèce a été rédigé (TRIPLET, 2021) qui fournit les objectifs à atteindre tant pour réduire la mortalité hivernale que pour assurer le taux de reproduction le plus élevé possible.

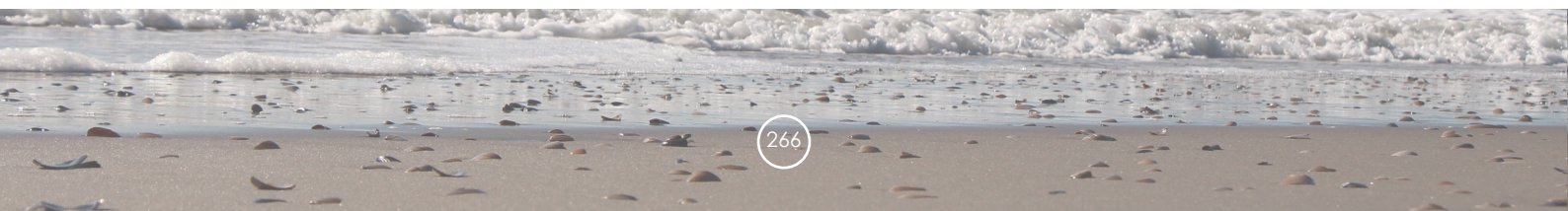


## XI.2. Réduction des dérangements

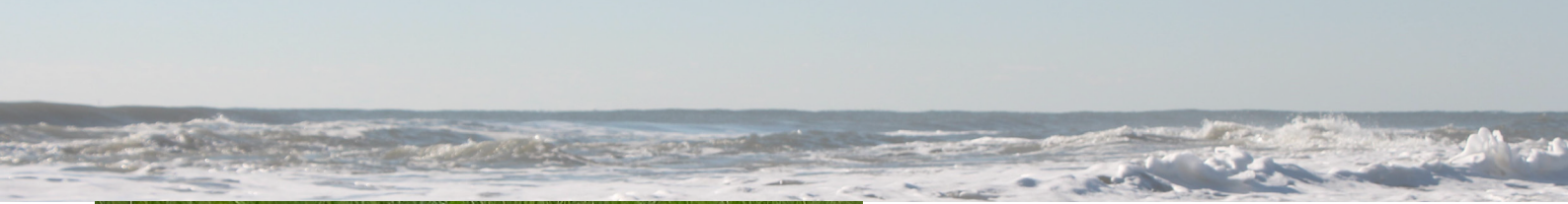
Suivant l'étude réalisée dans le Devon Estuary, pour éliminer les conséquences des dérangements en fin d'hiver, période à laquelle la demande énergétique est la plus importante, le modèle développé par WEST *et al.* (2002) indique qu'il faudrait réduire drastiquement ces dérangements. Pour les éviter, que ce soit en période hivernale ou pendant la saison de reproduction, SABINE III *et al.* (2003) et LOWEN *et al.* (2008) préconisent de limiter l'activité pedestre à proximité des nids (pas à moins de 137 m), de repousser au-delà de cette distance tout déplacement pendant la période d'élevage et de fermer les plages dans les zones critiques trop fréquentées. Par ailleurs, afin d'éviter des situations susceptibles d'engendrer des troubles comportementaux chez les oiseaux, il est nécessaire de

réduire les dérangements en fin d'hiver alors que les conditions d'alimentation deviennent plus difficiles et que la demande énergétique des oiseaux augmente (WEST *et al.*, 2002).

Sur les estrans, la question est de savoir si des mesures coercitives doivent être prises ou s'il est possible de responsabiliser les visiteurs appelés à éviter les zones cruciales pour les oiseaux aux moments critiques de leur cycle vital. Une analyse menée par BURGER et NILES (2013) indique que la réponse dépend essentiellement du type de visiteurs. Sur une plage du New Jersey (USA), les amoureux de la nature sont les plus soucieux de ne pas déranger les oiseaux, suivis par les pêcheurs. Les promeneurs accompagnés de chiens semblent moins réceptifs.







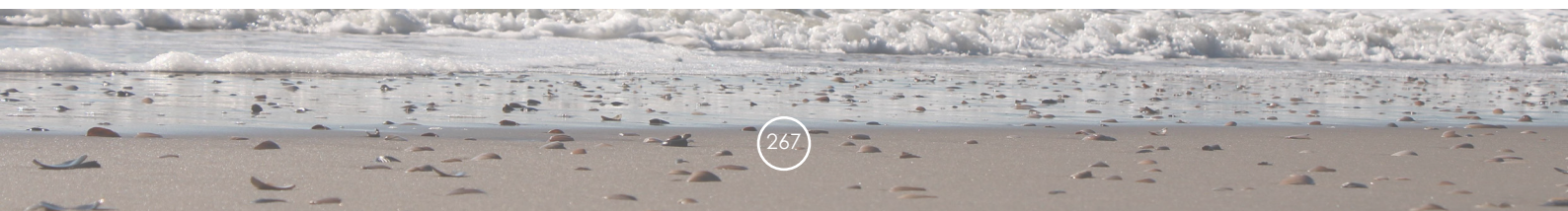
**Figure 162** Survivre en hiver n'a qu'une finalité, se reproduire au printemps suivant © MARIE-FLORE OLLIVERA.

### XI.3. Des aires marines protégées appropriées pour les oiseaux



Assurer aux Huitriers pie des zones alimentaires où la pêche est interdite a été l'une des approches explorées pour protéger les oiseaux de la compétition avec les pêcheurs, en particulier dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden. Au début des années 2000, des secteurs de ce vaste territoire ont été définis et classés en Aires Marines Protégées (AMP) pour permettre au stock de bivalves de se reconstituer en vue de l'hivernage des Huitriers pie. Pour autant, les zones ayant fait l'objet d'une exploitation mécanique n'avaient pas, dix ans plus tard, retrouvé de fonctionnement normal, probablement parce que la création de grandes aires protégées peut ne pas être une mesure efficace si la surpêche continue dans les zones adjacentes (VERHULST *et al.*, 2004). De même, la collecte mécanique des Coques communes a fortement été encadrée au cours des années récentes (VAN DE POL *et al.*, 2014), sans que cela se traduise par une amélioration de leurs effectifs.

D'un autre côté, VERHULST *et al.* (2004) ont comparé les taux de survie et la condition corporelle des Huitriers pie dans les zones de la partie néerlandaise de la mer des Wadden dans lesquelles les stocks de Coques communes ont été réduits drastiquement par la pêche et dans celles qui n'ont pas été pêchées dans les AMP. Dans les zones non protégées et / ou surpêchées, les Huitriers pie disposent de moins de bivalves (Coques communes et Moules communes) pour se nourrir ; ils sont en plus mauvaise condition corporelle (selon une mesure combinée de la masse et de paramètres hématologiques) que les oiseaux présents dans des zones protégées et l'estimation de leur mortalité annuelle est 43 % plus élevée. Ceci suggère fortement que les AMP ont atteint leur objectif de protéger les Huitriers pie de la surpêche. Il est plutôt surprenant, cependant, que les oiseaux attachés aux zones surexploitées proches d'aires protégées, ne s'y déplacent pas, demeurant fidèles à leurs





zones d'hivernage habituelles, en dépit des mauvaises conditions qu'elles leur procurent. De nombreux Huîtriers pie sont connus pour leur fidélité à leurs zones d'alimentation au cours de la saison de non reproduction (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1982a). Comme cela est discuté au **chapitre IV**, la connaissance qu'ont les oiseaux d'un espace leur permet d'exploiter ses ressources avec plus d'efficacité qu'ils n'en auraient s'ils se trouvaient en une zone inconnue. Si la dominance sociale est dépendante du site, la fidélité au site peut renforcer la dominance des Huîtriers pie, tout comme leur âge (CALDOW et GOSS-CUSTARD, 1996). Les avantages pour la survie de la connaissance locale sont supposés pouvoir expliquer pourquoi les Huîtriers pie hésitent à quitter une zone, même temporairement, quand les conditions alimentaires se dégradent (ATKINSON *et al.*, 2003 ; VERHULST *et al.*, 2004). DURIEZ *et al.* (2012) ont testé cette hypothèse en comparant les taux de survie des oiseaux qui désertent leur zone d'hivernage habituelle et de ceux qui restent en place. Cette analyse montre que des Huîtriers pie bagués qui quittent la partie néerlandaise de la mer des Wadden ou la région du Delta en raison d'une dégradation des conditions d'alimentation pour trouver refuge sur les rivages français, ont parfois un taux de mortalité plus élevé que ceux qui restent. Ces résultats sont néanmoins discutables, en ce sens que, dans certaines occasions, les oiseaux qui se déplacent ont un taux de survie plus élevé, même si une partie d'entre eux sont tués en France. L'importance possible de la fidélité à un site sur le taux de mortalité des Huîtriers pie

a été explorée par STILLMAN *et al.* (2021) en utilisant un modèle fondé sur les individus (IBM) dans le Wash où les oiseaux se nourrissent de Coques communes et de Moules communes. Il y a un coût possible mais inconnu à se déplacer si les zones refuges souffrent d'une réduction de la dominance sociale : ceci peut ensuite diminuer leur taux d'ingestion dans des occasions où la densité d'oiseaux est élevée. D'après les simulations, le coût du déplacement vers un nouveau site alimentaire serait substantiellement supérieur à cinq fois la valeur du risque de mourir de faim. S'il en est ainsi, la réticence des Huîtriers pie à quitter leur zone alimentaire habituelle, quand les conditions se détériorent, est très compréhensible.

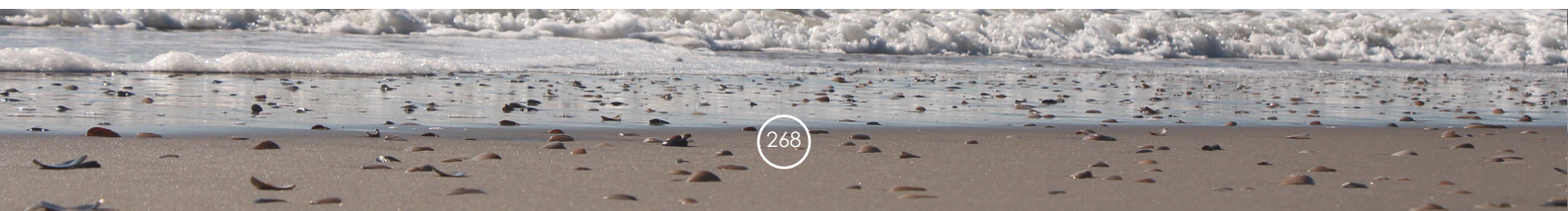
Dans l'estuaire de l'Exe, il a été montré, sur un petit nombre d'oiseaux suivis individuellement, que les adultes étaient fidèles à leurs zones d'alimentation ; pour eux, donc, la notion d'aire protégée a un sens. Par contre, les jeunes oiseaux qui ne trouvent pas de ressources sur ces zones du fait d'une trop forte concurrence avec les adultes, doivent partir à la recherche d'autres zones de gagnage afin de trouver des disponibilités alimentaires acceptables (MORTEN *et al.*, 2022). On ne peut donc exclure la possibilité d'aires marines au statut de protection limité dans le temps et dans l'espace pour permettre à des oiseaux affaiblis de faire face à des situations de disette aux conséquences létales possibles. Pour cette espèce, comme pour d'autres espèces de limicoles, le concept d'aire marine protégée temporaire prend tout son sens.



#### **XI.4. Des sources additionnelles de nourriture**

Il existe différents moyens de compenser les effets délétères de la pêche sur les Huîtriers pie. Hormis la mise à disposition de zones convenables qui leur seraient entièrement dédiées, il est tout à fait envisageable de réserver des bancs de Moules communes non pêchés aux oiseaux ; on peut aussi leur créer de nouvelles opportunités, par exemple en donnant plus de possibilités aux Huî-

triers pie de s'alimenter sur les habitats terrestres proches de la côte, à marée haute (voir par exemple CALDOW *et al.*, 2003). En de nombreux endroits, les Moules communes sont collectées en laissant le naissain dans des zones favorables pendant deux ans jusqu'à ce qu'elles aient crû suffisamment pour être pêchées et consommées par les êtres humains.







Ce naissain de Moules communes peut être cultivé en collectant un peu partout des individus de 10-30 mm de longueur, généralement dans des zones submergées en permanence dans les estuaires ou dans les anses, pour les réimplanter dans des zones favorables. La culture des Moules communes qu'au fil des décennies, des générations de pêcheurs ont développée est répandue le long des côtes européennes. Si l'initiative de cette pratique n'avait pas été prise, il y aurait moins de Moules communes et bien moins encore d'Huîtres pie qu'il y en a actuellement.

La quantité de Moules communes juvéniles disponibles peut varier considérablement d'une année à l'autre. De plus, une implantation massive peut être décimée ou supprimée par des tempêtes ou par des cohortes de prédateurs marins, comme les étoiles de mer et les crabes, affluant de la mer. En conséquence, l'industrie de la moule tributaire d'approvisionnements irréguliers en naissain est économiquement très vulnérable. Cette incertitude peut conduire à une surexploitation des ressources naturelles les bonnes années et à de grandes fluctuations interannuelles dans le stock exploitable, ce qui n'est pas propice à une planification commerciale.



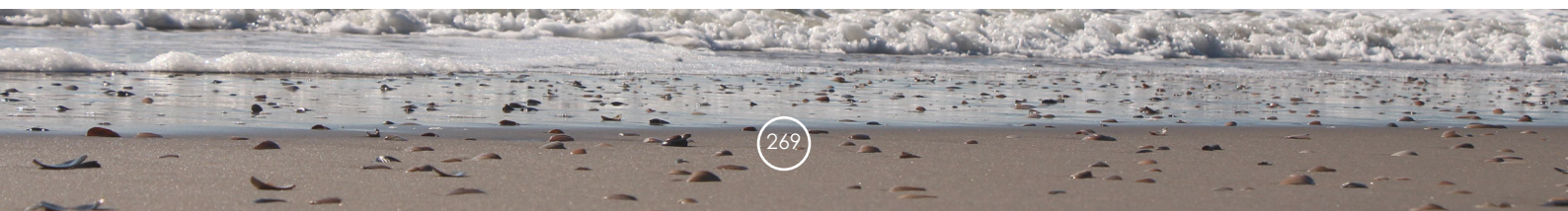
## XI.5. Réduire les conflits avec les pêcheurs

CALDOW *et al.* (2004) ont construit un modèle individu-centré pour trouver des possibilités de réduire les conflits entre les oiseaux et la pêche à pied. Les auteurs partent d'une consommation par les Huîtres pie de 242 tonnes de Moules communes commercialisables (taille supérieure à 40 mm) sur le site de Menai Strait, ce qui représente 19 % de la valeur marchande totale du stock. Il est possible de réduire considérablement cette perte en modifiant l'étendue des structures commerciales et la répartition de la collecte. Initialement, les Moules communes doivent être implantées sur l'étage le plus haut de l'estran afin que les pertes dues aux Huîtres pie soient limitées au maximum. Plus tard, elles doivent être réimplantées sur le bas de l'estran de sorte que les individus de taille commerciale soient confinés sur une zone aussi petite que possible. En acceptant de plus grandes pertes de Moules communes plus tôt dans le cycle de culture, les conditions d'alimentation de l'Huître pie sont améliorées. Les principales questions sont :

- (i) est-ce financièrement viable de stocker du naissain de Moules communes et si oui, quel niveau de l'estran serait le plus approprié ?
- (ii) quelles seraient les conséquences pour les Huîtres pie ?

Les principales ressources alimentaires des Huîtres pie à Traeth Lafan consistent en cinq gisements de Moules communes commercialisables qui ont été implantés par les mytiliculteurs très bas sur l'estran pour maximiser le taux de croissance ; le naissain de Moules communes utilisé a été collecté sur différentes zones côtières du Royaume-Uni. Il n'est pas stocké mais déposé immédiatement sur place où il reste jusqu'à son exploitation. La récolte par dragage de décembre à février nettoie totalement une aire qui devient disponible pour une réimplantation l'été suivant. Situés au plus bas de l'estran, ces dépôts commerciaux ne sont totalement découverts que lors des plus grandes marées de vives eaux. En dehors de ces périodes, les Huîtres pie peuvent se nourrir au niveau moyen de l'estran sur des gisements naturels de Moules communes, sur les vasières en haut de l'estran en exploitant des clams ou des Annélides polychètes et dans les prairies côtières où ils trouvent des vers de terre.

Une façon de prévenir cette imprévisibilité serait de stocker le naissain excédentaire des années d'abondance dans des zones de l'estran qui, normalement, ne sont pas utilisées pour l'exploitation conchylicole. Dans différentes régions du Royaume-Uni, l'approche traditionnelle a consis-





té à créer des « banques » de naissain en haut du schorre où le naissain est peu exposé au risque de prédation par les crabes et les étoiles de mer.

Les simulations réalisées avec le modèle ont conduit à une nouvelle façon de gérer la pêche. On commence par déposer de petites Moules communes (15-20 mm) aussi haut que possible sur l'estran au milieu de l'été, quand les pertes imputables aux Huîtres pie et aux prédateurs subtidiaux (crabes et étoiles de mer) sont les plus basses. En fait, le moment de plus grande vulnérabilité de ces moules serait celui où des oiseaux pressés par la faim devraient allonger leur temps d'alimentation et exploiter des zones côtières marginales à marée haute, sans se soucier de la rentabilité des proies découvertes (**chapitre V**). Au bout d'une année, les Moules communes sont réimplantées plus bas sur l'estran sur une zone plus étendue. Elles constituent évidemment des proies de choix pour les Huîtres pie mais avec l'augmentation de leur temps d'immersion à marée haute et la diminution de leur densité, on limite le surpeuplement et leur accessibilité aux Huîtres pie tout en favorisant leur croissance. Leur coquille qui s'épaissit alors les protège en partie de la prédation par les grands crabes et les quelque 70 % d'Huîtres pie adultes capables de les ouvrir par martelage. Au cours du printemps et de l'été précédant l'hiver de leur récolte, les Moules communes sont transférées au plus bas de l'estran où elles profitent de ressources alimentaires abondantes. Il s'agit aussi de les rendre moins accessibles aux oiseaux au stade de leur croissance où elles sont les plus attractives pour l'Huître pie. À ce moment, les Moules communes sont devenues trop grandes pour la plupart des crabes mais elles restent vulnérables aux attaques des étoiles de mer qui peuvent les atteindre facilement entre deux eaux. Celles-ci ne disposent par chance que d'une courte période pour le faire.

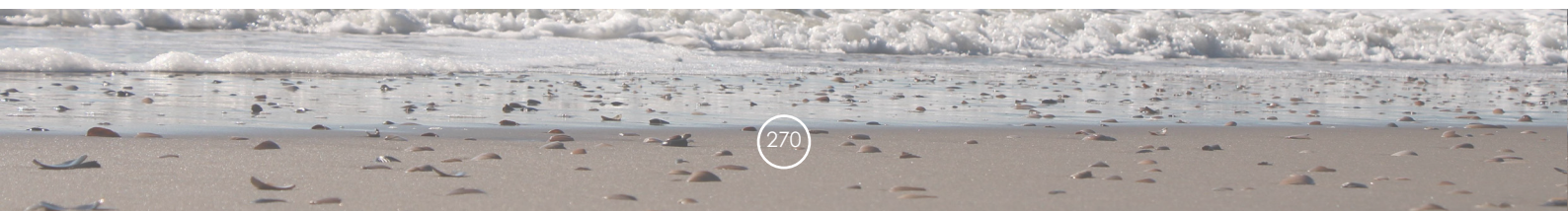
La pratique antérieure consistait à rassembler les Moules communes de 25-30 mm de long et les laisser se développer jusqu'à une taille commercialisable, à de bas niveaux de l'estran, pendant deux ans ou plus. On comptait ainsi récolter environ 1 kg de moules vivantes (pour 1 kg de Moules communes déposées sous forme de naissain). En se fondant sur une approche définie par IBM et en application des prédictions du modèle, la nouvelle stratégie quadruple le profit à la récolte, permet-

tant d'obtenir 4 kg de Moules communes commercialisables pour 1 kg déposé.

La production de Moules communes est ainsi profitable aux pêcheurs mais aussi aux Huîtres pie qui bénéficient de ressources alimentaires plus abondantes à l'étage intermédiaire (médio-littoral) de l'estran. On a là une illustration du fait que des activités humaines bien pensées peuvent s'inscrire dans le fonctionnement d'un écosystème et être favorables à la conservation de la nature. Comme l'indiquent CALDOW *et al.* (2004) dans leur conclusion : « Avec une gestion appropriée, les intérêts des conchyliculteurs et des limicoles ne doivent pas entrer en conflit. »

Un IBM sur les relations Huîtres pie – bivalves dans le Wash suggère de quelle façon il faut disposer les Moules communes pour qu'elles profitent aux Huîtres pie (STILLMAN *et al.*, 2003). De nouveaux gisements peuvent être créés soit en haut de l'estran, soit plus bas. De plus, une quantité donnée de Moules communes peut être déposée soit à haute densité, donc couvrir seulement une petite zone, soit à basse densité, et alors couvrir une grande zone. Les simulations avec IBM suggèrent laquelle de ces quatre combinaisons possibles de localisation et de densité est la plus à même d'aider les Huîtres pie à survivre en hiver. L'hiver de référence retenu pour les calculs a été celui de 1992-1993 sachant qu'il a été marqué par le taux de mortalité le plus élevé (26 %) enregistré durant la période contemporaine. Dans ces simulations, les Moules communes déposées au-dessus du niveau moyen de la mer étaient exposées huit heures au lieu de six et étaient supposées contenir seulement 90 % de la quantité de chair que les Moules communes placées plus bas dans l'estran peuvent contenir.

Ces simulations montrent que à la fois la localisation et la densité de toute parcelle de nouvelles Moules communes influencent la réduction du taux de mortalité. Une addition de 600 tonnes MSLC de Moules communes déposées à faible densité et donc, sur une grande surface dans une zone élevée de l'estran est prédite pour réduire la mortalité des Huîtres pie à sa valeur réelle à 1 %, un taux approximatif observé les années de forte abondance de bivalves dans le Wash. Il s'agit de la meilleure façon de compenser la rareté des bivalves natu-







rels parce que le développement des Moules communes sur une grande surface sur le haut estran augmente à la fois le temps d'alimentation sur les proies rentables et réduit les interférences parmi les oiseaux en alimentation.

En revanche, le dépôt d'une quantité équivalente de Moules communes au même niveau de l'estran mais à haute densité et donc, sur une petite surface, ne réduit la mortalité que de 5 %. Le faire, mais en bas de l'estran, la réduit à 12 %, quand les Moules communes sont déposées à basse densité. Même si la faible densité en haut d'estran était supposée contenir des Moules communes de qualité inférieure à celle des dépôts de faible densité plus bas sur l'estran, ce « handicap » est considérablement contrebalancé par sa localisation. Parce qu'il est exposé plus longtemps, il permet aux Huîtres pie de se nourrir sur des sources de proies très rentables pendant huit heures au cours de chaque cycle tidal, et non six, comme cela est normalement le cas.

Une possible modification supplémentaire de cette idée est d'utiliser les Moules communes qui ont été endommagées lors du processus de vente. En fonction de l'hypothèse faite sur le rythme d'ingestion des oiseaux qui obtiennent leur alimentation de Moules communes mises au rebut, sur le haut

estran et sur les zones où ces Moules communes peuvent être épandues, la survie hivernale des Huîtres pie dans l'estuaire de l'Exe peut être augmentée significativement (STILLMAN *et al.*, 2015). Ces simulations prédisent que rendre disponibles des Moules communes au rebut en janvier augmente la survie des Huîtres pie tout autant que les rendre disponibles à partir de septembre. Ceci est dû aux conditions d'alimentation des oiseaux qui se dégradent au cours de l'hiver quand la masse sèche libre de cendres des Moules communes diminue, que la compétition par interférence augmente et que les jours raccourcissent. Dans l'estuaire de la Somme où cette pratique, bien qu'illégale, était très répandue, les observations ont montré qu'en fait, seuls les laridés profitaient des Moules communes mises ainsi à disposition ; ce n'était pas le résultat escompté (P.TRIplet, inédit).

En étendant cette idée, GOSS-CUSTARD *et al.* (2017) suggèrent que les effets d'une détérioration temporaire des conditions d'alimentation des Huîtres pie pendant des périodes de froid pourraient être atténués grâce au chauffage souterrain à l'énergie solaire-de champs riches en vers de terre - tels que les terrains de football et de rugby – cela constituerait une contribution majeure à la survie des oiseaux.

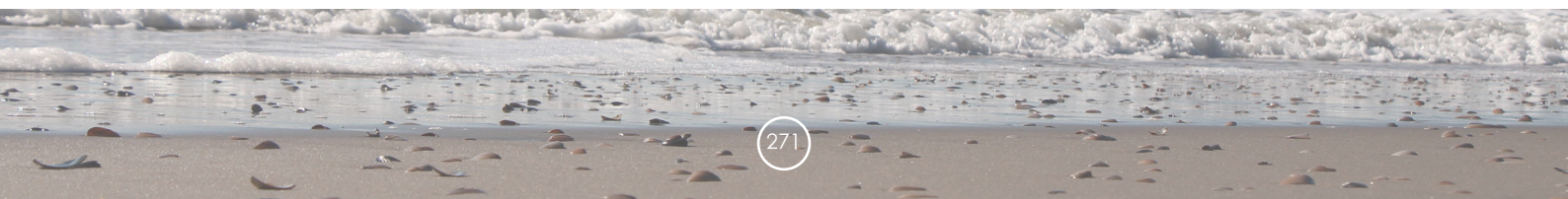


## XI.6. Gestion adaptative des pêcheries

Les stocks de bivalves peuvent varier si fortement entre les saisons de non reproduction que les décisions sur la taille des bivalves et le volume du prélèvement doivent être arrêtées chaque année. Et comme les conditions peuvent changer au cours d'une même saison de non reproduction, il est souvent nécessaire d'adapter les règles prises au départ pendant l'exercice de la pêche. Une telle flexibilité qui sous-tend l'approche de gestion adaptative a été adoptée au Pays de Galles pour gérer les pêcheries de manière à sécuriser la viabilité des populations d'oiseaux,

en particulier d'Huîtres pie. Cette approche reconnaît les événements erratiques et hautement imprévisibles qui déterminent la taille du prélèvement, mais aussi que la compréhension scientifique sous-jacente puisse évoluer à mesure que de nouvelles découvertes sont faites.

Comme les hivers froids et les étés chauds dans la partie néerlandaise de la mer des Wadden l'ont récemment illustré, les circonstances peuvent changer rapidement et de manière imprévisible.





Ces variations importantes doivent être prises en considération quand il faut décider d'une réglementation pour la pêche. Une stratégie flexible et adaptée est maintenant défendue, par exemple pour les pêcheries de mer profonde où la distribution des poissons qui sont inaccessibles aux oiseaux peut changer rapidement (HOBDDAY *et al.*, 2013 ; DUNN *et al.*, 2016 ; McINNES *et al.*, 2019).

Le principal avantage à adopter une stratégie adaptative en utilisant la capacité d'accueil hivernale comme critère de base des décisions réside dans le fait d'être, à tout moment, en mesure de répondre avec pertinence à tout effondrement de la ressource : si la quantité de Coques communes chute brutalement pour des raisons inconnues et dont la moindre n'est pas que le scientifique s'est trompé, la menace peut être rapidement estimée et une action décidée sans délai pour protéger les oiseaux, en particulier en limitant la collecte des coquillages par des moyens appropriés. Parmi d'autres avantages potentiels, on note :

- (i) au Pays de Galles, cette stratégie a été bien accueillie et est activement soutenue par les pêcheurs de Coques communes dont l'existence dépend de la récolte, et ceux-ci collaborent bien avec les autorités de conservation ;
- (ii) elle n'est pas affectée par les événements qui se produisent à d'autres moments de l'année ;
- (iii) elle peut être réestimée rapidement si les circonstances changent brusquement, comme cela se produit lors d'hivers rigoureux ;

(iv) le stock exploitable peut être estimé pour le 1<sup>er</sup> décembre, une date qui marque généralement le début de la période à partir de laquelle les Huîtres pie rencontrent des conditions d'alimentation difficiles, et non trois mois à l'avance le 1<sup>er</sup> septembre (GOSS-CUSTARD et STILLMAN, 2020). Ce délai peut permettre d'échantillonner les stocks de Coques communes plus tard dans l'été, sur une base moins spéculative qu'au printemps, au plus près des besoins de la saison d'hiver ;

(v) il évite en partie le problème des éventuels effets à long terme sur l'abondance des Coques communes car il est dérivé de mesures du stock, de sorte que tout effet inconnu sur l'abondance à long terme - qu'il soit à la hausse ou à la baisse - est automatiquement pris en compte chaque année.

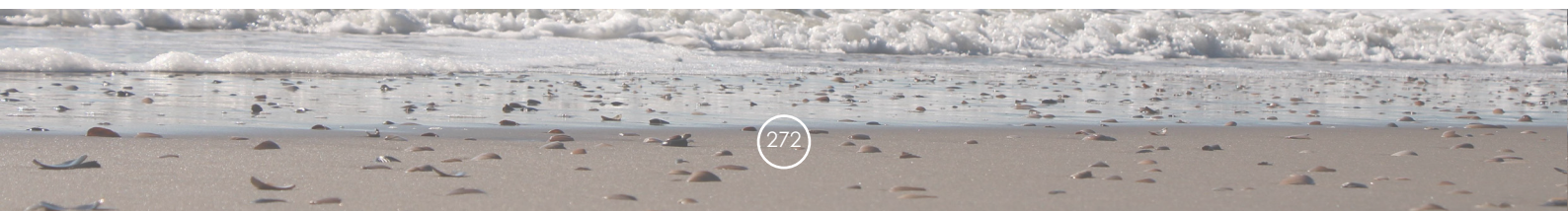
La capacité d'accueil pour une saison sans reproduction est donc une mesure de gestion adaptative pour gérer les stocks de mollusques. Mais, une perspective à plus long terme doit également être adoptée si l'on veut maintenir la santé durable de la conchyliculture et des Huîtres pie. Dans le contexte actuel, cela signifie prendre en compte l'impact de la récolte de l'année N sur les stocks de coquillages des années N+1, 2, 3 etc. Par exemple, l'approche de la capacité de charge intra-hivernale de l'année N peut suggérer que 1 000 tonnes de coquillages doivent rester après la récolte si la population d'Huîtres pie doit être protégée, alors que la prise en considération du maintien à plus long terme des stocks de coquillages peut conduire à proposer que 2 000 tonnes soient conservées. Dans un tel cas, c'est à partir de cette dernière valeur, la plus grande, que serait fixé le volume de la récolte de l'année N.



