

PROBLÈMES BIOGÉOGRAPHIQUES, ÉCOLOGIQUES
ET TAXONOMIQUES POSÉS PAR LE GRAND
CORMORAN *PHALACROCORAX CARBO*

LOÏC MARION

*Laboratoire de Zoologie et d'Écologie, Faculté des Sciences,
Université de Rennes I⁽¹⁾*

Le Grand Cormoran est depuis fort longtemps séparé taxonomiquement en Europe en deux races géographiques (2), *Phalacrocorax c. carbo* (L. 1758) et *Ph. c. sinensis* (Blumenbach 1798), différenciation concernant le triple aspect morphologique, biogéographique et écologique. La race *sinensis* a été classiquement décrite comme ayant des reflets verts (et non bleus comme *carbo*) (3), une taille légèrement moindre et, en période nuptiale, une proportion et une taille nettement plus grandes des plumes blanches ornant la tête, non plus limitées à la gorge comme c'est en général le cas chez *carbo*, mais couvrant aussi le dessus du crâne, la base et les côtés du cou (cf. Witherby et al. 1947). L'habitat et la répartition géographique des deux races diffèrent également en période de reproduction : *carbo* niche essentiellement sur les falaises et îles maritimes les plus inaccessibles à l'Homme, principalement le long des côtes de Norvège, des îles britanniques et d'Islande, alors que *sinensis* est largement continental (de la Baltique et la Hollande à l'Asie, en passant par l'Europe centrale et méridionale) où il niche principalement sur des îles fluviales ou lacustres en eau douce, dans des colonies le plus souvent arboricoles (Witherby et al., 1947 ; Géroudet, 1959 ; Bauer et Glutz von Blotzheim, 1966 ; Cramp et Simmons, 1977...) (4).

(1) Adresse : Campus de Beaulieu, avenue du Général-Leclerc, 35042 Rennes.

(2) ou sous-espèces, terme considéré comme synonyme en taxonomie (Mayr, 1969).

(3) en fait, selon Stokoe (1958), les cormorans anglais auraient des reflets aussi verts que les *sinensis*.

(4) Nous verrons dans la suite de ce travail les réserves qu'il faut apporter à cette description schématique. Par commodité, nous emploierons les termes :

– « *carbo* » et « *sinensis* », sans mentionner le genre ni l'espèce, pour désigner les *populations géographiques* (*carbo* = Îles Britanniques et Norvège ; *sinensis* = Hollande, pays baltes...) ; pour ne pas alourdir le texte, nous utiliserons le mot *race* plutôt que sous-espèce.

– « *aspect carbo* » et « *aspect sinensis* » pour désigner les plumages sexuels (*carbo* = phénotype noir, *sinensis* = phénotype blanchâtre).

– « *populations côtières ou marines* » et « *populations continentales ou dulçaquicoles* » pour désigner le milieu de reproduction.

Les effectifs européens du Grand Cormoran sont relativement faibles et inégalement partagés entre les deux races. Si l'on exclut la France (cf. *infra*), la race *carbo* compte en Europe environ 22 150 à 22 650 couples recensés : 2 000-2 500 en Islande en 1975 (Cramp et Simmons, 1977), 6 400 en Grande-Bretagne, et 1 750 en Irlande en 1979 (Osieck et Morzer Bruyns, 1980), 12 000 estimés en Norvège (Brun, 1976).

Les effectifs connus sont beaucoup plus faibles pour *sinensis*, et atteignent entre 9 220 et 9 800 couples recensés : la réactualisation pour 1979 donne 3 400 couples aux Pays-Bas, 60 en R.F.A., 1 800 au Danemark et 120 en Italie (Osieck et Morzer Bruyns, 1980) ; les autres données sont plus anciennes (1970-1972) : 150-200 en Suède, 2 000-2 500 en Pologne, au moins 149 en Hongrie et 540-570 en Grèce (Cramp et Simmons, 1977), et 1 000 en R.D.A. (Lippens et Wille, 1972) ; les chiffres font cependant défaut pour les pays d'Europe centrale où l'espèce est connue nicheuse (Autriche, Tchécoslovaquie, Hongrie, Yougoslavie, Roumanie, URSS, mais seuls ces deux derniers ont des populations importantes, bien qu'en déclin en Roumanie).

La petite population française, nichant exclusivement sur des falaises et des îles maritimes, de la Picardie à la Bretagne nord, apparaît donc très modeste quant à ses effectifs qui ne représentaient que 2% des 32 000 couples européens en 1979 (655 à 665 couples, Marion, 1979a). Son intérêt biogéographique est cependant bien plus important, tant par sa situation de population marginale des côtes continentales d'Europe occidentale, que par sa position systématique, des plus confuses (Fig. 1). Les grands cormorans français ont longtemps été rattachés à *sinensis* (Mayaud 1936, 1938 ; Witherby et al., 1947 ; Stokoe, 1958 ; Geroudet, 1959 ; Bauer et Glutz von Blotzheim, 1966), malgré deux avis contraires (Chabot, 1929 ; Guérin, 1939). Puis Dementiev et Gladkow (1951) se déclarent incapables d'attribuer cette population à l'une ou l'autre race. Mayaud révisé son opinion en 1953 en parlant de population intermédiaire. Néanmoins, les oiseaux nichant aux îles Chausey appartiendraient selon Ferry (1960b) à la race *carbo*, et ceux de la côte picarde seraient, selon Terrasse et al. (1969) des *sinensis*. Pour les ornithologues de Jersey et de Guernesey, les grands cormorans des îles anglo-normandes sont des *carbo* (Braillon, 1969). Selon Braillon (1970), au moins une partie des nicheurs de St-Marcouf présentent des caractères de *sinensis* (repris par Cruon et Viel-liard, 1975). Enfin, selon Yeatman (1976), la population française serait bien *carbo* et non *sinensis*, mais il ne mentionne pas les raisons de son choix (1).

L'IMPRÉCISION DU DÉBAT TAXONOMIQUE EUROPÉEN

Ces imprécisions et contradictions successives en France trouvent une explication partielle dans la publication de Stokoe (1958), qui conteste la séparation des deux races sur la base du plumage (une partie des *carbo* anglais auraient l'aspect des *sinensis* continentaux). Il s'agirait selon lui de simples variations clinales de couleur mais aussi de taille, d'ouest en est, avec des discontinuités dans le cline entre la Grande-Bretagne et la France et entre le Danemark et la Norvège, opinion partagée récemment par Henry et Monnat (1982). D'où la confusion possible des auteurs français selon que leur observa-

(1) L'opinion de Yeatman prévaut actuellement (cf. Osieck et Morzer Bruyns, 1980 ; Scott, 1980).

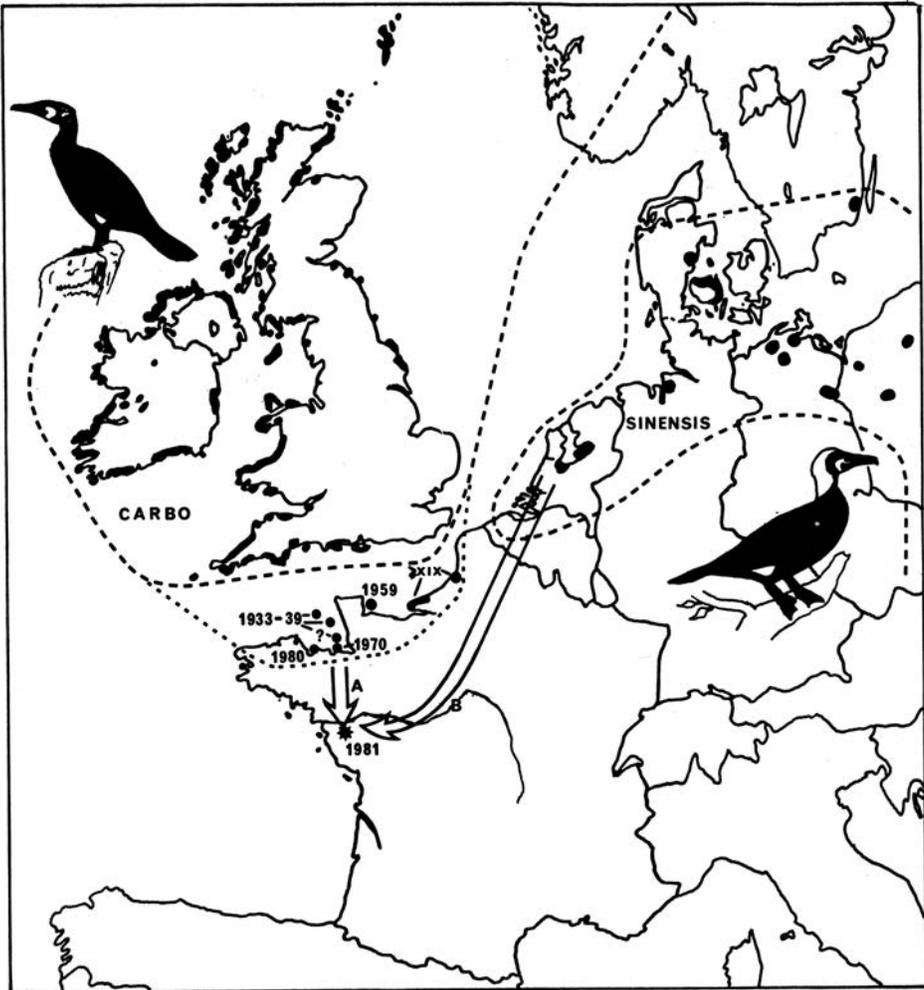


FIGURE 1 : La population française actuelle de grands cormorans replacée dans le contexte européen occidental. Les répartitions des deux populations sont dans cette région parallèles (axe Norvège-Iles britanniques pour *carbo*, axe Suède-Hollande pour *sinensis*) mais sont parfaitement séparées par la mer du Nord et la Manche (interrelations migratoires rarissimes, cf. Coulson et Brazendale, 1968). Le peuplement français, réduit au début du XX^e siècle à la côte picarde, se trouve dans le prolongement des deux populations : géographiquement il constitue plutôt le prolongement de la population hollandaise *sinensis*, mais aussi celui de la population britannique *carbo*, dont il s'apparente du point de vue écologique. C'est cette seconde hypothèse qui prévaut actuellement (pointillé) (Yeatman, 1976 ; Scott, 1980), bien qu'un peuplement mixte ait été évoqué (Mayaud, 1953). Dans ce contexte, la colonisation du lac de Grand-Lieu provient-elle de la population française côtière (hypothèse A), ou de la population hollandaise palustre (hypothèse B) ? Les médaillons illustrent les deux plumages « *carbo* » et « *sinensis* », d'après Witherby et al., 1947.

tion porterait sur la fraction d'oiseaux d'aspect *carbo* ou ceux d'aspect *sinensis*. Stokoe (1958) nie aussi les différences d'habitats entre les deux populations. Dans ces conditions, faut-il parler de races ou non ?

En fait, la question semble surtout avoir été mal formulée, oubliant certaines évidences théoriques, en particulier le fait que la spéciation n'est que l'aboutissement d'un processus d'isolement génétique spatio-temporel dont il est extrêmement difficile de préciser le degré d'évolution à un instant donné. Les gradations pratiques des taxonomistes (sous-race, sous et semi-espèce, espèce...) sont le plus souvent arbitrairement définies : selon Bocquet et al. (1976), « dans l'immense majorité des cas qui se présentent aux systématiciens, il n'est pas question de pouvoir réaliser une étude génétique des formes en présence, ni même un simple essai de croisement. Ce n'est donc que par analogie que le systématicien sera amené à conclure au sujet du statut des formes étudiées ». Ces imprécisions sont amplifiées par la sous-estimation fréquente de l'hétérogénéité interindividuelle d'une même population : 50 % des créations d'espèces nouvelles d'oiseaux entre 1955 et 1975 ne reposent que sur l'examen d'une ou deux peaux, et 88 % sur moins de 10 spécimens (Vuilleumier, 1976). La situation objective des définitions des sous-espèces ne peut dans la plupart des cas qu'être encore plus confuse, surtout pour les créations anciennes (cas du Grand Cormoran). Celà dit, ce constat inévitable ne peut tenir lieu de démonstration de l'inexistence de tout processus de divergence chez cette espèce. Il faut distinguer entre les éléments de base et les hypothèses taxonomiques qui peuvent en découler. Les premiers sont a) l'existence d'une population maritime et d'une population continentale, largement allopatriques ; b) une variation de fréquence de certains critères morphologiques (taille, couleur du plumage nuptial) dans l'aire globale de répartition, qui semblerait correspondre aux deux populations précédentes, bien que leurs limites n'aient jamais été vérifiées d'une manière précise ; c) aucun brassage récent de populations n'a été prouvé. Ces points correspondent au moins à la définition des sous-espèces (cf. Vuilleumier, 1976). Stokoe (1958) justifie pourtant leur rejet en arguant qu'il n'existe qu'une variation de fréquence des critères morphologiques et non une différence totale. En fait, l'évocation d'un cline n'est aucunement incompatible avec la différenciation génétique partielle et non totale qu'implique la notion de sous-espèce au sein d'une espèce. Il complique ou empêche seulement le découpage taxonomique par manque de repères pratiques, malgré l'écart qui peut exister entre les formes extrêmes (cf. Bocquet et al., 1976). L'hypothèse d'un cline morphologique n'a d'ailleurs pas été prouvée par Stokoe (1958) : dans ce cas précis, le cline peut prendre deux formes : un accroissement géographique régulier du nombre et/ou de la taille des plumes blanches pour tous les individus de chaque population, ou bien un gradient géographique régulier de la proportion de deux morphes distinctes (« aspect *carbo* », « aspect *sinensis* ») ; c'est ce dernier qu'évoque Stokoe. Pour démontrer cette seconde éventualité, il faut au préalable prouver l'existence d'un polymorphisme équilibré, c'est-à-dire la présence d'une proportion temporellement stable de ces morphes : Stokoe a avancé que 15 % des *carbo* anglais auraient l'aspect *sinensis*, mais ce chiffre est contestable (cf. *infra*) et la stabilité n'a pas été évoquée. Dans un deuxième temps, il faut prouver qu'il existe un gradient géographique régulier de ce polymorphisme, ce qui n'a pas non plus été fait, contrairement à de nombreux autres oiseaux marins (cf. *Uria aalge*, *Macronetes giganteus*, *Fulmar glacialis*, *Stercorarius parasiticus*...). Cela dit, l'existence d'un fort polymorphisme, qu'il soit ou non

équilibré et/ou clinal, implique l'action diversifiante exercée par le milieu (cf. Dorst, 1974). La présence dans l'une des populations d'individus identiques à la majorité ou la totalité de ceux de l'autre, ne remet pas en cause cette différenciation.

Par ailleurs la description taxonomique est souvent condamnée à donner une importance excessive à la morphologie, au détriment notamment des caractéristiques physiologiques, écologiques et éthologiques des populations : le Grand Cormoran n'y a pas échappé et rien n'exclut qu'un processus d'isolement génétique, dû à l'isolement géographique et éventuellement écologique en période de reproduction, puisse être engagé depuis longtemps sans qu'il se soit nécessairement traduit dans le plumage.

