

LES MOUVEMENTS DES GRANDS CORMORANS *PHALACROCORAX CARBO* BAGUÉS DANS LA COLONIE DU FANEL, LAC DE NEUCHÂTEL

MICHEL ANTONIAZZA, FRÄNZI KORNER-NIEVERGELT & VERENA KELLER



P. Rapin

Les bagues de couleur permettent d'identifier les individus par observation. Le Fanel BE/NE, 26 mai 2010.

Depuis l'installation du Grand Cormoran au Fanel, la majorité des jeunes y ont été bagués. Les bagues de couleur, en particulier, ont fourni un grand nombre de données, qui permettent de dresser une première image de leurs mouvements vers leurs quartiers d'hiver.

Au cours des dernières décennies, les populations du Grand Cormoran ont connu une croissance vigoureuse en Europe. A l'augmentation des effectifs reproducteurs de la sous-espèce *Phalacrocorax carbo sinensis* dans le nord de l'Europe centrale a fait suite celle, non moins forte, des hivernants en Suisse au cours des années 1980 et jusqu'au milieu des années 1990, pour atteindre les 5000 à 6000 individus (SUTER 1989; SCHIFFERLI *et al.* 2005). Dans la foulée de l'extension de son aire de reproduction continentale, le Cormoran a fondé sa

première colonie helvétique en 2001; il niche depuis en nombre croissant dans notre pays (KELLER *et al.* 2012).

Comme les cormorans sont bagués en de nombreux endroits d'Europe, l'origine des hivernants et des migrateurs visitant la Suisse est bien documentée. Dans les grandes lignes, ils proviennent du nord de l'Europe centrale, en particulier des Pays-Bas et du Danemark (aperçu *in* MAUMARY *et al.* 2007; HOFER *et al.* 2010). Leur comportement migratoire est relativement bien connu: la majorité des déplace-



V. Keller

Jeune Grand Cormoran *Phalacrocorax carbo* bagué au Fanel NE/BE, portant un anneau coloré à code numérique. 13 juin 2007.

ments s'orientent vers le sud et le sud-ouest et couvre jusqu'à 3000 km (REYMOND & ZUCHUAT 1995; BREGNBALLE *et al.* 1997; FIEDLER 1999; RETTER 2000).

Les mouvements migratoires des cormorans sont moins bien connus dans la partie sud de leur aire de répartition. Passent-ils l'hiver sur place, avec les immigrants nordiques, ou partent-ils aussi? Ces questions reviennent sans cesse sur la table, lors des discussions liées à l'influence des oiseaux piscivores sur les peuplements de poissons et les conflits avec les milieux de la pêche. La connaissance de la phénologie et des déplacements migratoires peut contribuer à les alimenter de bases factuelles. C'est dans cette optique que nous avons initié un programme de baguage en couleur des cormorans de la colonie du Fanel NE/BE, la première à avoir été occupée. Nous en présentons les premiers résultats avec, en toile de fond, les questions de savoir si et quand les cormorans quittent leurs quartiers de reproduction du lac de Neuchâtel, où ils migrent et si leur comportement migratoire évolue avec l'âge.

Méthodes

La colonie de Grand Cormoran est établie sur les deux îles artificielles de la réserve ornithologique du Fanel NE/BE (46°59' N/7°02' E), dans le bas-lac de Neuchâtel. Les oiseaux se reproduisent au sol. Le baguage des jeunes a débuté dès les premières installations, en 2001. En période de reproduction, les contrôles sont hebdomadaires sur l'île neuchâteloise et le baguage de presque tous les jeunes y est assuré par des représentants de *Nos Oiseaux*, Michel Antoniazza, Pascal Rapin et Bernard Monnier en particulier. Les visites sont un peu moins fréquentes sur l'île bernoise, sous la houlette de Paul Mosimann-Kampe et Jörg Hassler de l'Ala bernoise. Depuis 2006, une partie des jeunes cormorans de l'île neuchâteloise sont également munis d'une bague de couleur vert pâle (noire depuis 2010) portant un code numérique individuel. Jusqu'à fin 2009, 2664 oiseaux ont été bagués au nid (fig. 1), entre le 2 avril et le 13 août, la plupart (77 %) en juin; 924 d'entre eux ont été dotés d'une bague de couleur.