## XI.7. Gestion cynégétique

Le prélèvement cynégétique en France tend à augmenter très fortement lors des vagues de froid qui poussent de nombreux oiseaux à fuir leur aire d'hivernage habituelle. Dans de telles circonstances, des dispositifs réglementaires

sont prêts à l'application pour assurer un suivi des oiseaux et éviter que les prélèvements ne grèvent certaines populations comme cela fut le cas en France au cours des hivers de 1985 et 1987, notamment (voir plus haut).







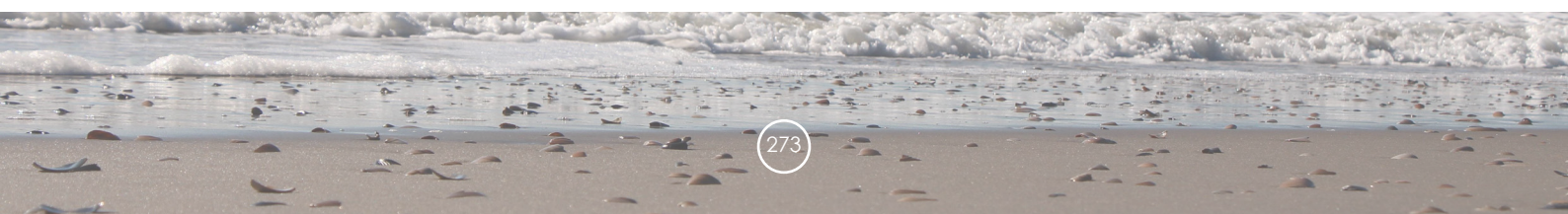
Ainsi, VAN DE POL *et al.* (2014) préconisent que la chasse de l'espèce, comme celle d'autres limicoles côtiers, soit fermée dès qu'une vague de froid affecte les oiseaux et que cette fermeture se prolonge une à deux semaines après la fin de l'évènement météorologique, afin de permettre aux oiseaux de reconstituer leurs réserves énergétiques et de regagner leurs zones d'hivernage habituelles. La population continentale d'Huîtriers pie est affectée disproportionnellement par la chasse (VAN DE POL *et al.*, 2014). La connaissance des prélèvements n'est pas actualisée suffisamment régulièrement. Elle devrait l'être afin de déterminer l'impact de la chasse sur les adultes dont la survie conditionne la reproduction le printemps suivant. Les mesures en cas de vagues de froid les concernent essentiellement car, comme cet ouvrage l'a montré, toute

augmentation de la mortalité des adultes reproducteurs a des conséquences immédiates sur la dynamique des effectifs, notamment continentaux.

Lorsque la chasse ferme en raison d'une vague de froid, aucune autre mesure n'est prise pour les oiseaux. Pourtant, comme cela a été montré plus haut, les dérangements lors des périodes froides ont un impact considérable sur les oiseaux. La fermeture de la chasse devrait être accompagnée d'une restriction forte de l'accès aux estrans sur lesquels les Huîtriers pie (et les autres espèces de limicoles) trouvent refuge et y recherchent quelques proies encore accessibles. Tout envol peut avoir des conséquences dramatiques en raison de l'énergie requise qui devrait être totalement consacrée à la survie des oiseaux.



**Figure 163** Observer du littoral, quand cela est possible, est le meilleur moyen de garantir la quiétude des oiseaux  
© JOHN GOSS-CUSTARD.







## Quelques mots de conclusion

Pour nous, auteurs, ces dernières pages marquent le soulagement d'être allés au bout de ce long travail que nous avons envisagé ensemble lors de la période de confinement de l'épisode pandémique de 2020. Pendant trois années, les échanges de textes anglais ou français ont ponctué notre quotidien, avec les inévitables ratés, d'une traduction trop rapidement réalisée alors que le co-auteur ami n'avait envoyé son texte que pour vérification. Mais l'aventure fut belle, passionnante, prolongeant notre amitié déjà ancienne de 35 années, nous rapprochant l'un de l'autre chaque jour davantage, souhaitant ensemble la victoire de la même équipe de football, de la même équipe de rugby, sauf quand nos équipes nationales jouaient l'une contre l'autre. Notre relation avec l'Huïtrier pie ne s'arrête pas là, l'un et l'autre ayant encore des éléments à partager, issus essentiellement de nos carnets, voire de notre présence plus ponctuelle désormais sur le terrain.

Pour vous, lecteurs, ces dernières pages sont également un soulagement, celui d'être parvenus à tout lire, à, nous l'espérons, avoir mieux compris la vie hivernale pleine de rebondissements de l'Huïtrier pie, à avoir eu envie d'en savoir plus sur l'espèce, sur les limicoles en général, sur les méthodes d'approche et d'analyse des données. Nous avons parfois donné l'impression de répéter des choses semblables, mais il ne pouvait en être autrement car certaines notions sont complexes et il est nécessaire de toujours garder en tête certains fondamentaux pour pouvoir les appréhender au mieux. Nous avons également conscience que nous aurons peu de lecteurs, la communauté des « limicologues », ces ornithologues spécialisés sur les limicoles, étant limitée. Mais peut-être que par curiosité, d'autres ornithologues souhaiteront lire au moins une partie de notre travail et acquérir ainsi quelques notions complémentaires d'écologie comportementale, ou quelques méthodes de travail nouvelles pour eux. Nous n'avons pas rédigé ce travail pour une vente en librairie, étant non seulement conscients du nombre de lecteurs potentiels, mais souhaitant également que le plus grand nombre puisse accéder facilement à l'objet de nos études, de notre passion.

Pour lui, l'Huïtrier pie, ces dernières pages incitent à la réflexion, telle qu'elle a été abordée récemment (TRIPLET, 2023). L'augmentation de la mortalité et la réduction de la taille des populations ont été très largement documentées (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996 ; VERHULST *et al.*, 2004 ; ATKINSON *et al.*, 2003, 2005, 2010) et ont été modélisées par différents auteurs (en particulier par STILLMAN, 2008 ; STILLMAN et GOSS-CUSTARD, 2010 ; STILLMAN *et al.*, 2010). La taille des populations est une fonction de l'interaction entre les taux de mortalité et de reproduction, dont en particulier le taux de mortalité dans les zones d'hivernage, incluant les voies de migration (GOSS-CUSTARD, 1980, 1993 ; GOSS-CUSTARD et DURELL, 1990 ; GOSS-CUSTARD *et al.*, 1995a, b, c et d ; 1996). Selon ces études, si la condition corporelle et la survie diminuent, la taille de la population diminue d'une quantité qui dépend de l'importance des phénomènes de compensation « densité dépendance » sur les zones de reproduction et de la capacité à trouver des sites alternatifs d'hivernage ou de halte migratoire. Ces deux notions, de condition corporelle et de survie, sont les déterminants de la compréhension de la façon dont l'Huïtrier pie aborde la période hivernale... et au travers lui, l'ensemble des oiseaux d'eau. Tel est le but d'un oiseau : rester vivant et en bonne condition pour pouvoir, le printemps venu, trouver le ou la conjointe idéale et assurer sa descendance. Et si la descendance est assurée par suffisamment de couples, l'effectif de la population restera stable voire augmentera.

Pour le moment, l'analyse de la tendance à long terme indique que la valeur de l'effectif total est revenue à ce qui prévalait jusqu'à la fin des années 1980 et cette situation correspond à une amélioration de l'état des eaux littorales, ce qui, pour nous, êtres humains, est hautement souhaitable, même si cela a des conséquences sur les oiseaux. La stabilité actuelle des effectifs de l'Huïtrier pie peut-elle perdurer ? En dehors de la surpêche, les menaces qui pèsent sur les zones d'hivernage sont nombreuses : réchauffement planétaire qui va profondément modifier la dynamique de populations des espèces proies, élévation du niveau des mers, diminution / disparition de vasières intertidales, pression humaine croissante pour les loisirs ou pour l'exploitation de l'espace... sont autant de menaces dont il faut tenir compte.

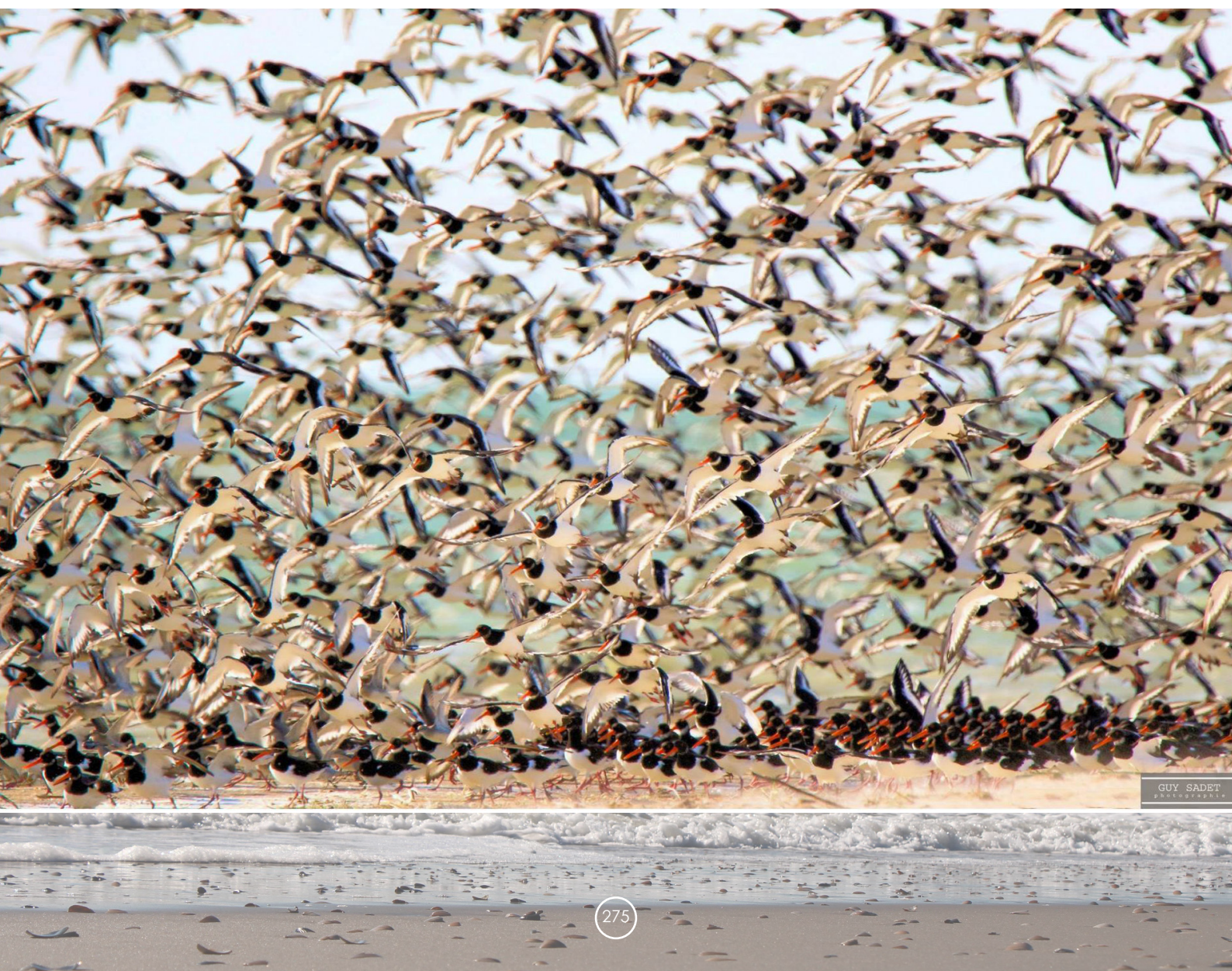




L'Huîtrier pie, relativement facile à étudier, pour lequel de nombreux éléments démographiques sont connus, pourrait être une excellente sentinelle de l'état de santé des populations de limicoles côtiers et de leurs habitats. Alors, bien qu'il soit une des espèces de limicoles parmi les plus étudiées au monde, il reste encore des éléments à appréhender pour comprendre son adaptation aux bouleversements de notre planète. Pour les jeunes chercheurs s'ouvre un vaste champ d'études à entreprendre, nombre de questions posées par l'Huîtrier pie restant jusque-là sans réponse. Ils auront, des heures à passer sur le terrain, des méthodes

nouvelles à mettre en œuvre pour parfaire les connaissances, voire pour les mettre en question, soit parce que les nouvelles méthodes apportent un éclairage nouveau, soit parce que les conditions changeantes modifient considérablement ce qui était considéré comme acquis. Le réchauffement climatique facilitera peut-être le travail hivernal avec une forte réduction des épisodes excessivement froids que nous avons supportés lors de nos suivis. Mais un effort sera cependant à fournir pour écrire de nouvelles pages de l'histoire de l'Huîtrier pie.

Figure 164 Comme un « au revoir » © GUY SADET.

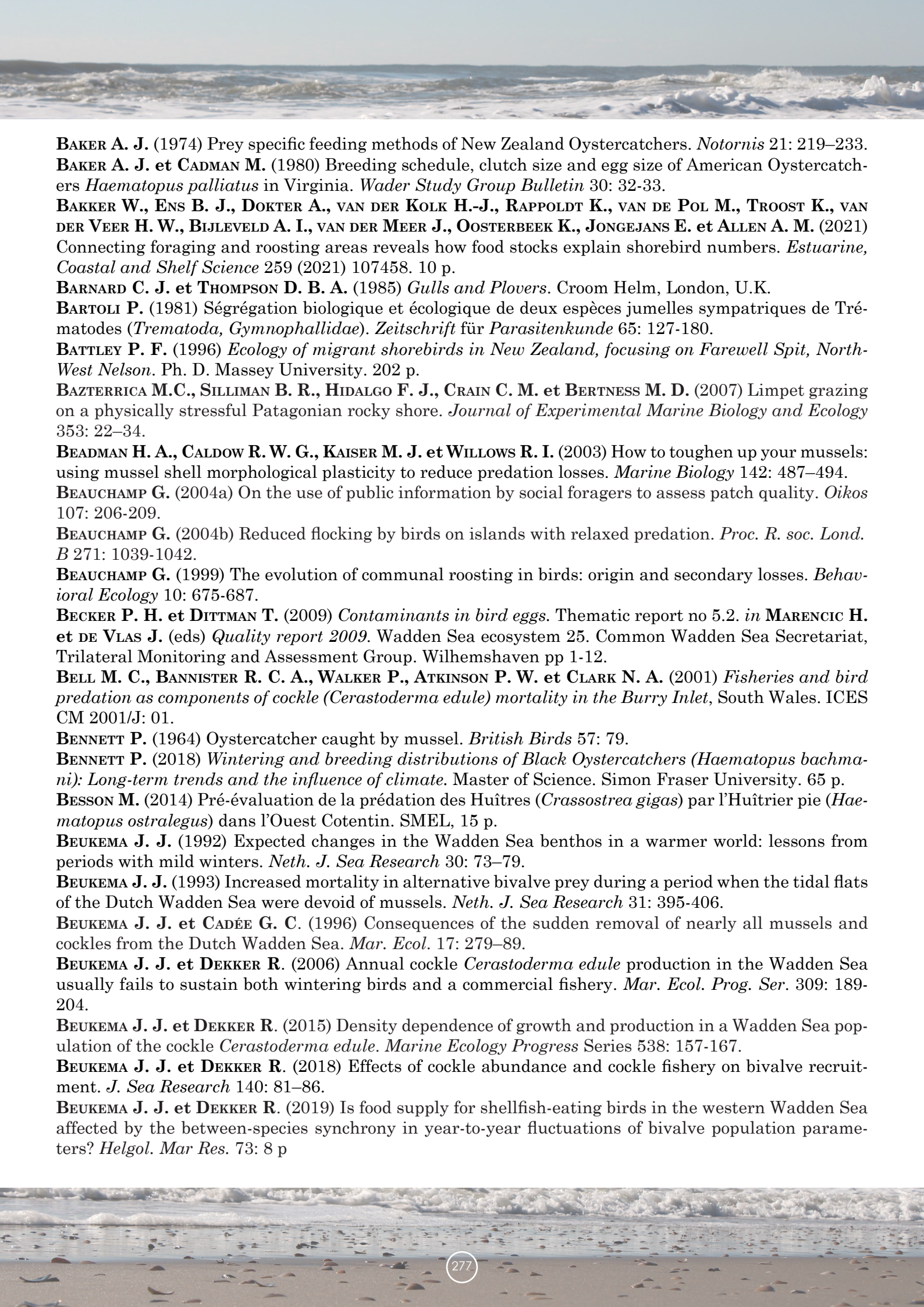


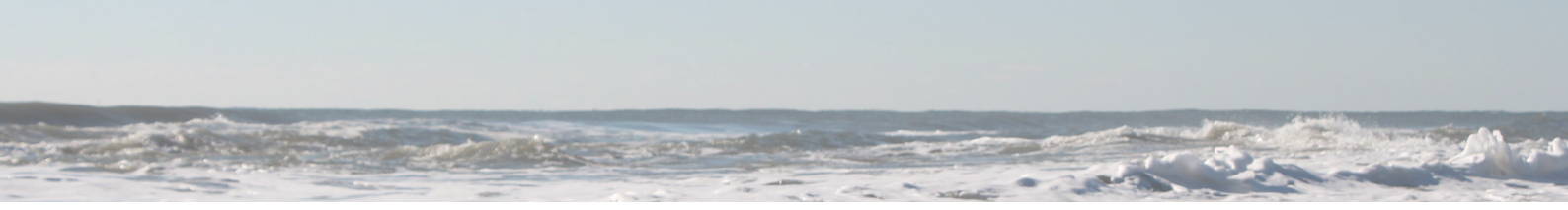


## Références bibliographiques

- A** AGONUS FISHERIES CONSULTANCY (2009) *Habitattoets handmatige kokkelvisserij Waddenzee: Seizoen 2009 – 2010*. A report. Herengracht 9, 2312 LA Leiden.
- ALLEN A. M., ENS B. J., VAN DE POL M., VAN DER JEUGD H., FRAUENDORF M., OOSTERBEEK K. et JONGEJANS E. (2018) *Cumulative Human Impacts on biRd Populations (CHIRP): A multi-tiered approach to conserving the near-threatened Eurasian Oystercatcher*. 5<sup>th</sup> European Congress of Conservation Biology. Communication orale.
- ALLEN A. M., ENS B. J., VAN DE POL M., VAN DER JEUGD H., VAN DER KOLK H. J., OOSTERBEEK K., NIENHUIS J. et JONGEJANS E. (2019a) Colour-ring wear and loss effects in citizen science mark-resighting studies. *Avian Research* 10:11. 15 p.
- ALLEN A. M., ENS B. J., VAN DE POL M., VAN DER JEUGD H., FRAUENDORF M., OOSTERBEEK K. et JONGEJANS E. (2019b) Seasonal survival and migratory connectivity of the Eurasian Oystercatcher revealed by citizen science. *The Auk* 136: 1–17.
- AMAT J. A. (1990) Food usurpation by waterfowl and waders. *Wildfowl* 41: 1-10.
- AMBROSE W. G. (1986) Estimate of removal rate of *Nereis virens* (Polychaeta; nereidae) from an intertidal mudflat by gulls *Larus* spp. *Mar. Biol.* 90: 243-247.
- ANDERSON K. R. et MINTON C. D. T. (1978) Origins and movements of Oystercatchers on the Wash. *Brit. Birds* 71: 439–447.
- ANNEZO J.-P. et HAMON D. (1989) *Prédation par les limicoles de la macrofaune benthique intertidale en baie de Saint-Brieuc*. IFREMER, 94 p.
- ARTS F. A., MEININGER P. L. et ZEKHUIS M. (1997) Ekologisch profiel van de Skolesskter *Haematopus ostralegus*. Bureau Waardenburg rapport 97.25 Werkdocument RIKZ OS-97.862X. 85 p.
- ATKINSON P. W., CLARK N. A., BELL M. C., DARE P. J., CLARK J. A. et IRELAND P. L. (2003) Changes in commercially fished shellfish stocks and shorebird populations in the Wash, England. *Biol. Cons.* 114: 127-141.
- ATKINSON P. W., CLARK N. A., CLARK J. A., BELL M. C., DARE P. J. et IRELAND P. L. (2000) *The effects of changes in shellfish stocks and winter weather on shorebird populations: results of a 30-year study on the Wash, England*. British Trust for Ornithology. 54 p.
- ATKINSON P. W., CLARK N. A., DODD S. G. et MOSS D. (2005) Changes in fisheries practices and Oystercatcher survival, recruitment and body mass in a marginal Cockle fishery. *Ardea* 93: 199–212.
- ATKINSON P. W., McLEAN I. M. D. et CLARK N. A. (2010) Impacts of shellfisheries and nutrient inputs on waterbird communities in the Wash, England. *J. Appl. Ecology* 47: 191–199.
- AUSTIN G. E. et REHFISCH M. M. (2004) Shifting nonbreeding distributions of migratory fauna in relation to climatic change. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00876.x>
- AUSTIN G., REHFISCH M. M., HOLLOWAY S. J., CLARCK N. A., BALMER D. E., YATES M. G., CLARKE R. T., SWETNAM R. D., EASTWOOD J. A., DURELL S. E. A. LE V DIT, WEST J. R. et GOSS-CUSTARD J. D. (1996) *Estuaries, Sediments et Shorebirds III: Predicting Waterfowl Densities on intertidal Areas*. BTO research-Report (ETSU T/04/00207/REP) ETSU, Harwell.
- B** BACHMANN S. et MARTÍNEZ M. M. (1999) Feeding tactics of the American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) on Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Ornitologia neotropical* 10: 81–84.
- BAER J. G. (1962) Cestoda. In: Fridriksson A, Tuxen SL (eds) *Zoology of Iceland*, vol. 2 Pt. 12. Ejnar-Munksgaard, Copenhagen et Reykjavík. 1–63.
- BAI Q., CHEN J., CHEN Z., DONG G., DONG J., DONG W., FU V. W. K., HAN Y., LU G., LI J. ET LIU Y. (2015) Identification of coastal wetlands of international importance for waterbirds: A review of China Coastal Waterbird Surveys 2005–2013. *Avian Research* 6: 1–16.
- BAILLIE S. (1980) The effect of the hard winter of 1978/79 on the wader populations of the Ythan estuary. *Wader Study Group Bulletin* 64. Suppl. 29-35.



- 
- BAKER A. J.** (1974) Prey specific feeding methods of New Zealand Oystercatchers. *Notornis* 21: 219–233.
- BAKER A. J. et CADMAN M.** (1980) Breeding schedule, clutch size and egg size of American Oystercatchers *Haematopus palliatus* in Virginia. *Wader Study Group Bulletin* 30: 32–33.
- BAKKER W., ENS B. J., DOKTER A., VAN DER KOLK H.-J., RAPPOLDT K., VAN DE POL M., TROOST K., VAN DER VEER H. W., BIJLEVELD A. I., VAN DER MEER J., OOSTERBEEK K., JONGEJANS E. et ALLEN A. M.** (2021) Connecting foraging and roosting areas reveals how food stocks explain shorebird numbers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 259 (2021) 107458. 10 p.
- BARNARD C. J. et THOMPSON D. B. A.** (1985) *Gulls and Plovers*. Croom Helm, London, U.K.
- BARTOLI P.** (1981) Ségrégation biologique et écologique de deux espèces jumelles sympatriques de Trématodes (*Trematoda, Gymnophallidae*). *Zeitschrift für Parasitenkunde* 65: 127–180.
- BATTLE P. F.** (1996) *Ecology of migrant shorebirds in New Zealand, focusing on Farewell Spit, North-West Nelson*. Ph. D. Massey University. 202 p.
- BAZTERRICA M.C., SILLIMAN B. R., HIDALGO F. J., CRAIN C. M. et BERTNESS M. D.** (2007) Limpet grazing on a physically stressful Patagonian rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353: 22–34.
- BEADMAN H. A., CALDOW R. W. G., KAISER M. J. et WILLOWS R. I.** (2003) How to toughen up your mussels: using mussel shell morphological plasticity to reduce predation losses. *Marine Biology* 142: 487–494.
- BEAUCHAMP G.** (2004a) On the use of public information by social foragers to assess patch quality. *Oikos* 107: 206–209.
- BEAUCHAMP G.** (2004b) Reduced flocking by birds on islands with relaxed predation. *Proc. R. soc. Lond. B* 271: 1039–1042.
- BEAUCHAMP G.** (1999) The evolution of communal roosting in birds: origin and secondary losses. *Behavioral Ecology* 10: 675–687.
- BECKER P. H. et DITTMAN T.** (2009) *Contaminants in bird eggs*. Thematic report no 5.2. in **MARENCIC H. et DE VLAS J.** (eds) *Quality report 2009*. Wadden Sea ecosystem 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group. Wilhemshaven pp 1–12.
- BELL M. C., BANNISTER R. C. A., WALKER P., ATKINSON P. W. et CLARK N. A.** (2001) *Fisheries and bird predation as components of cockle (*Cerastoderma edule*) mortality in the Burry Inlet, South Wales*. ICES CM 2001/J: 01.
- BENNETT P.** (1964) Oystercatcher caught by mussel. *British Birds* 57: 79.
- BENNETT P.** (2018) *Wintering and breeding distributions of Black Oystercatchers (*Haematopus bachmani*): Long-term trends and the influence of climate*. Master of Science. Simon Fraser University. 65 p.
- BESSON M.** (2014) Pré-évaluation de la prédation des Huîtres (*Crassostrea gigas*) par l’Huïtrier pie (*Haematopus ostralegus*) dans l’Ouest Cotentin. SMEL, 15 p.
- BEUKEMA J. J.** (1992) Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winters. *Neth. J. Sea Research* 30: 73–79.
- BEUKEMA J. J.** (1993) Increased mortality in alternative bivalve prey during a period when the tidal flats of the Dutch Wadden Sea were devoid of mussels. *Neth. J. Sea Research* 31: 395–406.
- BEUKEMA J. J. et CADÉE G. C.** (1996) Consequences of the sudden removal of nearly all mussels and cockles from the Dutch Wadden Sea. *Mar. Ecol.* 17: 279–89.
- BEUKEMA J. J. et DEKKER R.** (2006) Annual cockle *Cerastoderma edule* production in the Wadden Sea usually fails to sustain both wintering birds and a commercial fishery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 309: 189–204.
- BEUKEMA J. J. et DEKKER R.** (2015) Density dependence of growth and production in a Wadden Sea population of the cockle *Cerastoderma edule*. *Marine Ecology Progress Series* 538: 157–167.
- BEUKEMA J. J. et DEKKER R.** (2018) Effects of cockle abundance and cockle fishery on bivalve recruitment. *J. Sea Research* 140: 81–86.
- BEUKEMA J. J. et DEKKER R.** (2019) Is food supply for shellfish-eating birds in the western Wadden Sea affected by the between-species synchrony in year-to-year fluctuations of bivalve population parameters? *Helgol. Mar Res.* 73: 8 p

- 
- BEUKEMA J. J. et DEKKER R.** (2020a) Winters not too cold, summers not too warm: long term effects of climate change on the dynamics of a dominant species in the Wadden Sea: the cockle *Cerastoderma edule* L. *Marine Biology* 167: 44. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-3659-1>.
- BEUKEMA J. J. et DEKKER R.** (2020b) Half a century of monitoring macrobenthic animals on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 656: 1–18.
- BEUKEMA J. J., DEKKER R. et PHILIPPART C. J. M.** (2010) Long-term variability in bivalve recruitment, mortality, and growth and their contribution to fluctuations in food stocks of shellfish-eating birds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 414: 117–130.
- BIANKI V.** (1977) *Gulls, shorebirds, and alcids of Kandalaksha Bay*. Proceedings of the Kandalaksha State Reserve. 250 p.
- BLUMSTEIN D. T.** (2003) Flight initiation distance in birds is dependant on intruder starting distance. *J. Wildlife Management* 67: 852-857.
- BOATES J. S.** (1988) *Foraging and social behaviour of the Oystercatcher Haematopus ostralegus in relation to diet specialization*. PhD thesis, The University of Exeter.
- BOATES J. S. et GOSS-CUSTARD J. D.** (1989) Foraging behavior *Haematopus ostralegus* during a switch from worms *Nereis diversicolor* to clams *Scrobicularia plana*. *Can. J. Zool.* 67: 2225-2231.
- BOATES J. S. et GOSS-CUSTARD J. D.** (1992) Foraging behaviour of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* specializing on different species of prey. *Can. J. Zool.* 70: 2398-2404.
- BOCHER P., ROBIN F., KOJADINOVIC J., DELAPORTE P., ROUSSEAU P, DUPUY C. et BUSTAMANTE P.** (2014) Trophic resource partitioning within a shorebird community feeding on intertidal mudflat habitats. *J. Sea Research* 92: 115-124.
- BOERE G. C.** (1975) De betekenis van het internationale Waddengebied voor de vogelbescherming. *Waddenbull* 10: 244-246.
- BORGSTEEDE F. H. M., VAN DEN BROEK E. et SWENNEN C.** (1988) Helminth parasites of the digestive tract of the Oystercatcher, *Haematopus ostralegus*, in the Wadden Sea, The Netherlands. *Neth. J. Sea Research* 22: 171-174.
- BOWERS E. A. et JAMES B. L.** (1967) Studies on the morphology, ecology and life-cycle of *Meiogytnnophallus minutus* (Cobbold, 1859) comb. nov. (Trematoda: Gymnophallidae). *Parasitology* 57: 298-300.
- BOWERS E. A., BARTOLI P. et JAMES B. L.** (1990) A demonstration of allopatric sibling species within the Gymnophallidae (Digenea). *Systematic Parasitology* 17: 143-152.
- BOWGEN K. M., STILLMAN R. A. et HERBERT R. J. H.** (2015) Predicting the effect of invertebrate regime shifts on wading birds: Insights from Poole Harbour, UK. *Biol. Cons.* 186: 60–68.
- BOYLE S. A. et SAMSON F. B.** (1985) Effects of nonconsumptive recreation on wildlife: a review. *Wildlife Society Bulletin* 13: 110-116.
- BRIGGS K. B.** (1980) Notes on the feeding techniques of inland feeding Oystercatchers. *Wader Study Group Bull.* 28: 31-32.
- BRIGGS K. B.** (1984a) The breeding ecology of coastal and inland Oystercatchers in north Lancashire. *Bird Study* 31: 141–147.
- BRIGGS K. B.** (1984b) Injuries to Oystercatchers wintering and breeding inland in North-West England. *Wader Study Group Bulletin* 40: 39-41.
- BRINKMAN A. G. et SMAAL A. C.** (2004) *Onttrekking en natuurlijke productie van schelpdieren in de Nederlandse Waddenzee in de periode 1976– 1999*. Wageningen, Alterra. Alterra report 888.
- BRINKMAN A. G., ENS B. J., JANSEN J. et LEOPOLD M. F.** (2008) *Handkokkelactiviteiten in de Waddenzee: Antwoord op een aantal vragen van de Provincie Fryslan*. Wageningen IMARES Rapport C047/08.
- BROCKERHOFF A.M., SMALES L. R. et BROCKERHOFF A. M.** (2002) *Profilicollis novaezelandensis* n. sp. (Polymorphidae) and two other acanthocephalan parasites from shorebirds (Haematopodidae and Scolopacidae) in New Zealand, with records of two species in intertidal crabs (Decapoda: Grapsidae and Ocypodidae). *Systematic Parasitology* 52: 55-65.
- BROCKMAN H. J. et BARNARD C. J.** (1979) Kleptoparasitism in birds. *Anim. Behav.* 27: 487–514.
- BROWN R. A. et O’CONNOR R. J.** (1974) Some observations on the relationships between Oystercatchers





and cockles *Cardium edule* L. in Strangford Lough. *Irish Nat. J.* 18: 73–80.