Pour conclure cette clarification nécessaire du débat, il apparait donc que les limites exactes de séparation morphologique, écologique et biogéographique des grands cormorans européens demeurent extrêmement imprécises et qu'un travail d'ensemble devient indispensable. S'il semble douteux d'accepter sans réserve les races telles qu'elles ont été définies jusqu'à présent, force est de constater que la seule tentative de négation de ces races (Stokoe, 1958), tout en ayant le mérite de poser le problème, reste tout aussi criticable. Les variations globales observées laissent donc la porte ouverte à l'existence d'une réelle différenciation dont les limites restent à définir. Le fait que la génétique des oiseaux soit difficile à étudier d'une manière expérimentale complique considérablement l'approche de ce problème.

L'ENJEU THÉORIQUE DE LA COLONIE DU LAC DE GRAND-LIEU

Dans ce contexte bibliographique contradictoire, l'apparition d'une colonie de grands cormorans en 1981 au lac de Grand-Lieu, milieu palustre dulçaquicole continental (7 couples installés en forêts marécageuses, cf. Marion et Marion, 1982), dans un pays où l'espèce est strictement maritime, constitue une situation naturelle quasi-expérimentale : a) si ces oiseaux proviennent des populations côtières françaises toutes proches, ou bien des populations côtières britanniques, l'hypothèse d'un isolement écologique ou génétique entre *carbo* et *sinensis* est erronée, conformément à l'opinion de Stokoe (1958) ; b) s'ils proviennent des Pays-Bas ou de Baltique, l'hypothèse d'un isolement écologique s'en trouve au contraire renforcée (bien que non prouvée) ; c) il existe cependant une alternative, celle de véritables traditions de choix du milieu, transmises par apprentissage de génération en génération, et qui feraient que des grands cormorans nés dans un certain type d'habitat nicheraient préférentiellement dans le même type de milieu, par « préférences psychologiques » (Klopper, 1972). De telles traditions peuvent d'ailleurs renforcer l'action de l'isolement géographique (cf. Mayr, 1974). Cette troisième voie fait appel, contrairement aux précédentes, aux populations délimitées selon le critère du milieu ; leurs limites peuvent donc éventuellement différer de celles des populations taxonomiques actuelles. L'hypothèse *c* n'exclut évidemment pas l'hypothèse *b*.

La discussion de l'origine des individus ayant niché à Grand-Lieu, qui serait anecdotique dans un autre contexte, prend donc ici une signification théorique évidente. Elle nous permettra :

— de préciser le problème de la proportion des deux phénotypes *carbo* et *sinensis* dans la population côtière française en prenant l'exemple de l'île des Landes ;

- d'apporter des éléments sur la séparation des biotopes d'alimentation des *carbo* et des *sinensis* hivernant dans une même région (Bretagne) ;
- d'envisager l'apparition prochaine d'une éventuelle population continentale française historiquement et biogéographiquement indépendante de la population côtière.

I — L'ORIGINE DE LA COLONIE DE GRAND-LIEU

A — ARGUMENTS PORTANT SUR LES CRITÈRES MORPHOLOGIQUES

Selon la littérature, les formes de grands-cormorans peuvent être déterminées d'après trois critères morphologiques : les mensurations, la couleur des reflets des plumes noires et l'aspect plus ou moins blanchâtre du plumage nuptial. Les mensurations présentent des recouvrements et, en l'absence de moyens de capture d'adultes vivants, ne peuvent être utilisées que sur des sujets tués (1) ; les reflets ne sont pas un critère fiable (difficulté d'observation et désaccord des auteurs). Pratiquement, les deux formes ne peuvent être distinguées dans la nature que par le plumage en période nuptiale (cf. *supra*). Le présent travail montre que ce critère est en fait à l'origine de la confusion remarquable existant depuis le début du siècle sur le statut taxonomique de l'espèce en France.

1 — *Les contradictions de la littérature sur les caractéristiques du plumage nuptial*

Le critère le plus visible pour déterminer facilement la présence du plumage nuptial est l'observation de la tache blanche à la hanche, commune aux deux phénotypes : les observateurs déterminent donc comme étant des *carbo* les individus à tête noire ou grise parmi ceux présentant cette tache blanche, par opposition aux *sinensis* dont la tête est en majorité blanche ou blanchâtre.

La fiabilité de cette déduction n'est cependant pas considérée comme absolue, pour des raisons pratiques (l'appréciation de la couleur blanche est fortement tributaire des conditions d'observation, notamment d'éclairage) et des raisons de fond (la variabilité inter-individuelle, notamment en fonction de l'âge et du sexe, est mal connue).

Pour Witherby et al. (1947), la distinction ne pose cependant pas de problèmes. Inversement, Stokoe (1958) affirme que puisque 15 % des *carbo* auraient l'aspect *sinensis* (ce serait les oiseaux les plus âgés), l'identification des *sinensis* véritables est impossible dans un pays où il y a normalement des *carbo*. Dans leur récente synthèse, Cramp et Simmons (1977) affirment que cette similitude du plumage ne concernerait que les mâles les plus vieux et le phénomène est considéré comme « rare ». Remarquons d'ailleurs que l'argument de Stokoe ne remet pas en cause la possibilité d'identification des *populations* de *carbo*, mais seulement celle des *individus* d'aspect *sinensis* : c'est vraisemblablement sur ce point que s'est appuyé Yeatman (1976) pour déduire, à partir des 14 % d'individus d'aspect *sinensis* observés par Braillon (1970) à St-Marcouf, que la population française était bien la même qu'en Grande-Bretagne, c'est-à-dire *carbo*.

Le problème est loin d'être aussi simple. Stokoe (l.c.) a justement insisté sur le rôle fondamental de la mue pour l'identification, mais n'a pas levé toutes les ambiguïtés. Le Grand Cormoran arbore son plumage nuptial bien avant la reproduction : mise en place en deux mois et atteinte de l'apogée un mois avant l'incubation, soit en janvier-février, les dates variant régionalement (cf. Stokoe l.c.). Les données sur la perte de ce plumage nuptial sont beaucoup plus imprécises. Pour Stokoe, le plumage nuptial disparaît très rapidement

(1) L'espèce est actuellement protégée en France.

par une mue qui commence avec l'installation des couples et la ponte, mais les dates qu'il cite sont contradictoires avec celles qu'il fournit pour l'apparition du plumage (l'apogée du plumage déductible n'est plus que de 15 jours au lieu d'un mois). Cramp et Simons (1977) sont plus évasifs et situent cette disparition dans le courant de la reproduction chez *carbo*, sans préciser le cas de *sinensis*. Witherby et al. (1947) la situent en mai-juin chez *carbo*, et Geroudet (1959) en mai chez *sinensis*.

L'ambiguïté est donc totale. Si l'on se fie aux données les plus restrictives (Stokoe), l'identification des phénotypes en fin de ponte, à fortiori ceux en incubation ou en cours d'élevage de jeunes, est impossible. Pour les autres, l'identification reste possible pendant une partie de la reproduction (au moins l'incubation). L'opinion de Stokoe, la plus détaillée, reste cependant imprécise sur plusieurs points : d'une part, il ne mentionne pas les variations annuelles, qui semblent pourtant évidentes : la précocité de reproduction observée à l'Île des Landes (Ille-et-Vilaine) en témoigne : des œufs et peu de juvéniles le 16.V.1979, des juvéniles prêts à l'envol le 28.V.1980, des œufs mais majorité de juvéniles d'environ un mois le 3.VI.1981 (Le Lannic et Ollivier, comm. pers.) ; si l'apogée du plumage nuptial précède invariablement la ponte d'un mois, sa date moyenne pour l'ensemble de la colonie aurait donc varié sur trois ans de fin janvier à début mars. La précision des dates avancées pour l'Angleterre semble donc illusoire. D'autre part, le lien entre la mue et la ponte n'a pas été établi sur des oiseaux individualisés suivis au cours de la reproduction : il semble avoir surtout été déterminé par simple comparaison entre la date moyenne de disparition des plumages sexuels d'aspect *sinensis* observés sur plusieurs années sans référence précise aux colonies et donc au cycle de reproduction de chaque individu, et la date moyenne de ponte habituellement observée en Angleterre. Enfin, les conséquences sur le plumage du renouvellement de ponte en cas d'échec, voire de secondes nichées qui ne sont pas exclues (cf. Cramp et Simmons, 1977), demeurent inconnues. Tucker (in Witherby et al., 1947) mentionne le cas d'un *Ph.c.sinensis* en plumage nuptial dans la seconde semaine d'août, et Stokoe (1958) signale lui-même que des *carbo* en plumage sexuel « blanc » ont été vus occasionnellement en juillet, août, septembre et octobre !

Nous avons tenté de vérifier plusieurs de ces points litigieux sur la colonie de l'île des Landes.

2 — L'exemple de la population maritime française présumée *carbo* : le cas de l'Île des Landes

Nous prendrons l'exemple de deux séries de données recueillies à la période déterminée comme la plus favorable pour observer un nombre suffisant de couples cantonnés et d'oiseaux en cours d'installation (14.III et 27.III.1982). Le choix s'est porté sur l'Île des Landes, supposée être dans notre hypothèse *b* l'une des colonies génératrices possibles de celle du lac de Grand-Lieu.

Cette île, isolée par un très fort courant, est une arête rocheuse d'un km de long et de 200 m de large, très escarpée sur le côté ouest (40 m), présentant une succession de masses rocheuses et d'éboulis, entrecoupés de pelouses plus ou moins pentues. Seuls les oiseaux situés sur la moitié ouest ont été étudiés, pour des raisons de facilité d'observation.

Lors des deux contrôles, tous les individus présentaient une gorge totalement blanche et une importante tâche blanche à la hanche : tous semblaient donc en plumage sexuel complet. Nous les avons classés en trois catégories : *aspect carbo type* (dessus de la tête et cou noirs, ou dessus de la tête grisâtre avec, sur le cou, quelques plumes blanches sur fond noir)

; *aspect sinensis type* (dessus de la tête et cou à dominante blanche) ; et *intermédiaire carbo-sinensis* (dessus de la tête blanchâtre, cou grisâtre).

La cartographie des sites occupés a permis de suivre les mêmes couples entre les deux contrôles, sans qu'il soit cependant possible de reconnaître individuellement les deux conjoints.

114 individus paradant, couvant ou seulement perchés ont été observés le 14 mars, et 153, le 27 mars. Cette différence est due à l'arrivée de nouveaux oiseaux entre les deux dates, et à une proportion différente de sites présentant deux conjoints.

Le 14 mars, 70 % des individus avaient l'aspect *carbo*, 25 % l'aspect *sinensis* et 4,4 % l'aspect intermédiaire. Le 27 mars, les chiffres respectifs étaient de 67 %, 20 % et 13 %. Rappelons que la proportion d'oiseaux d'aspect *sinensis* trouvée en Angleterre par Stokoe (1958) était au maximum de 15 % pour 190 individus observés, et celle observée par Braillon (1970) à St-Marcouf de 14 % (35 individus observés au total). Avant d'examiner ces chiffres en terme de polymorphisme, nous aborderons les divers facteurs pouvant expliquer ces différentes proportions : rôle de la mue et du stade de reproduction, de la variabilité individuelle à un même stade, du sexe, et de l'âge.

a – l'influence de la mue et du stade de reproduction

La partie de la colonie étudiée comptait le 14 mars deux catégories d'oiseaux : 46 nids étaient occupés par des couveurs, dont 18 accompagnés de leur conjoint ; 17 mâles paraient seuls sans présence de nid. La majorité des premiers (78 %) avaient l'aspect *carbo*, la majorité des seconds (53 %) avaient l'aspect *sinensis* (cf. tableau I).

Le 27 mars, la catégorie des couveurs comptait 57 nids et 84 oiseaux, toujours en majorité d'aspect *carbo* (79 %). 7 nids étaient occupés par 11 oiseaux en parade, les plus nombreux étant d'aspect *sinensis* (46 %). 19 sites étaient occupés par 23 oiseaux paradant sans nid, en large majorité d'aspect *sinensis* (65 %).

En l'espace de 13 jours, les 17 mâles paradant le 14 mars s'étaient donc appariés et les nouveaux couples ainsi formés avaient construit un nid ; mais à la date du 27 mars, seuls 11 de ces couples avaient déjà pondu, les 6 autres continuant à parader. 20 nouveaux sites étaient occupés par des oiseaux arrivés entre temps, dont 1 avait déjà construit un nid.

Si l'on envisage seulement les oiseaux des 63 sites du 27 mars déjà occupés le 14 mars, on constate que les oiseaux d'aspect *carbo* sont passés de 68 % à 74 %, ceux d'aspect *sinensis* de 26 % à 13 %, et ceux d'aspect intermédiaire de 6 à 13 %. Les « intermédiaires » du 14 mars sont donc devenus « *carbo* » ($68 + 6 = 74$ %), et les « *sinensis* » sont parallèlement devenus pour moitié d'entre eux « intermédiaires » ($26\%/2 = 13\%$), l'autre moitié demeurant « *sinensis* ».

Ces chiffres prouvent que les grands cormorans perdent très rapidement leurs plumes blanches de la tête et du cou en cours de ponte. Ceci confirme l'opinion de Stokoe (1958), mais l'ampleur du phénomène n'avait pas jusqu'ici été précisée. Stokoe parle, en effet, de parallélisme entre la mue des plumes blanches de la hanche et la mue de celles de la tête et du cou, tout en indiquant paradoxalement une disparition complète plus tardive des premières. Cette apparente contradiction s'explique en fait par une différence de densité des plumes entre les deux parties du corps, largement plus forte sur la hanche. Il n'existe ainsi aucune différence de blancheur de celle-ci entre *carbo* et *sinensis*, contrairement à la tête et au cou. Pour Stokoe, cette tache, bien

que commençant à disparaître comme les filoplumes de la tête, est encore visible, alors que le nombre des filoplumes n'est plus suffisant pour donner une teinte blanchâtre ; mais la grandeur et la blancheur de cette tache sont alors déjà fortement réduites : la confusion entre un *sinensis* en fin de mue et un *carbo* en plumage nuptial d'apogée n'est donc logiquement aucunement évoquée. Nos observations montrent au contraire qu'aucune diminution de taille et de blancheur de la tache n'est perceptible par l'observation d'oiseaux en conditions naturelles, alors que la mue des plumes blanches de la tête et du cou est déjà achevée : la détermination de *sinensis* en début de mue postnuptiale comme étant des *carbo* est donc inévitable.

Le même processus semble se produire lors de l'apparition du plumage nuptial en fin d'hivernage : les premières plumes blanches apparaissent bien simultanément sur la tête et la hanche, mais l'intensité maximale apparente de cette dernière est atteinte avant celle de la tête. La détermination erronée de *sinensis* véritables comme étant des *carbo* lors de la mue pré-nuptiale paraît impossible à éviter : en Touraine, les oiseaux ont en majorité l'aspect *carbo* en fin d'hivernage, bien qu'étant incontestablement d'origine *sinensis* continentale (cf. *infra*).

Ces raisons rendent impossible la détermination instantanée des deux races dans la nature.

TABLEAU I

Evolution des proportions des types de plumages sexuels (C = aspect carbo, S = aspect sinensis, I = aspect intermédiaire) et des stades de reproduction observés dans la colonie de l'Île des Landes (Ille-et-Vilaine) lors de deux contrôles successifs (explication dans le texte).