Les informations relatives aux cormorans nés au Fanel ont été prises en compte jusqu'au 31 août 2010, qu'il s'agisse de reprises d'oi-

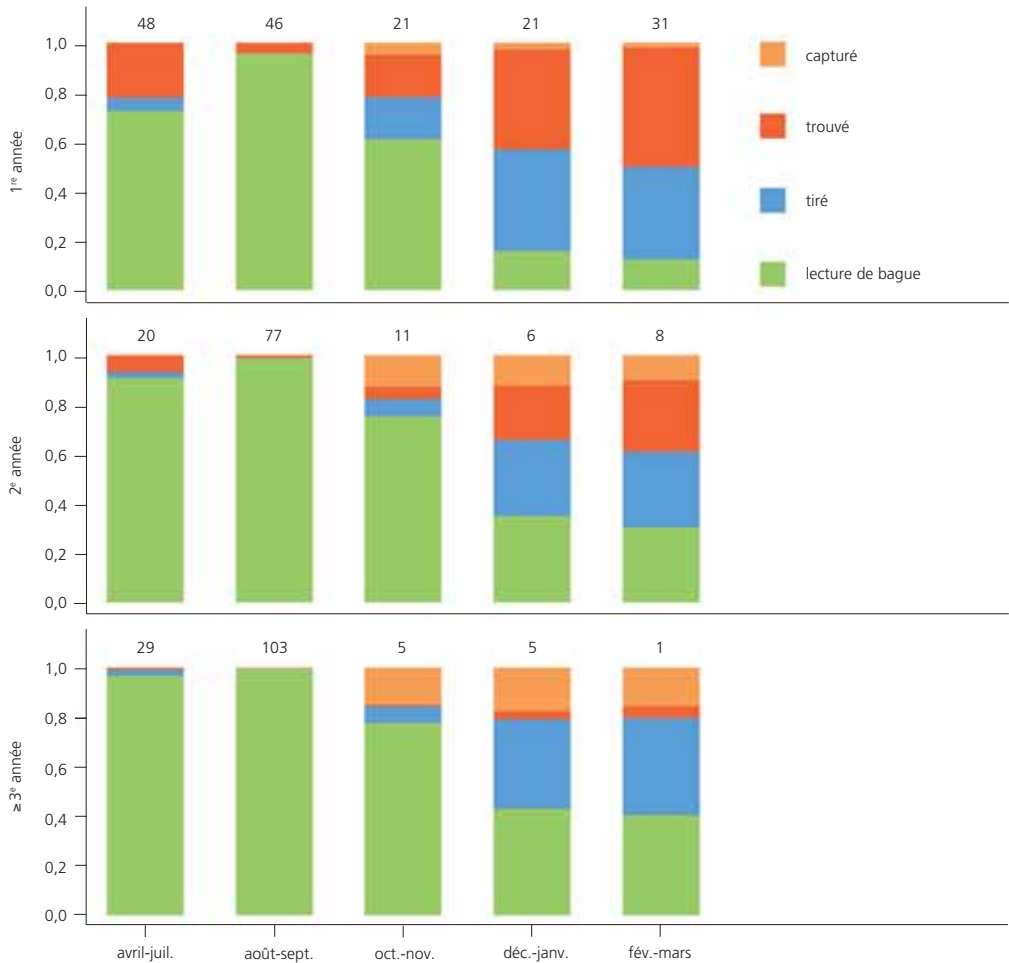


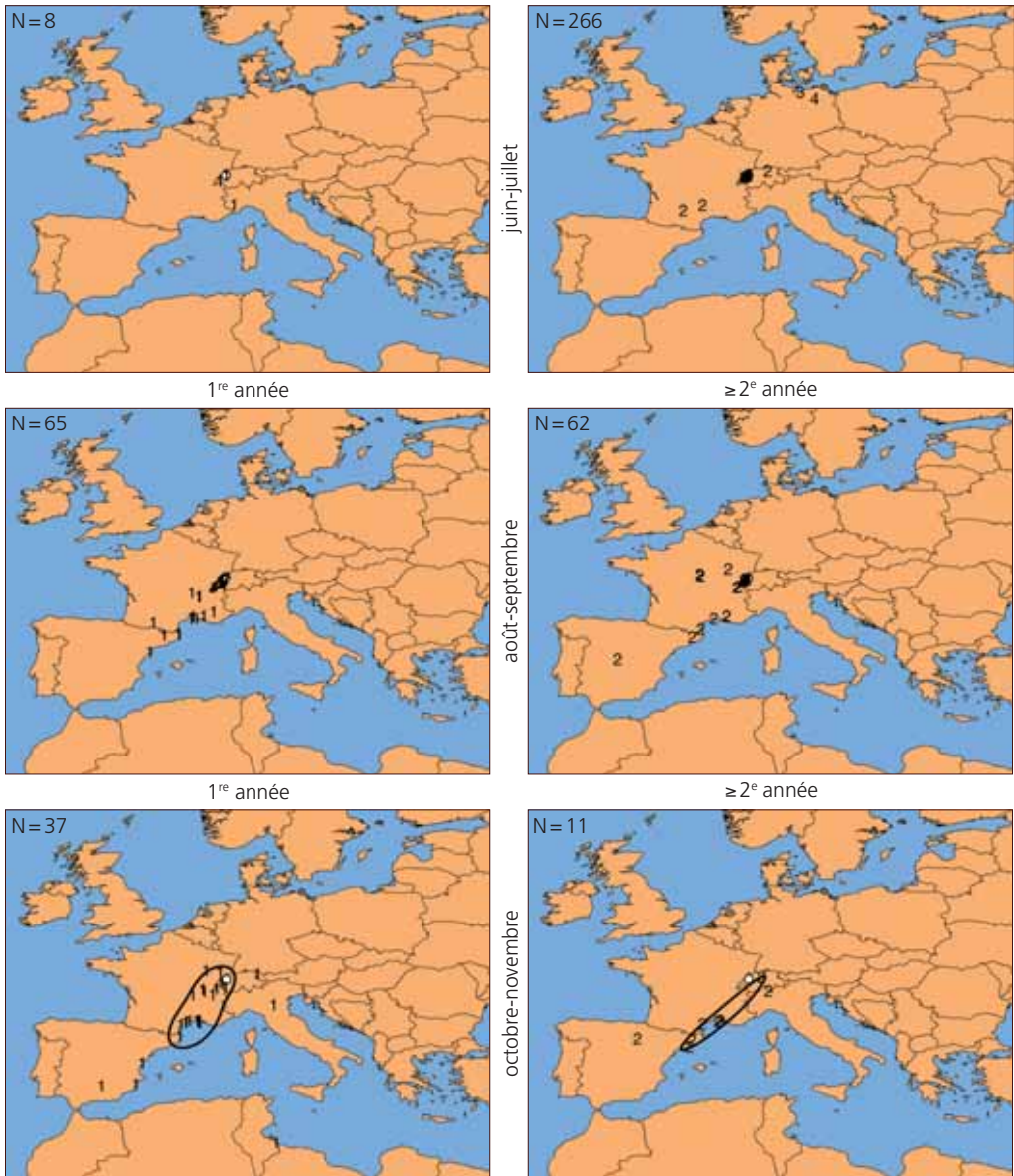
Fig. 1 – Variations des circonstances d'observation des Grands Cormorans *Phalacrocorax carbo* bagués au Fanel NE/BE, selon leur âge et la période de l'année. Les proportions ont été estimées par le modèle multinomial sur la base du nombre d'observations indiqué en tête des colonnes.