**BROWN S. et STILLMAN R.A.** (2021) Evidence-based conservation in a changing world: lessons from water-bird individual-based models. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.31223/X5KP43>.

**BUNSKOEKE E. J., ENS B. J., HULSCHER J. B. et DE VLAS S. J.** (1996) Why do Oystercatchers *Haematopus ostralegus* switch from feeding on Baltic Tellin *Macoma balthica* to feeding on the Ragworm *Nereis diversicolor* during the breeding season? *Ardea* 84A: 91–104.

**BURGER J. et NILES L. J.** (2013) Closure versus voluntary avoidance as a method of protecting migratory shorebirds on beaches in New Jersey. *Wader Study Group Bull.* 120: 20–25.

**BURGER J., JEINTNER C., CLARK K. et NILES L. J.** (2004) The effect of human activities on migrant shorebirds: successful adaptive management. *Environmental Conservation* 31: 283–288.

**BURTON N. H. K., BLEW J., COLHOUN K., CORTES J., DECEUNINCK B., DEVOS K., HORTAS F., MENDES L., NILSSON L., RADOVIĆ D., REHFISCH M. M., VAN ROOMEN M., SOLDATINI C., THORUP O. et STROUD D. A.** (2008) Population status of waders wintering on Europe's non-estuarine coasts. pp. 95–101. In **BURTON N. H. K., REHFISCH M. M., STROUD D. A. et SPRAY C. J.** (eds). *The European Non-Estuarine Coastal Waterbird Survey*. International Wader Studies 18. International Wader Study Group, Thetford, UK.

**BURTON N. H. K., EVANS P. R. et ROBINSON M. A.** (1996) Effects on shorebird numbers of disturbance, the loss of a roost site and its replacement by an artificial island at Hartlepool, Cleveland. *Biol. Cons.* 77: 193–201.

**BURTON N. H. K., REHFISCH M. M. et CLARK N. A.** (2002) Impacts of Disturbance from Construction Work on the Densities and Feeding Behaviour of Waterbirds using the Intertidal Mudflats of Cardiff Bay, U.K. *Environmental Management* 30: 865–871.

**BUSCH M., BUISSON R., BARRETT Z., DAVIES S. et REHFISCH M. M.** (2015) *Review of the Habitat Loss Method for Assessing Displacement Impacts from Offshore Wind Farms*. JNCC Report 551, Peterborough. 57 p.

**BUTLER R. W. et KIRBYSON J. W.** (1979) Oyster predation by the Black Oystercatcher in British-Columbia. *Condor* 81: 433–435.

**CADÉE G. C.** (1989) Size-selective transport of shells by birds and its palaeoecological implications. *Palaeontology* 32: 429–437.

**CADÉE G. C.** (1995) Birds as producers of shell fragments in the Wadden Sea, in particular the role of the Herring gull. *Geobios* 28: 77–85.

**CALDOW R. W. G. et GOSS-CUSTARD J. D.** (1996) Temporal variation in the social rank of adult Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 389–399.

**CALDOW R. W. G., GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., DURELL S. E. A. LE V DIT et BREGNBALLE T.** (1999) Individual variation in the competitive ability of interference-prone foragers: the relative importance of foraging efficiency and susceptibility to interference. *J. Anim. Ecol.* 68: 869–878.

**CALDOW R. W. G., BEADMAN H. A., MCGRORTY S., KAISER M. J., GOSS-CUSTARD J. D., MOULD K. et WILSON A.** (2003) Effects of intertidal mussel cultivation on bird assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 259: 173–183.

**CALDOW R. W. G., BEADMAN H. A., MCGRORTY S., STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, WEST A. D., KAISER M. J., MOULD K. et WILSON A.** (2004) A behavior-based modeling approach to reducing shorebird-shellfish conflicts. *Ecological Applications* 14: 1411–1427.

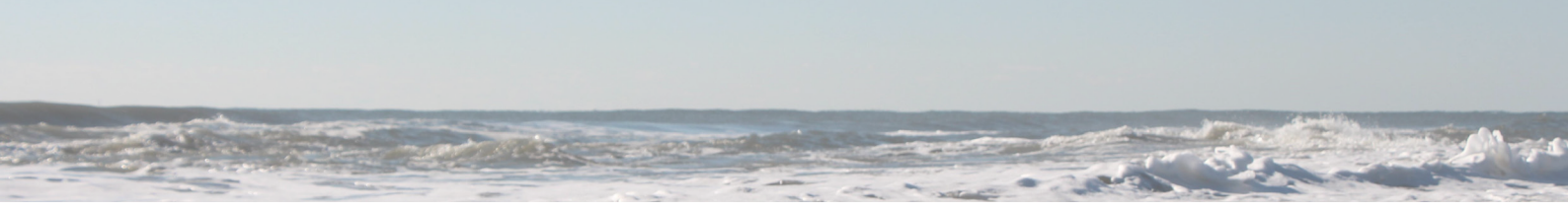
**CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A. et WEST A. D.** (2007a) *Modelling study to determine the capacity of The Wash shellfish stocks to support eider Somateria mollissima*. English Nature Research Reports, No XXX.

**CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A., DURELL S. E. A. LE V DIT, WEST A. D., MCGRORTY S., GOSS-CUSTARD J. D., WOOD P. et HUMPHREYS J.** (2007b) Benefits to shorebirds from invasion of a non-native shellfish. *Proc. Royal Soc. London (Ser. B Biol. Sci.)* 274: 1449–1455.

**CALVERT A. M., WALDE S. J. et TAYLOR P. D.** (2009) Non-breeding season drivers of population dynamics in seasonal migrants: conservation parallels across taxa. *Avian Conservation and Ecology* 4: <http://www>.

- CAMPHUYSEN C. J., ENS B. J., HEG D., HULSCHER J. B., VAN DER MEER J. et SMIT C. J. (1996) Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality in The Netherlands: the effect of severe weather and food supply. *Ardea* 84a: 469-492.
- CAMPHUYSEN C. J., BERREVOETS C. M., CREMERS H. J. W. M., DEKINGA A., DEKKER R., ENS B. J., VAN DER HAVE T. M., KATS R. K. H., KUIKEN T., LEOPOLD M. F., VAN DER MEER J. et PIERSMA T. (2002) Mass mortality of common eiders (*Somateria mollissima*) in the Dutch Wadden Sea, winter 1999/2000: Starvation in a commercially exploited wetland of international importance. *Biological Conservation* 106: 303–317.
- CAYFORD J. T. (1993) Wader disturbance: a theoretical overview. *Wader Study Group Bull.* 68: 3-5.
- CAYFORD J. T. et GOSS-CUSTARD J. D. (1990) Seasonal changes in the size selection of mussels, *Mytilus edulis*, by Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*: an optimality approach. *Anim. Behav.* 40: 609-624.
- CHAI J.-Y., PARK J.-H., HAN E.-T., SHIN E.-H., KIM J.-L., HONG K.-S., RIM H.-J. et LEE S.-H. (2001) A nationwide survey of the prevalence of human *Gymnophalloides seoi* infection on western and southern coastal islands in the Republic of Korea. *The Korean Journal of Parasitology* 39: 23-30.
- CHENU D. (1857) Encyclopédie d'Histoire Naturelle ou Traité complet de cette science. Cinquième partie, Oiseaux. Paris, Maresq et Cie, éditeurs. 890 p.
- CLARK N. A. (1982) The effects of the severe weather in December 1981 and January 1982 on waders in Britain. *Wader Study Group Bull.* 34: 5-7.
- CLARKE L. J., ESTEVES L. S., STILLMAN R. A. et HERBERT R. J. H. (2019) Population dynamics of a commercially harvested, non-native bivalve in an area protected for shorebirds: *Ruditapes philippinarum* in Poole Harbour, UK. *Aquat. Living Resour.* 32:10: 12 p.
- CLAYTON D. H. (1991) Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. In *Bird-parasite interaction, ecology, evolution and behaviour*. Oxford university press, Oxford: 258-289.
- COLEMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT et HAWKINS S. J. (1999) Limpet *Patella* spp. consumption by Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: a preference for solitary prey items. *Mar. Ecology Prog. Ser.* 183: 253-261.
- COLEMAN R. A., SALMON N. A. et HAWKINS S. J. (2003) Sub-dispersive human disturbance of foraging Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 91: 263-268.
- COLEMAN R. A., BROWNE M. et THEOBALDS T. (2004) Aggregation as a defense: limpet tenacity changes in response to simulated predator attack. *Ecology* 85: 1153-1159.
- COLLOP C. H. (2016) *Impact of human disturbance on coastal birds: population consequences derived from behavioural responses*. Ph. D. Thesis, Bournemouth University. 322 p.
- COLLOP C. H., STILLMAN R. A., GARBUTT A., YATES M. G., RISPIN E. et YATES T. (2016) Variability in the area, energy and time costs of responding to disturbance for wintering waders. *Ibis* 158: 711–725.
- COONEY T. (2017) Extraordinary bill abnormality in Eurasian Oystercatcher. *Wader Study Group Bulletin* 124: 155-156.
- COOPER S. D., WINKLER D. W. et LENZ P. H. (1984) The effect of Grebe predation on a brine Shrimp population. *J. Anim. Ecol.* 53: 61-64.
- CORK LOWER HARBOUR ENERGY GROUP (2017) *Wind turbine development at Janssen biotechnology (Ireland)*. Ringaskiddy, co cork. Screening report and Natura impact statement in compliance with Eu habitats directive. Articles 6(3) and 6(4). 16 p.
- COULSON J. C. (2008) Does density-dependent mortality occur in wintering Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus* and breeding Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla*? *Ibis* 143: 500 – 502.
- CRAEYMEERSCH J. A., HERMAN P. M. J. et MEIRE P. M. (1986) Secondary production of an intertidal mussel (*Mytilus edulis* L.) population in the Eastern Scheldt (S. W. Netherlands). *Hydrobiologia* 133: 107-115.
- CRAMP S. et SIMMONS K. E. L. (eds) (1983) *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic* Vol. III. Oxford University Press, Oxford, UK.
- CRUICKSHANKS K., LILEY D., FEARNLEY H., STILLMAN R. A., HARVELL P., HOSKIN R. et UNDERHILL-DAY J.





(2010) *Desk Based Study on Recreational Disturbance to birds on the Humber Estuary*. Footprint Ecology / Humber Management Scheme. 106 p.

CUTTS N. et ALLEN J. (1999) *Avifaunal Disturbance Assessment: Flood Defence Work, Saltend*. Report to Environment Agency, by Institute of Estuarine and Coastal Studies, University of Hull.

CUTTS N., PHELPS A et BURDON D. (2009) *Construction and Waterfowl: Defining sensitivity, Response, Impacts and Guidance*. Institute of Estuarine and Coastal Studies, University of Hull.

**D** DAAN S. et KOENE P. (1981) On the timing of foraging flights by Oystercatchers *Haematopus ostralegus*, on tidal mudflats. *Neth. J. Sea Research* 15: 1-22.

DABOUINEAU L., PONSERO A., STURBOIS A. et DELISLE F. (2015) *Les coques : biologie et exploitation*. Éditions Quae. Savoir faire. 76 p.

DANCHIN E., GIRALDEAU L.-A. et CÉZILLY F. (2005) *Écologie comportementale, cours et questions de réflexion*. Dunod, Paris, 666 p.

DANKERS N. (1993) Integrated estuarine management: obtaining a sustainable yield of bivalve resources while maintaining environmental quality. pp. 479-511 in: DAME R. F. (ed.) *Bivalve Filter Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Processes*. Springer Verlag, Berlin.

DANKERS N., KÜHL H. et WOLFF W. J. (eds) (1981) *Invertebrates of the Wadden Sea*. Wadden Sea Working Group, report 4, Leiden.

DARE P. J. (1966) *The Breeding and Wintering Populations of the Oystercatcher (Haematopus ostralegus L.) in the British Isles*. M.A.A.F. Fishery Investigations, London (Series 2) 25(5).

DARE P. J. (1969) The settlement, survival and growth of mussels, *Mytilus edulis* L., in Morecambe Bay, England. *International Council for the Exploration of the Sea* 18: 1-18.

DARE P. J. (1970) The movements of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus* Linnaeus) in the British Isles. *Fishery Investigations* 25: 1-137.

DARE P. J. (1977) Seasonal changes in body-weight of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 119: 494-506.

DARE P. J. et MERCER A. J. (1973) Food of the Oystercatcher in Morecambe Bay, Lancashire. *Bird Study* 20: 173-184.

DARE P. J., BELL M. C., WALKER P. et BANNISTER R. C. A. (2004) *Historical and current status of cockle and mussel stocks in The Wash*. CEFAS Lowestoft, 85pp.

DAVIDSON N. C. (1993) Disturbance to estuarine birds: other reports and papers. *Wader Study Group Bulletin* 68: 79-82.

DAVIDSON N. C. et EVANS P. R. (1982) Mortality of Redshanks and Oystercatchers from starvation during severe weather. *Bird Study* 29: 183-188.

DAVIDSON N. C. et CLARK N. A. (1985) The effects of severe weather in January and February 1985 on waders in Britain. *Wader Study Group Bull.* 37: 10-16.

DAVIDSON N. C. et ROTHWELL P. I. (1993) Human disturbance to waterfowl on estuaries: conservation and coastal management implications of current knowledge. *Wader Study Group Bull.* 68: 97-105.

DAVIDSON P. E. (1967) A study of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.) in relation to the fishery for cockles (*Cardium edule* L.) in the Burry Inlet, S. Wales. *Fishery Invest., London*. (Ser. II), 25: 1-28.

DAVIDSON P. E. (1968) The Oystercatcher, a pest of shellfisheries. Discussion. Pp. 141-155, 174-189 in MURTON R. K. et WRIGHT E. N. eds. (1968). *The Problem of Birds as Pests*. Academic Press, London.

DAVIS T. I. (1939) Four species of *Hymenolepis* Weinl. parasitic in the Oystercatcher, *Haematopus ostralegus* Linn. *Parasitology* 31: 401-412.

DE VLAS S. J., BUNSKOEKE E. J., ENS B. J. et HULSCHER J. B. (1996) Tidal changes in the choice of *Nereis diversicolor* or *Macoma balthica* as main prey species in the diet of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 105-116.

DEBLOCK S. et RAUSCH R. L. (1967) Les *Hymenolepis* (s. l.) de Charadriiformes. (4<sup>ème</sup> note à propos de deux espèces nouvelles d'Alaska). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 42: 303-311.

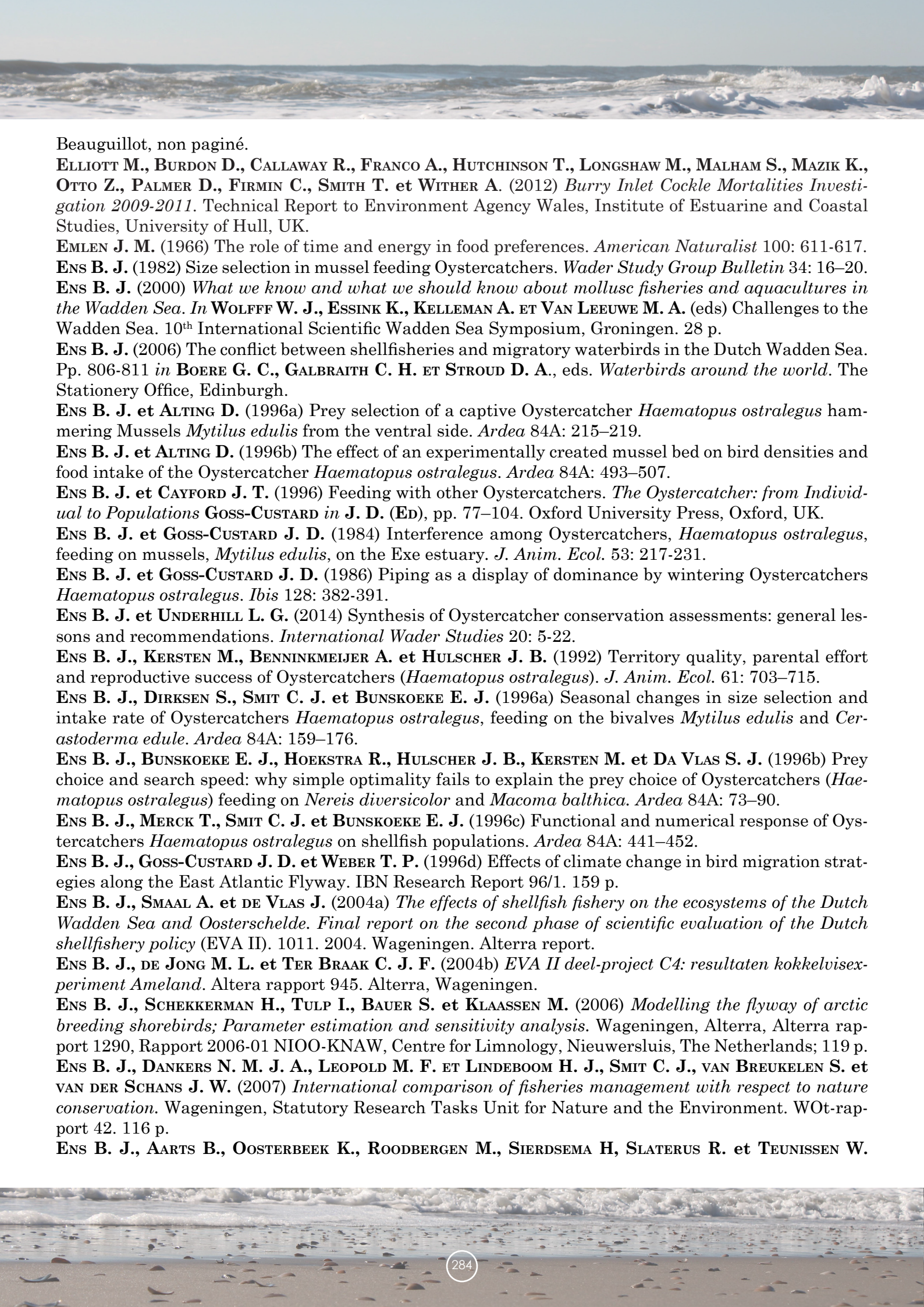
DEMENT'EV G. P. ET GLADKOV N. A. (1969) *Birds of the Soviet Union*. Vol. 3. Translation, Jerusalem.

- DEMPSTER J.P.** (1975) *Animal Population Ecology*. Academic Press, London.
- DEWAR J. M.** (1908) Notes on the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) with reference to its habits of feeding on the mussel (*Mytilus edulis*). *Zoologist*, Ser. 4, 12: 201-212.
- DEWAR J. M.** (1910) A preliminary note on the manner in which the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) attacks the purple shell (*Purpura lapillus*). *Zoologist* 14: 109-112.
- DEWAR J. M.** (1913) Further observations on the feeding habits of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). *Zoologist*, Ser. 4. 17: 41-56.
- DEWAR J. M.** (1921) American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) feeding on Oysters. *British Birds* 14: 215-216.
- DEWAR J. M.** (1922a) Oystercatcher opening oysters. *British Birds* 15: 244.
- DEWAR J. M.** (1922b) Ability of the Oystercatcher to open oysters, and its bearing upon the history of the species. *Brit. Birds* 16: 118-125.
- DITTMANN T., BECKER P. H., BAKKER J., BIGNERT A., NYBERG E., GLÓRIA PEREIRA M., PIJANOWSKA U., SHORE R. F., STIENEN E., TOFT G. O. et MARENCIC H.** (2012) Large-scale spatial pollution patterns around the North Sea indicated by coastal bird eggs within an EcoQO programme. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 19: 4060-4072.
- DOKTER A. M., VAN LOON E. E., RAPPOLDT C., OOSTERBEEK K., BAPTIST M. J., BOUTEN W. et ENS B. J.** (2017) Balancing food and density-dependence in the spatial distribution of an interference-prone forager. *Oikos* 126: 1184-1196.
- DOLLFUS R.-P.** (1966) Sur *Monostoma petasatum* Deslongchamps 1824 et son cycle évolutif à deux hôtes. *Annales de Parasitologie* 41 : 289-299.
- DOMINGUEZ J.** (1991) Predacion de Ostrero *Haematopus ostralegus* sobre equinodermos. *Thalassas* 9: 131-132.
- DRENT R. H. et DAAN S.** (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225 - 252.
- DRINNAN R. E.** (1957) The Winter Feeding of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) on the Edible Cockle (*Cardium edule*). *J. Anim. Ecol.* 26: 441-469.
- DRINNAN R. E.** (1958) Observations on the feeding of Oystercatchers in captivity. *Brit. Birds* 51: 139-149.
- DRONEN N. O., SCHMIDT G. D., ALLISON B. R. et MELLE J. W.** (1988) Some Parasitic Helminths from the American Oystercatcher, *Haematopus palliatus* Temminck, from the Texas Gulf Coast and the Common Pied Oystercatcher, *H. ostralegus* Linnaeus, from New Zealand, including *Dilodotaenia latovarum* n. gen. and n. sp. (Cestoda: Hymenolepididae). *J. Parasit.* 74: 864-867.
- DUIJNS S., KNOT I. E., PIERSMA T. et VAN GILS J. A.** (2014) Field measurements give biased estimates of functional response parameters, but help to explain foraging distributions. *J. Anim. Ecol.* 84 : DOI: [10.1111/1365-2656.12309](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12309)
- DUNN D. C., MAXWELL S. M., BOUSTANY A. M. et HALPIN P.N.** (2016) Dynamic ocean management increases the efficiency and efficacy of fisheries management. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 668-673.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT** (2000) Individual feeding specialisation in shorebirds: population consequences and conservation implications. *Biol. Rev.* 75: 503-518.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT** (2007) Differential survival in adult Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *J. Avian Biol.* 38: 530-535.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT. et ATKINSON P. W.** (2004) Differential distribution of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* overwintering on the Wash, east England. *Bird Study* 51: 76-82.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT et GOSS-CUSTARD J. D.** (1984) Prey selection within a size-class of mussels, *Mytilus edulis*, by Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*. *Anim. Behav.* 32: 1197-1203.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT et GOSS-CUSTARD J. D.** (1996) Oystercatcher *Haematopus ostralegus* sex ratios on the wintering grounds: the case of the Exe estuary. *Ardea* 84A: 373-381.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, GOSS-CUSTARD J. D. et CALDOW R. W. G.** (1993) Sex-Related Differences in Diet and Feeding Method in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *J. Anim. Ecol.* 62: 205-215.



- DURELL S. E. A. LE V. DIT, ORMEROD S. J. et DARE P. J. (1996a) Differences in population structure between two Oystercatcher *Haematopus ostralegus* roosts on the Burry Inlet, South Wales. *Ardea* 84A: 383–388.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, GOSS-CUSTARD J. D. et PEREZ-HURTADO A. (1996b) The efficiency of juvenile Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on Ragworm *Nereis diversicolor*. *Ardea* 84A: 153–157.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T. et MCGRORTY S. (2000) Density dependent mortality in Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 142: 132–138.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R.W.G., MALCOLM H. M. et OSBORN D. (2001a) Sex, diet and feeding method-related differences in body condition in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 143: 107–119.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A. et WEST A. D. (2001b) The effect of weather and density-dependence on Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality. *Ibis* 143: 498–499.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, GOSS-CUSTARD J. D. et CLARKE R. T. (2001c) Modelling the population consequences of age- and sex-related differences in winter mortality in the Oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Oikos* 95: 69–77.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T. et MCGRORTY S. (2003) Density-dependent mortality in wintering Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 145: 496–498.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, STILLMAN R. A., TRIPLET P., AULERT C., ONO DIT BIOT D., BOUCHET A., DUHAMEL S., MAYOT S. et GOSS-CUSTARD J. D. (2005) Modelling the efficacy of proposed mitigation areas for shorebirds: a case study on the Seine estuary, France. *Biol. Cons.* 123: 67–77.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, STILLMAN R. A., CALDOW R. W. G., MCGRORTY S., WEST A. D. et HUMPHREYS J. (2006) Modelling the effect of environmental change on shorebirds: a case study on Poole Harbour, U.K. *Biol. Cons.* 131: 459–473.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, STILLMAN R. A., MCGRORTY S., WEST A. D. et PRICE D. J. (2007) Predicting the effect of local and global environmental change on shorebirds: a case study on the Exe estuary, U.K. *Wader Study Group Bull.* 112: 24–36.
- DURELL S. E. A. LE V. DIT, STILLMAN R. A., TRIPLET P., DESPREZ M., FAGOT C., LOQUET C., SUEUR F. et GOSS-CUSTARD J. D. (2008) Using an individual-based model to inform estuary management in the Baie de Somme, France. *Oryx* 42: 265–277.
- DURIEZ O. et TRIPLET P. (2014) Changements d'habitat et dynamique de l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*. *Ornithos* 21 : 265–274.
- DURIEZ O., SÆTHER S. A., ENS B. J., CHOQUET R., PRADEL R., LAMBECK R. H. et KLAASSEN M. (2009) Estimating survival and movements using both live and dead recoveries: a case study of Oystercatchers confronted with habitat change. *J. Appl. Ecol.* 46: 144–153
- DURIEZ O., ENS B. J., CHOQUET R., PRADEL R. et KLAASSEN M. (2012) Comparing the seasonal survival of resident and migratory Oystercatchers: carry-over effects of habitat quality and weather conditions. *Oikos* 121: 862–873.
- DWYER R. G. (2010) *Ecological and anthropogenic constraints on waterbirds of the Forth Estuary: population and behavioural responses to disturbance*. Ph. D. University of Exeter, 195 p.

- E** EDELAAR P., TRIPLET P., FAGOT C. et GROENEVELT B. (1999) Anti-predator behaviour of prey cannot be ignored in predictive studies of shorebird distribution. *Wader Study Group Bull.* 90: 3.
- EDELAAR P., DRENT J. et DE GOEIJ P. (2003) A double test of the parasite manipulation hypothesis in a burrowing bivalve. *Oecologia* 134: 66–71.
- EDWARDS R., ROSSITER L., NAGARAJAN R. et LEA S. E. G. (2021) Influence of rocky shore characteristics on the foraging profitability of Eurasian oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Wetlands* 41: 43. doi.org/10.1007/s13157-021-01402-z
- ELDER J.-F. (1993) *L'exploitation du banc de Coques communes, facteur de dérangement des oiseaux sur la réserve naturelle et en baie des veys. Identification et analyse bibliographique*. Réserve naturelle de



Beauguillot, non paginé.

ELLIOTT M., BURDON D., CALLAWAY R., FRANCO A., HUTCHINSON T., LONGSHAW M., MALHAM S., MAZIK K., OTTO Z., PALMER D., FIRMIN C., SMITH T. et WITHER A. (2012) *Burry Inlet Cockle Mortalities Investigation 2009-2011*. Technical Report to Environment Agency Wales, Institute of Estuarine and Coastal Studies, University of Hull, UK.

EMLÉN J. M. (1966) The role of time and energy in food preferences. *American Naturalist* 100: 611-617.

ENS B. J. (1982) Size selection in mussel feeding Oystercatchers. *Wader Study Group Bulletin* 34: 16–20.

ENS B. J. (2000) *What we know and what we should know about mollusc fisheries and aquacultures in the Wadden Sea*. In WOLFF W. J., ESSINK K., KELLEMAN A. ET VAN LEEUWE M. A. (eds) *Challenges to the Wadden Sea*. 10<sup>th</sup> International Scientific Wadden Sea Symposium, Groningen. 28 p.

ENS B. J. (2006) The conflict between shellfisheries and migratory waterbirds in the Dutch Wadden Sea. Pp. 806-811 in BOERE G. C., GALBRAITH C. H. ET STROUD D. A., eds. *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edinburgh.

ENS B. J. et ALTING D. (1996a) Prey selection of a captive Oystercatcher *Haematopus ostralegus* hammering Mussels *Mytilus edulis* from the ventral side. *Ardea* 84A: 215–219.

ENS B. J. et ALTING D. (1996b) The effect of an experimentally created mussel bed on bird densities and food intake of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 493–507.

ENS B. J. et CAYFORD J. T. (1996) Feeding with other Oystercatchers. *The Oystercatcher: from Individual to Populations* GOSS-CUSTARD in J. D. (ED), pp. 77–104. Oxford University Press, Oxford, UK.

ENS B. J. et GOSS-CUSTARD J. D. (1984) Interference among Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe estuary. *J. Anim. Ecol.* 53: 217-231.

ENS B. J. et GOSS-CUSTARD J. D. (1986) Piping as a display of dominance by wintering Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 128: 382-391.

ENS B. J. et UNDERHILL L. G. (2014) Synthesis of Oystercatcher conservation assessments: general lessons and recommendations. *International Wader Studies* 20: 5-22.

ENS B. J., KERSTEN M., BENNINKMEIJER A. et HULSCHER J. B. (1992) Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *J. Anim. Ecol.* 61: 703–715.

ENS B. J., DIRKSEN S., SMIT C. J. et BUNSKOEKE E. J. (1996a) Seasonal changes in size selection and intake rate of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*, feeding on the bivalves *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. *Ardea* 84A: 159–176.

ENS B. J., BUNSKOEKE E. J., HOEKSTRA R., HULSCHER J. B., KERSTEN M. et DA VLAS S. J. (1996b) Prey choice and search speed: why simple optimality fails to explain the prey choice of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) feeding on *Nereis diversicolor* and *Macoma balthica*. *Ardea* 84A: 73–90.