	14 mars 1982			27 mars 1982		
	Nombre de sites	Nombre d'ind.	Proportion des plumages (ind.)	Nombre de sites	Nombre d'ind.	Proportion des plumages (ind.)
Oiseaux couveurs	46	64	50 C (78 %) 12 S (19 %) 2 I (3 %)	57	84	66 C (79 %) 8 S (9 %) 10 I (12 %)
Oiseaux paradant sur un nid	0	0		7	11	4 C (36 %) 5 S (46 %) 2 I (18 %)
Oiseaux paradant sans nid	17	17	5 C (29 %) 9 S (53 %) 3 I (18 %)	19	23	6 C (26 %) 15 S (65 %) 2 I (9 %)
TOTAL	63	81	55 C (68 %) 21 S (26 %) 5 I (6 %)	83	118	76 C (64 %) 28 S (24 %) 14 I (12 %)

b – l'influence de la variabilité individuelle et du sexe

La date de ponte est loin d'être le seul facteur en jeu : les trois catégories de plumage existent déjà chez les 35 mâles observés en parade avant la formation du couple (27 % d'aspect *carbo*, 60 % d'aspect *sinensis*, 13 % d'intermédiaires). Cela signifie qu'une proportion notable de mâles n'arbores pas

l'aspect *sinensis*, ou qu'ils le perdent bien avant d'arriver sur la colonie. L'observation des couples montre aussi la présence de plumages différents entre certains conjoints, par définition à un même stade de reproduction : 28 % des 53 couples identifiés dans la colonie aux différents stades (formation du couple, construction du nid, incubation...) étaient « mixtes » (11 aspect *carbo* - aspect *sinensis*, 4 aspect *carbo* - intermédiaires et 1 aspect *sinensis* - intermédiaire). Le sexe de 6 individus a pu être déterminé lors d'accouplements : dans deux cas, les deux conjoints avaient l'aspect *carbo*, dans l'autre le mâle avait l'aspect *sinensis* et la femelle l'aspect *carbo*. La présence de 12 couples « homogènes » (8 d'aspect *sinensis* et 4 intermédiaires) prouve également que ces deux aspects du plumage ne sont pas l'exclusivité d'un sexe.

c – l'influence de l'âge

L'impossibilité de connaître l'âge des individus observés *in natura* ne permet pas d'analyser directement ce facteur. Un indice indirect semble cependant pouvoir être déduit de la répartition géographique des oiseaux d'aspect *sinensis*, non aléatoire sur l'île des Landes. Cette colonie se partage en deux « noyaux de peuplement », correspondant à deux masses rocheuses culminant au sommet de l'île, séparés d'une centaine de mètres par une zone de pelouses de moindre altitude, délaissée par les cormorans (Fig. 2) : le premier comptait le 14 mars 26 sites occupés en sa partie centrale dense, et 13 éparpillés en périphérie ; le second, beaucoup moins dense, comptait 24 nids occupés (ce noyau correspond au premier point de colonisation de l'île en 1970). L'écart de proportion d'oiseaux d'aspect *sinensis* (1) est net entre ces deux noyaux : 30 % dans le premier (+ 7 % d'intermédiaires), 20 % dans le second ($\chi^2 = 5,81$, $P < 0,1$). Cet écart est encore plus élevé si l'on compare, dans le premier noyau, sa partie dense centrale et sa périphérie : 43 % d'aspect *sinensis* au centre, 8 % en périphérie ($\chi^2 = 11,1$, $P < 0,01$, cf. tableau II). Le second noyau constitue, de même que la périphérie du premier, une zone de moindre fréquentation pour les oiseaux d'aspect *sinensis*. La ligne de partage de la colonie passe donc, sur le critère de densité des nids, au sein du premier noyau et non entre les deux noyaux géographiquement séparés, c'est-à-dire, d'un côté la zone dense du premier noyau (43 % d'aspect *sinensis*) et de l'autre, deux zones de faible densité (15 % d'aspect *sinensis*, $\chi^2 = 33,55$, $P < 0,001$). Les zones de densité moindre (périphérie de la zone 1, et zone 2) représentent des sites rocheux où se trouvait la majorité des oiseaux d'aspect *carbo*, alors que la zone la plus densément peuplée est en majorité représentée par des sites herbeux occupés par des oiseaux d'aspect *sinensis*. La différence de densité observée reflète simplement la nature du substrat, les sites favorables d'emplacement de nids étant nécessairement plus espacés sur les rochers escarpés que sur les pelouses.

Cette occupation différentielle des parties d'une colonie rappelle le comportement classiquement observé chez les oiseaux coloniaux (cf. Lack, 1954) où les individus les plus âgés arrivent en premier sur l'emplacement de la colo-

(1) Ces chiffres tiennent compte ici des oiseaux perchés, leur adjonction ne modifiant pas les proportions des plumages mais permettant d'augmenter le degré de signification statistique.

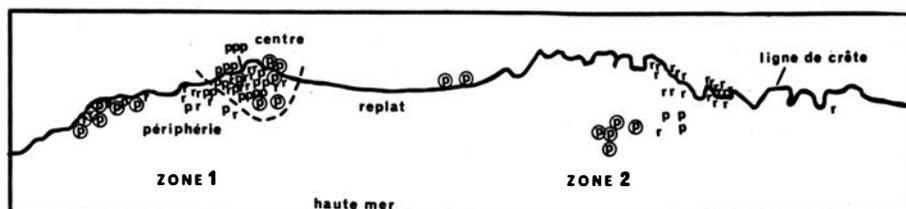


FIGURE 2 : Répartition des sites de nidification des grands cormorans dans la colonie de l'Ile des Landes (falaise ouest), selon la nature du substrat (r = rochers, p = pelouses). Les lettres entourées d'un cercle représentant les sites occupés entre le 15 et le 27/III/1982, par rapport à ceux occupés antérieurement (lettres non entourées).

nie et occupent les meilleurs sites : dans le cas de l'Ile des Landes, les premiers oiseaux ont occupé préférentiellement et d'une manière relativement uniforme (zone 1 et 2) les sites rocheux les plus élevés ; les retardataires n'ont plus eu alors que la possibilité d'occuper les sites marginaux (les rochers inférieurs et surtout ceux situés sur les pelouses facilement accessibles à l'Homme), les caractéristiques de ces derniers permettant toutefois une occupation plus dense, ne signifiant pas dans ce cas précis une recherche préférentielle.

TABLEAU II

Répartition des grands cormorans de l'Ile des Landes le 14 mars 1982 selon l'aspect de leur plumage et leur localisation géographique dans la colonie.

Oiseaux d'aspect	Centre du noyau 1	Périphérie du noyau 1	Noyau 2	Total
<i>carbo</i>	47,62 %	88,46 %	80,43 %	70,18 %
<i>sinensis</i>	42,86 %	7,69 %	19,56 %	25,44 %
intermédiaires	9,52 %	3,85 %	0,0 %	4,39 %
	n = 42	n = 26	n = 46	n = 114

L'installation différentielle des nouveaux couples arrivés entre le 14 mars et le 27 mars selon ces trois zones confirme ce processus : l'augmentation du nombre de sites occupés n'a été que de 23 % au centre de la zone 1 et de 29 % dans la zone 2, contre 54 % dans la périphérie de la zone 1. Tous ces couples se sont installés sur des pelouses. Le 27 mars, 64 % de ces oiseaux en parade avaient l'aspect *sinensis*, contre 53 % des oiseaux en parade le 14 mars. A moins d'admettre que les oiseaux les plus âgés puissent arriver tardivement en nombre et être contraints d'utiliser des sites secondaires, ces données semblent indiquer que l'aspect *sinensis* n'est pas l'apanage des oiseaux les plus âgés. La fréquence de ce plumage dépasse d'ailleurs vraisemblablement la proportion sans doute très faible que doivent représenter ces vieux sujets dans une colonie, surtout si l'on considère que la colonie de l'Ile des Landes n'a que 12 ans d'âge.

Il n'est toutefois pas exclu que les oiseaux d'aspect *carbo* soient de très jeunes oiseaux (1^{re} année de reproduction ?) dont l'intensité du plumage sexuel « blanc » n'atteindrait pas celle du plumage des individus un peu plus

âgés. Une telle relation entre l'âge et les dates et/ou la durée d'apogée du plumage nuptial existe chez les Alcidés, mais ne semble pas avoir été mise en évidence chez d'autres oiseaux de mer (Monnat, comm. pers.). Cette liaison est possible chez les grands cormorans dont on connaît l'extrême complexité des problèmes de mue et de maturité-immaturité.

d – Peut-on parler de phanéromorphisme ?

Seuls les oiseaux en parade, supposés être encore en plumage d'apogée, pourraient éventuellement permettre la vérification d'un polymorphisme. Le 14 mars, 29 % de ces oiseaux avaient l'aspect *carbo*, 53 % l'aspect *sinensis*, et 18 % l'aspect intermédiaire ; les chiffres du 27 mars sont voisins : 29 %, 59 %, 12 % (cf. tableau I). A priori, on ne peut donc pas rejeter l'éventualité d'un polymorphisme, en l'absence de vérifications des hypothèses sur le rôle de l'âge. Il conviendrait aussi de vérifier le stade physiologique de ces oiseaux, qui peut ne pas être rigoureusement parallèle aux stades de la reproduction (mue antérieure à l'arrivée sur la colonie pour certains oiseaux ?).

Ces données conduisent à trois hypothèses alternatives :

— Les populations de *carbo* et de *sinensis* présenteraient les mêmes caractéristiques de plumage nuptial.

— Si ce n'est pas le cas, les grands cormorans français, mais sans doute aussi ceux des îles britanniques, constitueraient une population mixte *carbo-sinensis*.

— Si les deux hypothèses précédentes s'avéraient fausses, les *sinensis* continentaux se distingueraient plus par une durée plus longue du plumage d'apogée que par l'aspect de ce dernier. La majorité voire la totalité des *carbo* présenteraient à partir d'un certain âge (par ex. 2^e ou 3^e année de reproduction) une courte période d'apogée du plumage nuptial, lequel prendrait l'aspect *sinensis*, et disparaîtrait brutalement *au maximum* en début de ponte. La fugacité de cette période, et surtout la très grande variabilité chronologique des mues et des pontes parmi les oiseaux d'une même colonie (période de ponte s'étalant sur 3 mois) ne permettraient pas d'observer par exemple plus de 25 % (1) d'oiseaux en apogée à un moment donné, même à la période la plus favorable pour l'installation de la majorité des couples. A fortiori, l'examen des oiseaux avant cette période (hivernage) ou après, ne peut fournir que des proportions encore plus faibles (ex. : 14 % à St-Marcouf, 15 % en Angleterre), ne représentant pas la réalité.

Certains de ces points pourraient être vérifiés en élevage, mais les caractéristiques précises d'un éventuel polymorphisme équilibré ne pourraient être définies que par une étude de très grande ampleur, pratiquement irréalisable sur de tels oiseaux, impliquant le marquage et le suivi individuel de chaque sujet, non seulement pendant l'installation dans la colonie, mais aussi sur les sites d'hivernage lors de l'apogée du plumage sexuel des oiseaux les plus précoces. L'influence possible de l'âge nécessiterait même un suivi à partir de la naissance des individus (reproduction à 4 ou 5 ans !).

Ces difficultés montrent que la seule voie d'étude satisfaisante devra s'appuyer sur une comparaison, par analyse électrophorétique du sérum (ou à défaut des œufs), du taux de polymorphisme ou de l'hétérozygotie moyenne

(1) Proportion calculée sur tous les oiseaux présents dans la partie étudiée de l'île des Landes (114) le 14 mars 1982. Le 27 mars, elle tombait à 19,6 % des 153 oiseaux présents.

entre les différentes populations d'origine potentielle de la colonie de Grand-Lieu (côtes françaises, Îles britanniques, Pays-Bas, Pays baltes). Cette étude permettrait de délimiter exactement les différentes populations européennes. Pour des raisons de protection, elle ne peut cependant encore être effectuée à Grand-Lieu. A ce handicap s'ajoute l'impossibilité de déterminer les proportions de plumage en raison des conditions d'observation (fuite des oiseaux à 400 m) et de l'occupation de la colonie par un dortoir hivernal de 500 individus, rendant impossible la distinction des nicheurs locaux lors de l'apogée du plumage nuptial.

II — ARGUMENTS PORTANT SUR LES CRITÈRES ÉCOLOGIQUES

Les populations de grands cormorans se différencient-elles sur des critères écologiques, et dans quelle mesure ces derniers peuvent-ils agir sur un éventuel processus de spéciation ? Certains ont voulu voir dans la génétique moderne (école de Mayr) une négation de l'action de la spécialisation écologique (niche), du conditionnement et du polymorphisme dans le processus de spéciation animale. En fait, Mayr a seulement voulu démontrer que ces facteurs étaient, à eux seuls, incapables d'aboutir à une spéciation en situation sympatrique, mais qu'inversement ils pouvaient largement contribuer à la spéciation lorsqu'ils se surajoutaient à l'isolement géographique (cf. Mayr, 1974, p. 302). « Les théories de la spéciation sympatrique (que Mayr condamne) et de la spéciation géographique s'accordent pour insister sur l'importance des facteurs écologiques dans la spéciation » (Mayr, 1974, p. 284).

A — L'HABITAT EN PÉRIODE DE REPRODUCTION

Actuellement, les *carbo* nichent uniquement sur les côtes maritimes (seules font exception 4 ou 5 petites colonies sur les « mers intérieures » d'Irlande, pays où l'on compte plus de 95 colonies côtières), depuis l'éradication de l'espèce dans les rares sites anglais où la nidification arboricole a réellement existé (Sharrock, 1976) : les grandes colonies du Norfolk ont ainsi disparu en 1825, et par la suite, seules quelques tentatives ont été mentionnées dans le Norfolk et le Kent, la dernière en 1944 (Nicholson, 1929 ; Witherby et al., 1947 ; Grégory, 1944 ; Stokoe, 1958 ; Sharrock, 1976). Stokoe (1958) s'appuie sur ces faits et sur les cas largement minoritaires de nidification de *sinensis* sur les rochers marins pour rejeter la séparation d'habitat jusque là admise entre les deux populations, qui traduirait selon lui les seules conditions locales de sécurité face à l'Homme.

Cette opinion appelle trois remarques générales ; l'idée d'un reflux du Grand Cormoran britannique vers les refuges côtiers provoqué par les persécutions humaines n'est pas convaincante : les *carbo* sont strictement cantonnés aux côtes maritimes de tous les autres pays où cette sous-espèce est présente et où la pression humaine est très faible ou nulle (Norvège, Mer de Barentz, Canada), malgré la présence de lacs intérieurs ; les exceptions concernant *sinensis* mettent plus en cause les délimitations taxonomiques que l'hypothèse de races écologiques ; enfin, cette négation d'une séparation écologique n'a pas été démontrée. En particulier, aucun cas d'oiseau né dans l'une des deux populations (ou dans l'un des deux milieux) n'a à notre connais-

sance été retrouvé nicheur dans l'autre, pas plus que celui d'un oiseau ayant successivement niché dans les deux aires de répartition ou dans les deux types de milieu. L'effort de baguage est pourtant considérable et a donné lieu à près de 3 000 reprises d'oiseaux britanniques et hollandais : sur 1 842 reprises d'oiseaux britanniques, une seule a eu lieu dans l'aire des *sinensis* (Pays-Bas), et 3 oiseaux hollandais ont été repris en Grande-Bretagne sur 900 reprises (Coulson et Brazendale, 1968), soit une probabilité de 0,0015, n'intervenant apparemment qu'en hivernage (1).