seaux morts ou de lectures de bagues. Dans la suite de cet article, nous réservons le terme de « reprise » aux oiseaux bagués retrouvés morts ; le terme de « observations » le remplace lorsqu'il réunit ces « reprises » et les lectures de bagues. Nous avons considéré les oiseaux comme étant de première année, de leur envol au 31 mai de l'année suivante, de deuxième année du 1^{er} juin suivant au 31 mai de l'année suivante, et ainsi de suite. Les individus de 3^e année et plus ont été regroupés en une seule catégorie. La relation entre les conditions de découverte et les saisons d'une part, l'âge d'autre part, est représentée par un modèle multinomial. En

outre, afin d'éviter des pseudo-répliques, une seule donnée a été prise en compte aléatoirement parmi celles concernant un même individu lorsqu'il a été identifié plusieurs fois. Les influences respectives de l'âge et de la saison sur la composition des circonstances d'observations ont été vérifiées à l'aide des « Likelihood ratio tests » (LRT ; McCULLOUGH & NELDER 1989).

Deux classes d'âges ont été distinguées dans les diagrammes de répartition saisonniers : les oiseaux dans leur première année et les plus âgés. Une distinction plus fine n'a pas été possible par manque de données. Les

Fig. 2 – Localisation des observations de Grands Cormorans *Phalacrocorax carbo* au cours de l'année (données brutes), selon l'âge des oiseaux (les chiffres reportés sur la carte désignent l'âge). Les zones délimitées comprennent 80 % des données. Point blanc: réserve du Fanel NE/BE, lieu du baguage.



observations ont été reportées sur cartes (fig. 2). Ces dernières sont susceptibles d'offrir une image faussée de la distribution et de la phénologie, en raison des probabilités de détection inégales selon la région et la saison. Pour prendre en compte ces inégalités, les données ont été traitées à l'aide d'un modèle de capture-recapture multi-état (ARNASON 1972). Seules les lectures de bagues des 924

individus marqués en couleur ont servi à cette analyse. Nous avons réparti les sites de lectures de bagues en trois secteurs (voir fig. 3): secteur nord (46°N et plus, secteur qui inclut toute la Suisse), secteur médian (entre 42°N et 46°N, secteur qui inclut le sud de la France et les Pyrénées) et secteur sud (au sud du 42°N, qui inclut l'Espagne et l'Afrique du Nord). L'année a été divisée en quatre périodes: reproduc-



1^{re} année



≥ 2^e année



1^{re} année



≥ 2^e année



avril-mai



tion (mars-juillet), période post-nuptiale (août-septembre), automne (octobre-novembre) et hiver (décembre-février). Le modèle comprend les paramètres suivants :

- probabilité de survie entre ces périodes ;
- probabilité de déplacement d'un individu d'une période à l'autre entre les trois régions désignées ;
- probabilité de détection, qui traduit la

probabilité de lecture de bague d'un individu au sein d'une des trois régions.

