

L'ACCESSION A LA REPRODUCTION
CHEZ LA MOUETTE TRIDACTYLE
(*Rissa tridactyla*)

Par Bernard CADIOU

0048

INTRODUCTION

Chez les oiseaux de mer, le délai entre le premier retour aux lieux de reproduction et le recrutement, c'est-à-dire la reproduction, s'étend souvent sur plusieurs années (NELSON 1988). Cette période, dite de prospection préreproductrice, est un phénomène très général chez ces espèces (NELSON 1988). Avant de s'établir, les individus visitent souvent plusieurs lieux de reproduction, qu'il s'agisse ou non de leur lieu de naissance (CHABRZYK & COULSON 1976, COULSON & THOMAS 1983, SERVENTY & CURRY 1984). L'âge de première reproduction est supérieur ou égal à deux ans (comme chez les autres espèces longévives ; les non longévives se reproduisant majoritairement dès leur première année), mais montre une grande variabilité, tant interspécifique qu'intraspécifique. Dans certains cas, les albatros par exemple, les individus ne se reproduisent pas avant quinze ans (JOUVENTIN & WEIMERSKIRCH 1984, PICKERING 1989).

En raison de leur colonialité (98 % des espèces) et de l'accessibilité des lieux de reproduction, les oiseaux de mer font l'objet de nombreux travaux scientifiques sur des sujets très diversifiés (WOOLLER *et al.* 1982). La reproduction différée et la présence des prospecteurs aux colonies en font un groupe favorable à l'examen des mécanismes impliqués dans le processus d'accession à la reproduction. Cependant, il n'existe que peu de données détaillées sur cet aspect particulier de leur biologie (HARRINGTON 1974, AINLEY 1978, JOUVENTIN & WEIMERSKIRCH 1984, DANCHIN 1988, PORTER 1988, 1990, PICKERING 1989, DANCHIN *et al.* 1991). De telles études sont en effet conditionnées par la nécessité du marquage individuel d'un grand nombre d'oiseaux, et du suivi à long terme des colonies.

La reproduction de Mouettes tridactyles dans cinq colonies voisines du Cap Sizun (Finistère Sud), le suivi intensif dont elles font l'objet depuis de nombreuses années, et les conditions d'observations très favorables associées aux caractéristiques biologiques de l'espèce, contribuent à faire de ces colonies un terrain d'investigation très propice pour l'étude des processus de recrutement. Ce travail y a donc été mené de 1990 à 1993 dans le cadre d'une thèse en biologie des populations (CADIOU 1993).

Le but était de mettre en évidence, en étudiant l'activité des prospecteurs, deux principaux groupes de mécanismes comportementaux, impliqués d'une part dans le processus d'accession à la reproduction (aspect temporel de l'évolution comportementale), et d'autre part dans la sélection de l'habitat par les reproducteurs potentiels (aspect spatial). Cette sélection s'effectue à différentes échelles géographiques, avec le choix d'une colonie, d'une falaise, puis d'un site de reproduction. Elle est susceptible d'avoir un effet démographique non négligeable, puisque chez la Mouette tridactyle seulement 36% des premiers reproducteurs s'établissent dans leur colonie de naissance (COULSON & NEVE 1992).

1 - METHODES ET DEFINITIONS

Les cinq colonies d'étude, voisines de quelques kilomètres (quatre dans la réserve de Goulien et l'autre à la Pointe du Raz), sont suivies annuellement, et une cartographie détaillée des différentes falaises de reproduction de chacune des colonies (42 falaises au total) permet la localisation précise des nids et des oiseaux bagués. Un programme de marquage a débuté en 1979, et plus de 6500 oiseaux (majoritairement des poussins mais également des adultes reproducteurs) ont été munis d'un code individuel de quatre bagues colorées. Le suivi régulier de janvier à août (des premières arrivées à la désertion des colonies) permet de recueillir des informations sur le nombre de couples reproducteurs, ainsi que sur le déroulement de la reproduction sur les différents nids et pour les individus marqués (date de construction, de ponte, d'éclosion et d'envol, volume de ponte, taille de la nichée, production : nombre de jeunes à l'envol). Lors des contrôles d'oiseaux bagués (reproducteurs ou non), la date, le site précis d'observation et des informations comportementales détaillées sont notés (grâce à plus de 100 codes comportementaux), permettant entre autres la détermination du sexe des individus (inconnu au moment du baguage).