Le cas de Grand-Lieu appelle d'autres remarques. A notre connaissance, les quelques cas de nidification arboricole attribués à des *carbo* n'ont jamais eu lieu dans des marécages, milieu par contre largement utilisé par *sinensis*. Mais surtout, ces lieux d'implantation arboricoles de *carbo* se situent en bordure de mer ou d'estuaire, sur lesquels les oiseaux vont se nourrir, ou alors près de vastes étendues d'eaux continentales dont la physionomie rappelle celle de petites mers intérieures, dans tous les cas dépourvues de végétation flottante ou émergente.

Chez *sinensis*, cette préférence pour les larges étendues d'eau existe également mais à un degré moindre, surtout en Europe méridionale. Ces oiseaux se nourrissent fréquemment dans les canaux de marais de faible profondeur. Mais ils délaissent la végétation flottante étendue ou la végétation émergente envahissante, trait commun à l'ensemble des grands cormorans (Cramp et Simmons, 1977).

Cette notion de différenciation entre habitat de nidification et habitat d'alimentation est essentielle (le rayon d'action des colonies ou des dortoirs atteint souvent 10-15 km, certains oiseaux allant même selon Hachler (1959) jusqu'à 50 km du nid), mais n'a jusqu'ici guère été discutée dans la séparation des *carbo* et des *sinensis*. Cet aspect revêt un intérêt particulier à Grand-Lieu. Ce lac est en effet dans une phase de comblement accéléré et sa profondeur estivale ne dépasse pas 1,20 m, avec une moyenne de 0,70 m (Marion et Marion, 1976). Sur ses 4 000 ha en été, 1 600 sont occupés par des roselières et des forêts flottantes suivant les fluctuations de l'eau, 1 800 par des îlots de *Scirpus lacustris* émergeant de près de 2 m, entre lesquels s'étendent de vastes « prairies » de *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*, *Trapa natans* et *Nymphoides peltata* ; seuls les 800 ha du centre restent libres. Les 1 800 ha du *Scirpetum* et ses associés apparaissent en avril jusqu'en novembre, où ils sont immergés. Les cormorans nicheurs se nourrissaient pourtant principalement dans cette zone des *Scirpus* : outre leur site de nidification, représentant l'extrémité du continuum des sites de nidification du Grand Cormoran, partant des falaises pour aboutir aux marécages, extrême connu jusqu'à présent des seuls *sinensis*, le milieu d'alimentation utilisé dans ce lac se situe donc au delà même de l'habitat trophique utilisé par la grande majorité des *sinensis* (Fig. 3). Les *carbo* ne se nourrissent jamais dans les marécages.

Cette différence d'habitat se retrouve dans le régime alimentaire qui correspond habituellement aux proies les plus abondantes dans les deux types de milieu : majorité de poissons de mer et d'estuaire en Grande-Bretagne, avec très peu d'anguilles ; inversement, majorité d'anguilles et autres poissons de fleuves et de marais en Hollande et au Danemark (cf. Cramp et Simmons,

(1) Bien entendu, cette absence de flux, qui peut n'être due qu'à une grande fidélité au site de naissance ou de reproduction, n'est pas en soi une preuve de spécialisation d'habitat.

1977). Les techniques de pêche de ces types de proies, comme les déplacements des oiseaux dans ces deux types de milieu, ne peuvent que différer fortement et rendent vraisemblable une spécialisation de chaque Grand Cormoran. A Grand-Lieu, les oiseaux se nourrissent essentiellement d'anguilles. Cette différence de fréquentation d'habitat alimentaire entre les deux populations s'observe aussi en hivernage (cf. *infra*).

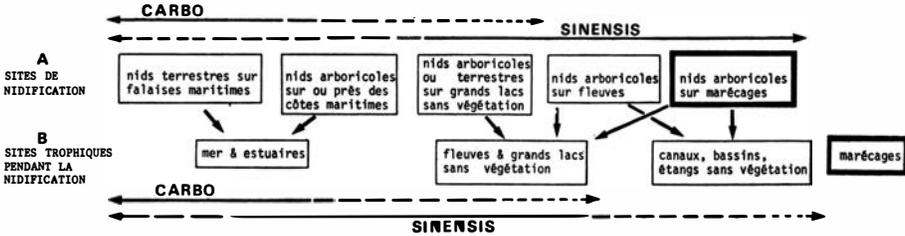


FIGURE 3 : Continuum des sites de nidification (A) et des sites d'alimentation des oiseaux reproducteurs (B) présenté par *Phalacrocorax c. carbo* et *Ph. c. sinensis* dans le Paléarctique ouest. Grand-Lieu se situe pour A à l'extrême du continuum de *sinensis* et au-delà de celui de *carbo*. Pour B, même l'extrême habituel de *sinensis* se trouve dépassé.

B — LES VOIES MIGRATOIRES ET L'HABITAT EN PÉRIODE D'HIVERNAGE

Les considérations précédentes conduisent à s'interroger sur l'origine des cormorans de Grand-Lieu. Les populations de *carbo* (ou présumées telles) les plus proches sont celles des côtes normandes et de Bretagne nord (180 km au nord), puis celles des îles britanniques (350 à 800 km au nord). Les populations de *sinensis* les plus proches sont celles de Hollande (790 km au N.N.E.), nichant et s'alimentant dans les canaux des polders, les estuaires, les rivières et les emprises marines. Les populations lacustres continentales les plus proches sont celles de R.D.A. et de Pologne (1 250 km au N.E.)

1 — Rappel bibliographique

Selon Stokoe (1958), la plupart des grands cormorans britanniques sont sédentaires. Seules la moitié des reprises hivernales d'oiseaux de moins d'un an sont effectuées en Manche et sur les côtes atlantiques françaises jusqu'en Ibérie, la plupart étant cependant localisées en Bretagne (Golfe du Morbihan). Pour Coulson et Brazendale (1968), les sites d'hivernage, essentiellement côtiers, dépendent des colonies mais non de l'âge des oiseaux, et les individus hivernant en France proviennent principalement de Galloway et de Mer d'Irlande.

Inversement, les *sinensis* sont nettement plus migrateurs et aussi bien côtiers que continentaux (selon les colonies). L'ouest de la France est concerné par une partie des oiseaux hollandais, qui longent les côtes jusqu'en Ibérie. Par contre, les oiseaux de Baltique (notamment de R.D.A.) émigrent plus vers l'est (Balkans) et très peu atteignent les côtes charentaises ou landaises par le continent. Les autres populations de *sinensis* n'hivernent pas en Bretagne (Geroudet, 1959 ; Cramp et Simmons, 1977).

Les oiseaux étrangers hivernant en Bretagne proviennent donc d'après la littérature des populations britanniques, et secondairement, des hollandaises.

2 – Analyse des données de baguage (1)

a) Les reprises françaises

On dispose de peu de données (39 reprises) pour la population française, limitées à deux colonies (St-Marcouf, 25 reprises, et Chausey, 12 reprises). Leur analyse (Fig. 4) montre que ces oiseaux ont une nette tendance erratique et migratoire, très différente selon les deux sites. Pour St-Marcouf, en dehors de 28 % de reprises locales (Manche et Calvados), les reprises se partagent à égalité entre un axe N.-E. (28 % en Angleterre, 4 % en Hollande) et un axe S. (Côtes entre estuaire de la Vilaine et Gironde et 2 en Espagne). Les côtes bretonnes semblent évitées, ce qui laisse supposer une traversée directe entre le Cotentin et l'estuaire de la Loire. La moitié des reprises concernent des oiseaux d'un an ou plus (48 %), et sont les plus lointaines (notamment Angleterre).

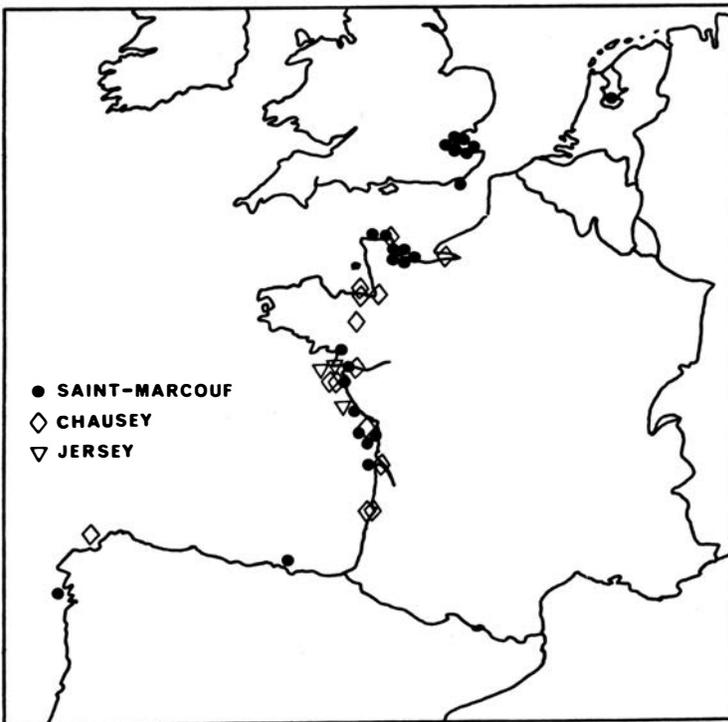


FIGURE 4 : Carte de reprise de bagues posées sur les grands cormorans des côtes françaises (d'après le fichier du C. R. B. P. O.). La totalité des reprises sont maritimes, à l'exception d'un oiseau tué en transit à Rennes. La Bretagne est évitée par ces oiseaux qui semblent directement rejoindre la côte de Loire-Atlantique à partir de la Baie du Mont-St-Michel.

(1) Les reprises de bagues françaises et étrangères analysées ici proviennent du fichier du C.R.B.P.O.

Pour Chausey, ce sont inversement les directions W. (1/3 entre Manche et Côtes du Nord) et S (1/2 entre Loire-Atlantique et Gironde, et une en Espagne). L'E. ne compte qu'une reprise (estuaire de la Seine) et le N. aucune. La majorité des oiseaux repris sont cette fois des immatures (71 %).

Ces deux colonies très proches ont donc des aires d'hivernage bien distinctes, et une zone commune sur les côtes entre Loire et Gironde. Mais l'essentiel des reprises des deux colonies a lieu sur les côtes marines et les estuaires (respectivement 92 % et 8 % pour St-Marcouf, 71 % et 21 % pour Chausey). Une seule reprise est notée à l'intérieur (Ille-et-Vilaine, cf. *infra*).

Le point le plus remarquable de ces mouvements est la liaison avec l'Angleterre (pratiquement toutes les reprises sont concentrées au débouché de l'estuaire de la Tamise), contrastant avec l'isolement migratoire évoqué précédemment entre le continent et cette île. Mais ces reprises ont curieusement toutes lieu sur la seule portion importante de côtes britanniques où la reproduction de l'espèce n'existe pas. D'ailleurs, si l'on considère l'âge de maturité du Grand Cormoran (4 à 5 ans, occasionnellement 3, selon Kortlandt, 1942), et la période de reproduction du 1^{er} mars au 31 août, une seule reprise pourrait être retenue pour un éventuel brassage de populations (oiseau né à St-Marcouf et trouvé mort dans le Kent vers le début d'août à l'âge de 3 ans et 3 mois.)

Ces résultats confirment l'isolement génétique important existant entre les populations européennes de grands cormorans.

b) *Les reprises étrangères*

L'analyse des 255 reprises de bagues étrangères enregistrées jusqu'à présent dans les cinq départements limitrophes de Grand-Lieu (Loire-Atlantique, Vendée, Maine-et-Loire, Ille-et-Vilaine et Morbihan) conduit à des conclusions sensiblement différentes de celles de la littérature exposées plus haut. L'effort de baguage, beaucoup plus important pour les *carbo* britanniques que pour les *sinensis* (Belgique, Hollande, Danemark, R.D.A et Pologne), explique en partie le décalage observé dans le nombre de reprises dans cette région commune d'hivernage (194 *carbo*, 61 *sinensis*).

L'âge de reprise de hivernants. — Les trois-quarts des oiseaux repris sont des jeunes de l'année (*carbo* : 76 %, *sinensis* : 79 %), mais l'absence de données sur la production de jeunes par nichée ne permet pas d'en conclure à une différence de comportement migratoire en fonction de l'âge. Les oiseaux matures sont cependant très peu repris dans cette région : 6,3 % (≥ 4 ans) à 7,9 % (≥ 3 ans), avec une différence entre les deux populations (7,8 % de *carbo* et 1,6 % de *sinensis* ont 4 ans ou plus) (1). (Tableau III)

Pour l'ensemble des cinq départements, seules 2 reprises (0,8 %) concernent des oiseaux matures (*carbo* de 13 et 16 ans) lors de la période de reproduction théorique du 1^{er} mars au 31 août.

(1) Cette différence des deux populations peut être interprétée comme une variation du comportement migratoire avec l'âge chez *sinensis*, mais elle peut aussi n'être due qu'aux dates différentes de baguage (années 1930 pour *sinensis*, années 1930 mais surtout 1950 à nos jours pour *carbo*) et à une qualité moindre du métal employé (problèmes d'usure différentielle des bagues).

Tableau III
Age des oiseaux étrangers repris en Bretagne méridionale

Age (ans)	0-1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Total
<i>carbo</i>	145	25	3	3	2	2	1	3	0	2	0	0	1	1	2	0	1	191
<i>sinensis</i>	48	8	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	60

Répartition géographique des reprises. – La répartition géographique de ces reprises dans cette même zone d'hivernage diffère nettement entre les deux populations. La majorité des reprises de *carbo* ont lieu dans le Morbihan (60 %), essentiellement dans le golfe ; leur nombre diminue de moitié sur les côtes de Loire-Atlantique et dans l'estuaire de la Loire, et encore de moitié sur les côtes de Vendée. L'Ile-et-Vilaine (1) (malgré la Baie du Mont-Saint-Michel) et le Maine-et-Loire (malgré la Loire dont on connaît l'importance pour la pénétration des animaux marins) sont très peu fréquentés par ces oiseaux (1,6 et 2 % des reprises).

Tableau IV
*Répartition des reprises de bagues de Ph.c. carbo et Ph.c. sinensis dans les cinq départements limitrophes du lac de Grand-Lieu, en fonction du type de milieu :
C = côtes maritimes, F = fleuves et estuaires, E = étangs et marais.*

		MORBIHAN	LOIRE-ATL.	I.-ET-V.	M.-ET-L.	VENDÉE	Total
<i>carbo</i>	C	103	28	0	—	20	151 (78,7 %)
	F	10	18	2	4	0	34 (17,7 %)
	E	2	2	1	0	2	7 (3,7 %)
	%	59,9 %	25,0 %	1,6 %	2,1 %	11,5 %	192
<i>sinensis</i>	C	11	2	0	—	11	24 (39,3 %)
	F	4	14	0	12	0	30 (49,2 %)
	E	4	2	0	0	1	7 (11,5 %)
	%	31,2 %	29,5 %	0 %	19,7 %	19,7 %	61

Par contre, le Morbihan fournit proportionnellement deux fois moins de reprises de *sinensis* (31 %), à égalité avec la Loire-Atlantique. Le Maine-et-Loire est concerné cette fois par une reprise sur cinq, comme la Vendée, mais l'Ile-et-Vilaine reste désertée.

L'écart observé entre les deux populations est donc net ($\chi^2 = 34,29$; $P < 0,001$), et n'est dû qu'au Morbihan et au Maine-et-Loire ($\chi^2 = 29,88$; $P < 0,001$).