Le modèle permet de distinguer des taux de survie et probabilités de déplacement selon les classes d'âge et les périodes. La probabilité de détection ne différant pas significativement entre les classes d'âge, nous avons adopté un modèle fondé sur des probabilités de lecture de bague équivalentes entre elles. La proba-

Tabl. 1 – Nombre de Grands Cormorans *Phalacrocorax carbo* bagués de 2001 à 2009 au Fanel NE/BE et d'observations jusqu'à fin août 2010.

	Bagues métalliques	Bagues métalliques et de couleur
Nombre d'individus bagués	1740	924
Nombre d'observations	76 (49 1 ^{re} année, 27 > 1an)	552 (152 1 ^{re} année, 400 > 1an)
Circonstances		
Mort	55	15
Capturé par bagueur	7	5
Bague lue	11	531
Trouvé blessé	1	1
Inconnu	2	0
Reprises et lectures de bagues		
Nombre d'individus	72	256 (dont 43 avec ≥ 4 observations)
Probabilité de détection	0,04	0,28

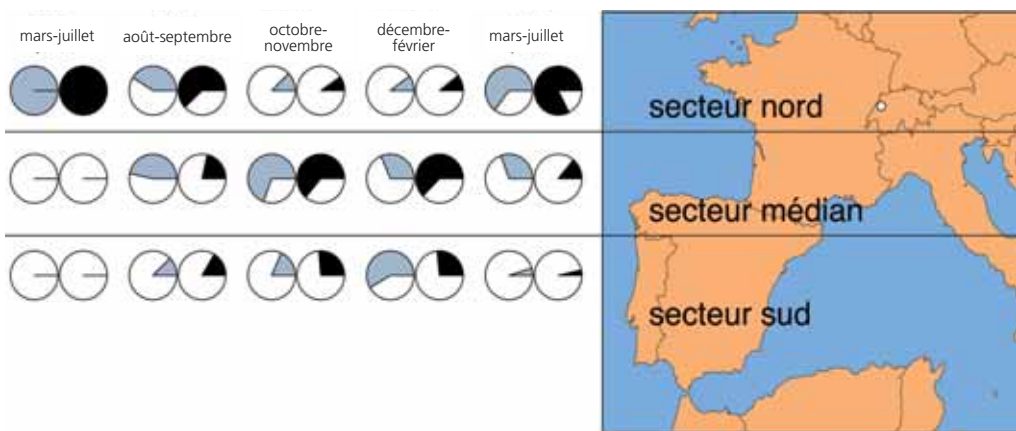


Fig. 3 – Proportions de Grands Cormorans *Phalacrocorax carbo* bagués au Fanel dans les trois secteurs définis en Europe et Afrique du Nord, d'une saison de reproduction à la suivante, corrigées par un modèle de capture-recapture multi-état qui tient compte des probabilités de détection. En gris : oiseaux de 1^{re} année ; en noir : de plus d'un an. Point blanc : réserve du Fanel NE/BE, lieu du baguage.

bilité de détection a cependant été évaluée en fonction de la région et de la période, afin de pouvoir estimer la distribution réelle des cormorans. L'adaptation des modèles a été réalisée à l'aide des méthodes bayésiennes du logiciel WinBUGS (LUNN *et al.* 2000).

Résultats

Circonstances et probabilité d'observation

De 628 observations concernant 328 individus, 552 se rapportent à des lectures de bagues (fig. 2). La pose de bagues de couleur a permis de multiplier par sept la probabilité de détec-

tion par rapport aux seules bagues en aluminium (tabl. 1). Deux cent une observations se rapportent à des oiseaux de 1^{re} année, 163 de 2^e, 129 de 3^e et 135 de 4^e et plus. Les « oiseaux trouvés morts » (55, dont 25 tirés) dominent largement chez les cormorans munis uniquement de bagues métalliques. Les circonstances d'observation varient au cours de l'année (LRT=110,1, ddl=12, $p < 0,001$) et selon les classes d'âge (LRT=28,4, ddl=6, $p < 0,001$), tandis que les changements temporels des circonstances d'observations ne diffèrent pas entre les classes d'âge (interaction période x classe d'âge, LRT=22,5, ddl=21, $p = 0,37$). Alors que les données en période de reproduction et en période postnuptiale concernent presque exclusivement des lectures de bagues