Les oiseaux sont considérés comme reproducteurs à partir du moment où ils ont construit un nid élaboré, plate-forme composée de divers matériaux (herbes, algues, terre...), dans laquelle une coupe nette est creusée. Cette construction d'un nid élaboré conduit au recrutement des individus (recrues) dans la population, et le nid élaboré est l'unité de recensement des couples reproducteurs, qu'il y ait ou non ponte ultérieure. L'année de son premier recrutement, un individu est qualifié de premier reproducteur. Dans le cas des Mouettes tridactyles du Cap Sizun, la première reproduction intervient au plus tôt à l'âge de deux ans (mais cela reste exceptionnel), en moyenne à l'âge de quatre ans, et au plus tard à sept ans (CADIOU 1993). Le terme adulte désigne tout individu qui s'est reproduit au moins une fois, et si par la suite il ne niche pas une année donnée, il est qualifié d'adulte sabbatique. Par opposition le terme préreproducteur désigne tout individu qui ne s'est encore jamais reproduit, quel que soit son âge, et qu'il soit ou non sexuellement mature.

Les données recueillies chaque année permettent de connaître l'histoire des individus et donc de leur attribuer un statut social pour l'année en cours : reproducteurs avec succès s'ils ont élevé des poussins jusqu'à l'envol (nids productifs), reproducteurs en échec s'ils ont au moins construit un nid mais ont échoué ensuite, adultes sabbatiques, ou préreproducteurs.

Le terme prospecteur désigne tous les préreproducteurs, ainsi que les adultes sabbatiques et les reproducteurs en échec, c'est-à-dire tous les individus potentiellement à la recherche d'un futur site de reproduction. Les reproducteurs en échec montrent en effet une forte tendance à changer de site, voire de colonie l'année suivante, contrairement aux reproducteurs avec succès (DANCHIN & MONNAT 1992, DANCHIN *et al.* 1993).

L'étude du comportement des individus a conduit à mettre en évidence un comportement particulier, le squatterisme (DANCHIN 1987a, 1988, MONNAT *et al.* 1990, DANCHIN *et al.* 1991). Les squatters sont des oiseaux qui occupent un nid qu'ils n'ont pas construit, après la date d'élaboration de celui-ci ; les reproducteurs l'ayant construit étant les propriétaires. Les squatters sur poussins sont observés sur des nids contenant des poussins non gardés, mais également sur des nids vides, et les squatters sur nids sur des nids vides, c'est-à-dire après un échec ou après l'envol des jeunes. En plus des nids de l'année, les deux catégories de squatters fréquentent régulièrement des sites non-construits. Les squatters sur poussins ne participent pas à l'élevage des jeunes, et se font systématiquement chasser lors des retours réguliers des parents. Les poussins adoptent généralement une posture d'apaisement caractéristique (Fig. 1). La période de squatterisme débute environ vers la mi-juin, lorsque les parents commencent à laisser leurs poussins seuls au nid. Cette chute d'assiduité parentale se produit quand les poussins ont en moyenne une vingtaine de jours, à la moitié de la période d'élevage. Près de 80% des nids avec poussins sont fréquentés au moins une fois par des squatters, mais cela n'entraîne que rarement l'échec de la reproduction. Les poussins adoptant une posture d'apaisement très marquée et se cramponnant littéralement à leur nid, la probabilité qu'ils en soient expulsés est faible. L'atterrissage d'un squatter particulièrement agressif provoque parfois le premier envol de poussins âgés, mais sans nécessairement affecter leur survie. Enfin, les squatters peuvent agresser violemment les poussins, mais ne causent jamais de mortalité directe. A l'inverse, en cas de présence régulière d'un squatter, certains poussins adoptent progressivement une attitude plus confiante à son égard, allant parfois jusqu'à quémander de la nourriture. Il existe même deux cas très exceptionnels où, profitant de la mort du mâle reproducteur en cours d'élevage, un autre mâle, squatter assidu, a remplacé le disparu jusqu'à l'envol des jeunes.