Répartition des reprises selon l'habitat. – La répartition des reprises des deux populations diverge encore plus selon le type de milieu : 79 % des reprises de *carbo* ont lieu sur les côtes marines, contre 21 % sur les fleuves et les plans d'eau intérieurs (si l'on inclut au milieu côtier la partie salée des estuaires, ces chiffres passent à 87 % et 13 %)(Fig. 5).

(1) Deux reprises de ce département ne mentionnent pas le lieu exact et ont été exclues des tableaux et figures.

Inversement seulement 39 % des reprises de *sinensis* ont lieu sur les côtes, contre 61 % sur les fleuves et secondairement sur les étangs (Fig. 6).

Ces différences de préférendum écologique très significatives ($\chi^2 = 33,51$; $P < 0,001$) correspondent au milieu de naissance des oiseaux : 75 % des 253 grands cormorans étrangers repris dans la zone d'hivernage de Bretagne méridionale, distante selon les oiseaux de 350 à 1 900 km de leur lieu de naissance, fréquentent le même type de milieu (littoral salé ou eaux dulçaquicoles intérieures) que celui dans lequel ils sont nés (1). Le seul cormoran repris au lac de Grand-Lieu est un *sinensis* hollandais.

Globalement, il est donc possible de conclure que le continuum écologique des cormorans britanniques hivernant en Bretagne méridionale s'étend du milieu marin ouvert aux estuaires, et celui des *sinensis* hollandais (et autrefois belges) des mêmes estuaires au milieu dulçaquicole continental.

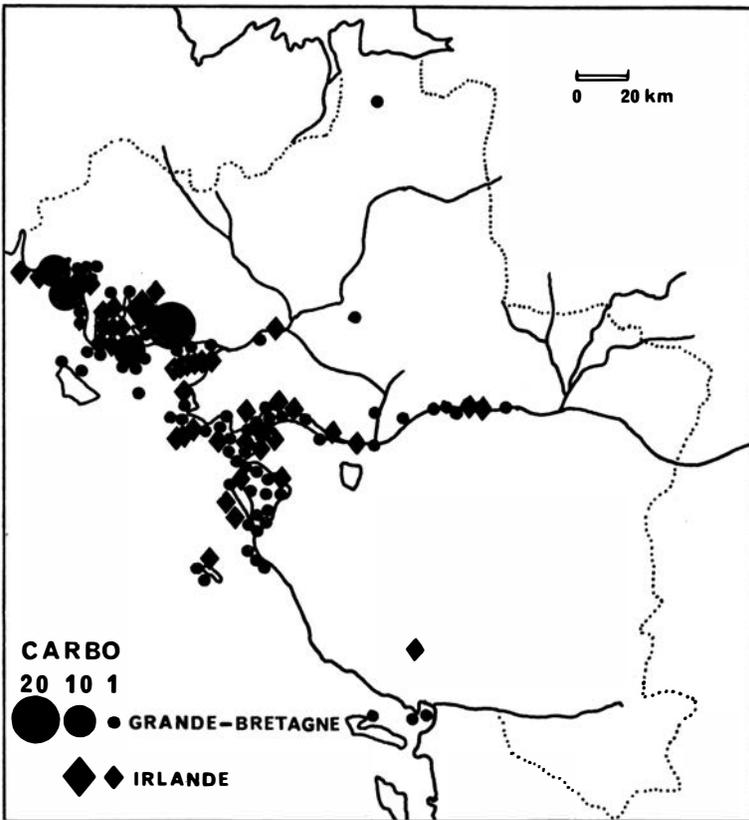


FIGURE 5 : Carte de reprise des *Ph.c.carbo* de Grande-Bretagne et d'Irlande dans le Morbihan, l'Ille-et-Vilaine, la Loire-Atlantique, le Maine-et-Loire et la Vendée, représentant la principale zone d'hivernage étrangère pour ces populations (d'après le fichier du C.R.B.P.O). 83 % des reprises ont lieu en eau salée.

(1) 3 des 4 « *sinensis* » nés sur les côtes marines sont repris sur le littoral.

Réerves d'ordre méthodologique. – Cette différence pourrait en réalité être encore plus forte que les chiffres précédents ne l'indiquent. L'analyse des reprises de bagues est une méthode imparfaite pour représenter la répartition réelle des individus sur les différents milieux. Elle privilégie le lieu où l'oiseau a été retrouvé (chasse, piège, mort naturelle), qui dans certains cas ne représente pas forcément le site habituellement fréquenté pendant tout l'hivernage. Ainsi, l'individu tué près de Rennes l'a été pendant la traversée vraisemblable (et sans doute très rapide) de la péninsule bretonne, séparant sa mer natale (la Manche) du site habituel d'hivernage au sud de sa colonie (côtes maritimes au sud de la Loire). Cet oiseau a pourtant été comptabilisé comme « hivernant » dans l'intérieur des terres. De même, le site de repos, les incursions exploratoires rapides dans les vallées fluviales, les lieux d'échouage des cadavres sur les côtes, peuvent ne pas représenter le site réel d'alimentation. D'où la nécessité de ne pas accorder une importance excessive aux cas isolés, et de raisonner plutôt sur des faits majoritaires.

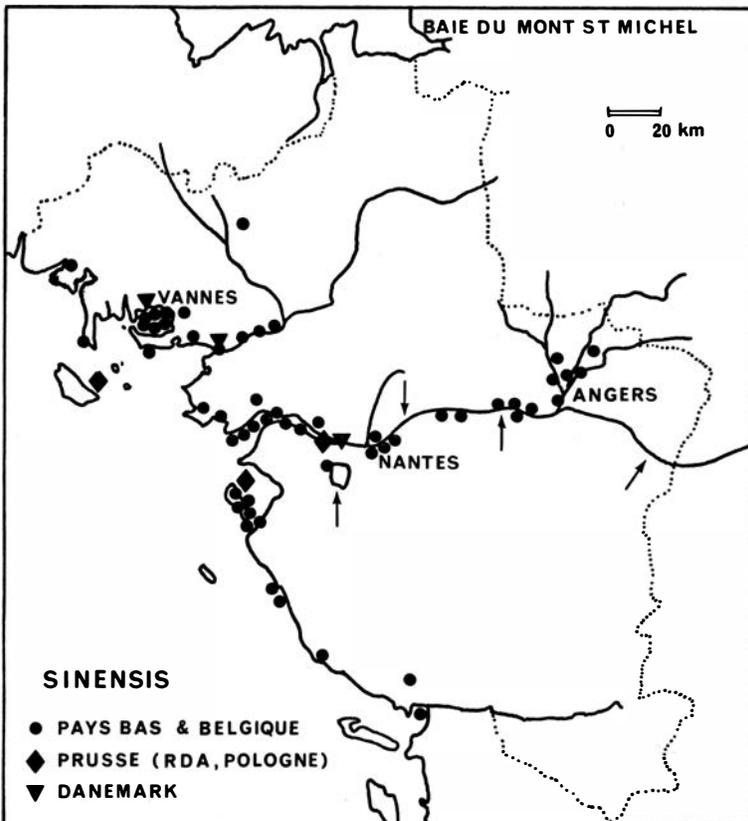


FIGURE 6 : Carte de reprise des *Ph.c.sinensis* de Hollande, Belgique, Prusse et Danemark, dans le Morbihan, l'Ille-et-Vilaine, la Loire-Atlantique, le Maine-et-Loire et la Vendée (d'après le fichier du C.R.B.P.O.). Cette région représente une zone d'hivernage très minoritaire pour ces populations. 54 % au moins des reprises ont lieu en eau douce (période 1930, antérieure à la très forte augmentation de l'hivernage ligérien). Les flèches indiquent la position des dortoirs actuels en eau douce.

D'autres biais, dus à l'imprécision des localisations des reprises, interviennent également dans cette comparaison. Beaucoup de communes côtières par exemple possèdent d'importants marais dulçaquicoles intérieurs. Les reprises effectuées dans ces communes ont été comptabilisées dans la catégorie littoral, bien que beaucoup d'entre elles aient pu être faites dans les canaux et bassins des marais : c'est le cas de toute la côte entre Loire et Gironde où l'observation directe montre que de nombreux cormorans pêchent dans les marais mais vont dormir sur les îlots maritimes, alors que d'autres restent s'alimenter en milieu marin. Cette non-différenciation explique sans doute en partie que les reprises de *sinensis* soient concentrées sur les côtes de Vendée. C'est aussi le cas du Golfe du Morbihan (dont l'entrée et la partie centrale s'apparentent à la côte rocheuse littorale (5 m de profondeur et très fort courant), alors que les bordures s'apparentent aux vasières estuariennes découvertes à marée basse (des marais et bassins bordent aussi ce golfe). Il n'a pas été possible de différencier les reprises entre ces différents milieux, considérés globalement comme marins.

Ces différents points contribuent indiscutablement à augmenter artificiellement la proportion calculée des reprises « côtières » de *sinensis*, et réduisent d'autant l'écart réel existant entre *carbo* et *sinensis*.

Enfin, la disproportion entre les reprises de *carbo* et de *sinensis* dans la région concernée (cf. *supra*), entraîne une sur-représentation cartographique (Fig. 5 et 6) du milieu côtier, notamment du Golfe du Morbihan, que l'observation directe permet de fortement nuancer.

Nécessité de corriger les résultats du baguage par les recensements d'hivernants. – De fortes populations d'hivernants existent en effet sur le cours de la Loire, constituant d'importants dortoirs arboricoles sur les îles de ce fleuve entre Moulins et Nantes, totalisant entre 770 et 1 080 individus (1). Les dortoirs situés entre Saumur et Nantes (Gennez, Le Fresnes/Loire, Houdon) ne représentent donc que l'extrémité ouest de la population ligérienne hivernante, dont les anciennes reprises d'origine hollandaise (2), les quelques reprises d'origine balte et l'absence de reprise d'origine britannique au-delà d'Ingrandes prouvent qu'il s'agit essentiellement de *sinensis*. Cette apparition massive des cormorans hivernant sur la Loire est récente : le premier dortoir est apparu en Touraine en 1967, puis tout au long du fleuve à la faveur des créations de réserves de chasse (Tardiveau, comm.pers.). L'augmentation brutale des effectifs n'est cependant intervenue qu'il y a trois ans environ, avec un record en 1981-82. La situation démographique resplendissante des *sinensis* hollandais (750 c. en 1964 selon Coomans de Ruyter 1966, 3 400 c. en 1979 selon Osieck et Morzer Bruyns 1980, soit une croissance moyenne de 11 % chaque année pendant 15 ans) correspond exactement à l'apparition massive et au taux de croissance annuelle moyen des effectifs de dortoirs hivernaux sur ce fleuve, de même qu'en de nombreux autres points de France continentale et méditerranéenne. Cette similitude de croissance (Fig. 7) concerne aussi la population nicheuse danoise (600 c. en 1970 selon Cramp et Simmons 1977, 1 800 c. en 1979 selon Osieck et Morzer Bruyns 1980, soit 13 % d'augmentation par an en 9 ans), mais contraste très fortement avec la stabi-

(1) 50-100 en Allier et 25-120 en Nièvre (Marion, 1979), 120 en Loiret et 43 en Loir-et-Cher (Musclét, 1982), 250 en Indre-et-Loire (Tardiveau, comm.pers.), 80 à 246 en Maine-et-Loire, peut-être 200 en Loire-Atlantique (présent travail).

(2) Les grands cormorans ne sont plus bagués depuis les années 1930 en Hollande.

lité des *carbo* britanniques et irlandais depuis le début du XX^e siècle (Cramp et al., 1974).

Une croissance spectaculaire des effectifs d'hivernants s'observe également depuis peu sur certains sites côtiers. Par exemple, l'effectif des dortoirs de notre zone de référence (Bretagne) a doublé depuis 1974, passant de 870 ind. à 1 800 ind.. Mais cette augmentation semble ne concerner que les estuaires (Rance = augmentation de 110 %, Rivière d'Étel = 800 % environ, fond du Golfe du Morbihan = 100 %, estuaire de la Vilaine et Traict du Croisic = 118 %), et apparemment pas les côtes rocheuses à notre connaissance. Ce parallélisme de croissance entre milieu côtier et continental (Fig. 7), les sites côtiers concernées (communs aux deux populations hivernantes *carbo* et *sinensis*) et l'absence d'une progression similaire dans le nombre de reprises de bagues britanniques semblent indiquer qu'il s'agirait là aussi d'oiseaux

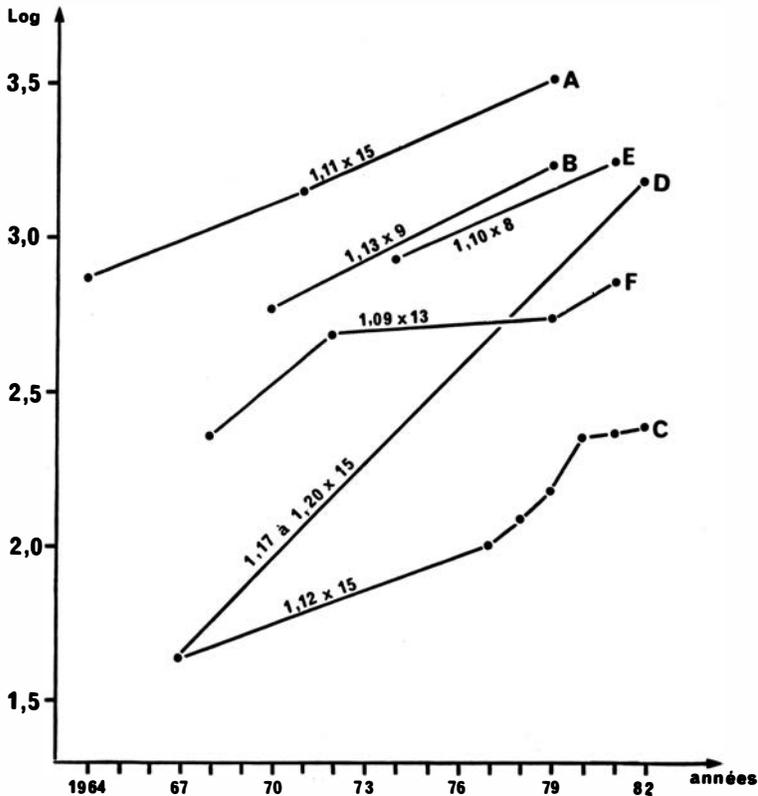


FIGURE 7 : Comparaison des taux annuels moyens de croissance (λ , indiqués sur les courbes) des effectifs reproducteurs (couples) des Pays-Bas (A) et du Danemark (B) avec ceux des effectifs de grands cormorans (individus) hivernant en Indre-et-Loire (C), sur l'ensemble de la Loire et à Grand-Lieu (D) et sur les sites côtiers bretons (E). F représente la croissance de la population nicheuse côtière française, dont les oiseaux restent marins en hivernage et ne semblent pas fréquenter le Bretagne (cf. texte). Toutes ces droites ont une pente très semblable, excepté celle de la Loire deux fois plus élevée, et contrastent fortement avec la stabilité de la population britannique. Le nombre d'années de référence est indiqué pour chacune des populations.

d'origine hollandaise et secondairement balte. La majorité des grands cormorans hivernant actuellement en Bretagne méridionale, et d'une manière plus générale en France intérieure et littorale, seraient donc d'origine *sinensis* et non *carbo*. La reprise souhaitable du baguage en Hollande devrait permettre de vérifier cette hypothèse. Quoiqu'il en soit, ces chiffres (Fig. 8) montrent que les cormorans hivernant en eau douce dans notre région de référence (450 à 900 ind. entre Saumur et Grand-Lieu) représentent au moins la moitié du chiffre connu d'hivernants sur les côtes et îles du Morbihan et de Loire-Atlantique (940 à 1 600 ind.) (1) et non le contraire, comme la disproportion des reprises de bagues entre les deux milieux peut en donner l'impression trompeuse (Fig. 5 et 6).