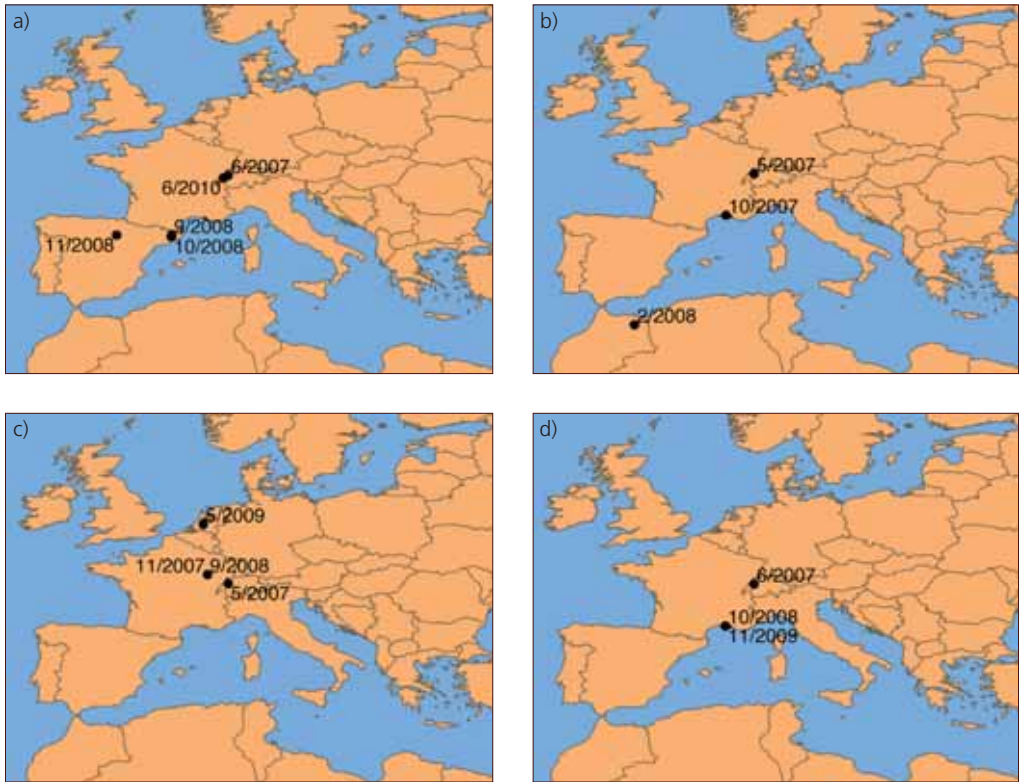


Fig. 4 – Exemples de déplacements individuels déduits de plusieurs lectures de bagues. a) HES 971324, né en 2007, montre des déplacements au sein d’un automne (2008); b) HES 971175 lors d’un automne et d’un hiver successifs; c) HES 971136 au cours de deux automnes consécutifs au nord-ouest du site d’origine et la 3^e année en mer du Nord durant la saison de reproduction (exode après avoir suivi une voie automnale inhabituelle ?); d) HES 971263 un exemple de fidélité à un quartier d’hiver: deux lectures de bagues au cours de deux fins d’automne successives.

pour les oiseaux de tous âges, celles de l’hiver proviennent en grande partie d’oiseaux tirés ou trouvés morts. La proportion d’oiseaux trouvés est inférieure pour les oiseaux de plus d’un an que pour ceux de 1^{re} année, quelle que soit la saison. Les oiseaux « capturés » l’ont été par un autre bagueur. Dans 11 cas, il s’agissait de Josef Hofer au lac de Sempach, dans un autre, d’un individu pris en France.

Migration et hivernage

Les jeunes cormorans quittent le lac de Neuchâtel dès début août. En août et en septembre, les observations proviennent en grande partie de Suisse, surtout du Léman,

mais aussi, déjà, d’Espagne dans quelques rares cas (fig. 2). Elles se décalent de plus en plus vers le sud-ouest avec l’avancement de l’automne. Finalement, elles font pratiquement défaut en Suisse durant l’hiver et se répartissent alors de la France à l’Afrique du Nord, en passant par l’Espagne. Le signalement le plus méridional provient du Maroc, au sud d’Agadir (9°40’W/30°05’N; 23.1.2009). Les données concernant des oiseaux plus âgés suivent le même schéma, bien que provenant plus souvent de l’intérieur des terres. Dès février, une translation s’opère nettement vers le nord. En période de reproduction, les deux groupes d’âge se retrouvent principalement sur le lac de Neuchâtel, même si quelques données tombent clairement plus au nord.



P. Rapin

Colonie de Grands Cormorans *Phalacrocorax carbo* sur les îles du Fanel NE/BE. 20 mai 2009.

Si la probabilité de détection ne varie pas entre les classes d'âge, elle montre de fortes différences régionales et saisonnières; elle est maximale dans le secteur nord en période de reproduction (0,11 par mois) et diminue vers le sud. Là, elle atteint encore 0,015 par mois en saison de nidification. En hiver, elle est généralement plus basse (seulement 0,02 dans le secteur nord et 0,002 dans le sud). Les probabilités de détection sont intermédiaires pour le secteur médian.

Le modèle de capture-recapture tient compte des disparités spatiales et temporelles au niveau des probabilités de détection pour estimer au mieux la distribution saisonnière des cormorans au sein des trois secteurs régionaux et pour avancer des estimations quantitatives sur leurs divers lieux de séjour. Ce modèle confirme l'image de mouvements migratoires (fig. 2): à partir d'août, plus des deux tiers des oiseaux de première année et un tiers des plus âgés ont quitté le secteur nord et se trouvent alors en dehors de la Suisse. La proportion de cormorans qui ont quitté le secteur nord dépasse les trois quarts entre décembre et février. Les oiseaux de première

année montrent un décalage très marqué vers le sud: trois quarts d'entre eux séjournent dans le secteur sud, donc entre le sud des Pyrénées et l'Afrique du Nord, alors que seul un quart des plus âgés migre aussi loin.