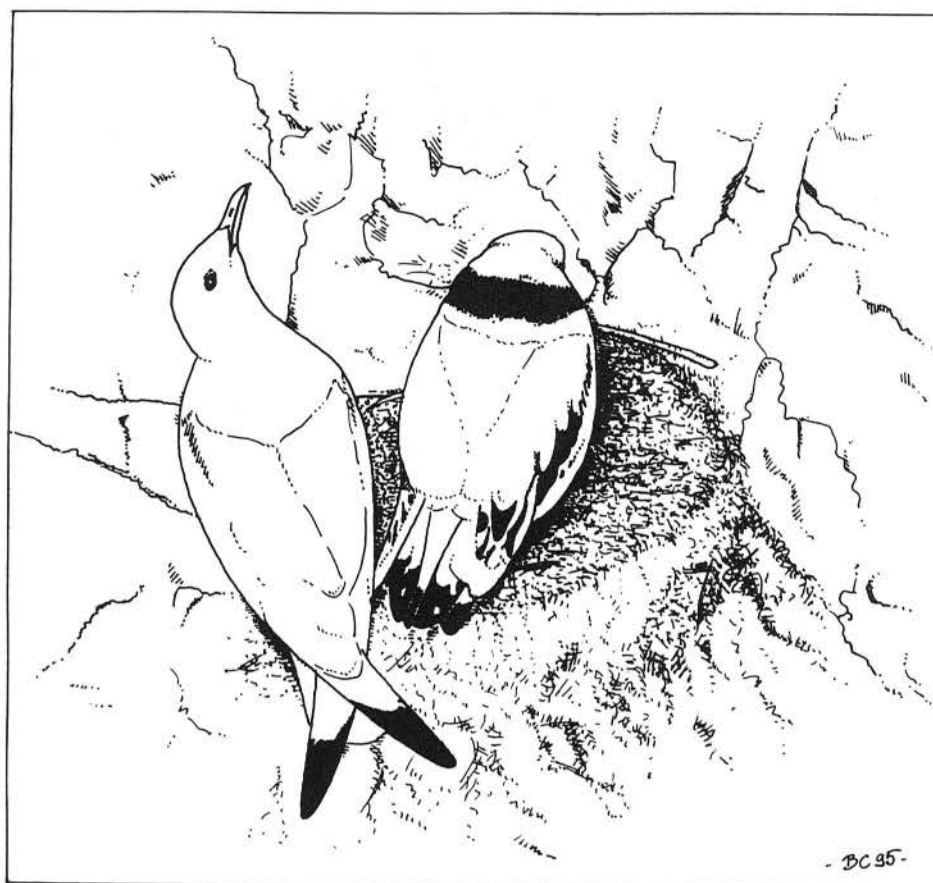


Fig. 1 : Posture d'apaisement adoptée par un poussin en présence d'un squatter. (d'après une photographie de Jean-Marc BEURRIER).

2 - PRINCIPAUX RESULTATS

Trois catégories de prospecteurs préreproducteurs ont donc pu être distinguées sur la seule base des types de sites qu'ils fréquentent au cours de la saison de reproduction : les squatters sur poussins, les squatters sur nids, et les non-squatters, jamais observés en situation de squatters, c'est-à-dire ne se posant que sur des sites non-construits. L'étude porte sur un échantillon total de 87 préreproducteurs en 1990, 160 en 1991, et 153 en 1992. Les résultats montrent qu'à ces catégories définies à priori s'attachent des différences comportementales s'exprimant à différentes échelles spatiales (colonie, falaise, site ; Tab. 1). Et l'année du recrutement, des différences apparaissent également, en fonction du statut de prospecteur l'année précédente (Tab. 1).