ENS B. J., MERCK T., SMIT C. J. et BUNSKOEKE E. J. (1996c) Functional and numerical response of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on shellfish populations. *Ardea* 84A: 441–452.

ENS B. J., GOSS-CUSTARD J. D. et WEBER T. P. (1996d) Effects of climate change in bird migration strategies along the East Atlantic Flyway. IBN Research Report 96/1. 159 p.

ENS B. J., SMAAL A. et DE VLAS J. (2004a) *The effects of shellfish fishery on the ecosystems of the Dutch Wadden Sea and Oosterschelde. Final report on the second phase of scientific evaluation of the Dutch shellfishery policy (EVA II)*. 1011. 2004. Wageningen. Alterra report.

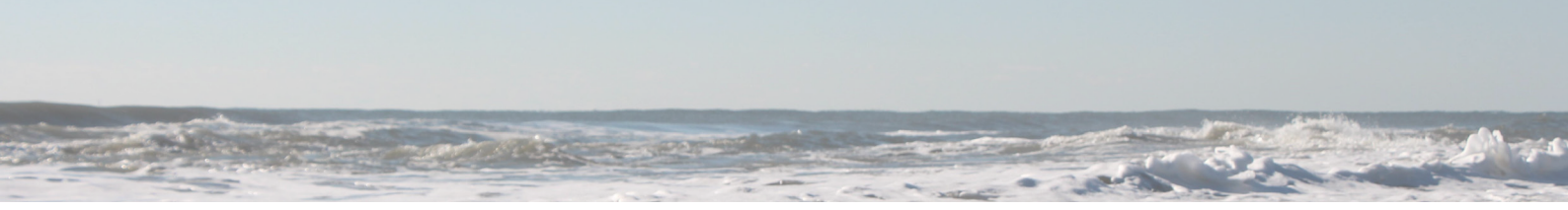
ENS B. J., DE JONG M. L. et TER BRAAK C. J. F. (2004b) *EVA II deel-project C4: resultaten kokkelvis-experiment Ameland*. Alterra rapport 945. Alterra, Wageningen.

ENS B. J., SCHEKKERMAN H., TULP I., BAUER S. et KLAASSEN M. (2006) *Modelling the flyway of arctic breeding shorebirds; Parameter estimation and sensitivity analysis*. Wageningen, Alterra, Alterra rapport 1290, Rapport 2006-01 NIOO-KNAW, Centre for Limnology, Nieuwersluis, The Netherlands; 119 p.

ENS B. J., DANKERS N. M. J. A., LEOPOLD M. F. ET LINDEBOOM H. J., SMIT C. J., VAN BREUKELEN S. et VAN DER SCHANS J. W. (2007) *International comparison of fisheries management with respect to nature conservation*. Wageningen, Statutory Research Tasks Unit for Nature and the Environment. WOt-rapport 42. 116 p.

ENS B. J., AARTS B., OOSTERBEEK K., ROODBERGEN M., SIERDSEMA H, SLATERUS R. et TEUNISSEN W.





(2009) Studies into the causes of the dramatic decline of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* in the Netherlands. *Limosa* 89: 83 – 92 (résumé en anglais).

**ENS B. J., DOKTER Q. A., RAPPOLDT K. et OOSTERBEEK K.** (2015) *Wat bepaalt de draagkracht van de Waddenzee voor wadvogels: onderzoek naar het verspreidingsgedrag van Scholeksters*. SOVON-rapport 2015/02.

**ENS B. J., VAN DER MEER J., TROOST K., VAN WINDEN E., SCHEKKERMAN H. et RAPPOLDT K.** (2019) *Monitoring van het voor vogels oogstbare voedselaanbod in de kombergingen van het Pinkegat en Zouthamberlaag: rapportage tot en met monitoringjaar 2018*. Sovon-rapport 2019/22.

**ESSELINK P. et ZWARTS L.** (1989) Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56: 243-254.

**EVANS A.** (1987) Relative availability of the prey of wading birds by day and by night. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37: 103-107.

**EXO K.-M.** (1992) Methods to monitor space and time budgets of birds in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* as an example. *Vogelwarte* 36: 311-325.

**EXO K.-M., BECKER P. H. et SOMMER U.** (1998) Umweltchemikalien in Eiern von Binnenland- und Wattenmeerbrütern des Austernfischers (*Haematopus ostralegus*). *J. Orn.* 139: 401-405.

**EYBERT M.-C., GESLIN T., QUESTIAU S. et FEUNTEUN E.** (2003) Shorebird community variations indicative of a general perturbation in the Mont-Saint-Michel bay (France). *C. R. Biologies* 326: 140-147.

**F** **FEARE C. J.** (1971) Predation of limpets and dogwhelks by Oystercatchers. *Bird Study* 18: 121-129.

**FEARRERA-RODRIGUEZ N. et PARDO I.** (2018) Biocontrol: the response of native Oystercatchers to a non-native clam invasion. *Journal of Avian Biology* 49. <https://doi.org/10.1111/jav.01633>, 12 p.

**FERNANDO P. U. U. et LIU K.** (2004) Correcting the individual biases made in collecting mussel shells opened by Oystercatchers 'ex situ'. *Wader Study Group Bulletin* 104: 56-59.

**FERNS P. N., ROSTRON D. M. et SIMAN H. Y.** (2000) Effects of mechanical cockle harvesting on intertidal communities. *J. Appl. Ecol.* 37: 464-474.

**FIRTH L. B., GRANT L. M., CROWE T. P., ELLIS J. S., WILER C., CONVERY C. et O'CONNOR N. E.** (2017) Factors affecting the prevalence of the trematode parasite *Echinostephilla patellae* (Lebour, 1911) in the limpet *Patella vulgata* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. <http://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.026>.

**FITZPATRICK S. et BOUCHEZ B.** (1998) Effects of recreational disturbance on the foraging behaviour of waders on a rocky beach. *Bird Study* 45: 157-171.

**FLAMANT N., BENHINI C., SUEUR F. et TRIPLET P.** (2005) Effets des dérangements sur les oiseaux d'eau en période estivale dans la Réserve Naturelle de la Baie de Somme. *Aves* 42 : 23-32.

**FLEET D. M.** (2006) A review of beached bird surveys within the Wadden Sea Trilateral Monitoring and Assessment Program. *Mar. Ornith.* 34: 129–132.

**FOWLER G. S.** (1999) Behavioural and hormonal responses of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) to tourism and nest site visitation. *Biol. Cons.* 90: 143–149.

**FRANK P. W.** (1982) Effects of winter feeding on limpets by black Oystercatchers *Haematopus bachmani*. *Ecology* 63: 1352-1362.

**FRANKS F. R.** (2020) *A Preliminary Investigation into the Effect of Anthropogenic Noise on the Vigilance of Eurasian Oystercatchers, Haematopus ostralegus*. Mémoire Prifysgol Bangor University, 30 p.

**FRETWELL S. D.** (1972) Populations in seasonal environment. *Monographs in Population Biology* 5: 1-217.

**FRETWELL S. et LUCAS H. L.** (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.

**FREUDENDAHL A. S. L., NIELSEN M. M., JENSEN T. et JENSEN K. T.** (2010) The introduced clam *Ensis Americanus* in the Wadden Sea: field experiment on impact of bird predation and tidal level on survival and growth. *Helgol. Mar. Res.* 64: 93–100.

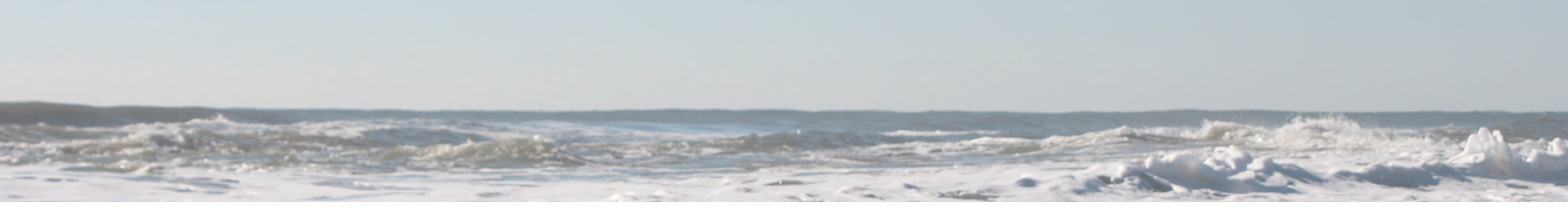
**FRID A. et DILL L. M.** (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*. 6-11, 16 p

G

- GALAKTIONOV K. et BUSTNES J. O.** (1999) Distribution patterns of marine bird trematode larvae in periwinkles along the coast of the southern Barents Sea. *Diseases of Aquatic Organisms* 37: 221–230.
- GARCES A., SOEIRO V., LOIO S. et PIRES I.** (2019) A peculiar case of smallpox of two Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus* Linnaeus 1758. Conference: XXIV Meeting of the Portuguese Society of Pathology - Pathology of Exotic, Wildlife, and Game Animals. Poster.
- GARCÍA G. O et BIONDI L. M.** (2011) Kleptoparasitism by the Caracara chimango (*Milvago chimango*) on the American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) at Mar Chiquita Lagoon, Argentina. *Ornitologia Neotropical* 22: 453–457.
- GARCÍA G. O., FAVERO M. et VASSALLO A. I.** (2011) Effect of the association and activity of a Kleptoparasite on the foraging behavior of its host. *Ornitologia Neotropical* 22: 505–516. (en espagnol avec résumé en anglais).
- GARCÍA G. O., ISACCH J. P., GÓMEZ LAICH A., ALBANO M., FAVERO M., CARDONI D. A. et LUPPI T IRIBARNE O.** (2010) Foraging behaviour and diet of American Oystercatchers in a Patagonian intertidal area affected by nutrient loading. *Emu* 110: 146–154.
- GENDRON R. P. et STADDON J. E. R.** (1983) Searching for cryptic prey: the effect of search rate. *Am. Nat.* 121: 172–186.
- GERRITSEN A. F. C., VAN HEEZIK Y. M. et SWENNEN C.** (1983) Chemoreception in two further *Calidris* species (*Calidris maritima* and *Calidris canutus*). *Netherlands Journal of Zoology* 33: 485–496.
- GHOSH N., SPERING M., WILSHAW J. et NAGARAJAN R.** (2003) Diurnal activity budgets of breeding Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on limpets on rocky shores. *Wader Study Group Bulletin* 101/102: 81–87.
- GITTINGS T. et O'DONOGHUE P. D.** (2012) *The effects of intertidal oyster culture on the spatial distribution of waterbirds*. Report prepared for the Marine Institute. Atkins, Cork. 184 p.
- GITTINGS T. et O'DONOGHUE P. D.** (2015). *Dundalk Bay SPA: Oystercatcher Monitoring 2014/2015*. Draft Report prepared for the Marine Institute. Atkins, Cork. 34 p
- GITTINGS T. et O'DONOGHUE P.** (2016) The effects of intertidal oyster culture on the spatial distribution of waterbirds. *Wader Study Group Bull.* 123: 226–239.
- GITTINGS T., O'DONOGHUE P. et MARTIN B.** (2012) Eurasian Oystercatcher feeding on sea squirts. *Wader Study Group Bull.* 119: 204–205.
- GITTINGS T., MARTIN B., CLARKE S., TULLY O. et O'DONOGHUE P.** (2015) *Winter storms: Oystercatcher population dynamics and feeding ecology in Dundalk Bay, Co. Louth 2011/12–2014/15*. Marine Institute, exposé ppt.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N., BAUER K. M. et BEZZEL E.** (eds.) (1984) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 6., Charadriiformes (1. Teil)*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- GOATER C. P.** (1989) *Patterns of helminth parasitism in the Oystercatcher Haematopus ostralegus from the Exe estuary*. Ph. D. England.
- GOATER C. P.** (1993) Population biology of *Meiogymnophallus minutus* (Trematoda: Gymnophallidae) in cockles in the Exe estuary. *J. mar. Biol. Ass. UK* 73: 163–177.
- GOATER C. P., GOSS-CUSTARD J. D. et KENNEDY C. R.** (1995) Population dynamics of two species of intestinal helminth in Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Can. J. Zool.* 73: 296 – 300.
- GODET L.** (2008) *L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin. L'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey*. Museum national d'histoire naturelle - MNHN Paris.
- GODET L., TOUPOINT N., FOURNIER J., LE MAO P., RETIÈRE C. et OLIVIER F.** (2009) Clam farmers and Oystercatchers: Effects of the degradation of *Lanice conchilega* beds by shellfish farming on the spatial distribution of shorebirds. *Marine Pollution Bulletin* 58: 589–595.
- GODET L., JAFFRÉ M. et DEVICTOR V.** (2011) Waders in winter: long-term changes of migratory bird assemblages facing climate change. *Biology letter*. Doi:10.1098/rsbl.2011.0152



- GOEDE A. A. (1993a) Selenium in eggs and parental blood of a Dutch marine wader. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 25: 79-84.
- GOEDE A. A. (1993b) Variation in the energy intake of captive Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 81: 89–97.
- GOEDE A. A. (1994) The possible role of Selenium in antioxidation in marine waders; a preliminary study. *Science of the Total Environment* 144: 241-246.
- GOODSHIP N. et FURNESS R.W. (2019) *Seaweed hand-harvesting: literature review of disturbance distances and vulnerabilities of marine and coastal birds*. Scottish Natural Heritage Research Report No. 1096.
- GOSLER A. G., GREENWOOD J. J. D. et PERRINS C. M. (1995) Predation risk and the cost of being fat. *Nature*, 377: 621-623.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1970) Feeding dispersion in some overwintering wading birds. In: *Social Behaviour in Birds and Mammals*. (Ed. by J. H. CROOK), pp 3-35. Academic Press, London.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1977a) The Ecology of the Wash. III. Density-Related Behaviour and the Possible Effects of a Loss of Feeding Grounds on Wading Birds (Charadrii). *J. Appl. Ecol.* 14: 721-739.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1977b) Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Anim. Behav.* 25: 10-29.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1977c) The energetics of prey selection by redshank, *Tringa totanus* (L.), in relation to prey density. *J. Anim. Ecol.* 46: 1-19.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1978/79) Role of winter food supplies in the population ecology of common British wading birds. *Verh. orn. Ges. Bayern* 23: 125 -146.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1980) Competition for food and interference among waders. *Ardea* 68: 31–52.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1981). Role of winter food supplies in the population ecology of common British wading birds. *Verhandlung Ornithologische Gesellschaft Bayern*, 23, 125-146.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1983) Spatial and seasonal variations in the food supply of waders (Charadrii) wintering in the British Isles. *Proceedings 3rd Nordic Congress of Ornithology*, 85-96. Copenhagen, Dansk Ornithogisk Forening.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1984). Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. In BURGER J. et OLLA B. J. (Eds.) *Shorebirds: Migration and Foraging Behaviour*, volume 2 pp, pp. 233-270. New York, Plenum Press.
- GOSS-CUSTARD J. D. (1993) The effect of migration and scale on the study of bird populations: 1991 Witherby Lecture. *Bird Study* 40: 81-96.
- GOSS-CUSTARD J. D. (ed.) (1996) *The Oystercatcher: from Individuals to Populations*. Oxford University Press, Oxford.
- GOSS-CUSTARD J. D. (2017a) Disappearance of mussels from the intertidal zone of the Exe estuary. [https://docs.google.com/document/d/1MW4saXkP\\_FHbnNjfO1DSN0vMOQ6Adhxda3I5R9UygoI/edit](https://docs.google.com/document/d/1MW4saXkP_FHbnNjfO1DSN0vMOQ6Adhxda3I5R9UygoI/edit)
- GOSS-CUSTARD J. D. (2017b) *Birds and People: Resolving the conflict on estuaries* (English Edition) Format Kindle, 310 p.
- GOSS-CUSTARD J. D. et BIERMANN L. K. (2021) Disturbance of roosting shorebirds on the Exe estuary: another case where attention to detail is important. *Wader Study Group Bull.* 128: 93–95.
- GOSS-CUSTARD J. D. et CHARMAN K. (1976) Predicting how many wintering waterfowl an area can support. *Wildfowl* 27: 157-158.
- GOSS-CUSTARD J. D. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1983) Individual and age differences in the feeding ecology of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* wintering on the Exe Estuary, Devon. *Ibis* 125: 155-171.
- GOSS-CUSTARD J. D. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1984a) Feeding ecology, winter mortality and the population dynamics of Oystercatchers on the Exe estuary. In EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D. et HALE W. G., *Coastal waders and wildfowl in winter*. British Ornithologist Union, 190 – 208.
- GOSS-CUSTARD J. D. ET DURELL S. E. A. LE V. DIT (1984b) Winter mortality of adult Oystercatchers on Exe Estuary. *Wader Study Group Bull.* 40: 37-38.
- GOSS-CUSTARD J. D. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1987a) Age-related effects in Oystercatchers, *Hae-*



*matopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. I. Foraging efficiency and interference. *J. Anim. Ecology* 56: 521–536.

GOSS-CUSTARD J. D. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1987b) Age-Related Effects in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, Feeding on Mussels, *Mytilus edulis*. II. Aggression. *J. Anim. Ecol.* 56: 537-548.

GOSS-CUSTARD J. D. et DURELL S. E. A. LE V. DIT. (1987c) Age-related effects in Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on mussels *Mytilus edulis*. III. The effect of interference on overall intake rate. *J. Anim. Ecol.* 56: 549-558.

GOSS-CUSTARD J. D. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1988) The Effect of Dominance and Feeding Method on the Intake Rates of Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, Feeding on Mussels. *J. Anim. Ecol.* 57: 827-844.

GOSS-CUSTARD J. D. et DURELL S. E. A. LE V. DIT. (1990). Bird behaviour and environmental planning: approaches in the study of wader populations. *Ibis* 132: 273-289.

GOSS-CUSTARD J. D. et STILLMAN R. A. (2020a) How manual cockle-raking may affect availability of cockles *Cerastoderma edule* for Oystercatchers *Haematopus ostralegus* in the Dutch Wadden Sea. BU Global Environmental Solutions report BUG2842 to Province of Fryslân. 99 pp.

GOSS-CUSTARD J. D. et STILLMAN R. A. (2020b) How new science should affect the application of protection measures for UK estuarine shorebirds. In HUMPHREYS J ET CLARK R. (eds) Marine protected areas: Evidence, Policy and Practice, Elsevier. Pp 525-542.

GOSS-CUSTARD J. D. et STILLMAN R. A. (2022) Predicting the Effect of Environmental Change on Non-breeding Shorebirds with Individual-based Modelling. In: Challenges in Estuarine and Coastal Science. Pelagic Publishing. DOI: 10.53061/INUA1114 2481

GOSS-CUSTARD J. D. et SUTHERLAND W. J. (1984) Feeding specializations in Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Anim. Behav.* 32: 299-301.

GOSS-CUSTARD J. D. et VERBOVEN N. (1993) Disturbance and feeding shorebirds on the Exe estuary. *Wader Study Group Bull.* 68: 59-66.

GOSS-CUSTARD J. D. ET WEST A. D. (1997) The concept of carrying capacity and shorebirds. In: *Predicting and detecting the effect of habitat loss and change on wetland bird populations*, (Ed. J.D. Goss-Custard, R. Rufino et A. Luis), pp. 52-62. ITE Symposium no. 30; Wetlands International publication no. 42. HMSO, London.

GOSS-CUSTARD J. D. et YATES M. G. (1992) Towards predicting the effect of saltmarsh reclamation on feeding bird numbers on the Wash. *J. Appl. Ecol.*, 29: 330-340.

GOSS-CUSTARD J. D., JONES R. E. et NEWBERY P. E. (1977a) The Ecology of the Wash. I. Distribution and Diet of Wading Birds (Charadrii). *J. Appl. Ecol.* 14: 681-700.

GOSS-CUSTARD J. D., JENYON R. A., JONES R. E., NEWBERY P. E. et LE B. WILLIAMS R. (1977b) The Ecology of the Wash. II. Seasonal variation in the feeding conditions of wading birds (Charadrii). *J. Appl. Ecol.* 14: 701-719.

GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, MCGRORTY S., READING C. J. et CLARKE R. T. (1981) Factors affecting the occupation of mussel (*Mytilus edulis*) beds by Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) on the Exe estuary, Devon. *Feeding and Survival Strategies of Estuarine Organisms*. In JONES N. V. et WOLFF W. J. (Eds), pp. 217-229. London, Plenum Press.


GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT et ENS B. J. (1982a) Individual differences in aggressiveness and food stealing among wintering Oystercatchers, *Haematopus ostralegus* L. *Anim. Behav.* 30: 917-928.

GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, MCGRORTY S. et READING C. J. (1982b) Use of Mussel *Mytilus edulis* Beds by Oystercatchers *Haematopus ostralegus* according to Age and Population Size. *J. Anim. Ecol.* 51: 543-554.

GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, SITTERS H. et SWINFEN R. (1982c) Age-structure and survival of a wintering population of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Bird Study* 29: 83-98.

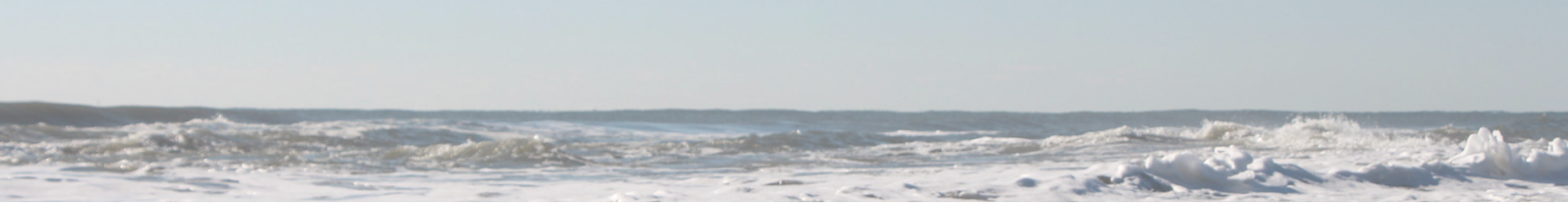
GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T. et DURELL S. E. A. LE V DIT (1984) Rates of food intake and aggression of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on the most and least preferred mussel *Mytilus edulis*





beds in the Exe estuary. *J. Anim. Ecol.* 53: 233-345.

- GOSS-CUSTARD J. D., CAYFORD J. T., BOATES J. S. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1987) Field tests of the accuracy of estimating prey size from bill length in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, eating mussels, *Mytilus edulis*. *Anim. Behav.* 35: 1078-1083.
- GOSS-CUSTARD J. D., WARWICK R. M., KIRBY R., MCGRORTY S., CLARKE R. T., PEARSON B., RISPIN W. E., DURELL S. E. A. LE V. DIT et ROSE R. J. (1991) Towards predicting wading bird densities from predicted prey densities in a post-barrage Severn Estuary. *J. Appl. Ecol.* 28: 1004-1026.
- GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G. et CLARKE R. T. (1992) Correlates of the density of foraging Oystercatchers *Haematopus ostralegus* at different population sizes. *J. Anim. Ecol.* 61: 159-173.
- GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1993a) The availability and quality of the mussel prey (*Mytilus edulis*) of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Neth. J. Sea Research* 31: 419-439.
- GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., CLARKE R. T., CALDOW R. W. G. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1993b) The carrying capacity of coastal habitats for Oystercatchers. Pp 327-351. in GOSS-CUSTARD J. D. (Ed.) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, New York.
- GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., CLARKE R. T., DURELL S. E. A. LE V. DIT, URFI J. et WEST A. D. (1994) Consequences of habitat loss and change to populations of wintering migratory birds: predicting the local and global effects from studies of individuals. *Ibis* 137: S56-S66.
- GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CALDOW R. W. G. et ENS B. J. (1995a) Population Consequences of Winter Habitat Loss in a Migratory Shorebird. II. Model Predictions. *J. Appl. Ecol.* 32: 337-351.
- GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., CLARKE R. T., DURELL S. E. A. LE V. DIT et SUTHERLAND W. J. (1995b) Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour. I. Empirical game theory distribution model of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. *J. Anim. Ecol.* 64: 265-274.
- GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., CLARKE R. T. et WEST A. D. (1995c) Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour. II. Model tests and population parameters. *J. Anim. Ecol.* 64: 277-289.
- GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T., BRIGGS K. B., ENS B. J., EXO K. M., SMIT C., BEINTEMA A. J., CALDOW R. W. G., CATT D. C., CLARK N. A., DURELL S. E. A. LE V. DIT, HARRIS M. P., HULSCHER J. B., MEININGER P. L., PICOZZI N., PRYS-JONES R. P., SAFRIEL U. N. et WEST A. D. (1995d) Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird. I. Estimating model parameters. *J. Appl. Ecol.* 32: 320-336.
- GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, GOATER C. P., HULSCHER J. B., LAMBECK R. H., MEININGER P. L. et URFI J. (1996a) How Oystercatchers survive the winter. Pages 133-154. in GOSS-CUSTARD J. D. (Ed.), *The Oystercatcher, from Individuals to populations*. Oxford, University Press Oxford.
- GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CLARKE R. T., BEINTEMA A. J., CALDOW R. W. G., MEININGER P. L. et SMIT C. J. (1996b) Population dynamics: predicting the consequences of habitat change at the continental scale. Pages 352-383. in GOSS-CUSTARD J. D. (Ed.) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, New York.
- GOSS-CUSTARD J. D., MCGRORTY S. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1996c) The effect of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on shellfish populations. *Ardea* 84A: 453-468.
- GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., CALDOW R. W. G., DURELL S. E. A. LE V. DIT, MCGRORTY S. et URFI J. (1996d) An empirical optimality model to predict the intake rates of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on Mussels *Mytilus edulis*. *Ardea* 84A: 199-214.
- GOSS-CUSTARD J. D., CAYFORD J. T. et LEA S. E. G. (1998) The changing trade-off between food finding and food stealing in juvenile Oystercatchers. *Anim. Behav.* 55: 745-760.
- GOSS-CUSTARD J. D., CAYFORD J. T. et LEA S. E. G. (1999) Vigilance during food handling by Oystercatchers *Haematopus ostralegus* reduces the chances of losing prey to Kleptoparasites. *Ibis* 141: 368-376.
- GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., STILLMAN R. A., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CALDOW R. W. G., MCGRORTY S. et NAGARAJAN R. (2001) Density-dependent starvation in a vertebrate without significant



depletion. *J. Anim. Ecol.* 70: 955–965.

GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T., MCGRORTY S., NAGARAJAN, R. SITTERS H. P. et WEST A. D. (2002a) Beware of these errors when measuring intake rates in waders. *Wader Study Group Bull.* 98: 30–37.

GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., WEST A. D., CALDOW R. W. G. et MCGRORTY S. (2002b) Carrying capacity in overwintering migratory birds. *Biol. Cons.* 105: 27-41.

GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., WEST A. D., CALDOW R. W. G., TRIPLET P., DURELL S. E. A. LE V. DIT et MCGRORTY S. (2004) When enough is not enough: shorebirds and shellfishing. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271: 233-237.

GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., YATES M. G., CALDOW R. W. G., STILLMAN R. A., CASTILLA J., CASTRO M., DIERSCHKE V., DURELL S. E. A. LE V DIT., EICHHORN G., ENS B. J., EXO K. M., FERNANDO P. U. U., FERNS P. N., HOCKEY P.A.R., GILL J. A., JOHNSTONE I., KALEJTA-SUMMERS B., MASERO J. A., MOREIRA F., NAGARAJAN R., OWENS I. P. F., PACHECO C., PEREZ-HURTADO A., ROGERS D., SCHEIFFARTH G., SITTERS H., SUTHERLAND W. J., TRIPLET P., WORRALL D., ZHARIKOV Y., ZWARTS L. et PETTIFOR R. A. (2006a) Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro-invertebrates. *Biology Reviews* 81: 1-29.

GOSS-CUSTARD J. D., TRIPLET P., SUEUR F. et WEST A. D. (2006b) Critical thresholds of disturbance by people and raptors in foraging wading birds. *Biol. Cons.* 127: 88-97.

GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A. et BOWGEN K. M. (2017) *Assessing oystercatcher food requirements on Welsh Shellfisheries: adapting models to local conditions and adding the latest knowledge*. Report to the Welsh Government, BUG2761.

GOSS-CUSTARD J. D., HOPPE C. H., HOOD M. J. et STILLMAN R. A. (2019a) Disturbance does not have a significant impact on waders in an estuary close to conurbations. *Ibis*, doi: 10.1111/ibi.12769.

GOSS-CUSTARD J. D., BOWGEN K. M. et STILLMAN R. A. (2019b) Increasing the harvest for mussels *Mytilus edulis* without harming Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 612: 101-110.

GOSS-CUSTARD J. D., AUSTIN G. E., FROST T. M., SITTERS H. P. et Stillman R. A. (2024) Decline in the numbers of Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on the Exe estuary Special Protection Area. *Ardea* (sous presse)

GÖTMARK F. (1989) *Effects of out-door recreation on the bird fauna: a review*. Naturvardsverket Rapport 3682, Naturvardsveraet, Solma, Sweden, 62 p.

GROSSKOPF G. (1964) Sterblichkeit und Durchschnittsalter einiger Küstenvogel. *J. Orn.* 105: 427-449.

GUILLOU J.-J. et DEBENAY J.-P. (1988) Les tannes : marais ouverts de la côte sénégalaise. Présentation du milieu et de l'avifaune. Régime alimentaire des limicoles nicheurs et paléarctiques. *Alauda* 56 : 92-112.

**H**AMZA F. (2020) How habitat features and human activities shape occurrence of the declining eurasian Oystercatcher *Haematopus ostralegus* on a mediterranean coastline. *Ardeola* 67: 269-284.

HAMZA F., HAMMOUDA A. et SELMI S. (2016) Wintering waterbird assemblages in the central part of the Gulf of Gabès in southern Tunisia. *Ostrich*, DOI: 10.2989/00306525.2016.1207721

HANCOCK D. A. (1971) The role of predators and parasites in a fishery for the mollusc *Cardium edule* L. pp. 419-439 in DEN BOER P. J. et GRADWELL G. R. (Eds.) Dynamics of Populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on 'Dynamics of Numbers in Populations', Oosterbeek, The Netherlands.

HANCOCK D.A. (1973) The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrate. *Rapp. P.-v Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 164: 113-131.

HANCOCK D. A. et URQUART A. E. (1965) The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (*Cardium edule* L.). *Fisheries Investigations, London* (Series 2), 24: 1-40.