Nombre d'individus ont pu être suivis au cours de plusieurs années grâce à des lectures de bague répétées. Ils fournissent autant d'illustrations individuelles de ces déplacements au sein de l'aire d'hivernage (fig. 4a), de voies migratoires post-nuptiales (fig. 4b), d'une possible installation dans une région visitée l'année précédente (fig. 4c) ou de fidélité à un site d'hivernage (fig. 4d).

Discussion

En peu de temps, les bagues de couleur ont fourni bien plus d'informations que les seules bagues en aluminium, mais l'exploitation des résultats trouve ses limites en raison d'un échantillon de données encore relativement réduit. Il n'a ainsi pas été possible d'affiner la représentation géographique. L'intégration de la probabilité de détection dans les analyses

apporte toutefois un progrès sensible. BREGNBALLE *et al.* (1997) déjà, sur la base de lectures de bagues, avaient essayé d'éviter des erreurs d'interprétation dans l'estimation du nombre de jours d'observations en diverses régions. Dans notre cas, les modèles de capture-recapture multi-état montrent que les probabilités de détection diminuent nettement de la Suisse vers l'Afrique du Nord mais, sur la seule base des données brutes, l'importance des quartiers d'hiver méridionaux aurait été sous-estimée de beaucoup. Cette plus faible probabilité de détection est probablement consécutive à une pression d'observation moindre et à des conditions d'observation moins favorables en Méditerranée. La probabilité de détection élevée dans le secteur nord est fortement influencée par le fait que quelques observateurs sont très actifs autour du lac de Neuchâtel.

Les directions suivies par les migrateurs et les distances parcourues correspondent bien à celles des cormorans issus du nord de l'Europe centrale. Les oiseaux du Danemark et des Pays-Bas migrent aussi principalement vers le sud-ouest et le sud (VAN EERDEN & MUNSTERMAN 1995; BREGNBALLE *et al.* 1997), de même que ceux des Pays Baltes, comme l'ont montré les reprises et lectures de bagues en Estonie (LEOLA 2011). Les cormorans semblent former une sorte de migration « en chaîne », qui veut que les individus des populations nordiques passent l'hiver sur les sites de reproduction de colonies plus méridionales, tandis que les oiseaux de ces régions partent eux-mêmes plus au sud. Rapporté à la Suisse, ce constat signifie que la composition des effectifs de cormorans évolue tout au long de l'année selon leur origine : les reproducteurs helvétiques sont remplacés par des individus issus de colonies plus septentrionales dès l'arrière-automne et c'est dès février déjà, lorsque les nicheurs repartent vers le nord, que la proportion des reproducteurs suisses augmente à nouveau.

Une comparaison des mouvements migratoires avec d'autres populations de latitude comparable ne peut s'envisager qu'avec prudence. Des jeunes cormorans de la colonie du delta du Rhin, au lac de Constance, équipés de balises satellitaires, partent relativement vite, dès la fin de l'été, vers des destinations du sud ou du sud-ouest, et sont localisés sur

plusieurs lacs helvétiques, du Greifensee au Léman, mais aussi aux Bolle di Magadino, au sud des Alpes (W. Fiedler, non publié). Des reprises et lectures de bagues de cormorans tchèques délivrent pendant une autre image, puisqu'on les retrouve, en hiver, aussi bien dans le sud de l'Allemagne, en Suisse et en Italie du Nord, soit à l'ouest et au sud-ouest de leur zone de reproduction, que dans les Balkans, au sud-est (MUSIL *et al.* 1997; P. Musil, *in litt.*). Nous connaissons mal les mouvements des colonies les plus méridionales; la seule reprise d'un cormoran bagué dans le delta du Pô provient de la partie occidentale de l'Italie du Nord (SPINA & VOLPONI 2008).

Les observations de cormorans tchèques mettent aussi en évidence des déplacements (essentiellement d'immatures) vers des lieux situés plusieurs centaines de kilomètres au nord et au nord-ouest des colonies, particulièrement après la reproduction. Ce genre de cas est peu documenté dans notre échantillon : les lectures de bagues les plus septentrionales proviennent du Danemark et du nord de l'Allemagne. Elles concernent des oiseaux d'au moins un an et paraissent témoigner plutôt de comportements d'émigration vers d'autres colonies, bien que les preuves d'installation manquent encore (fig. 4c).