Tableau 1 : Résumé des différences comportementales entre les trois catégories de prospecteurs préreproducteurs (CADIOU 1993, CADIOU *et al.* 1994).

	catégories		
	non squatters	squatters sur nids	squatters sur poussins
- année de la prospection :			
âge moyen	plus jeunes	intermédiaire	plus âgés
sexe	en majorité non sexés	plutôt des femelles	plutôt des mâles
présence aux colonies :			
date d'arrivée	tardive (début mai)	intermédiaire (mi avril)	précoce (fin mars)
date de départ	précoce (mi juillet)	assez tardive (début août)	tardive (mi août)
séjour	court	moyen	long
mobilité ¹	limitée	forte	faible
cantonnement ²	faible	moyen	fort
activité sexuelle ³	faible	moyenne	élevée
activité de squatterisme ⁴	---	moyenne	élevée
- année suivante :			
* recrutement :			
global	faible (#25%)	moyen (#45%)	élevé (#60%)
sur un ancien nid	minoritaire (#40%)	minoritaire (#30%)	majoritaire (#60%)
sur un ancien nid squatté	---	plus faible (#10%)	plus élevé (#30%)
* chronologie des événements : ⁵			
date d'arrivée	tardive (2ème qz de mars)	intermédiaire (1ère qz de mars)	précoce (2ème qz de février)
date de cantonnement du couple sur son futur nid		plus tardive (2ème qz d'avril)	plus précoce (2ème qz de mars)
dates de construction et de ponte ⁶		plus tardives (2ème qz de mai)	plus précoces (1ère qz de mai)
délai entre le cantonnement du couple et la construction	plus court (# 3 semaines)	intermédiaire (# 5 semaines)	plus long (# 7 semaines)
* succès de reproduction			
	faible (#20%)	intermédiaire (#30%)	moyen (#55%)

Légende :

qz = quinzaine

- 1 caractérisée par le nombre de colonies et de falaises visitées
- 2 correspond au rapport du nombre de jours de présence dans une colonie, une falaise, ou sur un site, sur le nombre total de jours de présence de l'individu
- 3 quantifiée par la proportion d'individus vus en couple au moins une fois
- 4 quantifiée par le rapport entre le nombre de jours de squatterisme et le nombre de jours de présence, le nombre moyen de jours de squatterisme, et le nombre moyen de nids squattés
- 5 pour comparaison, les dates moyennes pour les adultes sont respectivement la 1ère décade de février pour l'arrivée, la mi-février pour le cantonnement du couple, la 1ère quinzaine de mai pour la construction et la ponte, et 11 semaines pour le délai entre le cantonnement et la construction
- 6 le délai entre la construction du nid élaboré et la ponte est de 10 jours en moyenne

Les futurs squatters sur poussins sont généralement déjà cantonnés en début de saison au niveau d'une colonie, d'une falaise, et d'un site. Dès le début de la période d'inassiduité des reproducteurs en échec, puis des reproducteurs en cours d'élevage de leurs poussins, ils se déplacent successivement des sites non-construits occupés précédemment vers les nids en échec puis vers les nids avec des poussins non gardés. Ils s'en font systématiquement chasser lors des retours réguliers des parents, mais montrent malgré cela une forte attirance pour ces nids. Les squatters sur poussins présentent en fin de saison un profil de cantonnement globalement similaire à celui observé pour les premiers reproducteurs en début de saison (avant la construction des nids). Ils se focalisent sur un espace géographique très réduit, une zone particulière de la falaise. Ce sont par ailleurs les préreproducteurs qui montrent le temps de présence aux colonies le plus élevé, et la plus forte activité de formation de couple tout au long de la saison de reproduction. Ils quittent les colonies en même temps que les plus tardifs des reproducteurs avec succès. Le choix de leur future colonie et falaise de reproduction semble déjà fait, et leurs comportements reflètent leur engagement dans un véritable processus d'appropriation d'un site de reproduction, préférentiellement productif. Bon nombre d'entre eux seront effectivement recrutés l'année suivante, souvent sur un ancien nid et dans certains cas sur un des nids squattés.

Les squatters sur nids sont moins actifs, tant sur le plan de l'activité de squatterisme que de l'activité sexuelle, mais ils montrent une activité de prospection des colonies et des falaises plus élevée que les squatters sur poussins, principalement en juin-juillet. Il s'agit de la période de plus forte activité dans les colonies, avant le départ définitif des premiers poussins. Les squatters sur nids font néanmoins preuve d'un certain cantonnement au niveau d'une colonie et d'une falaise. Ils ne fréquentent les nids productifs qu'après l'envol des jeunes et ne montrent pas de déplacement aussi marqué que les squatters sur poussins entre les nids en échec et les nids productifs. Ces squatters sur nids tendent à quitter les colonies quelques jours plus tôt que les squatters sur poussins.