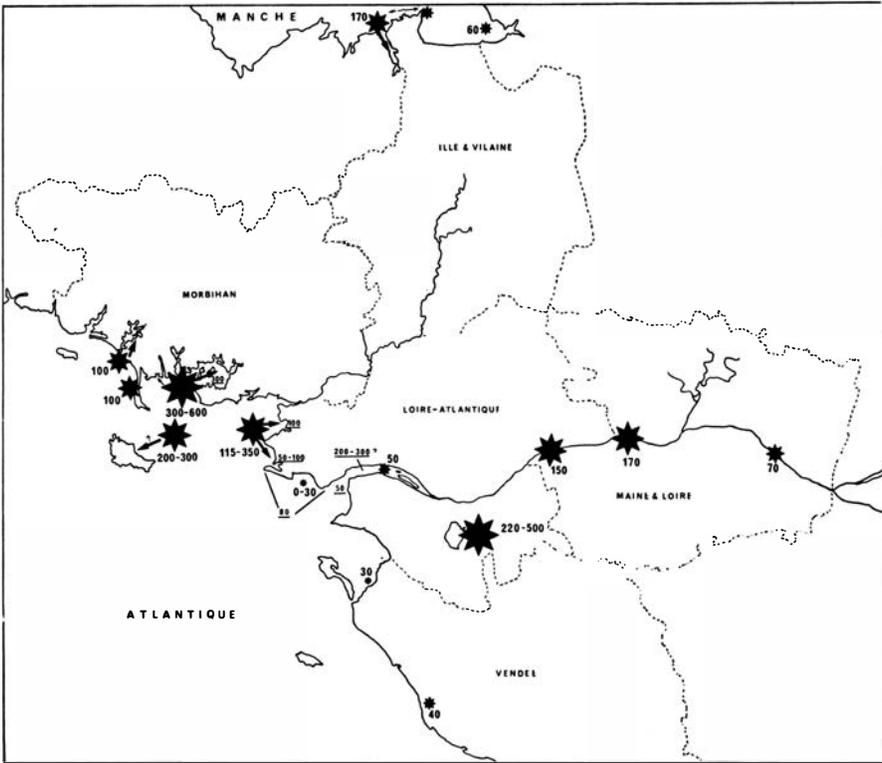


FIGURE 8 : Carte de répartition des grands cormorans hivernant dans les départements limitrophes du lac de Grand-Lieu. Étoiles = dortoirs (chiffres gras) ; flèches = lieux d'alimentation ; chiffres soulignés = effectifs sur ces derniers.

Source des données : Centrale Ar Vran (effectifs inférieurs des dortoirs de Dumet et Méaban, effectifs de Houat et ceux des lieux d'alimentation sauf l'estuaire de Loire (Douaud, 1954) ; Pasquet-C.R.B.P.O. (dortoirs de Teviec-Quiberon et Roëlan-Etel, et chiffres supérieurs de ceux de Dumet et Méaban) ; Schricke et Bourgaut, 1982 (estuaire Rance) ; Schricke (comm.pers. : Mont-St-Michel) ; autres données : Marion, 1979 et présent travail.

(1) Le rapport de ces deux effectifs maritime et continental n'a évidemment de valeur que pour la région témoin, correspondant à la zone essentielle des reprises de bagues des *carbo* en dehors de la Grande-Bretagne et de l'Irlande.

L'examen de la situation dans d'autres régions françaises confirme l'utilisation préférentielle des eaux continentales dulçaquicoles ou saumâtres. La Camargue et la Corse, par exemple, présentent comme en Bretagne une juxtaposition des deux types de milieu (eaux marines et « continentales ») permettant aux choix écologique de s'exercer : en Camargue, les 4 000 grands cormorans hivernants (Pasquet-CRBPO, comm.pers.) ne fréquentent pas la mer ; il en est de même en Corse, malgré la faible profondeur de nombreux sites marins sur la côte orientale (Thibault, comm.pers.). Tous ces hivernants sont des *sinensis* continentaux pour des raisons migratoires évidentes. Ces deux exemples caractéristiques ne présentent cependant pas l'intérêt comparatif de la Bretagne, seule zone importante d'hivernage commune des deux populations *carbo* et *sinensis*.

3 — Conclusion sur les aspects migratoire et écologique

Avant de conclure, précisons bien les termes du problème : les individus nés dans des colonies arboricoles continentales peuvent-ils se reproduire dans des colonies maritimes (ou inversement) ? Dans la négative, les « races écologiques » (cf. Mayr, 1974) qui en résultent sont-elles dues à l'histoire individuelle des sujets ou sont-elles génétiquement fixées ?

L'isolement génétique d'habitat ne peut être démontré « que parmi les populations qui présentent un chevauchement des aires de distribution, voire des biotopes de ces aires, puisque l'isolement reproductif n'est vraiment réalisable (donc démontrable) que dans ces cas-là » (Vuilleumier, 1976). Or les deux populations de grands cormorans sont allopatriques en période de reproduction et les transferts d'individus de l'une à l'autre n'existent pour ainsi dire pas. Par contre, elles deviennent sympatriques dans certaines régions d'hivernage, la plus importante étant l'ouest de la France. Les contraintes s'exerçant en hivernage ne sont évidemment pas comparables à celles de la reproduction, et une absence de différenciation dans le choix de l'habitat d'alimentation à cette époque n'est pas transposable à la période de nidification. Mais une différenciation qui se maintient en hivernage prend par contre une incontestable signification, surtout pour des migrateurs lointains. Or, nous venons de démontrer qu'en Bretagne méridionale le milieu dulçaquicole est largement délaissé par les cormorans hivernants nés sur les côtes britanniques, et totalement délaissé par ceux nés sur les côtes françaises, contrairement aux oiseaux d'origine continentale. Il y a donc une nette concordance entre le milieu de naissance et le préférendum d'habitat d'alimentation en hivernage. L'existence d'une telle contrainte en période de reproduction paraît donc pratiquement certaine : dans le cas extrême illustré par Grand-Lieu, il serait très étonnant que des individus nés en milieu marin et ayant donc appris à s'alimenter dans des eaux où l'on observe notamment l'une des plus grande amplitude de marée du globe (Mer d'Irlande et, surtout, Baie du Mont-St-Michel avec 16,1 m d'amplitude) puissent adopter un milieu aussi fondamentalement différent (pour des raisons d'efficacité alimentaire) que celui d'un marécage comblé de végétation flottante, surtout en période de reproduction où l'effort alimentaire des adultes est beaucoup plus astreignant qu'en hivernage. Ce lien montre que le milieu trophique, qui constitue la caractéristique majeure de la niche écologique d'une espèce, est le critère essentiel à envisager, et que l'on a donné dans le passé une trop grande importance au site-support de nid dans la différenciation *carbo-sinensis*.

Cependant, il ne faut pas perdre de vue les particularités qu'impliquent la stratégie de reproduction coloniale. Le regroupement de nombreux couples entraîne une vulnérabilité beaucoup plus grande face à la prédation (surtout humaine), et doit être compensée par un site plus inaccessible que pour une nidification isolée plus discrète. La présence préalable d'une colonie (c'est-à-dire l'association d'un type de milieu et d'oiseaux nicheurs) prend une valeur « d'indice de sécurité », donc de reproduction possible pour l'individu cherchant un site de nidification (cf. Lack, 1954 ; Marion, 1979b). Dans le cas d'une colonie naissante, les individus pionniers ne peuvent utiliser la présence de congénères nicheurs comme indice de sécurité (1), et les paramètres du milieu sont seuls utilisables. La présence d'autres espèces, traditionnellement associées dans des colonies mixtes (oiseaux marins, Ardéidés) peut alors renforcer considérablement ce choix. Dans ces conditions, on peut se demander si la présence à Grand-Lieu de très importantes colonies de hérons cendrés n'a pas joué un rôle important dans l'établissement de grands cormorans qui, en Hollande, présentent justement la particularité de s'associer couramment aux colonies de cette espèce. L'une des rares tentatives antérieures de reproduction continentale du Grand Cormoran en France (Ardennes) a d'ailleurs eu lieu dans une héronnière (cf. *infra*, Historique).

Ces divers éléments (niche alimentaire, support de nid, espèces associées) montrent le rôle considérable que peuvent jouer les « préférences psychologiques » (Klopfer, 1972) acquises en cours d'élevage (apprentissage social et, éventuellement, imprégnation, pour les sites de nidification et d'alimentation, expérience individuelle pour la capture de certaines proies dans un milieu particulier). Les conditions requises pour l'hypothèse minimale « c » (Introduction) se trouvent donc remplies (existence de deux « races écologiques » correspondant au milieu de naissance). Cependant, l'occurrence de l'hypothèse « b » (fixation génétique de ces écotypes) se trouve néanmoins posée. Bien que l'on ne sache encore « absolument rien des systèmes génétiques permettant à une espèce de s'ajuster aux exigences écologiques » (Mayr, 1974), il semble probable que seule la niche alimentaire puisse alors être éventuellement concernée (le site de nidification est jusqu'à présent considéré chez les oiseaux comme essentiellement adaptatif, cf. Selander, 1969 ; Dorst, 1974). Les variations écologiques observées, issues d'un isolement géographique préalable, peuvent correspondre aux processus différents ou complémentaires décrits par Mayr (1974) sous le nom de « polytypie géographique », « variations écotypiques » ou encore « polymorphisme écologique », ce dernier illustrant l'hypothèse de Ludwig selon laquelle les différentes morphes permettraient à l'espèce d'occuper de multiples « sous-niches » écologiques dans des milieux bien différenciés. Le cas du Grand Cormoran rappelle effectivement celui du Pétrel géant (*Macronectes giganteus*) qui possède deux races morphologiques ayant chacune des préférences écologiques différents se manifestant toute l'année dans le choix de l'habitat (Bourne & Warham, 1966). Ces éventuelles morphes se trouveraient alors aujourd'hui géographiquement séparées chez le Grand Cormoran, et non plus présentes dans une même population.

(1) La présence de congénères suffit chez certaines espèces à entraîner la nidification d'individus dans des biotopes radicalement différents de ceux de leur naissance (espèces à forte plasticité comme les Ardéidés par ex.).

C — ARGUMENTS PORTANT SUR L'HISTORIQUE ET LA DYNAMIQUE DU PEUPEMENT FRANÇAIS. LES CAS DE REPRODUCTION CONTINENTALE EN FRANCE.

L'extension d'une population d'oiseaux s'effectue par la conquête prioritaire des sites les plus favorables. L'occupation de milieux marginaux ou inhabituels se fait souvent par des individus exclus des premiers, pour des raisons hiérarchiques ou chronologiques, lorsque ceux-ci sont saturés (le Buffer-effect de Krebs et Davies, 1978). La connaissance de la dynamique des populations (capacité expansionniste, degré de saturation) et celle des sites potentiels d'accueil des surplus sont donc des éléments essentiels à toute discussion biogéographique. En France, les sites les plus favorables au Grand Cormoran demeurent incontestablement les falaises et îles littorales (au moins du point de vue sécurité). La colonisation d'un milieu très marginal comme Grand-Lieu pose donc le problème d'une saturation possible des sites côtiers déjà occupés, et sous-entend une valeur supérieure de Grand-Lieu par rapport aux sites côtiers encore délaissés. La Bretagne, bastion français des oiseaux marins et site essentiel d'hivernage des *carbo* franchissant la Manche, peut-elle ne pas convenir à la reproduction du Grand Cormoran et qu'en était-il réellement dans le passé ?

1 — Au XIX^e siècle

A la fin du XIX^e siècle, le Grand Cormoran était pratiquement menacé de disparition en France du fait des persécutions systématiques, et ne subsistait plus guère que sur les falaises du Pays de Caux, qui regroupaient en trois localités environ 60 couples (Bureau, in Mayaud, 1938).

Cependant, une deuxième colonie semble bien avoir existé dans le Finistère où deux pontes ont été prélevées sur un rocher de l'Aber Benoit avant 1897 (Lebeurier et Rapine, 1934). Monnat et Guermeur (1980) s'interrogent par contre sur le crédit à donner à Degland et Gerbe (1867), qui donnent le Grand Cormoran « nicheur sur presque toutes les côtes rocheuses et les îles de Bretagne », ainsi qu'à d'Abadie (1919), qui l'aurait souvent trouvé nicheur sur les côtes bretonnes, en particulier dans le Finistère. Henry et Monnat (1982) n'acceptent également qu'avec réserves l'opinion de Hesse et Le Borgne de Kermorvan (1838) qui donnent l'espèce nicheuse dans le Finistère. Sans mésestimer les erreurs d'identification avec le Cormoran Huppé (cf. Monnat, 1969), l'existence d'une population bretonne au début du XIX^e siècle n'est donc pas totalement exclue (1). Son absence ne fait par contre aucun doute à la fin de ce siècle, les recherches de L. Bureau ayant toujours été vaines.

L'*Inventaire des Oiseaux de France* (Mayaud, 1936) comporte également une interrogation sur l'ancienne présence de l'espèce près de Biarritz (Degland et Gerbe, 1867) sur laquelle l'auteur émet des doutes en 1938, de même que Henry et Monnat (1982) (pour les mêmes raisons qu'en Bretagne) (2).

(1) L'évolution accélérée depuis deux décennies de la répartition de cet oiseau sur les côtes françaises montre qu'il est parfaitement capable, à l'image de nombreuses espèces, de telles fluctuations brusques qui ont dû se produire dans le passé.

(2) Ces imprécisions sont inévitables et la période actuelle n'en est pas à l'abri : la synthèse de Cramp et Simmons (1977) par exemple ne mentionne à aucun moment l'Espagne, alors que Stokoe (1958) donne *sinensis* nicheur de « Hollande au nord de l'Espagne » et que Carrera et al. (1981) signalent *Ph. carbo* nicheur aux Iles Medas en Catalogne. De même, Yeatman (1976) mentionne l'espèce nicheuse en deux localités de Corse, information reprise par Cramp et Simmons (1977) puis Derenne (1979). L'absence de cet oiseau en Corse ne fait pourtant aucun doute depuis 1975 et les mentions précédentes sont des plus douteuses (Thibault et Guyot, 1981).

2 – Au XX^e siècle

L'expansion de 1930 – Au début du XX^e siècle, le Grand Cormoran ne niche plus de manière certaine qu'en Picardie.

Selon Olivier (1938), il se serait peut-être reproduit « avant 1914 et durant la guerre dans de vieux arbres des îles de la Seine », mais cette mention manque de preuves et peut n'avoir concerné que la fin d'occupation d'un dortoir hivernal.