Les analyses montrent aussi que les oiseaux de première année migrent plus au sud que les plus âgés, constat conforme aux études portant sur des cormorans danois et hollandais (VAN EERDEN & MUNSTERMAN 1995; BREGNBALLE *et al.* 1997). Ces travaux ont toutefois mis en évidence des différences selon le sexe : les mâles adultes hivernent le plus proche possible de leurs colonies, tandis que les jeunes femelles parcourent les plus grandes distances. Les femelles, plus petites, atteignent plus rapidement les limites de leur résistance énergétique lorsque les conditions hivernales induisent une augmentation de l'effort de plongée en eaux froides.

Selon VAN EERDEN & MUNSTERMAN (1995), la profondeur des eaux joue aussi un rôle : dans les lacs de retenue profonds du centre de l'Espagne, la recherche des proies demande plus d'énergie que le laisseraient supposer les modèles pour pareille latitude. Cela pourrait expliquer la raréfaction des jeunes cormorans



V. Keller

La nidification au sol facilite le baguage des poussins de Grands Cormorans *Phalacrocorax carbo*. Fanel NE/BE, 13 juin 2007.

dans le centre de l'Espagne, constatée par VAN EERDEN & MUNSTERMAN (1995) et confirmée par nos résultats. Cependant, on pourrait aussi expliquer cette différence du fait que les jeunes pourraient utiliser la ligne de côte comme repère lors de leur migration.

Les déplacements en dehors de la période de reproduction occupent une place centrale dans nos travaux, dans la mesure où les données relatives aux oiseaux en âge de se reproduire sont encore trop lacunaires pour être précisément examinées. Le nombre croissant de lectures de bagues montre cependant que les jeunes nés au Fanel reviennent souvent s'y reproduire, tout comme dans la colonie de Champ-Pittet VD (haut-lac de Neuchâtel), distante de 35 km, où quelques jeunes nés au Fanel se sont établis. Aucun cormoran du Fanel n'a encore été vu dans une autre colonie suisse.

Les résultats de ce programme de baguage montrent que la majorité des cormorans de la colonie du Fanel, et probablement des autres colonies suisses, quittent la Suisse en automne pour hiverner plus au sud. Ils confirment que les cormorans nichant en Suisse appartiennent à un système continental et qu'ils entretiennent des contacts avec leurs congénères d'Europe

centrale. Ce fait doit être pris en considération dans les débats conflictuels liés à la pêche.

Remerciements – Nous remercions en premier lieu les collaborateurs au baguage, en particulier Pascal Rapin, Paul Mosimann-Kampe, Jörg Hassler, Jacques Jeanmonod, Bernard Monnier, Fabian Schneider et Christian Zbinden. L'Office fédéral de l'environnement soutient financièrement le baguage, tandis que les cantons de Berne et de Neuchâtel nous ont donné accès aux colonies. Un grand nombre de personnes nous ont transmis leurs observations d'oiseaux bagués, notamment Jean-Claude Muriset et Pascal Rapin au lac de Neuchâtel. Les observations ont été saisies par Elisabeth Wiprächtiger et Jacques Laesser de la Centrale suisse de baguage (Station ornithologique suisse). Jacques Laesser a aussi aidé à clarifier le texte par ses commentaires détaillés. Nous remercions également Lukas Jenni, Paul Mosimann-Kampe, Pascal Rapin, Hans Schmid et Niklaus Zbinden pour la relecture du manuscrit et Bertrand Posse pour la traduction en français.



Résumé – Les mouvements de Grands Cormorans *Phalacrocorax carbo* bagués dans la colonie du Fanel, lac de Neuchâtel. Depuis la première nidification suisse du Grand Cormoran au Fanel en 2001, la plupart des jeunes y ont été bagués chaque année. Depuis 2006, une partie des jeunes ont également été munis d'une bague colorée, pourvue d'un code numérique individuel. L'analyse porte sur un total de 628 reprises et lectures de bagues jusqu'au milieu de 2010 et provenant de 328 individus. Les résultats montrent que les cormorans quittent rapidement la région du lac de Neuchâtel après la nidification et hivernent principalement en France et en Espagne. Les oiseaux de première année semblent partir plus tôt et aller plus loin que les plus âgés, certains jusqu'en Afrique du Nord. Beaucoup d'oiseaux bagués semblent revenir à la colonie du Fanel pour nicher, mais quelques observations suggèrent que certains pourraient s'installer ailleurs.

Zusammenfassung – Die Zugbewegungen der in der Kolonie am Fanel, Neuenburgersee, beringten Kormorane *Phalacrocorax carbo*. Seit der ersten Schweizer Brut des Kormorans am Fanel im Jahr 2001, wurden in dieser rasch wachsenden Kolonie jedes Jahr die meisten Jungvögel beringt. Seit 2006 erhielt ein Teil der Jungen zusätzlich einen individuellen Farbring. Die Arbeit präsentiert Analysen mit Multi-state Fang-Wiederfangmodellen von insgesamt 628 Fundmeldungen von 328 Individuen bis im

Sommer 2010. Die Resultate zeigen, dass die Kormorane nach der Brutzeit die Region des Neuenburgersees rasch verlassen und hauptsächlich in Frankreich und Spanien überwintern. Vögel im ersten Lebensjahr scheinen früher wegzuziehen und weiter entfernte Überwinterungsgebiete aufzusuchen als ältere Individuen, einige bis nach Nordafrika. Viele Kormorane scheinen zum Brüten an den Fanel zurückzukehren, aber einzelne Fundmeldungen lassen Ansiedlungen an anderen Orten vermuten.