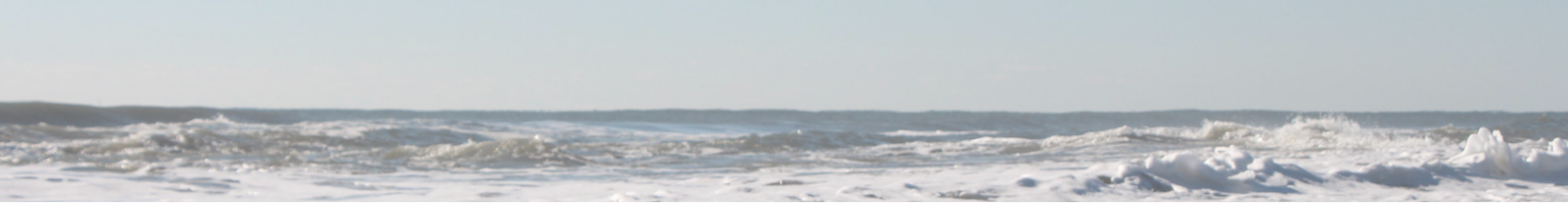
HARRIS M. P. (1965) The food of some *Larus* gulls. *Ibis* 107: 43-53.

HARRIS M. P. (1967) The biology of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on Skokholm Island, S. Wales. *Ibis* 109: 180-193.

HARRIS M. P. (1970) Territory limiting the size of the breeding population of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) - a removal experiment. *J. Anim. Ecol.* 39: 707-713.

HARRIS M. P. (1975) Skokholm Oystercatchers and the Burry Inlet. *Rep. Skokholm Bird Observ. For*





1974: 17-19.

**HARRIS M. P. et WANLESS S.** (1997) The effect of removing large numbers of gull *Larus* spp. on an island population of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: implications for management. *Biol. Cons.* 82: 167-171.

**HARRISON X. A., BLOUNT J. D., INGER R., NORRIS D. R. et BEARHOP S.** (2010). Carryover effects as drivers of fitness differences in animals. *J. Anim. Ecol.* 80: 4–18.

**HARTWICK E. B.** (1976) Foraging strategy of the Black Oystercatcher (*Haematopus bachmani* Audubon). *Can. J. Zool.* 54: 142-155.

**HARTWICK E. B. et BLAYLOCK W.** (1979) Winter ecology of a Black Oystercatcher population. *Studies in Avian Biology* 2: 207-215.

**HEEZIK Y. M. VAN, GERRITSEN A. F. C. et SWENNEN C.** (1983) The influence of chemoreception on the foraging behaviour of two species of sandpiper, *Calidris alba* (Pallas) and *Calidris alpina* (L.). *Neth. J. of Sea Res.* 17: 47-56.

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

**HEPPLESTON P. B.** (1970) Anatomical observations on the bill of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus occidentalis*) in relation to feeding behaviour. *J. Zool., London* 161: 519–524.

**HEPPLESTON P. B.** (1971a) Feeding techniques of the Oystercatcher. *Bird Study* 18: 15-20.

**HEPPLESTON P. B.** (1971b) The Feeding Ecology of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus* L.) in Winter in Northern Scotland. *J. Anim. Ecol.* 40: 651-672.

**HEPPLESTON P. B.** (1972) The Comparative Breeding Ecology of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus* L.) in Inland and Coastal Habitats. *J. Anim. Ecol.* 41: 23-51.

**HERBERT R. J. H., HUMPHREYS J., DAVIES C. J., ROBERTS C., FLETCHER S. et CROWE T. P.** (2016) Ecological impacts of non-native Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and management measures for protected areas in Europe. *Biodiversity and Conservation* 25: 2835-2865.

**HERBERT R. J. H., DAVIES C. J., BOWGEN K. M., HATTON J. et STILLMAN R. A.** (2018) The importance of nonnative Pacific oyster reefs as supplementary feeding areas for coastal birds on estuary mudflats. *Aquatic Conservation: Marine et Freshwater Ecosystems* 28: 1294-1307.

**HESLENFELD P. et ENSERINK E. L.** (2008) OSPAR Ecological Quality Objectives: the utility of health indicators for the North Sea. – *ICES J. Mar. Sci.* 65: 1392–1397.

**HILGERLOH G.** (1997) Predation by birds on blue mussel *Mytilus edulis* beds of the tidal flats of Spiekeroog (Southern North Sea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146: 61-72.

**HILGERLOH G. et SIEMONEIT H.** (1999) A simple mathematical model upon the effect of predation by birds on the blue mussel (*Mytilus edulis*) population. *Ecological Modelling* 124: 175-182.

**HILGERLOH G., HERLYN M. et MICHAELIS H.** (1997) The influence of predation by Herring Gulls *Larus argentatus* and Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on a newly established mussel *Mytilus edulis* bed in autumn and winter. *Helgoländer Meeresunters* 51: 173-189.

**HIRSCHFELD A. et HEYD A.** (2005) Mortality of migratory birds caused by hunting in Europe: bag statistics and proposals for the conservation of birds and animal welfare. *Ber. Vogelschutz* 42: 47-74.

**HOBDAV A. J., MAXWELL S. M., FORGIE J. et McDONALD J.** (2013) Dynamic ocean management: integrating scientific and technological capacity with law, policy, and management. *Stanford Environmental Law Journal*: 33: 125.

**HOCKEY P. A. R.** (1979) Feeding techniques of the African Oystercatcher. In **COOPER J.** (Ed.) *Symposium on Birds of the Sea and Shore*. pp. 99–115. African Seabird Group, Cape Town.

**HOCKEY P. A. R.** (1980) Kleptoparasitism by Kelp Gulls *Larus dominicanus* of African Black Oystercatchers *Haematopus moquini*. *Cormorant* 8: 87.

**HOCKEY P. A. R.** (1981) Feeding techniques of the African Oystercatcher. In **COOPER J.** (Ed.) *Symposium on Birds of the Sea and Shore*. pp. 99–115. African Seabird Group, Cape Town.

**HOCKEY P. A. R.** (1996) *Haematopus ostralegus* in perspective: comparisons with other Oystercatchers. Pages 251-288 in **GOSS-CUSTARD J. D.** (Ed) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford



University Press, New York.

**HOCKEY P. A. R. et BRANCH G. M.** (1983) Do Oystercatchers influence Limpet shell shape? *The Veliger* 26: 139-141.

**HOCKEY P. A. R. et BRANCH G. M.** (1984) Oystercatchers and limpets: impact and implications. A preliminary assessment. *Ardea* 72: 199-206.

**HOCKEY P. A. R. et UNDERHILL L. G.** (1984) Diet of the African black Oystercatcher *Haematopus moquini* on rocky shores: spatial, temporal and sex-related variation. *S. Afr. J. Zool.* 19: 1-11.

**HOCKEY P. A. R., KIRWAN G.M. et BOESMAN P.** (2018). Eurasian Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). In **DEL HOYO J., ELLIOTT A., SARGATAL J., CHRISTIE D. A. et DE JUANA E.** (Eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*.

**HOEKSTRA R.** (1988) *Effect of pacing rate on the foraging behavior of Haematopus ostralegus when feeding on Nereis diversicolor*. Ph D. Thesis, University of Groningen.

**HOLLING C. S.** (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91: 385-398.

**HOLMES D. C., SIMMONS J. H. et TATTON J. O. G.** (1967) Chlorinated hydrocarbons in British wildlife. *Nature, Lond* 216: 227-229.

**HORWOOD J. W. et GOSS-CUSTARD J. D.** (1977) Predation by the Oystercatcher, *Haematopus ostralegus* (L.), in Relation to the Cockle, *Cerastoderma edule* (L.), Fishery in the Burry Inlet, South Wales. *J. Appl. Ecol.* 14: 139-158.

**HÖTKER H.** (2006) *The impact of repowering of wind farms on birds and bats*. Michael-Otto-Institute within NABU- Research and Education Centre for Wetlands and Bird Protection - Research commissioned by Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein. Translated by Solveigh Lass-Evans Supported by Natural England. Contract SAE03-C2-124. 38 p.

**HÖTKER H., THOMSEN K.-M. et JEROMIN H.** (2006a) *Impacts on biodiversity of exploitation of renewable energy sources: the example of birds and bats - facts, gaps in knowledge, demands for further research, and ornithological guidelines for the development of renewable energy exploitation*. Michael-Otto-Institut im NABU, Bergenhusen. 65 p.

**HUGHES R. N.** (1969) A study of feeding in *Scrobicularia plana*. *J. Anim. Ecol.* 39: 333-356.

**HULSCHER J. B.** (1973) Burying-depth and trematode infection in *Macoma balthica*. *Neth. J. Sea Res.* 6: 141-156.

**HULSCHER J. B.** (1974) An experimental study of the food intake of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* L. in captivity during the summer. *Ardea* 62: 155-171.

**HULSCHER J. B.** (1976) Localisation of cockles (*Cardium edule* L.) by the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.) in darkness and daylight. *Ardea* 64: 292-310.

**HULSCHER J. B.** (1982) The Oystercatcher *Haematopus ostralegus* as a predator of the bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Ardea* 70: 89-152.

**HULSCHER J. B.** (1985) Growth and abrasion of the Oystercatcher bill in relation to dietary switches. *Neth. J. Zool.* 35: 124-154.

**HULSCHER J. B.** (1988) Mossel doodt Scholekster *Haematopus ostralegus*. *Limosa* 61: 42-44.

**HULSCHER J. B.** (1989) Sterfte en overleving van Scholeksters *Haematopus ostralegus* bij strenge vorst. *Limosa* 62: 177-181.

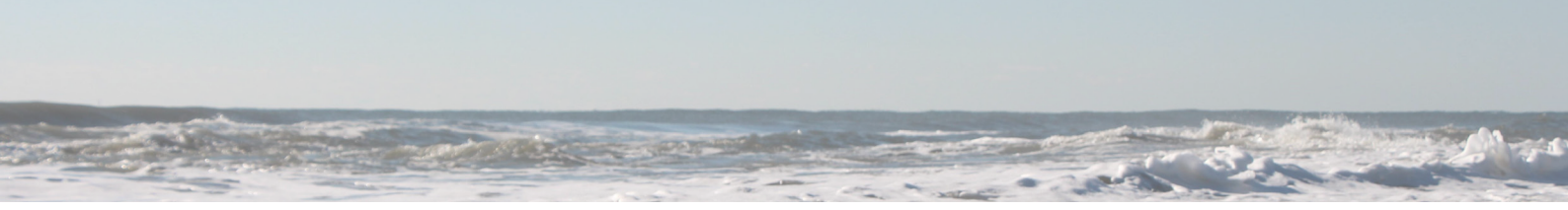
**HULSCHER J. B.** (1990) Survival of Oystercatchers during hard winter weather. *Ring Bulletin* 13: 167-172.

**HULSCHER J. B.** (1993) Uitzonderlijk grote aantallen Scholeksters in het binnenland gedurende de winter van 1992/93. *Limosa* 66: 117-123.

**HULSCHER J. B.** (1996) Food and feeding behaviour. Pages 7-29 in **GOSS-CUSTARD J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, New York.

**HULSCHER J. B. et ENS B. J.** (1991) Somatic modifications of feeding system structures due to feeding on different foods with emphasis of changes in bill shape in Oystercatchers. Pp. 889-896 in: *Proc. XX Int. Orn. Congr.* Christchurch, 1990.





**HULSCHER J. B. et ENS B. J.** (1992) Is the bill of the male Oystercatcher a better tool for attacking mussels than the bill of the female? *Neth. J. Zool.* 42: 85-100.

**HULSCHER J. B., ALTING D., BUNSKOEKE E. J., ENS B. J. et HEG D.** (1996a) Subtle differences between male and female Oystercatcher *Haematopus ostralegus* feeding on the bivalve *Macoma balthica*. *Ardea* 84A: 117–130.

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

**HULSMAN K., ZALUCKI M. P. et LEDEMA A.** (1996) Searching behaviour and diet of Oystercatcher *Haematopus ostralegus* pairs feeding in their territories. *Ardea* 84A: 131–140.

**HURRELL J. W. et VAN LOON H.** (1997) Decadal variations in climate associated with the North Atlantic oscillation. *Clim. Change* 36: 301–326. (doi:10.1023/A:1005314315270).

**HUTTON M.** (2001) Accumulation of heavy metals and Selenium in three seabird species from the United Kingdom. *Environmental Pollution Series 1, Ecological and Biological* 26: 129-145.

**I** **IMESON R. J. et VAN DEN BERGH J. C. J. M.** (2006) Policy failure and stakeholder dissatisfaction in complex ecosystem management: The case of the Dutch Wadden Sea shellfishery. *Ecological Economics* 56: 488– 507.

**J** **JACKSON M. J. et JAMES R.** (1979) The Influence of Bait Digging on Cockle, *Cerastoderma edule*, Populations in North Norfolk. *J. Appl. Ecol.* 16: 671-679.

**JAENSON T. G. T., TÄLLEKLINT L., LUNDQVIST L., OLSEN B., CHIRICO J. et MEJLON H.** (1994) Geographical distribution, host associations, and vectors roles of Ticks (Acari: Ixodidae, Argasidae) in Swenden. *J. Med. Entomol.* 31: 240-256.

**JENNINGS A. R. et SOULSBY E. J. L.** (1957) Diseases of Wild Birds, Fourth Report, *Bird Study* 4: 216-220.

**JOHNSON C.** (1985) Patterns of Season Weight Variation in waders on the Wash. *Ring. and Migr.* 6: 19-32.

**JOHNSTONE I. et NORRIS K.** (2000a) Not all Oystercatchers *Haematopus ostralegus* select the most rentable Common Cockles *Cerastoderma edule*: a difference between feeding methods. *Ardea* 88: 137–153.

**JOHNSTONE I. et NORRIS K.** (2000b) The influence of sediment type on the aggregative response of Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, searching for cockles, *Cerastoderma edule*. *Oikos* 89: 146-154.

**JONES T.** (2008) Opportunistic egg predation by Oystercatchers. *Brit. Birds* 101: 94.

**K** **KAMERMANS P., SCHULING E., BAARS D. et VAN RIET M.** (2003) *EVA II Deelproject Ai : Visserij-inspanning*. RIVO rapport C053/03. Yerseke.

**KELIN C. et QIANG X.** (2006) Conserving migratory shorebirds in the Yellow Sea region. In: Boere G., Galbraith C. et Stroud D. (ed.), *Waterbirds around the world*, pp. 319. The Stationery Office, Edinburgh, UK.

**KELLY C.** (2008) *Sanderling Studies on the Wash*. In Wash Wader Ringing Group 2006-2007 Report. Wash Wader Ringing Group. UK.

**KENDALL M. A., BURROWS M. T., SOUTHWARD A. J. et HAWKINS S. J.** (2004) Predicting the effects of marine climate change on the invertebrate prey of the birds of rocky shores. *Ibis* 146 (Suppl.1): 40–47.

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

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

**KERSTEN M. et PIERSMA T.** (1987) High levels of energy expenditure in shorebirds; metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175-187.

**KERSTEN M. et VISSER W.** (1996a) Food intake of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* by day and by night measured with an electronic nest balance. *Ardea* 84A: 57–72.



**KERSTEN M. et VISSER W.** (1996b) The Rate of Food Processing in the Oystercatcher: Food Intake and Energy Expenditure Constrained by a Digestive Bottleneck. *Functional Ecology* 10: 440-448.

**KETZENBERG C., EXO K.-M., REICHENBACH M. et CASTOR M.** (2002) Einfluss von Windkraftanlagen auf brütende Wiesenvögel. *Natur und Landschaft* 77: 144-153.

**KHATCHIKIAN C. E., FAVERO M. et VASSALO A. I.** (2002) Kleptoparasitism by Brown-hooded Gulls and Grey-hooded Gulls on American Oystercatchers. *Waterbirds* 25: 137-141.

**KIRBY J. S., CLEE C. et SEGER V.** (1993) Impact and extent of recreational disturbance to wader roosts on the Dee estuary, some preliminary results. *Wader Study Group Bull.* 68: 53-58.

**KLOK C., ROODBERGEN M. et HEMERIK L.** (2009) Diagnosing declining grassland wader populations using simple matrix models. *Animal Biology* 50: 127-144.

**KOENE P.** (1978) De Scholekster: Aantalseffecten op Devoedselopname. *Dieroecologie Rug.* 60: 1-123.

**KOFFIJBERG K., BLEW J., ESKILDSEN K., GUNTHER K., KOKS B., LAURSEN K., RASMUSSEN L. M., POTEL P. et SÜDBECK P.** (2003) *High tide roosts in the Wadden Sea: A review of bird distribution, protection regimes and potential sources of anthropogenic disturbance.* 16. Wilhelmshaven, Common Wadden Sea Secretariat, Wadden Sea Ecosystem.

**KOLLIEN A.H.** (1996) *Cercaria patellae* Lebour, 1911 developing in *Patella vulgata* is the cercaria of *Echinostephilla patellae* (Lebour, 1911) n. comb. (Digenea, Philophthalmidae). *Syst. Parasitol.* 34: 11-25.

**KOZLOVA E. V.** (1961) *The fauna of the USSR. Birds, vol. 2, part 1, section 2.* Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, Nov. Ser. 80. [In Russian.]

**KRAAN C., VAN GILS J. A., SPAANS B., DEKINGA A., BIJLEVELD A. I., VAN ROOMEN M., KLEEFSTRA R. et PIERSMA T.** (2009) Landscape-scale experiment demonstrates that Wadden Sea intertidal flats are used to capacity by molluscivore migrant shorebirds. *J. Anim. Ecol.* 78: 1259-1268.

**KREBS J. R.** (1984) *Optimal foraging. Decision rules for predators.* In **KREBS J. R. et DAVIES.** *Behavioural Ecology. An evolutionary approach.* Blackwell Scientific publications, Oxford.

**KREBS J. R. et McCLEERY R. H.** (1984) *Optimization in behavioural ecology.* In **KREBS J. R. et DAVIES N. B.** (Eds) *Behavioural ecology: an evolutionary approach:* 91-121. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

**KREBS J. R., STEPHENS D. W. et SUTHERLAND W. J.** (1983) *Perspectives in optimal foraging.* In **CLARK G. A. et BRUSH A. H.,** *Perspectives in Ornithology.* Cambridge University Press, New York.

**KRISTENSEN I.** (1957) Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. *Archives néerlandaises de Zoologie* 12: 351-453.

**L** **LABOURG P.-J.** (1986) *Ecologie et utilisation des zones humides du bassin d'Arcachon.* – Comptes rendus du Colloque sur les zones humides, Le Teich 1986 : 5-28.

**LAMBECK R. H. D.** (1991) Changes in abundance, distribution and mortality of wintering Oystercatchers after habitat loss in the Delta area, SW Netherlands. Pp. 2208-2218. In *Proc. XX Int. Orn. Congr.* Christchurch, 1990.

**LAMBECK R. H. D. et WESSEL E. G. J.** (1991) *Seasonal variation in mortality of the Oystercatcher Haematopus ostralegus.* In **HEIP C. H. R. et DE BRUIJN E. S.** (Eds) Progress report: Delta institute for hydrobiological Research: 22-24. Amsterdam, Koninklijke Nederlands Akademie van Wetenschappen.

**LAMBECK R. H. D. et WESSEL E. G. J.** (1993) A note on Oystercatchers from the Varanger fjord NE Norway. *Wader Study Group Bull.* 66: 74 - 79.

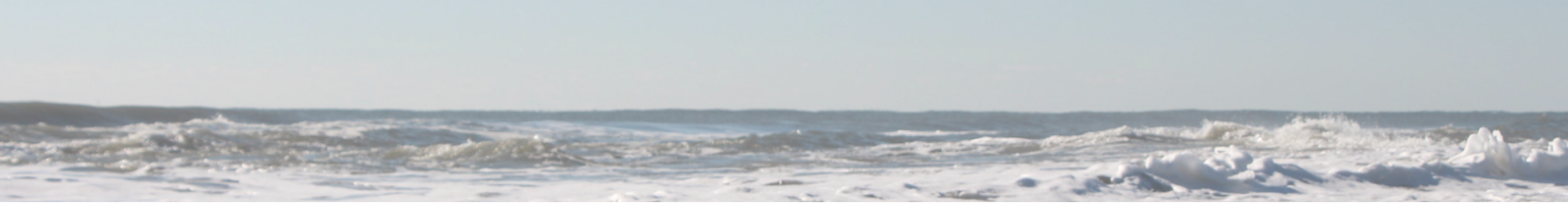
**LAMBECK R. H. D., BIANKI V. V., SCHEKKERMAN H., WESSEL E. G. J., HERMAN P. M. J. et KORYAKIN A. S.** (1995) Biometrics and migration of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) from the White Sea region (NW Russia), *Ringing et Migration* 16: 140-158.

**LAMBECK R. H. D., GOSS-CUSTARD J. D. et TRIPLET P.** (1996) Oystercatcher and man in the coastal zone. Pages 289-326 in **GOSS-CUSTARD J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher: From individuals to populations.* Oxford University Press, Oxford.

**LAMBECK R. H. D., NIEUWENHUIZE J. et VAN LIERE J. M.** (1991) Polychlorinated biphenyls in Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) from the Oosterschelde (Dutch Delta area) and the Western Wadden Sea, that died from starvation during severe winter weather. *Environmental Pollution* 71: 1-16.



- LANGHAM G. M., SCHUETZ J.G., DISTLER T., SOYKAN C. U. et WILSEY C. (2015) Conservation status of North American birds in the face of future climate change. *PLoS ONE* 10(9): e0135350. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135350>
- LANGSTON R. H. W. et PULLAN J. D. (2003) *Windfarms and birds: an analysis of the effects of wind farms on birds, and guidance on environmental assessment criteria and site selection issues*. Report T-PVS/Inf. 58 p
- LAURO B. et NOL E. (1995) Feeding behaviour, prey selection, and bill size of Pied and Sooty Oystercatchers in Australia. *Wilson Bulletin* 107: 629–640.
- LAURSEN K., KAHLERT J. et FRIKKE J. (2005) Factors affecting escape distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology* 11: 13-19.
- LAWRENCE A. J. et SOAME J. M. (2004) The effects of climate change on the reproduction of coastal invertebrates. *Ibis* 146 (suppl. 1): 29-39.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. (1994) Répartition spatio-temporelle des limicoles en baie du Mont-Saint-Michel. *Bulletin Soc. Sn. Nat. Ouest de la France*, nouvelle série 16 : 121-137.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. (1995) *Régime alimentaire des limicoles dans les Traicts du Croisic et impact sur les populations de mollusques*. Ministère de l'Environnement, Direction régionale de l'environnement des Pays de Loire, Laboratoire d'évolution des systèmes naturels et modifiés, Université de Rennes I. 48 p.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. (2012) Chapitre IX : Menaces et risques sur les oiseaux et leurs habitats. In TRIPLET P. (Ed) (2012) *Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières*. Forum des Marais atlantiques, SMBS, *Aestuaria* 17 : 633-681
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. et GOSS-CUSTARD J.D. (1999) Répartition spatiale des Huîtres pie (limicoles) en hivernage et charge parasitaire intestinale. *Can. J. Zool.* 77 : 1117-1127
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. et MAHÉO R (1997a) Les limicoles séjournant dans les Traicts du Croisic (Presqu'île guérandaise, Loire-Atlantique) : Régime alimentaire et impact sur les populations de mollusques bivalves. *Alauda* 65 : 131-149.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S., CHÉPEAU Y., POURREAU J. et MAHÉO R. (1997b) Distribution spatio-temporelle des limicoles dans les Traicts du Croisic. *Bulletin Soc. Sc. Nat. Ouest de la France*, nouvelle série 19 : 49-65.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S., GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V DIT, WEST A. D., MARION L. et MAHÉO R. (2001) Influence du parasitisme des Moules communes sur l'alimentation des limicoles : exemple de l'Huître pie hivernant dans l'Exe. *Can. J. Zool.* 79 : 1301–1315
- LE MAO P. (1994) Comportements alimentaires originaux chez l'Huître-pie *Haematopus ostralegus* et la Sterne Pierre-Garin *Sterna hirundo*. *Alauda* 62 : 133–134.
- LE ROSSIGNOL A. P., BUCKINGHAM S. G., LEA S. E. G. et NAGARAJAN R. (2011) Breaking down the mussel (*Mytilus edulis*) shell: Which layers affect Oystercatchers' (*Haematopus ostralegus*) prey selection? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 405: 87–92.
- LEE S.-Y., CHOI Y.-S, JOO S., JEONG G. et YOU H. Y. (2018) Foraging Behavior and Preys in Relation to Feeding Site Types of the Eurasian Oystercatcher (*Haematopus ostralegus osculans*) during the Breeding Season in Yubu Island, Korea. *Kjee* 51: 184-191.
- LEECH D. I., CRICK H. Q. P. et REHFISCH M. M. (2004) *The effect of climate change on bird species in the UK*. BTO Research Report 369. 50 p.
- LEGENDRE C. (1984) *La pêche artisanale sur le domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel*. Laboratoire d'évolution des Systèmes naturels et modifiés. Université de Rennes, MNHN, 121 p.
- LEOPOLD M. F., MARTEIJN E. C. L. et SWENNEN C. (1985) Long-distance transport of prey from the intertidal zone to high-tide roosts by the Oystercatchers. *Ardea* 73: 76-82.
- LEOPOLD M. F., SWENNEN C. et DE BRUIJN L. L. M. (1989) Experiments on selection of feeding site and food size in Oystercatchers *Haematopus ostralegus* of different social status. *Neth. J. Sea Research* 23: 333-346.
- LEWIS L. J. et KELLY T. C. (2012) Aspects of the spatial ecology of waders along an estuarine gradient.



*Irish Birds* 9: 375 - 384.

LILEY D. (2007) *Access to the Countryside and Bird Conservation: Priorities for Research*. Natural England Research Report 028. Footprint Ecology / Natural England. 70 p.

LINAKER R. (2012) *Recreational Disturbance at the Teesmouth and Cleveland Coast European Marine Site. Bird disturbance field work. Winter 2011/2012*. Teesmouth and Cleveland Coast EMS, 45 p.

LINDBERG D. R., KENNETH I. WARHEIT K. I. et ESTES J. A. (1987) Prey preference and seasonal predation by Oystercatchers on limpets at San Nicolas Island, California, USA. *Mar. Ecology Prog. Ser.* 39-105-113.

LINSSEN H., VAN DE POL M., ALLEN A. M., JANS M., ENS B. J., KRIJGSVELD K. L, FRAUENDORF M. et VAN DER KOLK H.-J. (2019) Disturbance increases high tide travel distance of a roosting shorebird but only marginally affects daily energy expenditure. *Avian Research* 10:31. 11 pages.

LIVEZEY B. C. (2010) Phylogenetics of modern shorebirds (Charadriiformes) based on phenotypic evidence: analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160: 567-618.

LOOS-FRANK B. (1968) Der Entwicklungszyklus von *Psilostomum brevicolle* (Creplin, 1829) [Syn.: *P. platyurum* (Mühling, 1896)] (Trematoda, Psilostomatidae). *Zeitschrift für Parasitenkunde* 31: 122-131.

LOWE V. P. W. (1991) Radionuclides and the birds at Ravensglass. *Environmental Pollution* 70: 1-26.

LOWEN J., LILEY D., UNDERHILL-DAY J. et WHITEHOUSE A. (2008) *Access and Nature Conservation Reconciliation: supplementary guidance for England*. Unpublished report by Footprint Ecology. Commissioned by Natural England. 187 p.

LUNAIS B. (1975) *Caractéristiques et signification du comportement prédateur de l'Huîtrier pie Haematopus ostralegus sur l'Huître de culture Crassostrea gigas*. Mémoire DEA Ecologie, Université de Tours.

**M** MADSEN H. (1942) Cestoidea. In: Jensen AS (ed) *Zoology of the Faroes*, vol.1 Pt.10. Høst, Copenhagen, 1-10.

MARCHETTI K. et PRICE T. (1989) Differences in the foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biological Review* 64: 51-70.

MARCSTRÖM V. et MASCHER J.W. (1979) Weights and fat in Lapwings (*Vanellus vanellus*) and Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) starved to death during a cold spell in spring. *Ornis Scand.* 10: 235-240.

MARKERT A., ESSER W., FRANK D., WEHRMANN A. et EXO K.-M. (2013) Habitat change by the formation of alien *Crassostrea*-reefs in the Wadden Sea and its role as feeding sites for waterbirds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 131: 41-51.

MARTINEZ M. M. et BACHMANN S. (1997) Kleptoparasitism of the American Oystercatcher *Haematopus palliatus* by gulls *Larus* spp. in Mar Chiquita Lagoon, Buenos Aires, Argentina. *Marine Ornithology* 25: 68-69.

MASMAN D. et KLAASSEN M. (1987) Energy expenditure during free flight in trained and free-living Eurasian Kestrels (*Falco tinnunculus*). *Auk* 104: 603-616.

MCARTHUR R. H. et PIANKA E. R. (1966) On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.

MCGRORTY S. (1997) Winter growth of mussels *Mytilus edulis* as a possible counter to food depletion by Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Mar Ecol Prog Ser.* 153: 153-165.

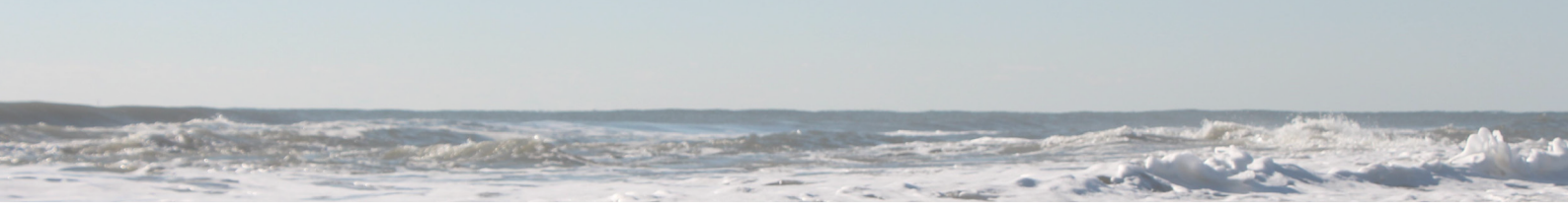
MCGRORTY S., CLARKE R. T., READING C. J. ET GOSS-CUSTARD J. D. (1990) Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis*: density changes and regulation of the population in the Exe estuary, Devon. *Marine Ecology Progress Series* 67: 157-169.

MCINNES A. M., RYAN P. G., LACERDA M. et PICHEGRU L. (2019) Targeted prey fields determine foraging effort thresholds of a marine diver: important cues for the sustainable management of fisheries. *Journal of Applied Ecology*: doi: 10.1111/1365-2664.13462.