Dans les années 1930, plusieurs nouvelles mentions de l'espèce ont lieu au large du Cotentin et en Bretagne. Selon Mayaud (1938), la reproduction aurait été signalée sur un îlot voisin de l'île anglo-normande d'Aurigny, à l'extrémité du Cotentin. La première nidification a d'ailleurs également lieu dans les îles voisines en 1933 (Jersey), puis en 1939 (Guernesey), et sans doute aussi dans ces années-là à Chausey (Braillon et Nicolau-Guillemet, 1977). Peu avant, Lebeurier constatait en 1932 la reproduction de 2 couples sur l'îlot de l'Aber Benoit, où avaient été signalées les fameuses pontes du Musée de Rouen mentionnées précédemment (Lebeurier et Rapine, 1934), sans qu'il soit possible d'avancer une continuité entre ces deux dates. Guérin (1939) fait-il allusion à ces oiseaux lorsqu'il parle, dans *l'Ornithologie du Bas-Poitou*, du Grand Cormoran, « nicheur breton voisin » ?

La récession des années 1940 – Hormis Jersey, Guernesey et peut-être Chausey, l'espèce disparaît ensuite à l'ouest du Cotentin, la nidification bretonne n'étant à nouveau prouvée réellement que quatre décennies plus tard. La population picarde se maintient seule.

Les chiffres de recensement, souvent partiels, n'excèdent jamais 80 couples (60-80 en 2 sites, Chabot 1929, idem pour 1 site en 1949, Labitte et al., 1950, recensements partiels de Terrasse et al. entre 1956 et 1966). En 1968, un recensement complet donne pour le Pays de Caux un total de 112 couples (Terrasse et al., 1969).

Entre temps, Guichard (1954) signale l'observation très insolite de la première nidification française continentale prouvée du Grand Cormoran : un couple (déterminé comme *sinensis*) tente de nicher sur un sapin près d'un lac de barrage dans le Morvan (Nièvre), mais il semble avoir été détruit par un garde-pêche. Peu avant, 1 ou 2 couples auraient niché dans la héronnière des Alleux (Ardennes) en 1950 (cf. Brosselin, 1974) ; le propriétaire des lieux confirme cette tentative de nidification, mais avoue ne plus se souvenir en 1982 si les oiseaux de 1950 ont réussi à nicher (Boisson, comm.pers.). Rappelons aussi qu'en 1937, un couple de cormorans hollandais aurait niché dans la Dombes (Berthet, 1938).

Le renouveau des années 1960 à nos jours – En 1959, Ferry (1960a) découvre une colonie de 14 couples installée à même le sol aux îles St-Marcouf, face à la Baie des Veys. La mise en réserve de ces îlots fait brusquement croître cette population : 40 c. en 1968 (Braillon in Terrasse et al., 1969), 217 en 1979 (Braillon, 1980) (cf. Tableau VII).

Le premier recensement de Chausey a lieu en 1959, Ferry (1960b) y découvrant 60 couples nicheurs. Cette colonie augmente d'une manière spectaculaire parallèlement à celle de St-Marcouf : 74 couples en 1961 (De Brichambault, 1963), 210 en 1975 (Derenne, 1979). Cette évolution contraste avec la faiblesse des effectifs des îles anglo-normandes (62 couples en 1969-1970, Sharrock, 1976).

Enfin, en 1970 la reproduction a de nouveau lieu en Bretagne, avec 3 couples sur l'Île des Landes, à quelques kilomètres de Chausey (Brien, 1970). Selon Monnat (1969, 1973), toutes les mentions bretonnes de l'espèce signalées depuis 1932, particulièrement aux Sept-Iles et au Cap Fréhel, sont en effet à rejeter pour preuves très insuffisantes ou erreur d'identification. Il admet cependant possible la nidification isolée sur Rouzic (Sept-Iles) entre 1926 et 1950. La colonie de l'Île des Landes croît régulièrement depuis 1970 (Tableau V) pour atteindre 53 couples en 1977 et brusquement 110 couples en 1978 (Ollivier et Schricke, 1980) et 167 à 180 en 1981 (Ollivier, comm.pers.).

En 1975, un second îlot (l'île Agot, située à 25 km à l'ouest) est colonisé avec 4-5 couples (Monnat et Guermeur, 1980), mais semble-t-il sans suite (Monnat, comm.pers.). Enfin, en 1980, une nouvelle colonie apparaît au Verdelet (Côtes-du-Nord) avec 2 couples (Monnat, comm.pers.) et 10 en 1981 (Henry et Monnat, 1982).

Tableau V

Évolution des effectifs des sites de reproduction du Grand cormoran en France depuis 1968. Les trois premiers sites d'implantation ont des effectifs désormais stabilisés (côte picarde au moins depuis 1968, Chausey depuis 1975, St-Marcouf depuis 1979) et l'Île des Landes semble arriver à saturation.

ANNÉES	Côte Picarde	St-Marcouf	Chausey	Île des Landes	Île Agot	Verdelet	Grand-Lieu	Total
1968	112a	40b	85a	0	0	0	0	237
1969		67c	130a	0	0	0	0	
1970				3d	0	0	0	
1971				6d	0	0	0	
1972				10-12d	0	0	0	
1973				18d	0	0	0	
1974		147e		25f	0	0	0	
1975			210e	38g	4-5g	0	0	
1976		120e		0	0	0	0	
1977				53d	0	0	0	
1978				113d	0	0	0	
1979	130h	217h	209h	90-100i	0	0	0	656-666
1980		205j		140-160k	0	2m	0	
1981				167-180k	0	10n	7	728-741

Références : a = Terrasse et al., 1969 ; b = Braillon in Terrasse et al., 1969 ;
 c = Braillon, 1969 ; d = Ollivier et Schricke, 1980 ; e = Derenne, 1979 ;
 f = Monnat, 1973 ; g = Monnat et Guerneur, 1980 ; h = Braillon, 1980 ;
 i = Marion, 1979 ; j = Henry, 1980 ; k = Ollivier comm. pers. ;
 m = Monnat, comm. pers. ; n = Henry et Monnat, 1982.

Nota : Yeatman (1976) signale par erreur 75 c. à l'Île des Landes en 1975 ; Ollivier et Schricke (1980) donnent par soucis de simplification l'estimation supérieure (100 c.) du recensement fait en 1979 sur cette île, de même que Henry et Monnat (1982) pour 1981 ; par contre, les 110 c. annoncés par Braillon (1980) pour 1980 sont sous-estimés.

Les indications récentes sur la possibilité de nidification dans d'autres sites français sont toutes à rejeter. Nous avons vu plus haut le cas de la Corse. Yeatman (1976) signale en outre que des nids en construction, non suivis de pontes, ont été signalés en Alsace-Lorraine durant cette même enquête. En fait, il s'agirait simplement d'aires artificielles destinées à susciter une éventuelle nidification des Balbuzards sur le réservoir Marne-Der, utilisés comme perchoirs par les cormorans ; de même, des nids artificiels ont été placés sur le cours du Rhin pour entraîner une nidification du Grand Cormoran (cf. Kempf, 1976), mais ces opérations n'ont été suivies d'aucune tentative à ce jour (une implantation à partir de cormorans éjointés est également tentée depuis quelques années sans plus de succès au Marquenterre, dans la Somme). Enfin, des transports de branches sont régulièrement observés dans le dortoir de Langeais (Indre-et-Loire) par des hivernants tardifs, mais aucun nid n'a été construit (Tardiveau, comm.pers.). Des parades suivies de la construction d'un nid ont aussi été observées dans une héronnière de la vallée du Rhône (Drôme) en 1981 (Choussy, comm.pers.). Signalons cependant que les immatures, parfois même dès leur première année, peuvent parader et construire des nids (observations inédites). Ces comportements permettent de douter des mentions de possibles nidifications continentales passées en France (cf. *supra*).

3 — *Le phénomène actuel de saturation des colonies existantes*

Un phénomène de saturation est donc incontestablement engagé. L'extension vers l'ouest, correspondant à une meilleure protection des colonies, a entraîné une très forte augmentation des effectifs, atteignant de 13 à 43 % par an pour certaines colonies, les plus fortes croissances étant celles des implantations les plus récentes (cf. Henry et Monnat, 1982). De telles croissances prouvent l'existence d'une importante immigration, vraisemblablement à partir des sites déjà saturés : peut-être la côte picarde depuis 1968, certainement Chausey depuis 1975, St-Marcouf depuis 1979, et peut-être l'Île des Landes actuellement (182 couples en 1982). Cependant, la population picarde initiale est curieusement beaucoup moins florissante que celle du Cotentin et des sites semblent encore sous-exploités ; cette population est de plus en plus menacée par l'industrialisation (Port d'Antifer, centrales nucléaires). Un déplacement de population s'ajoutant à l'extension vers l'ouest n'est pas à exclure.

La conquête des côtes bretonnes est donc prévisible dans les toutes prochaines années si la croissance démographique actuelle continue : moins de 80 couples en France vers 1930, 237 en 1968 (Terrasse et al., 1969), 300 à 330 en 1970 (Cruon et Vieilliard, 1975), 500 en 1974 (Tableau V)(1). La somme des recensements récents aboutit au total de 656 couples au moins en 1979. En 1981, les recensements moins étendus permettent d'atteindre le chiffre de 728 à 741 couples, soit une croissance annuelle moyenne de 9,4 % depuis 1968, contre 2,9 % entre 1930 et 1968 (2).

4 — *Le début de conquête des eaux continentales française est-il issu de la saturation des colonies côtières ?*

Cet historique du Grand Cormoran en France montre que :

- la population française a toujours été cantonnée au littoral marin ;
- l'extension géographique vers l'ouest a déjà existé dans le passé, au moins jusqu'au Finistère, malgré une densité de population beaucoup plus faible qu'actuellement. Les côtes du nord Finistère, mais aussi celles de l'ensemble de la Bretagne, peuvent donc vraisemblablement convenir à cette espèce ;
- Les tentatives de reproduction continentales sont pratiquement nulles, et ne concordent pas avec une saturation des sites côtiers (récession de 1940-1960). Leur localisation dans l'est de la France suggère d'ailleurs leur indépendance vis-à-vis de la population côtière. Par contre, les dates de ces apparitions correspondent aux limitations artificielles d'effectifs de la population hollandaise qui, forte de 4 000 couples en 6 colonies en 1940, fût brutalement ramenée à 1 200 couples en 3 colonies en 1955 (Cramp et Simmons, 1977) ;
- Les tentatives récentes d'implantation artificielle en France, qui risquent de compromettre l'intérêt biogéographique du peuplement français, n'ont fort heureusement pas encore pu agir sur le processus d'expansion naturelle observé.

Ces différents points confortent donc l'hypothèse de l'origine hollandaise (en tout cas étrangère) des grands cormorans implantés à Grand-Lieu.

(1) Le chiffre de 250 couples avancé par Yeatman (1976) est très sous-estimé.

(2) Selon Henry et Monnat (1982), la croissance annuelle moyenne aurait marqué une forte chute depuis 1973 : 16 à 21 % entre 1968 et 1973, 1 à 5 % entre 1973 et 1979. En fait, seuls les recensements partiels de 1974-1975 (Tableau V) permettent une estimation globale suffisamment précise, qui ne dépasse par 500 couples pour chacune des deux années, soit respectivement 11 à 13 % puis 5,6 % de croissance annuelle entre 1968-79 ou 81. La baisse de croissance est donc de 49 % depuis 1974 et non de 76 à 94 %.

III — CONCLUSION

Le débat suscité par la taxonomie du Grand Cormoran européen a, jusqu'à présent, été mal engagé. Les caractéristiques des deux sous-espèces *carbo* et *sinensis* n'ont pas été étayées de données toujours très précises. Cependant, la remise en cause de ces sous-espèces, tentée par Stokoe (1958), s'est appuyée sur des arguments (cline morphologique, sites de nidification) qui s'avèrent inadaptés au but fixé et, qui plus est, non prouvés. La chronologie des mues, et surtout le grand étalement des nidifications sur un site rendent illusoire toute évaluation ponctuelle des deux éventuels phénotypes dans les colonies, et à fortiori sur les sites d'hivernage lors de l'apparition du plumage sexuel. Les proportions de ces plumages avancées jusqu'ici, en Grande-Bretagne (15 % d'oiseaux d'aspect *sinensis*) et en France (14 %) notamment, donc l'hypothèse d'un cline européen d'ouest en est, sont fausses. Au contraire, au moins 53 % à 59 % des grands cormorans des côtes françaises prennent l'aspect *sinensis* à un court moment de leur cycle, mais les comptages ne peuvent en cerner qu'un petit nombre (inférieur à 25 %) à un instant donné. Les caractéristiques réelles d'un éventuel polymorphisme de plumage restent donc à préciser. La différence entre *carbo* et *sinensis* pourrait, si elle existe, plus concerner une durée de présence des plumes nuptiales blanches ornant la tête et le cou qu'une différence du nombre et de la taille des plumes.

La situation particulière de la Bretagne, où l'on rencontre les deux populations géographiques en hivernage (*carbo* britanniques, *sinensis* hollandais et baltes) et désormais les deux types d'habitats de nidification, permet de tester les préférences écologiques des deux populations en ce qui concerne la niche alimentaire en hivernage et en reproduction. L'origine des oiseaux implantés nouvellement à Grand-Lieu prend donc une signification théorique dépassant de très loin le caractère anecdotique de cette reproduction. L'examen des reprises de bagues montre que les cormorans restent en hivernage très largement fidèles au type d'habitat alimentaire (eau douce, eau salée) de leur naissance. Diverses considérations de dynamique de populations montrent de plus que les oiseaux nicheurs de Grand-Lieu, comme ceux hivernant en France continentale et, vraisemblablement, la majorité des cormorans hivernant dans les estuaires seraient d'origine hollandaise, voir balte, et non britannique. Les individus étrangers d'origine marine seraient donc très minoritaires en hivernage en France.

Actuellement, les populations continentales et marines sont en Europe largement allopatriques en période de reproduction et le flux génétique entre populations paraît être pratiquement nul. L'hypothèse d'un processus de spéciation, né de l'isolement géographique et amplifié par la suite par une spécialisation d'habitat alimentaire et de site de nidification issue de facteurs psychologiques (imprégnation, apprentissage) augmentant vraisemblablement les chances de survie de chaque individu (efficacité alimentaire supérieure pour un type de milieu et une catégorie de proies), se trouve donc posée. La délimitation de ces « races écologiques » pourrait ne pas correspondre exactement à celle des sous-espèces actuelles, cette dernière étant très imprécise (cas litigieux de la France, mais aussi de la Suède ou de la Sardaigne par exemple). Une nouvelle délimitation ne pourra éventuellement être proposée qu'après l'analyse électrophorétique des populations européennes, associée à la reprise du baguage effectué à grande échelle.

La colonisation du lac de Grand-Lieu laisse présager l'apparition prochaine d'une population nicheuse continentale française, historiquement, biogéographiquement et donc génétiquement indépendante de la population côtière actuelle, à condition que la protection de l'espèce en Hollande et en France, cause de cette spectaculaire progression, soit maintenue. Cependant, la première nidification a pu avoir lieu à Grand-Lieu dans la mesure où ce lac constitue certainement le milieu aquatique français le plus inaccessible à l'Homme, et la conquête d'autres sites (vallées de la Loire, du Rhin et du Rhône, lacs de Champagne) risque d'être plus difficile.