Summary – Migration of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* ringed at the Fanel colony on lake Neuchâtel, Switzerland. Since the first breeding records of Great Cormorants at the Fanel in 2001, most of the chicks in this rapidly growing colony have been ringed. Since 2006, part of the chicks received an additional colour ring with an individual code. This publication analyses recovery data of 628 and resightings of 328 individuals received until summer 2010, using multi-state capture-recapture models. The results show that Cormorants leave the lake Neuchâtel region rapidly after the breeding season and winter mostly in France and Spain. First-year birds seem to leave earlier and migrate further than older individuals, some wintering as far south as North Africa. Many Cormorants seem to return to the Fanel for breeding but some observations indicate dispersal to other areas.

Bibliographie

- ARNASON, A. N. (1972): Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subject to migration and death. *Researches on Population Ecology* 13: 97-113.
- BREGNBALLE, T., M. FREDERIKSEN & J. GREGERSEN (1997): Seasonal distribution and timing of migration of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* breeding in Denmark. *Bird Study* 44: 257-276.
- FIEDLER, W. (1999): Kormorane *Phalacrocorax carbo* als Durchzügler und Wintergäste in Süddeutschland und Österreich – eine Ringfundanalyse 1986-1999. *Ornithol. Beob.* 96: 183-192.
- HOFER, J., P. KORNER-NIEVERGELT & F. KORNER-NIEVERGELT (2010): *Auftreten und Herkunft der Wasservögel am Sempachersee*. Ornithol. Beob. Beiheft 11.
- KELLER, V., M. ANTONIAZZA, P. MOSIMANN-KAMPE & P. RAPIN (2012): Dix ans de reproduction du Grand Cormoran *Phalacrocorax carbo* en Suisse (2001-2010). *Nos Oiseaux* 59: 3-10.
- LEOLA, M. (2011): The geographical analysis of recoveries of cormorants of Estonian origin. *Hirundo* 24: 54-60 (en estonien, avec résumé anglais).
- LUNN, D. J., A. THOMAS, N. BEST & D. SPIEGELHALTER (2000): WinBUGS – A Bayesian modelling framework: concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing* 10: 325-337.

- MAUMARY, L., L. VALLOTTON & P. KNAUS (2007): *Les oiseaux de Suisse*. Station ornithologique suisse et Nos Oiseaux, Sempach et Montmollin.
- McCULLOUGH, P. & J. A. NELDER (1989): *Generalized linear models*. London, Chapman and Hall.
- MUSIL, P., J. FORMÁNEK & J. SKOPEK (1997): Numbers and movements of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in the Czech Republic and Slovakia. *Suppl. Ric. Biol. Selvaggina* 26: 61-72.
- REITER, M. (2000): Herkunft und Zugverhalten des Kormorans *Phalacrocorax carbo sinensis* am Hochrhein und südlichen Oberrhein – eine Analyse von Farbringablesungen an überwinternden und durchziehenden Vögeln. *Naturschutz südl. Oberrhein* 3: 1-11.
- REYMOND, A. & O. ZUCHUAT (1995): Axial migration routes in Cormorants *Phalacrocorax carbo* passing through or wintering in Switzerland. *Ardea* 83: 275-280.
- SCHIFFERLI, L., M. BURKHARDT & M. KESTENHOLZ (2005): Bestandsentwicklung des Kormorans *Phalacrocorax carbo* in der Schweiz 1967-2003. *Ornithol. Beob.* 102: 65-96.
- SPINA, F. & S. VOLPONI (2008): *Atlante della Migrazione degli Uccelli in Italia*. Vol. 1: *non-Passeriformi*. ISPRA - MATTIM, Roma.
- SUTER, W. (1989): Bestand und Verbreitung in der Schweiz überwinternder Kormorane *Phalacrocorax carbo*. *Ornithol. Beob.* 86: 25-52.
- VAN EERDEN, M. R. & M. J. MUNSTERMAN (1995): Sex and age dependent distribution in wintering Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in western Europe. *Ardea* 83: 285-297.

Michel ANTONIAZZA, Association de la Grande Cariçaie, Ch. de la Cariçaie 3, CH-1400 Cheseaux-Noréaz;
 courriel: m.antoniazza@grande-caricaie.ch

Fränzi KORNER-NIEVERGELT, Station ornithologique suisse, Seerose 1, CH-6204 Sempach;
 courriel: fraenzi.korner@vogelwarte.ch

Verena KELLER, Station ornithologique suisse, Seerose 1, CH-6204 Sempach;
 courriel: verena.keller@vogelwarte.ch