MCLEAN I. M. D., AUSTIN G. E., REHFISCH M. M., BLEW J., CROWEZ O., DELANY S., DEVOS K., DECEUNINCK B., GÜNTHER K., LAURSEN K., VAN ROOMEN M. et WAHL J. S. (2008) Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. *Global Change Biology* 14 : 2489-2500.



- MCNEIL R. et ROBERT R. (1988) Nocturnal feeding strategies of some shorebird species in a tropical environment. *Acta Congr. Int. Ornithol.* 19: 2328-2336.
- MCNEIL R., DRAPEAU P. et GOSS-CUSTARD J. D. (1992) The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biol. Rev.* 67: 381-419.
- MEININGER P. L., BLOMERT A.-M. et MARTEIJN E. C. L. (1991) Watervogelsterfte in het Deltagebiet, ZW-Nederland, gedurende de drie koude winters van 1985, 1986 en 1987. *Limosa* 64: 89-102.
- MEIRE P. M. (1987) Foraging behavior of some wintering waders: prey-selection and habitat distribution. In KAMIL A. C., KREBS J. R. et PULLIAM H. R. *Foraging Behavior*. Plenum Press, New York and London.
- MEIRE P. M. (1991) Effects of a substantial reduction in intertidal area on numbers and densities of waders Pp. 2219–2227. In: *Proc. XX Int. Orn. Congr.* Christchurch, 1990.
- MEIRE P. M. (1993) *The impact of bird predation on marine and estuarine bivalve populations: a selective review of patterns and underlying causes.* In DAME R. F. (Ed.) *Bivalve filter feeders*. Springer-Verlag, Berlin.
- MEIRE P. M. (1996a) Using optimal foraging theory to determine the density of Mussels *Mytilus edulis* that can be harvested by hammering Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 141–152.
- MEIRE P. M. (1996b) Distribution of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* over a tidal flat in relation to their main prey species, Cockles *Cerastoderma edule* and Mussels *Mytilus edulis*: did it change after a substantial habitat loss? *Ardea* 84A: 525–538.
- MEIRE P. M. (1996c) Feeding behaviour of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* during a period of tidal manipulations. *Ardea* 84A: 509–524.
- MEIRE P. M. et KUYKEN E. (1984) Relations between the distribution of waders and the intertidal benthic fauna of the Oosterschelde, Netherlands. Pp. 57–68 in EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D. et HALE W. G. (1984) *Coastal waders and wildfowl in winter*. B.O .U.
- MEIRE P. M. et ERVYNCK A. (1986) Are Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) selecting the most rentable mussels (*Mytilus edulis*)? *Animal Behaviour* 34: 1427-1435.
- MEIRE P., SCHEKKERMAN H. et MEININGER P. L. (1994) Consumption of benthic invertebrates by waterbirds in the Oosterschelde estuary, SW Netherlands. *Hydrobiologia* 282: 525-546.
- MELTOFTE H., DURINCK J., JAKOBSEN B., NORDSTRØM C. et RIGÉT F. F. (2006) Trends in wader populations in the East Atlantic flyway as shown by numbers of autumn migrants in W Denmark, 1964–2003. *Wader Study Group Bull.* 109: 111–119.
- MELVILLE D. S. et SHORTRIDGE K. F. (2006). Migratory waterbirds and avian influenza in the East Asian-Australasian Flyway with particular reference to the 2003-2004 H5N1 outbreak. In: BOERE G., GALBRAITH C. et STROUD D. (Eds), *Waterbirds around the world*, pp. 432-438. The Stationery Office, Edinburgh, U.K.
- MELVILLE D. S., GERASIMOV Y. N., MOORES N., YAT-TUNG Y. et BAI Q. (2014) Conservation assessment of Far Eastern Oystercatcher *Haematopus [ostralegus] osculans*. *International Wader Studies* 20: 129-154.
- MERCER A. J. (1968) Individual weight change in breeding Oystercatchers. *Bird Study* 15: 93-98.
- METTRICK D. F. (1956) A New Trematode, *Reesella doviensis* gen. et sp. nov., from the Oystercatcher, *Haematopus ostralegus occidentalis*, in Wales. *Journal of Helminthology* 30: 81-86.
- MILSON T. P. (1984) Diurnal behavior of Lapwings in relation to moon phase during winter. *Bird Study* 31: 117-120.
- MINTON C. D. T. (1975) *The Waders of the Wash - ringing and biometric studies*. Report of Scientific Study of the Wash Water Storage Scheme Feasibility Study to the National Environmental Research Council.
- MONTAUDOUIN X. DE, KISIELEWSKI I., BACHELET G. et DESCLAUX C. (2000) A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanologica Acta* 23: 453-468.
- MOREIRA F. (1996) Diet and feeding behaviour of grey plovers *Pluvialis squatarola* and redshanks *Tringa totanus* in a southern European estuary. *Ardeola* 43: 145-156.
- MORTEN J. M., BURRELL R. A., FRAYLING T. D., HOODLESS A. N., THURSTON W. et HAWKES L. A. (2022)



Variety in responses of wintering oystercatchers *Haematopus ostralegus* to near-collapse of their prey in the Exe Estuary, UK. *Ecology and Evolution*. 2022; 12:e9526. 25 p.

MORTON J. M. (1995) Management of human disturbance and its effects on waterfowl. in WHITMAN W. R., STRANGE T., WIDJESKOG L., WHITTEMORE R., KEHOE P. et ROBERTS L. *Waterfowl habitat restoration, enhancement and management in the Atlantic Flyway*. Environmental Management Commission, Atlantic Flyway Council Technical Section, and Delaware Division Fish and Wildlife, Dover, 1114p.

MOVSESSIAN S. O. et NIKOGOSSIAN M. A. (2002) Cestodes from waterfowl birds of Lake Sevan Basin, Armenia. In: GALKIN A. K. et DUBININA V (eds) *The problems of cestodology. II*. Zoological Institute. RAS, St Petersburg, pp 181–194, in Russian.

MURRAY F. et TARRANT P. (2015) *A social and economic impact assessment of cockle mortality in the Burry Inlet and Three Rivers cockle fisheries, South Wales UK*. Project Code: SEA-1109, final report. Maritek, Worldwide Ltd, 116 p.

MUSTERS C. J. M., NOORDERVLIET M. A. W. et TER KEURS W. J. (1996) Bird casualties caused by a wind energy project in an estuary. *Bird Study* 43: 124-127.

**N** NAGARAJAN R., LEA S. E. G. et GOSS-CUSTARD J. D. (2002a) Reevaluation of patterns of mussel (*Mytilus edulis*) selection by European Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Can. J. Zool.* 80: 846-853.

NAGARAJAN R., GOSS-CUSTARD J. D. et LEA S. E. G. (2002b) Oystercatchers use colour preference to achieve longer-term optimality. *Proc. Royal Soc. London (Ser. B Biol. Sci.)* 269: 523–528.

NAGARAJAN R., LEA S.E.G. et GOSS-CUSTARD J. D. (2002c) Mussel valve discrimination and strategies used in valve discrimination by the Oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Functional Ecology* 16: 339–345.

NAGARAJAN R., GOSS-CUSTARD J. D. et LEA S. E. G. (2006a) Exploring the factors influencing the strength of mussel (*Mytilus edulis*) using an Oystercatcher artificial bill. In: *Proceedings of the findings of young researchers on applied sciences*. Eds. C. M. S. SAID et A. R. AHMAD, Vol 2: Chemistry and Environmental Technology and Biology and Agriculture, Universiti Teknologi MARA, Malaysia; pp. 283-288

NAGARAJAN R., LEA S. E. G. et GOSS-CUSTARD J. D. (2006b) Seasonal variations in mussel, *Mytilus edulis* L. shell thickness and strength and their ecological implications. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 339: 241-250.

NAGARAJAN R., LEA S. E. G. et GOSS-CUSTARD J. D. (2008) Relation between water quality and dorsal thickness of mussel (*Mytilus edulis*) and its ecological implications for wintering Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54 (Suppl. 1): 225–238.

NAGARAJAN R., LEA S. E. G. et GOSS-CUSTARD J. D. (2015) Do Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) select the most rentable limpets (*Patella* spp.)? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 464: 26-34.

NEHLS G. (1995) *Strategien der Ernährung und ihre Bedeutung für Energiehaushalt und Ökologie der Eiderente (Somateria mollissima (L., 1758))*. Universität Kiel, Kiel.

NEHLS G. et BÜTTGER H. (2007) *Spread of the Pacific Oyster Crassostrea gigas in the Wadden Sea Causes and consequences of a successful invasion*. Report to the Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven April 2007.

NEHRING S. (2006) Invasive Alien Species Fact Sheet – *Crassostrea gigas*. Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species. NOBANIS. [www.nobanis.org](http://www.nobanis.org). Vu le 24 avril 2020.

NÈVE G. et VAN NOORDWIJK A. J. (1997) *De overleving van scholeksters in de Waddenzee 1980-1994*. NIOO report, Heteren.

NISBET I. C. T. (2000) Disturbance, habituation, and management of waterbird colonies. *Waterbirds* 23: 312-332.

NOLAN R. (2007) *Threatened species (Pied Oystercatcher) management strategy*. Department of Lands, 64 p.

NORBERG R. A. (1977) An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal





food-searching method. *J. Anim. Ecol.* 46: 511-529

NORMAN D. (2004) Oystercatchers (Walney Island) (11 March 2004). <http://www.merseysiderg.org.uk/>

NORRIS K. (1999) A trade-off between energy intake and exposure to parasites in Oystercatchers feeding on a bivalve mollusc. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 266: 1703-1709.

NORRIS K. et JOHNSTONE I. (1998a) Interference competition and the functional response of Oystercatchers searching for cockles by touch. *Anim. Behav.* 56: 639-650.

NORRIS K. et JOHNSTONE I. (1998b) Ideal free Oystercatchers: what is an ideal bird? in ADAMS N. J. et SLOTOW R. H. (Eds) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr. Durban. *Ostrich* 69: 301

NORRIS K. et JOHNSTONE I. (1998c) The functional response of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) searching for cockles (*Cerastoderma edule*) by touch. *J. Anim. Ecol.* 67: 329-346.

NORRIS K., BANNISTER R. C. A. et WALKER P. W. (1998) Changes in the number of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* wintering in the Burry Inlet in relation to the biomass of cockles *Cerastoderma edule* and its commercial exploitation. *J. Appl. Ecol.* 35: 75-85.

NORRIS D. R. (2005) Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos* 109: 178-186.

NORTON-GRIFFITHS M. (1967) Some ecological aspects of the feeding behavior of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* on the edible Mussel *Mytilus edulis*. *Ibis* 109: 412-424.

NORTON-GRIFFITHS M. (1969) The organization, control and development of parental feeding in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Behaviour* 34: 55-114.

NUDDS R. L. et BRYANT D. M. (2000) The energetic costs of short flights in birds. *J. Exp. Biol.* 203: 1561-1572.

NYSTROM K. G. K., PEHRSSON O. et BROMAN D. (1991) Food of juvenile common eiders (*Somateria molissima*) in areas of high and low salinity. *The Auk* 108: 250 - 256.

**O** O'CONNOR R. J. et BROWN R. A. (1977) Prey depletion and foraging strategy in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Oecologia* 27: 75-92.

O'CONNOR R. J. et CAWTHORNE A. (1982) How Britain's birds survived the winter. *New Scientist* 96: 786-788.

OOSTERBEEK K. H., VAN DE POL M., DE JONG M. L., SMIT C. J. et ENS B. J. (2006) *Scholekster populatie studies. Bijdrage aan de zoektocht naar de oorzaken van de sterke achteruitgang van de Scholekster in het Waddengebied.* Alterra-rapport 1344/SOVONonderzoeksrapport 2006/05: 1-62.

ORR K. K. (2013) *Predicting the ecosystem effects of harvesting beach-cast kelp for biofuel.* Ph. D. thesis. University of Aberdeen, Scotland, UK.

OTTERSEN G., PLANQUE B., BELGRANO A., POST E., REID P. C. et STENSETH N. C. (2001) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia* 128: 1-14.

**P** PACHECO C. J. et CASTILLA J. C. (2001) Foraging behavior of the American Oystercatcher *Haematopus palliatus pitaray* (Murphy 1925) on the intertidal ascidian *Pyura praeputialis* (Heller 1878) in the Bay of Antofagasta, Chile. *Journal of Ethology*. DOI:10.1007/s101640170013.

PADILLA D. K. (2010) Context-dependent impacts of a non-native ecosystem engineer, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Integr. Comp. Biol.* 50:213-225.

PETERS K. A. et OTIS D. L. (2005) Using the risk-disturbance hypothesis to assess the relative effects of human disturbance and predation risk on foraging American Oystercatchers. *Condor* 107: 707-725.

PETERSEN B. et EXO K.-M. (1999) Predation of waders and gulls on *Lanice conchilega* tidal flats in the Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 178: 220-240.

PHILIPPART C. J., BEUKEMA J. J., CADÉE G. C., DEKKER R., GOEDHART P. W., VAN IPEREN R. D., LEOPOLD M. F. et HERMAN P. M. J. (2007) Impacts of nutrient reduction on coastal communities. *Ecosystems* 10: 95-118.

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. et KNIGHT P. J.** (1975) Wing-moult of Oystercatcher in Iceland. *Ibis* 117: 114.

**PIERSMA T.** (1987) Hink, stap of strong? Reisbepervingen van arctische steltlopers door voedselzoeken, vetopbouw en vliegsnelheid. *Limosa* 60: 185-194.

**PIERSMA T. et KOOLHAAS A.** (1997) *Shorebirds, shellfish(eries) and sediments around Griend, Western Wadden Sea, 1988-1996*. NIOZ-Rapport 7: 118.

**PIERSMA T., KOOLHAAS A., DEKINGA A., BEUKEMA J. J., DEKKER R. et ESSINK K.** (2001) Long-term indirect effects of mechanical cockle-dredging on intertidal bivalve stocks in the Wadden sea. *J. Appl. Ecol.* 38: 976-990.

**PILCHER R. E. M.** (1964) Effects of the cold winter of 1962-63 on birds of the north coast of the Wash. *Wildfowl Trust Annual Report* 15: 23-26.

**PONSERO A., STURBOIS A., DESROY N., LE MAO P., JONES A. et FOURNIER J.** (2016) How do macrobenthic resources concentrate foraging waders in large megatidal sandflats? *Est., Coast. and Shelf Science* 178: 120-128.

**POTTS M. et DARE P. J.** (1969) *Predation of seed mussels by Oystercatchers at Bangor, 1968-69 winter*. MAFF Directorate of Fisheries Research Conwy (unpublished report).

**POUND R. J., MILLER L. P., KING F. A. et BURNAFORD J. L.** (2020) Temperature affects susceptibility of intertidal limpets to bird predation. *Journal of Experimental Biology* 2020 223: jeb213595 doi: 10.1242/jeb.213595 Published 9 April 2020.

**PRATER A. J., MARCHANT J. H. et VUORINEN J.** (1977) *Guide to the identification and ageing of holarctic waders*. Brit. Trust Orn. Field guide 17: 1-168.

**Q** **QUINN J. L.** (1997) The effects of hunting Peregrines *Falco peregrinus* on the foraging behaviour and efficiency of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 139: 170-173.

**QUINN J. L. et KIRBY J. S.** (1993) Oystercatchers feeding on grasslands and sandflats in Dublin Bay. *Irish Birds* 5: 35-44.

**R** **RANDALL R. M. et RANDALL B. M.** (1982) The hard-shelled diet of African Black Oystercatchers chicks at St Croix Island, South Africa. *Ostrich* 53: 157-163.

**RANDS M. R. W. et BARKHAM J. P.** (1981) Factors Controlling Within-Flock Feeding Densities in Three Species of Wading Bird. *Orn. Scand.* 12: 28-36.

**RAO A. S., HOCKEY P. A. R. et MONTEVECCHI W. A.** (2014) Coastal dispersal by pre-breeding African Black Oystercatchers *Haematopus moquini*. *Marine Ornithology* 42: 105-112.

**RAPPOLDT C. et ENS B. J.** (2006) *Scholeksters en kokkels in de Westerschelde; Modelberekeningen voor de periode 1992-2003 op basis van een verbeterde schatting van de groei en overleving van kokkels in de zomer*. SOVON report 2006/06. Beek-Ubergen, SOVON.

**RAPPOLDT C., ENS B. J., DIJKMAN E. et BULT T.** (2003) *Scholeksters en hun voedsel in de Waddenzee*. Rapport voor deelproject B1 van EVA II, de tweede fase van het evaluatieonderzoek naar de effecten van schelpdiervisserij op natuurwaarden in de Waddenzee en Oosterschelde 1999-2003. *Alterra rapport* 882. Alterra, Wageningen.

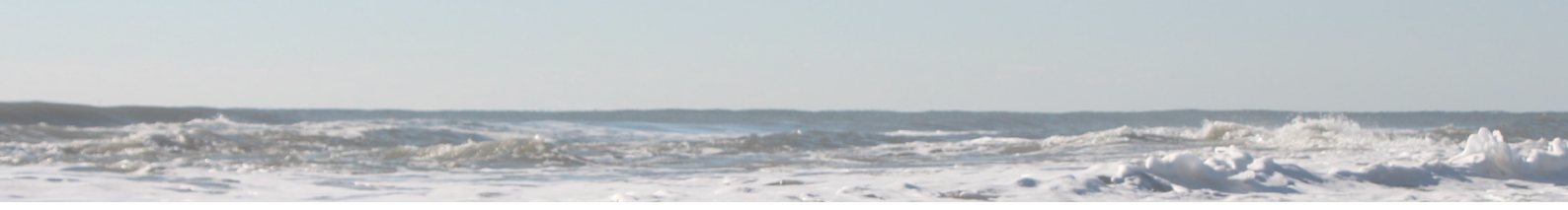
**RAPPOLDT C., KERSTEN M. et ENS B. J.** (2006) *Scholeksters en de droogvalduur van kokkels in de Oosterschelde; Modelberekeningen Voor de periode 1990-2045 aan het effect van zandhonger en zeespiegelstijging op het aantal scholeksters*. EcoCurves/SOVON Vogelonderzoek Nederland, Haren/Beek- Ubergen, The Netherlands. Ecocurves rapport 2/SOVON-onderzoeksrapport 2006-12.

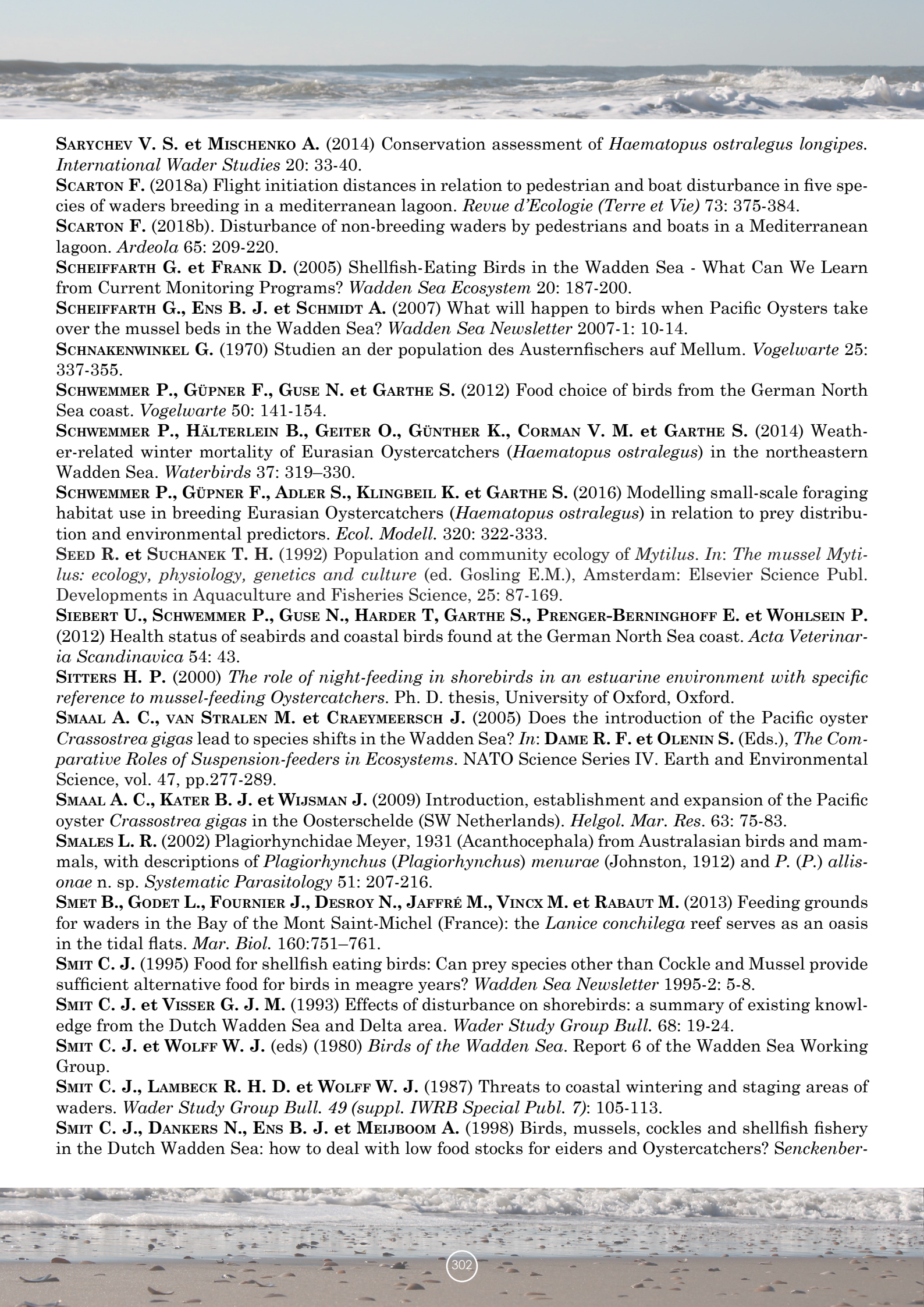
**RAPPOLDT C., STILLMAN R. A. et ENS B. J.** (2010) A geometrical model for the effect of interference on food intake. *Ecological Modelling* 221, 147-151.

**READING C. J. et McGRORTY A.** (1978) Seasonal variations in the burying depth of *Macoma balthica* (L.) and its accessibility to wading birds. *Estuarine Coastal Marine Science* 6: 135-144.

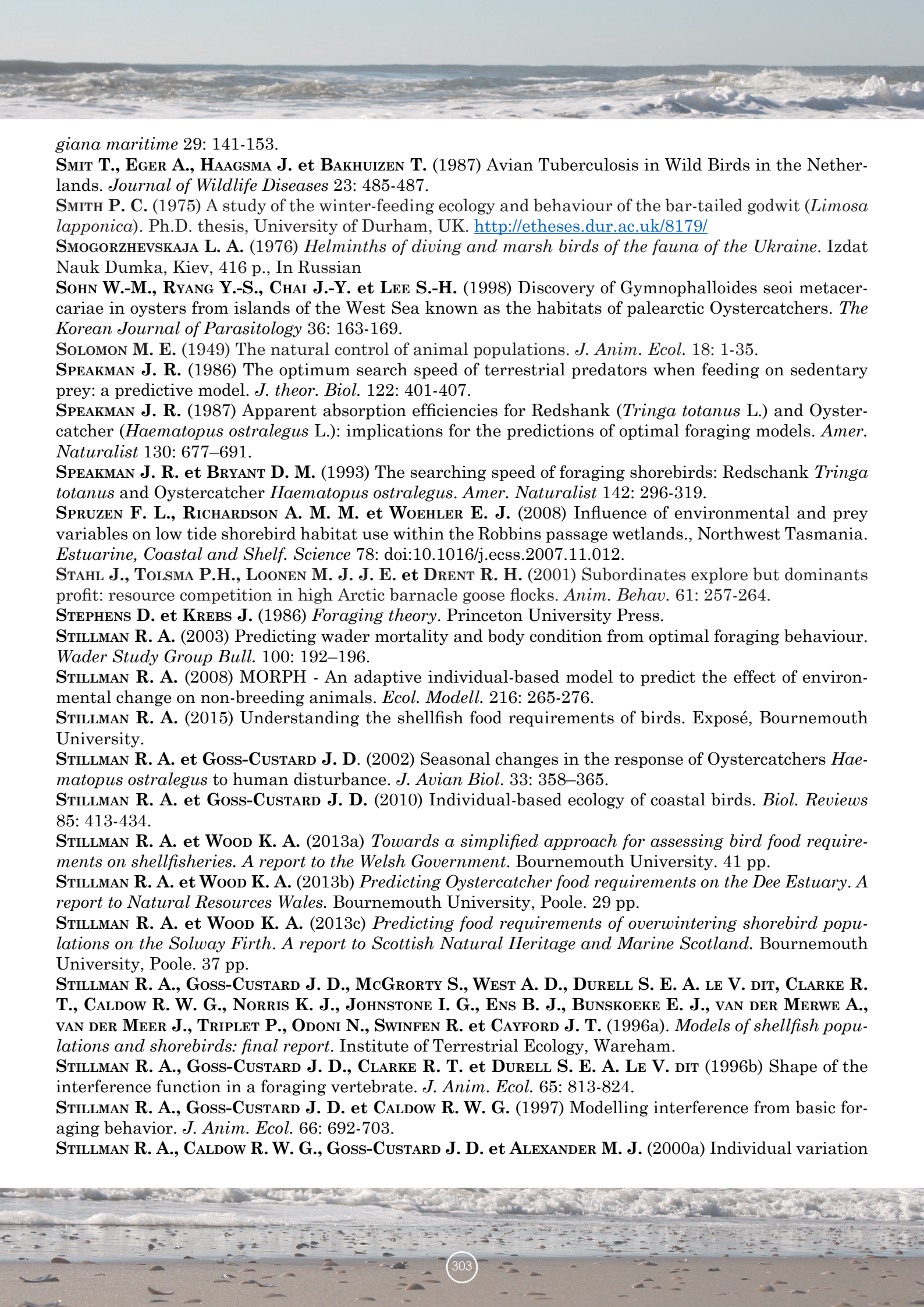
**REHFISCH M. M., LANGSTON R. H. W., CLARK N. A. et FORREST C.** (1993) *A guide to the provision of refuges for roosting waders*. BTO Research Report No 120: 98p.



- 
- REHFISCH M. M., CLARK N. A., LANGSTON R. H. W. et GREENWOOD J. J. D. (1996) A Guide to the Provision of Refuges for Waders: An Analysis of 30 Years of Ringing Data from the Wash, England. *J. Appl. Ecol.* 33: 673-687.
- REHFISCH M. M., INSLEY H. et SWANN B. (2003) Fidelity of overwintering shorebirds to roosts on the Moray basin, Scotland: implications for predicting impact of habitat loss. *Ardea* 91: 53-70.
- RICCIARDI A. et BOURGET E. (1998) Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163: 245-251.
- RICKER W. E. (1954) Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 9: 559-623.
- ROBERT M. et McNEIL R. (1989) Comparative day and night feeding strategies of shorebirds species in a tropical environment. *Ibis* 131: 69-79.
- ROBINSON R. A., CLARK N. A., LANCTOT R., NEBEL S., HARRINGTON B., CLARK J. A., GILL J. A., MELTOFTE H., ROGERS D. I., ROGERS K. G., ENS B. J., REYNOLDS C. M., WARD R. M., PIERSMA T. et ATKINSON P. W. (2005a) Long term demographic monitoring of wader populations in non-breeding areas. *Wader Study Group Bull.* 106: 17-29.
- ROBINSON R. A., LEARMONTH J. A., HUTSON A. M., McLEOD C. D., SPARKS T. H., LEECH D. I., PIERCE G. J., REHFISCH M. M. et CRICK H. Q. P. (2005a) *Climate Change and Migratory Species*. B. T. O. Research Report 414. 306 p.
- ROGERS D. I. (2003) High-tide roost choice by coastal waders. *Wader Study Group Bull.* 100: 73-79.
- ROGERS D. I., STAMATION K., LOYN R. H. et MENKHORST P. (2015). *Literature review: management of non-tidal ponds for shorebirds*. Arthur Rylah Institute for Environmental Research Technical Report Series No. 264. Department of Environment, Land, Water and Planning, Heidelberg, Victoria. 35 p.
- ROODBERGEN M., VAN DER WERF B. et HÖTKER H. (2011) Revealing the contributions of reproduction and survival to the Europe-wide decline in meadow birds: review and meta-analysis. *J. Orn.* 153: 53-74.
- ROSA S., GRANADEIRO J. P., CRUZ M. et PALMEIRIM J. M. (2007) Invertebrate prey activity varies along the tidal cycle and depends on sediment drainage: Consequences for the foraging behaviour of waders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353: 35-44.
- ROYAMA T. (1970) Factors governing the hunting behavior and selection of food by the great tit (*Parus major* L.) *J. Anim. Ecol.* 39: 619-668.
- RUBBENSTROTH D., SCHMIDT V., RINDER M., LEGLER M., TWIETMEYER S., SCHWEMMER P. et al., (2016) Phylogenetic Analysis Supports Horizontal Transmission as a Driving Force of the Spread of Avian Bornaviruses. *PLoS ONE* 11(8): e0160936. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160936>.
- RUTTEN A. L., OOSTERBEEK K., ENS B. J. et VERHULST S. (2006) Optimal foraging on perilous prey: risk of bill damage reduces optimal prey size in Oystercatchers. *Behavioral Ecology* 17: 297-302.
- RUTTEN A. L., OOSTERBEEK K., VAN DER MEER J., VERHULST S. et ENS B. J. (2010a) Experimental evidence for interference competition in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*. I. Free-living birds. *Behavioral Ecology* 20: 1-10.
- RUTTEN A. L., OOSTERBEEK K., VERHULST S., DINGEMANSE N. J. et ENS B. J. (2010b) Experimental evidence for interference competition in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*. II. Captive birds. *Behavioral Ecology* 21: 1261-1270.
- RYANG Y. S., YOO J. C., LEE S.H. et CHAI J. Y. (2000) The Palearctic Oystercatcher *Haematopus ostralegus*, a natural definitive host for *Gymnophalloides seoi*. *Journal of Parasitology* 86: 418-419.
- S** SABINE III J. B., MEYERS J. M. et SCHWEITZER S. H. (2003) Effects of disturbance and predation on American Oystercatchers *Haematopus palliatus* during the breeding season, Cumberland Island National Seashore, Georgia. Rapport USGS, 1 p.
- SAFRIEL U. N. (1985) Diet 'dimorphism' within an Oystercatcher *Haematopus ostralegus* population—adaptive significance and effects on recent distribution dynamics. *Ibis* 127: 287-305.
- SAFRIEL U. N., HARRIS M. P., BROOKE M. DE L. et BRITTON C. K. (1984) Survival of breeding Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *J. Anim. Ecol.* 53: 867-877.