Si ces diverses hypothèses se vérifient, la confrontation géographique des deux populations jusqu'ici isolées en période de reproduction devrait permettre de mesurer l'efficacité de la barrière écologique représentée par l'habitat, et de vérifier son éventuelle fixation génétique. Une telle vérification dans des conditions naturelles de l'action possible des facteurs écologiques sur l'isolement génétique, dont on connaît la difficulté de mise en évidence dans le monde animal et plus particulièrement chez les oiseaux (cf. Mayr, 1974), pourrait être facilement menée dans les prochaines années par la technique simple du baguage.

SUMMARY

The taxonomic status of the French Cormorant population which lies on the borderline between the breeding range of the two races, *Phalacrocorax carbo carbo* whose nearest breeding site is in the British Isles and *Ph. c. sinensis* which breeds in the Netherlands, is still controversial. Observations of the plumage characteristics of breeding birds in Baie du Mont-Saint-Michel and consideration of the origin of seven breeding pairs at the Lac de Grand-Lieu (Département de Loire-Atlantique) in 1981 provide an opportunity to re-examine the matter. The results of our investigations can be summarized as follows :

- 1) The identification of the two races on the basis of differences in adult plumage was not possible. At the beginning of the breeding season in March 67 to 70 % of the cormorants observed at the Ile des Landes (Baie du Mont-Saint-Michel) had a *carbo* phenotype, 20 to 25 % a *sinensis* phenotype and 4 to 13 % were intermediates between the two. Moreover the white head and neck feathers did not last as long as the white thigh patches, and this may lead to confusion between the races during most of the breeding season. Indeed it is likely that the proportion of white headed birds (*sinensis*) in this breeding population was much higher (53 to 59 %) ; asynchronous breeding resulting in only 25 % of the population having a white headed plumage at any one moment. These observations indicate that if *carbo* and *sinensis* do have different plumage characteristics (and this still needs to be proved), the French situation can only be explained by one of the following alternative hypotheses : Either French cormorants are a mixture of *carbo* and *sinensis*, or the two phenotypes can only be distinguished by the duration of the white head and neck plumage (*sinensis* keeping the white head for a longer time than *carbo*).
- 2) Several facts suggest the possibility that the Grand-Lieu immigrants might come from the Netherlands and not from the British Isles or the nearby French coast. They would therefore belong to the race *sinensis*, and not to *carbo*.

First – The habitat provided by the Lac de Grand-Lieu closely resembles that of the Dutch cormorants. This is particularly true of the feeding habitat, a fresh water marsh covered with floating vegetation. Birds of the *carbo* race breed on cliffs along the shore and feed at sea.

Second – A clear inter-race habitat preference is demonstrated on both the breeding and wintering grounds. Thus although the five départements surrounding the Grand-Lieu lake are wintering grounds both for British *carbo* and Dutch, Danish, Swedish and East German *sinensis*, an analysis of the recoveries shows that 87 % of the *carbo* are found close to the sea shore and 54 % at least of the *sinensis* in inland fresh waters. Both races are present in estuaries. In contrast banding recoveries have shown that cormorants breeding on the French coast only winter close to the sea.

Third – Since 1967, large tree-roosts of wintering cormorants have been observed along the Loire River, from Nantes to Moulins, 1,000 to 1,500 birds being spread along 500 km of river. This influx of wintering cormorants in French inland waters corresponds to the marked increase of the Dutch and Danish breeding populations of *sinensis* which took place since 1964. In the meantime, the *carbo* population of Great Britain remained stable.

In conclusion we argue that the available data support the hypothesis of a difference in racial preference for a given habitat between *carbo* and *sinensis*. This does not forcibly imply a genetic determinism of such a habitat preference. The same result could well be achieved by a learned process, such as a traditional preference for the habitat where the adult birds have been born.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement les personnes citées dans le texte qui nous ont communiqué des renseignements inédits, ainsi que Jacques Blondel et Jean-Yves Monnat qui nous ont fait part de leurs suggestions lors de la lecture du premier manuscrit. Ce travail a été rendu possible par l'exploitation du fichier de bagues du C. R. B. P. O..

BIBLIOGRAPHIE

- BAUER, K.M. et GUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. (1966). — *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, I. *Gaviiformes-Phoenicopteriformes*. Frankfurt am Main. Akademische Verlagsgesellschaft, 481 p.
- BERTHET, G. (1938) — De quelques observations récentes en Dombes. *Alauda*, 10 : 327.
- BOSQUET, C., GENERMONT, J. et LAMOTTE, M. (1976). — *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*. I. *Mém. Soc. Zool. France*, 38 : 407 p.
- BOURNE, W.R.P. et WARHAM, J. (1966). — Geographical variation in the giant petrels of the genus *Macronectes*. *Ardea*, 54 : 45-67
- BRAILLON, B. (1969). — Les oiseaux marins nicheurs de Basse Normandie : dénombrements de 1969 et récapitulation des données antérieures. *Le Cormoran*, 1 : 42-64.
- BRAILLON, B. (1970). — Les oiseaux marins nicheurs de Basse Normandie : additif. *Le Cormoran*, 1 : 100-101.
- BRAILLON, B. (1980). — La réserve ornithologique des Iles Saint-Marcouf. *Penn ar Bed*, 12 : 227-229.

- BRAILLON, B. et NICOLAU-GUILLAUMET, P. (1977). — L'avifaune des Iles Chausey. *Penn ar Bed*, 11 : 30-40
- BRIEN, Y. (1970). — Statut actuel des oiseaux marins nicheurs en Bretagne, VIII. Mise au point en 1970 : visites récentes et état actuel des effectifs par localités. *Ar Vran*, 3 : 167-275.
- BROSSELIN, M. (1974). — *Hérons arboricoles de France*. Rapport SNPN.
- BRUN, E. (1976). — *Int. Symp. Seattle*, Washington 1975 : 289-301.
- CARRERA, E., NEBOT, M.R. et VILAGRASA, I.F.X. (1981). — Comentarís sobre els desplaçaments erratics de la població catalana de *Gavia argentata*. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 47 : 143-153.
- CHABOT, F. (1929). — Note sur la nidification du Grand Cormoran *Phalacrocorax c. carbo* (L.) sur les falaises de Mesnil-à-Caux, près Criel (S.-Inf.). *Oiseau et R.F.O.*, 10 : 421.
- COOMANS DE RUITER, L. (1966). — De Aalscholver, *Phalacrocorax carbo sinensis* (Schow et Nodder) als Broedvogel in Nederland, in vergelijking met andere westeuropese Landen. *Limosa*, 39 : 187-212.
- COULSON, J.C. et BRAZENDALE, M.G. (1968). — Movements of cormorants ringed in the British Isles and evidence of colony-specific dispersal. *Brit. Birds*, 61 : 1-21.
- CRAMP, S., BOURNE, W.R.P. et SAUNDERS, D. (1974). — *The Seabirds of Britain and Ireland*. London.
- CRAMP, S. et SIMMONS, K.E.L. (1977). — *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa : The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 1, Oxford University Press : 722 p.
- CRUON, R. et VIELLIARD, J. (1975) — Notes d'ornithologie française, XI. *Alauda*, 43 : 1-21.
- D'ABADIE, R. (1919). — Sur les Cormorans huppés de Belle-île-en-Mer. *Rev. française. Ornithol.*, 11 : 81-83.
- DE BRICHAMBAUT, J. (1963). — Observations aux îles Chausey. *Alauda*, 31 : 52-55.
- DEGLAND, C.D. et GERBE, Z. (1867). — *Ornithologie européenne*. Baillière, Paris.
- DEMENTIEV, G.P. et GLADKOW, N.A. (1951). — *Ptitsy Sovjetskogo Soyouza*. Moscou.
- DERENNE, Ph. (1979). — *Atlas des Réserves d'avifaune aquatique*. Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie, Paris : 276 p.
- DORST, J. (1974). — Le polymorphisme génétique chez les oiseaux. In TEISSIER, G. et LAMÔTTE, M. : *Le polymorphisme dans le règne animal*. *Mem. Soc. Zool. France*, 37 : 235-269.
- DOUAUD, J. (1954). — Notes sur les oiseaux de l'estuaire de la Loire. *Alauda*, 22 : 120-136.
- FERRY, C. (1960a) — Une visite aux Iles St-Marcouf (Manche). *Oiseaux de France*, 28 : 50-51.
- FERRY, C. (1960b) — Observations ornithologiques aux Iles Chausey (Manche). *Alauda*, 28 : 45-56.
- FORD, E.B. (1972) — *Génétique écologique*. Gauthier Villars, Paris, 448 p.
- GEROUDET, P. (1959). — *La Vie des Oiseaux. Les Palmipèdes*. Delachaux et Niestlé, 284 p.
- GREGORY, T.C. (1944). — Colony of tree-nesting cormorants in Kent. *Brit. Birds*, 41 : 185-186.
- GUERIN, G. (1939). — Ornithologie du Bas-Poitou. Les oiseaux dans la Vendée et quelques cantons limitrophes. *Oiseau et R.F.O.*, 9 : 530-563.
- GUICHARD, G. (1954). — Un cas de nidification dans le Morvan du Grand Cormoran (*Phalacrocorax carbo sinensis*). *Alauda*, 22 : 214.
- HACHLER, E. (1959). — Vom Nisten des Kormoranen (*Phalacrocorax carbo*) im Schlosspark von Lednice (Südmähren). *Sylvia*, 16 : 282-283.
- HENRY, J. (1980). — Bilan ornithologique des réserves de la SEPNEB en 1980. In : *SEPNEB : Annuaire des réserves 1980*, Brest.
- HENRY, J. et MONNAT, J.Y. (1982). — Oiseaux marins nicheurs de la façade atlantique française. Rapport de contrat S.E.P.N.B.-M.E.R. : 338 p.
- HESSE et LE BORGNE DE KERMORVAN (1938). — in SOUVESTRE, E. : *Le Finistère en 1836*. Brest : 153-163.
- KEMPE, Ch. (1976). — *Oiseaux d'Alsace*. Librairie Istra, Strasbourg et Paris : 230 p.

- KLOPFER, P.H. (1972). — *Habitats et territoires des animaux*. Gauthier Villars, Paris, 151 p.
- KORTLANDT, A. (1942). — Levensloop, Samenstelling en Structuur der Nederlandse Aalscholverbouwing. *Ardea*, 31 : 175-280.
- KREBS, J. et DAVIES, N.B. (1978). — *Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, 494 p., Blackwell.
- LABITTE, A., LANGUETIF, A. et DEBU, G. (1950). — La reproduction du Faucon pèlerin et autres oiseaux dans les falaises des côtes de la Manche en 1949. *Oiseau et R.F.O.*, 20 : 122-136.
- LACK, D. (1954). — *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford Clarendon, 343 p.
- LEBEURIER, É. et RAPINE, J. (1934). — Ornithologie de la Basse-Bretagne. *Oiseau et R.F.O.*, 4 : 425-475.
- LIPPENS, L. et WILLE, H. (1972). — *Atlas des oiseaux de Belgique et d'Europe occidentale*. Tielt.
- MARION, L. (1979a). — *Constitution d'un réseau français des milieux les plus remarquables pour la reproduction, la mue, la migration et l'hivernage des oiseaux migrateurs européens*. Rapport effectué pour la CEE dans le cadre de la Directive Européenne sur la Protection des Oiseaux Sauvages, 384 p.
- MARION, L. (1979b). — Stratégies d'utilisation du milieu des colonies de Hérons cendrés *Ardea cinerea* L. en Bretagne. Thèse Université de Rennes, 348 p.
- MARION, L. et MARION, P. (1976). — Contribution à l'étude écologique du lac de Grand-Lieu. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest-France*, Suppl. 1975 : 611 p.
- MARION, L. et MARION, P. (1983). — Le Grand Cormoran *Plalacrocorax carbo* nicheur au lac de Grand-Lieu : premier cas d'une reproduction continentale réussie en France. *Oiseau et R.F.O.*, sous presse.
- MAYAUD, N. (1936). — *Inventaire des Oiseaux de France*. Blot, Paris.
- MAYAUD, N. (1938). — Commentaires sur l'ornithologie française. *Alauda*, 10 : 332-350.
- MAYAUD, N. (1953). — Liste des Oiseaux de France. *Alauda*, 21 : 1-63.
- MAYR, E. (1969). — *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, New-York.
- MAYR, E. (1974). — *Populations, Espèces et Evolution*. Hermann, Paris : 496 p.
- MONNAT, J.Y. (1969). — Statut actuel des oiseaux marins nicheurs en Bretagne. VI : Haut Trégor et Goelo (de Trébeurden à Paimpol). *Ar Vran*, 2 : 1-24.
- MONNAT, J.Y. (1973). — Statut actuel des oiseaux marins nicheurs en Bretagne. X : Pélécianiformes. *Ar Vran*, 6 : 147-160.
- MONNAT, J.Y. et GUERMEUR, Y. (1980). — *Histoire et géographie des oiseaux nicheurs de Bretagne*. S.E.P.N.B., *Ar Vran*, et Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie, 240 p.
- MUSELET, D. (1982). — Dénombrement des oiseaux d'eau du 17.1.82. *Nat. Orléanais*, 35, 1^{er} suppl. : 6.
- NICHOLSON, E.M. (1929). — Report on the British Birds census of heronries 1928. *Brit. Birds*, 22 : 270-323, 334-372.
- OLIVIER, M.T. et SCHRICKE, V. (1980). — L'île des Landes. *Penn ar Bed*, 12, n° 100 : 233-238.
- OLLIVIER, G. (1938). — Les Oiseaux de la Haute-Normandie. *Oiseau et R.F.O.*, 8 : 159-218.
- OSIECK, E.R. et MORZER BRUYNS, M.F. (1980). — *Important Bird Areas in the European Community*. ICBP-EC Working Group report, CEE, 54 p.
- SCHRICKE, V. et BOURGAUT, Y. (1982). — Hivernage des oiseaux d'eau dans l'estuaire de la Rance (Bretagne-nord) durant les années 1971 à 1982. *La Sauvagine et sa Chasse*, n° 219 : 16-18.
- SCOTT, D.A. (1980). — *A Preliminary Inventory of Wetlands of International Importance for Waterfowl in West Europe and Northwest Africa*. IWRB Special publication n° 2, Slimbridge : 127 p.
- SELANDER, R.K. (1969). — The ecological aspects of the systematics of animals. In *Systematic Biology*, *Nat. Acad. Sci. Publ.* n° 1 692 : 213-247.
- SHARROCK, J.T.R. (1976). — *The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland*. B.T.O., 479 p.
- STOKOE, R. (1958). — The spring plumage of the cormoran. *Brit. Birds*, 51 : 165-179.

- TERRASSE, J.F., TERRASSE, M. et CHAPPUIS, C. (1969). — Essai de recensement de la population française du Grand Cormoran (*Phalacrocorax carbo*) en 1968 et 1969. *Oiseau et R.F.O.*, 39 : 252-260.
- THIBAUT, J.C. et GUYOT, I. (1981). — Répartition et effectifs des oiseaux de mer nicheurs en Corse. *Oiseau et R.F.O.*, 51 : 101-114.
- VUILLEUMIER, F. (1976). — La notion d'espèce en ornithologie, in BOQUET, C., GENERMONT, J. et LAMOTTE, M. : *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, I. *Mém. Soc. Zool. France*, 38 : 29-39.
- WITHERBY, H.F., JOURDAIN, F.C.R., TICEHURST, N.F. et TUCKER, B.W. (1947). — *The Handbook of British birds*, Vol. 4. London.
- YEATMAN, L. (1976). — *Atlas des Oiseaux nicheurs de France*. S.O.F., Paris, 282 p.