Les non-squatters sont les préreproducteurs les plus jeunes et les moins présents aux colonies et dans les falaises, se posant principalement sur les clubs (rochers ou falaises périphériques dépourvus de nids). Ils sont également les moins actifs, et quittent les colonies très tôt. Ils ne semblent donc que très peu ou très momentanément attirés par les activités liées à la reproduction.

Des non-squatters vers les squatters sur nids et vers les squatters sur poussins, les trois catégories de prospecteurs préreproducteurs reflètent donc un gradient croissant (1) de durée de séjour aux colonies, (2) de stabilisation géographique, (3) de cantonnement, (4) d'activité sexuelle et (5) d'appropriation d'un site de reproduction. Ce gradient traduit en fait la progression des individus dans le processus d'accession à la reproduction. Les squatters sur poussins sont les plus âgés et les plus impliqués dans ce processus, et sont majoritairement recrutés l'année suivante, principalement dans la falaise la plus régulièrement fréquentée précédemment. La présente étude a par ailleurs montré l'existence de deux principaux groupes au sein des premiers reproducteurs, directement liés aux comportements de prospection l'année précédente. La chronologie des événements l'année de leur première reproduction, de la date d'arrivée à la date de ponte, est à tous points de vue plus précoce pour les anciens squatters sur poussins que pour les anciens squatters sur nids et non-squatters, et ils échouent moins souvent dans leur première tentative de reproduction (Tab. 1).

3 - DISCUSSION

3.1. Le rôle du squatterisme

Le squatterisme assidu, et spécialement le squatterisme sur poussins, apparaît particulièrement important pour les mâles qui doivent s'approprier un site avant d'y attirer des femelles. Il peut être interprété comme un mécanisme de sélection de l'habitat et d'insertion sociale dans une falaise de reproduction. Les squatters assidus se familiarisent en effet avec un environnement physique et social. Ils acquièrent une expérience vis-à-vis des sites (conditions d'atterrissage, mémorisation de leur emplacement) et des voisins (interactions sociales).

Les squatters assidus se focalisent sur un groupe de nids, le plus souvent productifs ou situés dans une zone productive. Les nids avec poussins étant potentiellement de bonne qualité, puisque capables de recevoir un nid solide et n'étant probablement pas surparasités, il est possible d'interpréter le squatterisme comme un mécanisme de sélection de l'habitat, au moins dans ses premières étapes. Cette interprétation est confortée par le fait que ce comportement concerne les deux catégories d'individus les plus susceptibles d'être à la recherche d'un futur site de reproduction : les préreproducteurs de trois ans (c'est-à-dire un an avant l'âge moyen de première reproduction) et les reproducteurs en échec.

Quittant les colonies tardivement, les squatters assidus disposent d'un temps plus long pour établir des liens de propriété avec les nids fréquentés, bon nombre de reproducteurs ayant alors déserté les falaises. Plus un oiseau occupe régulièrement un site (nid squatté ou autre site), plus il y développe des comportements de type *propriétaire*. Parallèlement, le squatter assidu est progressivement toléré par les voisins, qui réagissent de moins en moins agressivement à sa présence du fait de l'évolution de ses comportements, et d'une éventuelle reconnaissance individuelle. Une évolution comportementale est en effet nécessaire pour aboutir à la reproduction effective (Fig. 2). Les résultats obtenus ont montré le caractère progressif de cette évolution, qui s'observe chaque année en début de saison mais également d'une saison à l'autre pour les futurs premiers reproducteurs.

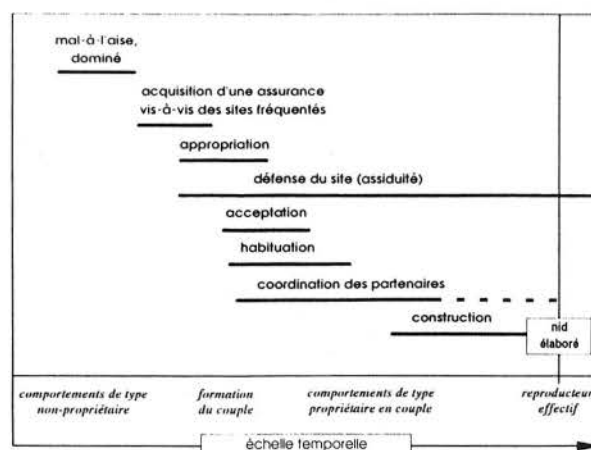


Fig. 2 : Evolution comportementale associée au recrutement chez la Mouette tridactyle.