- 
- SARYCHEV V. S. et MISCHENKO A. (2014) Conservation assessment of *Haematopus ostralegus longipes*. *International Wader Studies* 20: 33-40.
- SCARTON F. (2018a) Flight initiation distances in relation to pedestrian and boat disturbance in five species of waders breeding in a mediterranean lagoon. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 73: 375-384.
- SCARTON F. (2018b). Disturbance of non-breeding waders by pedestrians and boats in a Mediterranean lagoon. *Ardeola* 65: 209-220.
- SCHIEFFARTH G. et FRANK D. (2005) Shellfish-Eating Birds in the Wadden Sea - What Can We Learn from Current Monitoring Programs? *Wadden Sea Ecosystem* 20: 187-200.
- SCHIEFFARTH G., ENS B. J. et SCHMIDT A. (2007) What will happen to birds when Pacific Oysters take over the mussel beds in the Wadden Sea? *Wadden Sea Newsletter* 2007-1: 10-14.
- SCHNAKENWINKEL G. (1970) Studien an der population des Austernfischers auf Mellum. *Vogelwarte* 25: 337-355.
- SCHWEMMER P., GÜPNER F., GUSE N. et GARTHE S. (2012) Food choice of birds from the German North Sea coast. *Vogelwarte* 50: 141-154.
- SCHWEMMER P., HÄLTERLEIN B., GEITER O., GÜNTHER K., CORMAN V. M. et GARTHE S. (2014) Weather-related winter mortality of Eurasian Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the northeastern Wadden Sea. *Waterbirds* 37: 319-330.
- SCHWEMMER P., GÜPNER F., ADLER S., KLINGBEIL K. et GARTHE S. (2016) Modelling small-scale foraging habitat use in breeding Eurasian Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in relation to prey distribution and environmental predictors. *Ecol. Modell.* 320: 322-333.
- SEED R. et SUCHANEK T. H. (1992) Population and community ecology of *Mytilus*. In: *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture* (ed. Gosling E.M.), Amsterdam: Elsevier Science Publ. Developments in Aquaculture and Fisheries Science, 25: 87-169.
- SIEBERT U., SCHWEMMER P., GUSE N., HARDER T, GARTHE S., PRENGER-BERNINGHOFF E. et WOHLSEIN P. (2012) Health status of seabirds and coastal birds found at the German North Sea coast. *Acta Veterinaria Scandinavica* 54: 43.
- SITTERS H. P. (2000) *The role of night-feeding in shorebirds in an estuarine environment with specific reference to mussel-feeding Oystercatchers*. Ph. D. thesis, University of Oxford, Oxford.
- SMAAL A. C., VAN STRALEN M. et CRAEYMEERSCH J. (2005) Does the introduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* lead to species shifts in the Wadden Sea? In: DAME R. F. et OLENIN S. (Eds.), *The Comparative Roles of Suspension-feeders in Ecosystems*. NATO Science Series IV. Earth and Environmental Science, vol. 47, pp.277-289.
- SMAAL A. C., KATER B. J. et WIJSMAN J. (2009) Introduction, establishment and expansion of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Oosterschelde (SW Netherlands). *Helgol. Mar. Res.* 63: 75-83.
- SMALES L. R. (2002) Plagiorhynchidae Meyer, 1931 (Acanthocephala) from Australasian birds and mammals, with descriptions of *Plagiorhynchus (Plagiorhynchus) menuræ* (Johnston, 1912) and *P. (P.) allisonae* n. sp. *Systematic Parasitology* 51: 207-216.
- SMET B., GODET L., FOURNIER J., DESROY N., JAFFRÉ M., VINCX M. et RABAUT M. (2013) Feeding grounds for waders in the Bay of the Mont Saint-Michel (France): the *Lanice conchilega* reef serves as an oasis in the tidal flats. *Mar. Biol.* 160:751-761.
- SMIT C. J. (1995) Food for shellfish eating birds: Can prey species other than Cockle and Mussel provide sufficient alternative food for birds in meagre years? *Wadden Sea Newsletter* 1995-2: 5-8.
- SMIT C. J. et VISSER G. J. M. (1993) Effects of disturbance on shorebirds: a summary of existing knowledge from the Dutch Wadden Sea and Delta area. *Wader Study Group Bull.* 68: 19-24.
- SMIT C. J. et WOLFF W. J. (eds) (1980) *Birds of the Wadden Sea*. Report 6 of the Wadden Sea Working Group.
- SMIT C. J., LAMBECK R. H. D. et WOLFF W. J. (1987) Threats to coastal wintering and staging areas of waders. *Wader Study Group Bull.* 49 (suppl. IWRB Special Publ. 7): 105-113.
- SMIT C. J., DANKERS N., ENS B. J. et MEIJBOOM A. (1998) Birds, mussels, cockles and shellfish fishery in the Dutch Wadden Sea: how to deal with low food stocks for eiders and Oystercatchers? *Senckenber-*





*giana maritime* 29: 141-153.

**SMIT T., EGER A., HAAGSMA J. et BAKHUIZEN T.** (1987) Avian Tuberculosis in Wild Birds in the Netherlands. *Journal of Wildlife Diseases* 23: 485-487.

**SMITH P. C.** (1975) A study of the winter-feeding ecology and behaviour of the bar-tailed godwit (*Limosa lapponica*). Ph.D. thesis, University of Durham, UK. <http://etheses.dur.ac.uk/8179/>

**SMOGORZHEVSKAJA L. A.** (1976) *Helminths of diving and marsh birds of the fauna of the Ukraine*. Izdat Nauk Dumka, Kiev, 416 p., In Russian

**SOHN W.-M., RYANG Y.-S., CHAI J.-Y. et LEE S.-H.** (1998) Discovery of *Gymnophalloides seoi* metacercariae in oysters from islands of the West Sea known as the habitats of palearctic Oystercatchers. *The Korean Journal of Parasitology* 36: 163-169.

**SOLOMON M. E.** (1949) The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35.

**SPEAKMAN J. R.** (1986) The optimum search speed of terrestrial predators when feeding on sedentary prey: a predictive model. *J. theor. Biol.* 122: 401-407.

**SPEAKMAN J. R.** (1987) Apparent absorption efficiencies for Redshank (*Tringa totanus* L.) and Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.): implications for the predictions of optimal foraging models. *Amer. Naturalist* 130: 677-691.

**SPEAKMAN J. R. et BRYANT D. M.** (1993) The searching speed of foraging shorebirds: Redshank *Tringa totanus* and Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Amer. Naturalist* 142: 296-319.

**SPRUZEN F. L., RICHARDSON A. M. M. et WOehler E. J.** (2008) Influence of environmental and prey variables on low tide shorebird habitat use within the Robbins passage wetlands., Northwest Tasmania. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: doi:10.1016/j.ecss.2007.11.012.

**STAHL J., TOLSMA P.H., LOONEN M. J. J. E. et DRENT R. H.** (2001) Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Anim. Behav.* 61: 257-264.

**STEPHENS D. et KREBS J.** (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press.

**STILLMAN R. A.** (2003) Predicting wader mortality and body condition from optimal foraging behaviour. *Wader Study Group Bull.* 100: 192-196.

**STILLMAN R. A.** (2008) MORPH - An adaptive individual-based model to predict the effect of environmental change on non-breeding animals. *Ecol. Modell.* 216: 265-276.

**STILLMAN R. A.** (2015) Understanding the shellfish food requirements of birds. Exposé, Bournemouth University.

**STILLMAN R. A. et GOSS-CUSTARD J. D.** (2002) Seasonal changes in the response of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* to human disturbance. *J. Avian Biol.* 33: 358-365.

**STILLMAN R. A. et GOSS-CUSTARD J. D.** (2010) Individual-based ecology of coastal birds. *Biol. Reviews* 85: 413-434.

**STILLMAN R. A. et WOOD K. A.** (2013a) *Towards a simplified approach for assessing bird food requirements on shellfisheries. A report to the Welsh Government*. Bournemouth University. 41 pp.

**STILLMAN R. A. et WOOD K. A.** (2013b) *Predicting Oystercatcher food requirements on the Dee Estuary. A report to Natural Resources Wales*. Bournemouth University, Poole. 29 pp.

**STILLMAN R. A. et WOOD K. A.** (2013c) *Predicting food requirements of overwintering shorebird populations on the Solway Firth. A report to Scottish Natural Heritage and Marine Scotland*. Bournemouth University, Poole. 37 pp.

**STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., McGRORTY S., WEST A. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CLARKE R. T., CALDOW R. W. G., NORRIS K. J., JOHNSTONE I. G., ENS B. J., BUNSKOEKE E. J., VAN DER MERWE A., VAN DER MEER J., TRIPLET P., ODONI N., SWINFEN R. et CAYFORD J. T.** (1996a). *Models of shellfish populations and shorebirds: final report*. Institute of Terrestrial Ecology, Wareham.

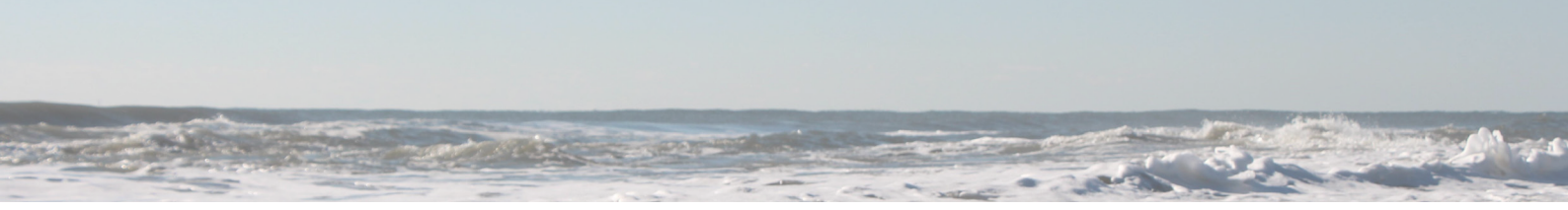
**STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T. et DURELL S. E. A. LE V. DIT** (1996b) Shape of the interference function in a foraging vertebrate. *J. Anim. Ecol.* 65: 813-824.

**STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D. et CALDOW R. W. G.** (1997) Modelling interference from basic foraging behavior. *J. Anim. Ecol.* 66: 692-703.

**STILLMAN R. A., CALDOW R. W. G., GOSS-CUSTARD J. D. et ALEXANDER M. J.** (2000a) Individual variation

- in intake rate: The relative importance of foraging efficiency and dominance. *J. Anim. Ecol.* 69: 484–493.
- STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CALDOW R. W. G., MCGRORTY S. et CLARKE R. T. (2000b) Predicting mortality in novel environments: test and sensitivity of a behaviour-based model. *J. Appl. Ecol.* 37: 564–588.
- STILLMAN R. A., MCGRORTY S., GOSS-CUSTARD J. D. et WEST A.D. (2000c) Predicting mussel population density and age structure: the relationship between model complexity and predictive power. *Marine Ecology Progress Series* 208: 131–145.
- STILLMAN R. A., GOSS-CUSTARD J. D., WEST A. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, MCGRORTY S., CALDOW R. W. G., NORRIS K. J., JOHNSTONE I. G., ENS B. J., VAN DER MEER J. et TRIPLET P. (2001) Predicting shorebird mortality and population size under different regimes of shellfishery management. *J. Appl. Ecol.* 38: 857–868.
- STILLMAN R. A., POOLE A. E., GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., YATES M. G. et TRIPLET P. (2002) Predicting the strength of interference more quickly using behaviour-based models. *J. Anim. Ecol.* 71: 532–541.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., CALDOW R. W. G., MCGRORTY S., DURELL S. E. A. LE V. DIT, YATES M. G., ATKINSON P. W., CLARK N. A., BELL M. C., DARE P. J. et MANDER M. (2003) An individual behaviour-based model can predict shorebird mortality using routinely collected shellfishery data. *J. Appl. Ecol.* 40: 1090–1101.
- STILLMAN R. A., CLARK N. A., ATKINSON P. W., WEST A. D., MCGRORTY S., DURELL S.E.A. LE V. DIT ET YATES M. G. (2004) *Assessing the impacts of shell-fishing and mussel farming on Oystercatcher populations in the Wash, England. Phase 1: Identification of model parameters to be refined.* BTO, CEH, 26 p.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., MCGRORTY, S. FROST N. J., MORRISSEY D. J. et al., (2005). Predicting site quality for shorebird communities: A case study on the Humber estuary, UK. *Mar. Ecol.: Progress Series*, 305, 203–217.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., CALDOW R. W. G. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (2007) Predicting the effect of disturbance on coastal birds. *Ibis* 149: 73–81.
- STILLMAN R. A., MOORE J. J., WOOLMER A. P., MURPHY M. D, WALKER P., VANSTAEN K. R., PALMER D. et SANDERSON W. G. (2010) Assessing waterbird conservation objectives: an example for the Burry Inlet, UK. *Biol. Cons.* 143: 2617–2630.
- STILLMAN R. A., WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D. et WOOD K. A. (2015) *Predicting the mussel food requirements of Oystercatchers in the Exe Estuary.* Natural England, 78 p.
- STILLMAN R. A., WOOD K. A. et GOSS-CUSTARD J. D. (2016) Deriving simple predictions from complex models to support environmental decision-making. *Ecological Modelling* 326: 134–141
- STILLMAN R. A., BIERMAN, L. K. et GOSS-CUSTARD J. D. (2021) *Assessing oystercatcher shellfish food requirements in The Wash.* BU Global Environmental Solutions report BUG2883 to Natural England. 107 pp.
- STOCK M., HERBER R. F. M. et GERÓN H. M. A. (1989) Cadmium levels in Oystercatcher *Haematopus ostralegus* from the German Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 53: 227–234.
- STOCK M., STROTMANN J., WITTE H. et NEHLS G. (1987a) Jungvögel sterben im harten Winter zuerst: Winterverluste beim Austernfischer, *Haematopus ostralegus*. *J. Ornith.* 128: 325–331.
- STOCK M., LEOPOLD M. F. et SWENNEN C. (1987b) Rastverhalten, Revierbesetzung und Siedlungsdichte des Austernfischers *Haematopus ostralegus* auf der Hallig Langeness (Schlewig-Holstein, BRD). *Ökol. Vögel* 9: 31–45.
- SUEUR F. (1987) *Interactions proies-prédateurs en milieu estuarien : le cas de la Coque Cerastoderma edule (Linné) et de la Macoma baltique Macoma balthica (Linné) dans le régime de trois Charadriiformes.* DEA écologie générale, Université Paris XI. 173 p.
- SUEUR F. et TRIPLET P. (1999) *Les oiseaux de la Baie de Somme, Inventaire commenté des oiseaux de la Baie de Somme et de la Plaine Maritime Picarde.* SMACOPI, Groupe Ornithologique Picard, Conservatoire du Littoral, Réserve Naturelle de la Baie de Somme, 510 p.
- SUEUR F., DESPREZ M. et DUCROTOY J.-P. (1989) Avifaune et macrozoobenthos dans l'estuaire de la





Somme : II. Le Goéland cendré *Larus canus* et les populations de Coques communes *Cerastoderma edule* (Mollusque : Bivalve). *L'Oiseau et RfO* 59 : 56-72.

SUMMERS R. W. et COOPER J. (1977) The population, ecology and conservation of the Black Oystercatcher (*Haematopus moquini*). *Ostrich* 48: 28-40.

SUTHERLAND W. J. (1980) *Oystercatchers and cockles: a predator-prey study*. Ph. D. Thesis, 172 p.

SUTHERLAND W. J. (1982a) Food supply and dispersal in the determination of wintering population levels of Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*. *Est., Coast. and Shelf Science* 14: 223-229.

SUTHERLAND W. J. (1982b) Spatial Variation in the Predation of Cockles by Oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. The cockle population. *J. Anim. Ecol.* 51: 481-489.

SUTHERLAND W. J. (1982c) Spatial Variation in the Predation of Cockles by Oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. II. the Pattern of Mortality. *J. Anim. Ecol* 51: 491-500.

SUTHERLAND W. J. (1982d) Do Oystercatchers select the most rentable cockles? *Anim. Behav.* 30 857-861.

SUTHERLAND W. J. (1992) Game theory models of functional and aggregative responses. *Oecologia* 90: 150–152. <https://doi.org/10.1007/BF00317820>.

SUTHERLAND W. J. (1996) Predicting the consequences of habitat loss for migratory populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biol. Sci.* 263: 1325-1327.

SUTHERLAND W. J. (1998) The effect of local change in habitat quality on populations of migratory species. *J. Appl Ecol.* 35: 418-421.

SUTHERLAND W. J. et ENS B. J. (1987) The criteria determining the selection of Mussels *Mytilus edulis* by Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Behaviour* 103: 187-202.

SUTHERLAND W. J. et GOSS-CUSTARD J. D. (1992) Predicting the consequence of habitat loss on shorebird populations. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* 2199-2207.

SUTHERLAND W. J. et KOENE P. (1982) Field estimates of the strength of interference between Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Oecologia* 55: 108–109.

SUTHERLAND W. J., ENS B. J., GOSS-CUSTARD J. D. et HULSCHER J. B. (1996) Specialization. Pages 56-76 in GOSS-CUSTARD J. D. (Ed.) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.

SWART J. A. A. et VAN ELDEN J. (2008) Rethinking the interface between ecology and society. The case of the cockle controversy in the Dutch Wadden Sea. *J. Appl. Ecol.* 45: 82–90.

SWENNEN C. (1984) Differences in quality of roosting flocks of Oystercatchers. Coastal Waders and Wildfowl in Winter in EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D. ET HALE W.G. (Eds), pp. 177–189. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

SWENNEN C. (1990) Oystercatchers feeding on giant bloody cockles on the Banc d'Arguin, Mauritania. *Ardea* 78: 53–62.

SWENNEN C et VAN DER BAAN G. (1959) Tracking birds on tidal flats and beaches. *Brit. Birds* 52: 15-18.

SWENNEN C. et CHING H. L. (1974) Observation on the trematode *Parvatrema affinis*, causative agent of crawling tracks of *Macoma balthica*. *Neth. J. Sea Res.* 8: 108–115.

SWENNEN C. et DUIVEN P. (1983) Characteristics of Oystercatchers killed by cold-stress in the Dutch Wadden Sea area. *Ardea* 71: 155-159.

SWENNEN C., DE BRUYN L. L. M., DUIVEN P., LEOPOLD M. F. et MARTEIJN E. C. L. (1983) Differences in bill form of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*; a dynamic adaptation to specific foraging techniques. *Neth. J. Sea Res.* 17: 57-83.

SWENNEN C., LEOPOLD S. F. et DE BRUYN L. L. M. (1989) Time-stressed Oystercatchers *Haematopus ostralegus*, can increase their intake rate. *Anim. Behav.* 38: 8-22.

SYMONDS F. L. et LANGSLOW D. R. (1986) The distribution and local movements of shorebirds within the Moray Dirth. *Proceedings of the Royal Society Edinburgh* 91B: 143-168.

T

TASSIE N., DEGRAER S., STIENEN E.W.M., RABAUT M. et WILLEMS T. (2011) Diet and foraging behaviour of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) and grey Plovers (*Pluvialis squatarola*): the importance of



intertidal flats *Ethiop. J. Biol. Sci.* 10: 167-184.

**TAYLOR I. R. et TAYLOR S. G.** (2005) Foraging Behavior of Pied Oystercatchers in the Presence of Kleptoparasitic Pacific Gulls. *Waterbirds* 28: 156-161.

**THOMAS F. et POULIN R.** (1998) Manipulation of a mollusc by a tropically transmitted parasite: convergent evolution or phylogenetic inheritance? *Parasitology* 116: 431-436.

**THOMAS N. G., HUNTER D. B. et ATKINSON C. T.** (2007) *Infectious Diseases of Wild Birds*. Blackwell Publishing Professional, 491 p.

**THOMPSON D. B. A. et BARNARD C. J.** (2004) Prey selection by plovers: Optimal foraging in mixed-species groups. *Anim. Behav.* 32: 554-563.

**THOMPSON D. R. et DOWDING J. E.** (1999) Site-specific heavy metal concentrations in blood of South Island Pied Oystercatchers *Haematopus ostralegus finschi* from the Auckland region, New Zealand. *Marine Pollution Bulletin* 38: 202-206.

**THOMPSON R. M., MOURITSEN K. N. et POULIN R.** (2005) Importance of parasites and their life cycle characteristics in determining the structure of a large marine food web. *J. Anim. Ecol.* 74: 77-85.

**THORUP O. et KOFFIJBERG K.** (2015) *Breeding success in coastal breeding birds in the Wadden Sea in 2009-2012. A review. Wadden Sea Ecosystem. Common Wadden Sea Secretariat, Joint Monitoring Group of Breeding Birds in the Wadden Sea*, Wilhelmshaven, Germany.

**TJØRVE K. M. C. et TJØRVE E.** (2010) Contrasting reactions to human disturbance in Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on the south coast of Norway. *Wader Study Group Bull.* 117: 62-63.

**TOMKINS I. R.** (1947) The Oystercatcher of the Atlantic Coast of North America and its relation to Oysters. *Wilson Bulletin Ann. Arbor.* 59: 204-208.

**TREVIN N. H. et WELSH W.** (1976) Formation and composition of a graded estuarine shell bed. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 19 : 219-230.

**TRIPLET P.** (1984) *Facteurs abiotiques et biotiques conditionnant une stratégie de recherche de nourriture : l'exemple de l'Huîtrier pie Haematopus ostralegus (L.) prédateur de la Coque Cerastoderma edule (L.) en baie de Somme.* Mémoire D. E. A., Ecole Normale Supérieure, Paris, 115 p.

**TRIPLET P.** (1988) La prédation de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* sur *Macoma balthica*. *Picardie Écologie* (sér. II-2) : 21-26.

**TRIPLET P.** (1989) Sélectivité alimentaire liée à l'âge chez l'Huîtrier-pie (*Haematopus ostralegus*) consommateur de *Nereis diversicolor* en Baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage* 6 : 427-436.

**TRIPLET P.** (1993) La Mouette rieuse *Larus ridibundus* kleptoparasite de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* consommateur de Coques communes *Cerastoderma edule* en baie de Somme. *Alauda* 59 : 180.

**TRIPLET P.** (1994a) Stratégie alimentaire de l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*) en baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage* 11 : 235-248.

**TRIPLET P.** (1994b) Kleptoparasitisme du Goéland cendré *Larus canus* sur l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus*, consommateur de Coques communes *Cerastoderma edule* : adaptations comportementales. *Alauda* 62 : 113-122.

**TRIPLET P.** (1996) Comment les Huîtres-pies *Haematopus ostralegus* consommateurs de Coques communes *Cerastoderma edule*, évitent les relations intraspécifiques. *Alauda* 64 : 1-6.

**TRIPLET P.** (2020) *Dictionnaire encyclopédique de la diversité biologique et de la conservation de la nature.* Document téléchargeable. 1216 pages.

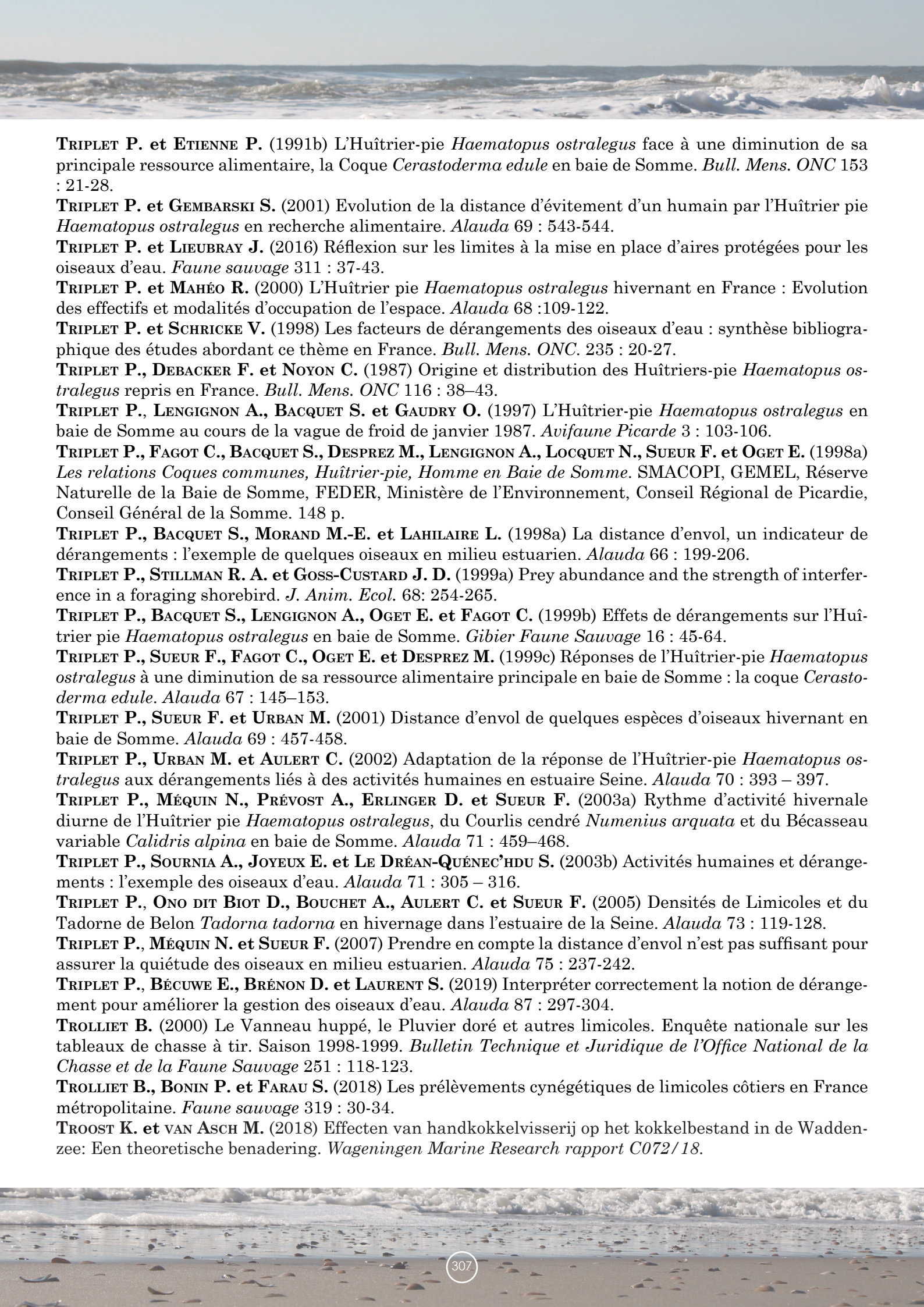
**TRIPLET P.** (2021) Contribution à la rédaction d'un plan d'action pour la conservation de l'Huîtrier pie *Haematopus o. ostralegus*. OMPO, 178 p.

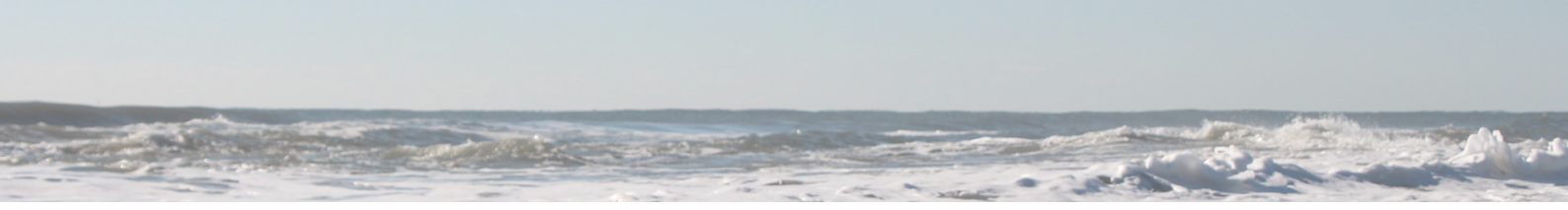
**TRIPLET P.** (2023) Quelques considérations sur le statut international de l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus ostralegus*. *Alauda* 91 : 107-118.

**TRIPLET P. et ETIENNE P.** (1986) Le kleptoparasitisme du Goéland cendré *Larus canus* sur l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* en Baie de Somme. *L'Oiseau et RfO* 56 : 376-378.

**TRIPLET P. et ETIENNE P.** (1991a) Le kleptoparasitisme de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* sur l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* consommateur de *Nereis diversicolor* en Baie de Somme. *Picardie Écologie* 6 : 110-111.



- 
- TRIPLET P. et ETIENNE P.** (1991b) L'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* face à une diminution de sa principale ressource alimentaire, la Coque *Cerastoderma edule* en baie de Somme. *Bull. Mens. ONC* 153 : 21-28.
- TRIPLET P. et GEMBARSKI S.** (2001) Evolution de la distance d'évitement d'un humain par l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* en recherche alimentaire. *Alauda* 69 : 543-544.
- TRIPLET P. et LIEUBRAY J.** (2016) Réflexion sur les limites à la mise en place d'aires protégées pour les oiseaux d'eau. *Faune sauvage* 311 : 37-43.
- TRIPLET P. et MAHÉO R.** (2000) L'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* hivernant en France : Evolution des effectifs et modalités d'occupation de l'espace. *Alauda* 68 : 109-122.
- TRIPLET P. et SCHRICKE V.** (1998) Les facteurs de dérangements des oiseaux d'eau : synthèse bibliographique des études abordant ce thème en France. *Bull. Mens. ONC*. 235 : 20-27.
- TRIPLET P., DEBACKER F. et NOYON C.** (1987) Origine et distribution des Huîtres-pie *Haematopus ostralegus* repris en France. *Bull. Mens. ONC* 116 : 38-43.
- TRIPLET P., LENGIGNON A., BACQUET S. et GAUDRY O.** (1997) L'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* en baie de Somme au cours de la vague de froid de janvier 1987. *Avifaune Picarde* 3 : 103-106.
- TRIPLET P., FAGOT C., BACQUET S., DESPREZ M., LENGIGNON A., LOCQUET N., SUEUR F. et OGET E.** (1998a) *Les relations Coques communes, Huîtrier-pie, Homme en Baie de Somme*. SMACOPI, GEMEL, Réserve Naturelle de la Baie de Somme, FEDER, Ministère de l'Environnement, Conseil Régional de Picardie, Conseil Général de la Somme. 148 p.
- TRIPLET P., BACQUET S., MORAND M.-E. et LAHILAIRE L.** (1998a) La distance d'envol, un indicateur de dérangements : l'exemple de quelques oiseaux en milieu estuarien. *Alauda* 66 : 199-206.
- TRIPLET P., STILLMAN R. A. et GOSS-CUSTARD J. D.** (1999a) Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *J. Anim. Ecol.* 68: 254-265.
- TRIPLET P., BACQUET S., LENGIGNON A., OGET E. et FAGOT C.** (1999b) Effets de dérangements sur l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* en baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage* 16 : 45-64.
- TRIPLET P., SUEUR F., FAGOT C., OGET E. et DESPREZ M.** (1999c) Réponses de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* à une diminution de sa ressource alimentaire principale en baie de Somme : la coque *Cerastoderma edule*. *Alauda* 67 : 145-153.
- TRIPLET P., SUEUR F. et URBAN M.** (2001) Distance d'envol de quelques espèces d'oiseaux hivernant en baie de Somme. *Alauda* 69 : 457-458.
- TRIPLET P., URBAN M. et AULERT C.** (2002) Adaptation de la réponse de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* aux dérangements liés à des activités humaines en estuaire Seine. *Alauda* 70 : 393 - 397.
- TRIPLET P., MÉQUIN N., PRÉVOST A., ERLINGER D. et SUEUR F.** (2003a) Rythme d'activité hivernale diurne de l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, du Courlis cendré *Numenius arquata* et du Bécasseau variable *Calidris alpina* en baie de Somme. *Alauda* 71 : 459-468.
- TRIPLET P., SOURNIA A., JOYEUX E. et LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S.** (2003b) Activités humaines et dérangements : l'exemple des oiseaux d'eau. *Alauda* 71 : 305 - 316.
- TRIPLET P., ONO DIT BIOT D., BOUCHET A., AULERT C. et SUEUR F.** (2005) Densités de Limicoles et du Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* en hivernage dans l'estuaire de la Seine. *Alauda* 73 : 119-128.
- TRIPLET P., MÉQUIN N. et SUEUR F.** (2007) Prendre en compte la distance d'envol n'est pas suffisant pour assurer la quiétude des oiseaux en milieu estuarien. *Alauda* 75 : 237-242.
- TRIPLET P., BÉCUWE E., BRÉNON D. et LAURENT S.** (2019) Interpréter correctement la notion de dérangement pour améliorer la gestion des oiseaux d'eau. *Alauda* 87 : 297-304.
- TROLLET B.** (2000) Le Vanneau huppé, le Pluvier doré et autres limicoles. Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. Saison 1998-1999. *Bulletin Technique et Juridique de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage* 251 : 118-123.
- TROLLET B., BONIN P. et FARAU S.** (2018) Les prélèvements cynégétiques de limicoles côtiers en France métropolitaine. *Faune sauvage* 319 : 30-34.
- TROOST K. et VAN ASCH M.** (2018) Effecten van handkokkelvisserij op het kokkelbestand in de Waddenzee: Een theoretische benadering. *Wageningen Marine Research rapport C072/18*.



TUCKWELL J. et NOL E. (1997) Intra- and inter-specific interactions of foraging American Oystercatchers on an oyster bed. *Canadian Journal of Zoology* 75: 182-187.

U **URBAŃSKA M., ANDRZEJEWSKI W., ŁAKOMY A. et GIERSZAL H.** (2013) Predation on alien species: a case of Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) foraging on *Sinanodonta woodiana* – an alien pond mussel. *Pol. J. Ecology* 61: 175-177.

URFI A. J., GOSS-CUSTARD J. D. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1996) The ability of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* to compensate for lost feeding time: Field studies on individually marked birds. *J. Appl. Ecol.* 33: 873-883.

V **VALLE R. et SCARTON F.** (2018) Use of drones in surveys of breeding waterbirds along the north-western Adriatic Sea coasts (NE Italy). *Bolletino del Museo di Storia Naturale di Venezia* 69: 69-75.

VALLE R. G. et SCARTON F. (2019) Effectiveness, efficiency, and safety of censusing Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus* by unmanned aircraft. *Marine Ornithology* 47: 87-93.

VALLYON L.-M. (2020) *Birds vs. Clams Assessing the Impacts of South Island Pied Oystercatcher Predation on Toheroa at Ripiro Beach, New Zealand*. PH-D, Thesis, University of Waikato, 115 p.

VAN DE POL M. (2006) *State-dependent life-history strategies: a long-term study on Oystercatchers*. Ph. D. Thesis, University of Groningen. Groningen, The Netherlands. 212 p.

VAN DE POL M., ENS B. J., BRUINZEEL L. W., RAPPOLDT C., OOSTERBEEK K., HEG D., VAN DER VELDE M. et VERHULST S. (2006) What causes the rapid decline in numbers of breeding oystercatchers? In: *State-dependent life history strategies*, pp. 13–39. University of Groningen, Groningen.

VAN DE POL M., ENS B. J., OOSTERBEEK K., BROUWER L., VERHULST S., TINBERGEN J. M., RUTTEN A. L. et DE JONG M. (2009a) Oystercatchers' bill shapes as a proxy for diet specialization: more differentiation than meets the eye. *Ardea* 97: 335–347.

VAN DE POL M., OOSTERBEEK K., RUTTEN A. L., ENS B. J., TINBERGEN J. M. et VERHULST S. (2009b) Biometric sex discrimination is unreliable when sexual dimorphism varies within and between years: an example in Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 151: 171-180.

VAN DE POL M., BROUWER L., ENS B. J., OOSTERBEEK K. et TINBERGEN J. M. (2010a) Fluctuating selection and the maintenance of individual and sex-specific diet specialization in free-living Oystercatchers. *Evolution* 64: 836–851.

VAN DE POL M., ENS B. J., HEG D., BROUWER L., KROL J., MAIER M., EXO K.-M., OOSTERBEEK K., LOK T., EISING C. M. et KOFFIJBERG K. (2010b) Do changes in the frequency, magnitude and timing of extreme climatic events threaten the population viability of coastal birds? *J. Appl. Ecol.* 47: 720–730.

VAN DE POL M., VINDENES Y., SÆTHER B. E., ENGEN S., ENS B. J., OOSTERBEEK K. et TINBERGEN J. M. (2010c) Effects of climate change and variability on population dynamics in a long-lived shorebird. *Ecology* 91: 1192–1204.

VAN DE POL M., ATKINSON P. W., BLEW J., DURIEZ O. P. M., ENS B. J., HÄLTERLEIN B., HÖTKER H., LAURSEN K., OOSTERBEEK K. H., PETERSEN A., THORUP O., TJØRVE K., TRIPLET P. et YÉSOU P. (2014) A global assessment of the conservation status of the nominate subspecies of Eurasian Oystercatcher (*Haematopus ostralegus ostralegus*). *International Wader Studies* 20: 47-61.

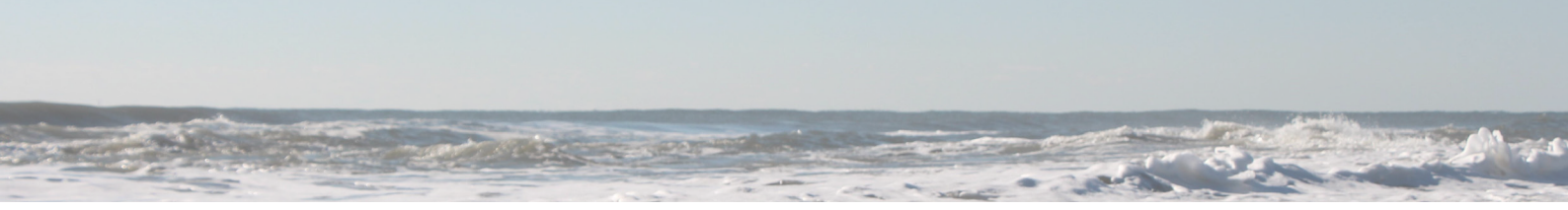
VAN DE POL M., VINDENES Y., SÆTHER B.E., ENGEN S., ENS B. J., OOSTERBEEK K. et TINBERGEN J. M. (2011) Poor environmental tracking can make extinction risk insensitive to the colour of environmental noise. *Proceedings of the Royal Society: Biol. Sciences* 278: 3713–3722.

VAN DEN ENDE D., TROOST K., VAN ASCH M., PERDON J. et VAN ZWEEDEN C. (2018) *Mosselbanken en oesterbanken op droogvallende platen in de Nederlandse kustwateren in 2018: bestand en arealen*. CVO rapport 18.023.

VAN DEN HOUT P. J., SPAANS B. et PIERSMA T. (2008) Differential mortality of wintering shorebirds on the Banc d'Arguin, Mauritania, due to predation by large falcons. *Ibis* 150 (Suppl. 1): 219–230.

VAN DER KOLK H.-J., ENS B. J., OOSTERBEEK K., BOUTEN W., ALLEN M. A., FRAUENDORF M., LAMERIS T. K., OOSTERBEEK T., DEUZEMAN S., DE VRIES K., JONGEJANS E. et VAN DE POL M. (2019a) Shorebird feed-





ing specialists differ in how environmental conditions alter their foraging time. *Behavioral Ecology* 31: 371-382.

VAN DER KOLK H.-J., KRIJGSVELD K. L., LINSSEN H., DIERTENS R., DOLMAN D., JANS M., FRAUENDORF M., ENS B. J. et VAN DE POL M. (2019b) Cumulative energetic costs of military aircraft, recreational and natural disturbance in roosting shorebirds. *Anim. Cons.* 2019: 1-14.

VAN DER KOLK H.-J., ALLEN A. M., ENS B. J., OOSTERBEEK K., JONGEJANS J. et VAN DE POL M. (2020) Spatiotemporal variation in disturbance impacts derived from simultaneous tracking of aircraft and shorebirds. *Journal of Applied Ecology*. doi:10.1111/1365-2664.13742

VAN DER KOLK H.-J., ENS B. J., FRAUENDORF M., JONGEJANS E., OOSTERBEEK K., BOUTEN W. et VAN DE POL J. (2021) Why time-limited individuals can make populations more vulnerable to disturbance. *Oikos* 2021: 1-15. doi: 10.1111/oik.08031.

VAN DER KOLK H.-J., ENS B. J., OOSTERBEEK K., JONGEJANS J. et VAN DE POL M. (2022) The hidden cost of disturbance: Eurasian Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) avoid a disturbed roost site during the tourist season. *Ibis* 164: 437-450.

VAN DER ZEE E. M., VAN DER HEIDE T., DONADI S., EKLÖF J. M., ERIKSSON B. K., OLFF H., VAN DER VEER H. W. et PIERSMA T. (2012) Spatially Extended Habitat Modification by Intertidal Reef-Building Bivalves has Implications for Consumer-Resource Interactions. *Ecosystems* 15: 664–673.

VAN DIJK K. (2014) Notes on the foraging behaviour of Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on bread. *Wader Study Group Bulletin* 121: 15-17.

VAN KLEUSEN A., ENS B. J. et SMIT C. J. (2012) *Het belang van oester-en mosselbanken voor Scholekster en Steenloper*. Sovon-rapport 2012/18, Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

VAN OERS K., HEG D. et LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU S. (2002) Anthelmintic treatment negatively affects chick survival in the Eurasian Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 144: 509-517.

VAN ROOMEN M., LAURSEN K., VAN TURNHOUT C., VAN WINDEN E., BLEW J., ESKILDSEN K., GÜNTHER K., HÄLTERLEIN B., KLEEFSTRA R., POTEI P., SCHRADER S., LUERSSEN G. et ENS B. J. (2012) Signals from the Wadden sea: Population declines dominate among waterbirds depending on intertidal mudflats. *Ocean et Coastal Management* 68: 79-88.

VAN STRYDONCK D. (1965) Trematodes of the digestive system of wild birds in Belgium. *Ann. Soc. Med. trop.* 45: 679-684.

VAN TREUREN R., BIJLSMA R., TINBERGEN J. M., HEG D. et VAN DE ZANDE L. (1999). Genetic analysis of the population structure of socially organized Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) using microsatellites. *Molecular Ecology* 8: 181-187.

VANEREMEN N., DE MEULENAER B. et STIENEN E. W. M. (2006) *Shorebirds and their abiotic environment. Relation between Shoal Morphology and Shorebirds in the Westerschelde Estuary*. Report INBO. A. 169 p.

VAUK G., HARTWIG E., REINEKING B. et VAUK-HENTZELT E. (1989) Losses of seabirds by oil pollution at the German North Sea coast. *Scientia Marina* 53: 749–754.

VERHULST S., OOSTERBEEK K. et ENS B. J. (2001) Experimental evidence for effects of human disturbance on foraging and parental care in Oystercatchers. *Biol. Cons.* 101: 375–380.

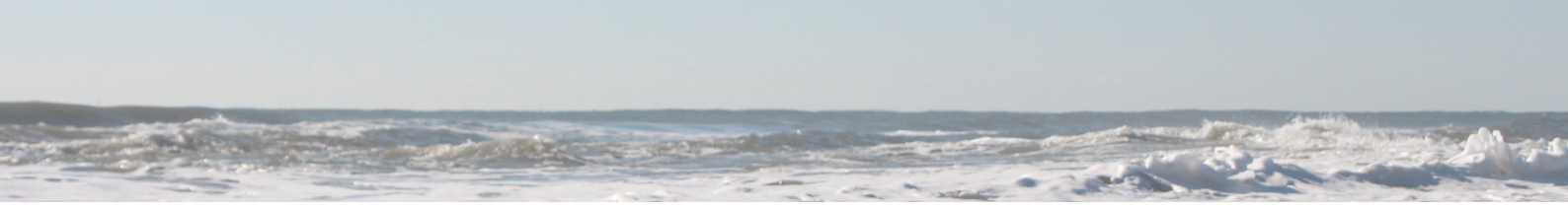
VERHULST S., OOSTERBEEK K., RUTTEN A. J. et ENS B. J. (2004) Shellfish fishery severely reduces condition and survival of Oystercatchers despite creation of large marine protected areas. *Ecology and Society* 9: 17. 10 p.

VINES G. (1976) *Spacing behaviour of Oystercatchers Haematopus ostralegus L. in coastal and inland habitats*. Unpubl. Ph D. thesis. University of Aberdeen.

VINES G. (1979) Spatial distributions of territorial aggressiveness in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus L.* *Animal Behaviour* 27: 300-308.

VINES G. (1980) Spatial consequences of aggressive behaviour in flocks of Oystercatchers, *Haematopus ostralegus L.* *Animal Behaviour* 28: 1175-1183.

Visser G. J. M. (1986) *Verstoring en reacties van overtuigende vogels op de Noordvader (Terschelling) in samenhang met de omgeving*. RIN-rapport 86/17. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Texel.



VISSER M. E. (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275, 649–659.

VLAS S. J. DE, BUNSKOEKE A. J., ENS B. J. et HULSCHER J. B. (1996) Tidal change in the choice of *Nereis diversicolor* or *Macoma balthica* as main prey species in the diet of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 105-116.

**W** WANINK J. H. et ZWARTS L. (1985) Does an optimally foraging Oystercatcher obey the functional response? *Oecologia* 67: 98-106.

WANINK J. H. et ZWARTS L. (1993) Environmental effects on the growth rate of intertidal invertebrates and some implications for foraging waders. *Neth. J. Sea Research* 31: 407-418.

WANINK J. H. et ZWARTS L. (1996) Can food specialization by individual Oystercatchers *Haematopus ostralegus* be explained by differences in prey specific handling efficiencies? *Ardea* 84A: 177–198.

WANINK J. H. et ZWARTS L. (1998) Shorebirds and intertidal bivalves: the concept of prey harvestability. In CHIFAMBA P. C. (Ed) Proceedings of the ULKRS Seminar Series, University of Zimbabwe, ULKRS Bulletin 1/96: 11-18.

WANINK J. H. et ZWARTS L. (2001) Rate-maximizing optimality models predict when Oystercatchers exploit a cohort of the bivalve *Scrobicularia plana* over a 7-year time span. *J. Anim. Ecology* 70: 150–158.

WARD D. (1993) African black Oystercatchers (*Haematopus moquini*) feeding on wedge clams (*Donax serra*): the effects of non-random prey availability in the intertidal on the predictions of an optimal diet model. *Ethology, Ecology and Evolution* 5: 547-466.

WASER A. M., DEUZEMAN S., KANGERI A. K. W., VAN WINDEN E., POSTMA J., DE BOER P., VAN DER MEER J. et ENS B. J. (2016) Impact on bird fauna of a non-native oyster expanding into blue mussel beds in the Dutch Wadden Sea. *Biol. Cons.* 202: 39–49.

WATSON A. (1980) Starving Oystercatchers in Deeside after severe snowstorm. *Brit. Birds* 73: 55-56.

WATSON H. K., MOGG R. J., BOND J. M. et DURELL S. E. A. LE V. DIT. (2004) Sexing Eurasian Oystercatchers *Haematopus ostralegus* from breast feathers collected when ringing. *Wader Study Group Bulletin* 105: 87-89.

WEBSTER J. D. (1943) The breeding of the Black Oystercatcher. *The Wilson Bulletin* 53: 141-156.

WEST A. D. (2009) *Dee simulations 2009*. Report to the Environment Agency. pp 1.

WEST A. D. (2010) *Dee simulations 2010*. Report to the Environment Agency. pp 2.

WEST A. D. (2011) *Dee simulations 2011*. Report to the Environment Agency. pp 1.

WEST A. D. (2012) *Dee simulations 2012*. Report to the Environment Agency. pp 2.

WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., STILLMAN R. A., CALDOW W. G., DURELL S. E. A. LE V. DIT et MCGRORTY S. (2002) Predicting the impacts of disturbance on shorebird mortality using a behavior-based model. *Biol. Cons.* 106: 319-328.

WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., MCGRORTY S., STILLMAN R. A., DURELL S. E. A. LE V. DIT, STEWART B., WALKER P., PALMER D. W. et COATES P. J. (2003) The Burry shellfishery and Oystercatchers: using a behaviour-based model to advise on shellfishery management policy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 248: 279-292.

WEST A. D., GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT et STILLMAN R. A. (2005) Maintaining estuary quality for shorebirds: towards simple guidelines. *Biological Conservation* 123: 211-224.

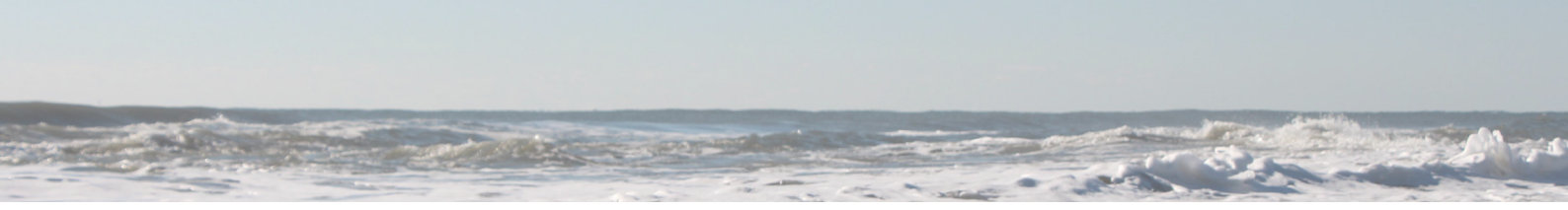
WEST A. D., YATES M. G., MCGRORTY S. et STILLMAN R. A. (2007) Predicting site quality for shorebird communities: A case study on the Wash embayment, UK. *Ecological Modelling* 202: 527-539.

WEST A. D., STILLMAN R. A., DREWITT A., FROST N. J., MANDER M., MILES C., LANGSTON R., SANDERSON W. G. et WILLIS J. (2011) WaderMORPH – a user-friendly individual-based model to advise shorebird policy.

WHITE E. et GITTINS J. C. (1964) The value of measurements in the study of wader migration with particular reference to the Oystercatcher. *Bird Study* 11: 257-261.

WILLEMS T. (2010) *Feeding ecology of shorebirds: habitat preference and tidal constraints*. Master thesis submitted for the partial fulfilment of the title of Master of Science in Marine Biodiversity and Conservation Within the ERASMUS MUNDUS Master Programme EMBC. 37 p.





**WILLIAMS I. C.** (1960) The anatomy of the scolex of *Andrepigynotaenia Haematopodis* Davies et Rees, 1947, a protogynous cestode from the oyster-catcher, *Haematopus ostralegus occidentalis* Neumann, and a further record of *Progynotaenia Odhneri* Nybelin, 1914 (Cestoda: Cyclophyllidea) in the British Isles. *Annals and Magazine of Natural History Series* 13: 353-376.

**WINKELMAN J. E.** (1995) Bird/Wind Turbine Investigations in Europe. In Proceedings of the National Avian-Wind Power Planning Meeting 1994. [contains English summaries of 1989, 1992 refs.]. NREL/SP-441-7814. [http://www.osti.gov/bridge/product.biblio.jsp?osti\\_id=70750&queryId=2&start=0](http://www.osti.gov/bridge/product.biblio.jsp?osti_id=70750&queryId=2&start=0)

**WITTER M. S. et CUTHILL I. C.** (1993) The ecological costs of avian fat storage. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B-Biological Sciences*, 340: 73-92.

**WITTER M. S., CUTHILL I. C. et BONSER R. H. C.** (1994) Experimental investigations of mass-dependant predation risk in the European Starling, *Sturnus vulgaris*. *Anim. Behav* 48: 201-222.

**WOLDHEK S.** (1979) *Bird killing in the Mediterranean*. Zeost, The Netherlands.

**WOLFF W. J., VAN HAPEREN A. M. M., SANDEE A. J. J., BAPTIST H. J. M. et SAEIJS H. L. F.** (1976) The trophic role of birds in the Grevelingen estuary, The Netherlands, as compared to their role in the saline Lake Grevelingen. *Proc. 10th Europ. Symp. Mar. Biol., Ostend, Belgium*, 1975, 2: 673-689.

**WOOD K. A., STILLMAN R. A. et GOSS-CUSTARD J. D.** (2015) The effect of cleptoparasite and host numbers on the risk of food-stealing in an avian assemblage. *Journal of Avian Biology* 46: 589-596.

**WOODWARD I. D., ROSS-SMITH V. H., PÉREZ-DOMINGUEZ R., REHFISCH M. et AUSTIN G. E.** (2015) *The Wash bird decline investigation 2014*. BTO Research Report No. 660.

**WUNDERLE J. M.** (1991) *Age-specific foraging proficiency in birds*. In: **POWER D. M.** (ed.) *Current ornithology* 8: 273-324. Plenum Press, New York.

**YASUÉ M.** (2006) Environmental factors and spatial scale influence shorebirds' responses to human disturbance. *Biol. Cons.* 128: 47-54.

**YATES M. G., GOSS-CUSTARD J. D., MCGRORTY S., LAKHANI K. H., DURELL S. E. A. LE V DIT, CLARKE R. T., RISPIN W. E., MOY I., YATES T., PLANT R. A. et FROST A. J.** (1993) Sediment characteristics, invertebrate densities and shorebird densities on the inner bank of the Wash. *J. Appl. Ecol.* 30: 599-614.

**ZEIJPVELD R. M.** (2006) *Foraging paths and behaviour of Oystercatchers in relation to their food supply*. Department of Animal Ecology, Rijksuniversiteit Groningen. 44 p.

**ZIERITZ A., CLUCAS G., AXTMANN L. et ALDRIDGE D. C.** (2012) Shell ecophenotype in the blue mussel (*Mytilus edulis*) determines the spatial pattern in foraging behaviour of an Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) population. *Mar. Biol.* 159: 863-872.

**ZWARTS L.** (1981) Habitat selection and competition in wading birds in: **SMIT C. J. et WOLFF W. J.** (eds) *Birds of the Wadden Sea*. Report 6 of the Wadden Sea Working Group.

**ZWARTS L.** (1986) Burying depth of the benthic bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa) in relation to siphon-cropping. *J. Eq. Mar. Biol. Ecol.* 101: 25-39.

**ZWARTS L.** (1988) De bodemfauna van e Fries-Groningse waddenkust. Flevovericht 294. Ki'ksdienst voorde Isselmeerpolder, Lelystat

**ZWARTS L.** (1991) Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Research* 28: 231-245.


**ZWARTS L.** (1997) *Waders and their estuarine food supplies*. University of Groningen, 383 p.

**ZWARTS L. et BLOMERT A.-M.** (1996) Daily metabolized energy consumption of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on larvae of the crane fly *Tipula paludosa*. *Ardea* 84A: 221-228.

**ZWARTS L. et DRENT R. H.** (1981) Prey depletion and the regulation of predator density: Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) feeding on mussels (*Mytilus edulis*). Pp. 193-216. In: **JONES N. V. et WOLFF W. J.** (Eds) *Feeding and Survival Strategies of Estuarine Organisms*. Plenum Press, New York et London.

**ZWARTS L. et DIRKSEN S.** (1990) Digestive bottleneck limits the increase in food intake of Whimbrels preparing for spring migration from the Banc d' Arguin, Mauritania. *Ardea* 78: 257-278.

**ZWARTS L. et ENS B. J.** (1999) Predation by birds on marine tidal flats. In **ADAMS N. J. et SLOTOW R. H.**



(Eds) *Proc. Int. Ornithol. Congr., Durban: 2309-2327*. Johannesburg: BirdLife South Africa.

ZWARTS L. et WANINK J. (1984) How Oystercatchers and Curlews successively deplete clams. Pp. 69–83 in EVANS P. R., GOSS-CUSTARD J. D. et HALE W. G. (Eds), *Coastal waders and wildfowl in winter*. B. O. U. pp. 69-83.

ZWARTS L. et WANINK J. (1989) Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Mar. Biol.* 100: 227-240.

ZWARTS L. et WANINK J. (1991) The macrobenthos fraction accessible to waders may represent marginal prey. *Oecologia* 87: 581-587.

ZWARTS L. et WANINK J. (1993) How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Neth. J. Sea Research* 31: 441-476.

ZWARTS L., HULSCHER J. B., KOOPMAN K. et ZEGERS P. M. (1996a) Discriminating the sex of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 1-12.

ZWARTS L., HULSCHER J. B., KOOPMAN K. et ZEGERS P. M. (1996b) Body weight in relation to variation in body size of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 21-28.

ZWARTS L., HULSCHER J. B., KOOPMAN K., PIERSMA T. et ZEGERS P. M. (1996c) Seasonal and annual variation in body weight, nutrient stores and mortality of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 327-356.

ZWARTS L., HULSCHER J. B. et ZEGERS P. M. (1996d) Weight loss in Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on the roost and after capture. *Ardea* 84A: 13–20.

ZWARTS L., HULSCHER J. B., KOOPMAN K. et ZEGERS P. M. (1996e) Short-term variation in the body weight of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: effect of available feeding time by day and night, temperature and wind force. *Ardea* 84A: 357-372.

ZWARTS L., ENS B. J., GOSS-CUSTARD J. D., HULSCHER J. B. et DURELL S. E. A. LE V. DIT (1996f) Causes of variation in prey profitability and its consequences for the intake rate of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 229–268.

ZWARTS L., CAYFORD J. T., HULSCHER J. B., KERSTEN M., MEIRE P. M. et TRIPLET P. (1996g) Prey size selection and intake rate. Pp 30-55. In: GOSS-CUSTARD J. D. (Ed) *Oystercatcher: from Individuals to Populations*. Oxford University Press, Oxford.

ZWARTS L., ENS B. J., GOSS-CUSTARD J. D., HULSCHER J. B. et KERSTEN M. (1996h) Why Oystercatchers *Haematopus ostralegus* cannot meet their daily energy requirements in a single low water period. *Ardea* 84A: 269-290.

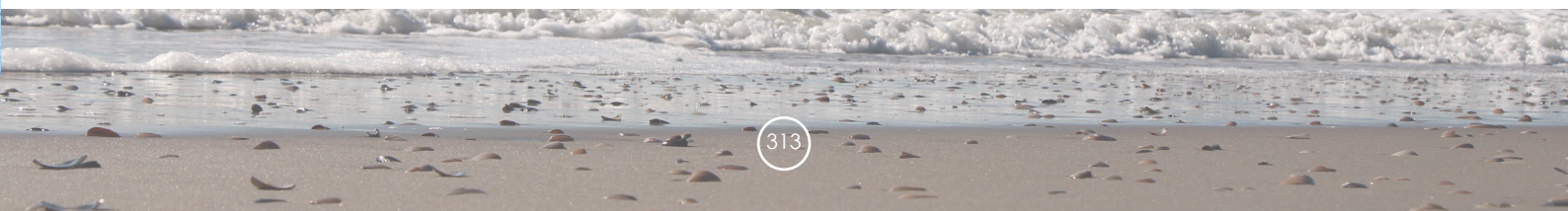
ZWARTS L., WANINK J. H. et ENS B. J. (1996i) Predicting seasonal and annual fluctuations in the local exploitation of different prey by Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). A ten-year study in the Wadden Sea. *Ardea* 84A: 401–440.



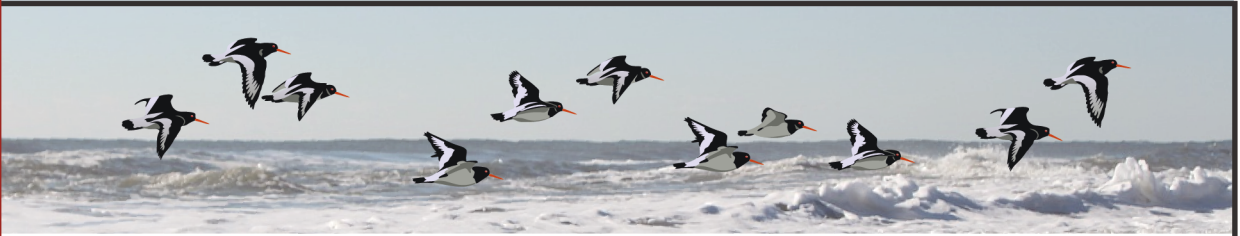




Patrick Triplet et John Goss-Custard devant l'estuaire de l'Exe (août 2023) © GENEVIÈVE TRIPLET.







## QUARANTE ANNÉES DE VIE des auteurs marquées par l'Huîtrier Pie

Une description de l'espèce offrant une référence précise et détaillée.

### ÉCOLOGIE et COMPORTEMENT

Les proies, les approches de la prédation

Les relations intra- et inter-spécifiques

Site d'hivernage et zone alimentaire

Survie et mortalité

### CONSERVATION

Menaces potentielles sur les populations

Gestion durable de la pêche à pied

Des mesures de conservation

“  
L'Huîtrier pie, pourrait être une excellente  
sentinelle de l'état de santé des populations  
de limicoles côtiers et de leurs habitats.  
”