En se comportant en squatter, l'oiseau prendrait en quelque sorte une "option de propriété" sur les nids fréquentés, augmentant ainsi ses chances de s'insérer l'année suivante dans le maillage des sites déjà occupés par d'anciens reproducteurs. Cependant, le retour de ces derniers et les compétitions interindividuelles sont susceptibles d'entraver le recrutement sur l'un des nids squattés, voire d'empêcher le recrutement lui-même. La mortalité de l'un ou des deux reproducteurs de l'année précédente peut faciliter cette appropriation, mais les squatters évincent parfois les anciens propriétaires encore vivants. En cas de disparition du mâle reproducteur de l'année précédente, un nouveau mâle peut aussi s'approprier le site et la femelle si celle-ci montre un attachement prononcé pour son ancien nid et parvient à s'y maintenir. Pour les femelles, le squatterisme sur poussins est souvent, mais pas nécessairement, associé à des comportements d'acceptation. L'appropriation des nids n'a pour elles pas d'intérêt puisque c'est d'abord le mâle qui est territorial. Il est néanmoins possible de supposer qu'en se comportant en squatter assidu, elles augmenteraient, en se familiarisant avec les conditions d'atterrissage sur les sites, leurs chances de se faire accepter sur l'un d'entre eux l'année suivante.

En fin de saison, les squatters assidus sont les préreproducteurs les plus avancés dans le processus d'accession à la reproduction. Ils sont parfois si engagés dans l'évolution vers le statut de reproducteur qu'ils n'appartiennent déjà plus à la catégorie des prospecteurs au sens strict. Ils ont déjà fixé leur choix sur un nid et le fréquentent aussi assidûment que le leur permettent les retours de plus en plus espacés des propriétaires. En fait, leur niveau de cantonnement en fin de saison est pratiquement indiscernable de celui des premiers reproducteurs en début de saison, et il est probable qu'il en soit de même pour leur profil comportemental, du moins pour les plus assidus. Tout se passe comme si la période de squatterisme représentait pour eux le démarrage d'une véritable saison de reproduction. Cela va souvent jusqu'aux activités de construction, et il n'est pas rare de voir des squatters déposer des matériaux jusque sur le dos des poussins du nid qu'ils fréquentent le plus régulièrement. Le regain d'activité de construction est d'ailleurs général à ce moment, y compris pour les reproducteurs avec succès. L'ambiance de la colonie dans les derniers jours de juillet et les premiers jours d'août rappelle par bien des aspects celle du mois d'avril, et il semble qu'il ne manque que le temps pour qu'une seconde couvée ne se mette en place. Dans le cas des Mouettes tridactyles du Cap Sizun, le statut de propriétaire des reproducteurs est donc bien remis en cause dès la fin de la saison, et même dès la chute d'assiduité parentale. Une saison de reproduction commence en fait à la fin de la saison précédente, mais la désagrégation de la colonie vers la mi-août vient rapidement interrompre cette "répétition générale".

L'année suivante, les anciens squatters sur poussins, arrivant tôt dans la saison, seront les plus susceptibles de former des couples avec des adultes dont le partenaire a disparu ou s'est installé ailleurs. Ils remplacent en quelque sorte les adultes manquants. Les anciens squatters sur nids et non-squatters arrivent plus tard, mettent généralement plus de temps à se cantonner et tendent à s'apparier avec d'autres premiers reproducteurs. L'arrivée différentielle en fonction de l'âge, étalée de début janvier pour les plus de sept ans à fin mai pour la majorité des oiseaux d'un et deux ans, entraîne une restriction des possibilités de choix d'un partenaire et d'un site. Les recrues qui arrivent les dernières sont les plus jeunes. Elles formeront des couples avec les oiseaux non appariés encore disponibles dans la colonie, c'est-à-dire majoritairement d'autres premiers reproducteurs (dans près de 80% des cas pour les oiseaux de 3 ans, contre 40% pour ceux d'au moins 5 ans), d'âge généralement très voisin (âge identique dans près de la moitié des cas).

La taille de ponte et le succès de reproduction sont généralement plus faibles chez les jeunes oiseaux, et particulièrement chez les premiers reproducteurs (NISBET *et al.* 1984, WOOLLER *et al.* 1992). Cela est principalement attribué à des inaptitudes comportementales (synchronisation des partenaires au moment de l'incubation, comportements de soins aux jeunes moins performants...), au type de site occupé, et à des coûts énergétiques plus élevés (NISBET *et al.* 1984). Le bon déroulement de la reproduction dépend en effet de la synchronisation des partenaires. Le délai entre le cantonnement du couple et la construction du nid différant nettement entre anciens squatters sur poussins, squatters sur nids, et non-squatters (Tab. 1), le niveau de synchronisation atteint par les individus de chacune de ces catégories n'est vraisemblablement pas le même. C'est là une raison possible du plus fort succès de reproduction des anciens squatters sur poussins et du plus faible succès des anciens non-squatters, ces derniers passant deux fois moins de temps en couple avant la construction du nid. Cette différence du niveau de synchronisation serait également accentuée par le fait que les non-squatters s'appariaient majoritairement avec d'autres premiers reproducteurs inexpérimentés, contrairement aux squatters sur poussins qui s'établissent avec des adultes. Bon nombre d'échecs de la part de premiers reproducteurs sont attribués à une mauvaise coordination des partenaires au moment de l'incubation (COULSON & THOMAS 1983). Dans le cas présent, les premiers reproducteurs ayant passé le moins de temps en couple sur leur futur nid montrent effectivement le plus fort pourcentage d'échecs au stade de l'oeuf pour cause d'inassiduité (soit 40% des échecs pour un délai entre le cantonnement et la construction inférieur à 4 semaines, 20% pour 4 à 6 semaines, et 0% pour plus de 6 semaines).

Par leur implication régulière dans des interactions diversifiées (avec les reproducteurs ou d'autres prospecteurs, squatters ou non), les squatters assidus ont atteint un niveau de maturation comportementale et sociale plus élevé que les autres préreproducteurs. Les non-squatters, ne fréquentant que plus rarement les falaises et se posant généralement sur des sites périphériques, connaîtraient par là-même l'expérience comportementale la plus limitée. Le développement de liens de propriété et leur retour plus précoce aux colonies l'année suivante avantagent les squatters assidus, majoritairement squatters sur poussins, dans le choix du site et du partenaire, et dans le bon déroulement ultérieur de la reproduction.

3.2. Rôle de la prospection

Des comportements s'apparentant au squatterisme ont été observés chez diverses espèces d'oiseaux, mais principalement dans deux types de situations : la reproduction en falaise et dans des cavités (respectivement 5 cas sur 14, et 15 cas sur 20, pour une revue portant sur un total de 55 espèces longévives aux modes de nidification variés ; DANCHIN *et al.* 1991, CADIOU 1993). La nidification en falaise est associée à un certain nombre de caractéristiques biologiques particulières (DANCHIN 1987b, DANCHIN & NELSON 1991). La capacité à recevoir un nid solide et les conditions d'atterrissage varient en effet fortement d'un site à l'autre, et l'occupation effective apparaît essentielle pour l'appropriation et la formation des couples (MONNAT *et al.* 1990, DANCHIN & NELSON 1991, DANCHIN *et al.* 1991). Chez les espèces qui nichent dans des cavités, la visite des sites de reproduction par les prospecteurs semble aussi être un comportement très répandu. Dans ce cas, c'est la seule possibilité pour évaluer directement la qualité des sites (les allées et venues des parents peuvent aussi être une source d'information). Un tel comportement est également

susceptible d'influencer le choix ultérieur d'un site de reproduction (SCHAFFNER 1991). Dans le cas d'une nidification en falaise ou en terrier, le territoire est réduit au nid ou à la cavité, et il est alors plus facile de mettre un éventuel squatterisme en évidence. Cependant chez des espèces nichant à terre comme le Goéland argenté (*Larus argentatus*), des comportements d'intrusion sur les territoires pourraient également jouer un rôle dans l'appropriation d'un futur site de reproduction (HENZI *et al.* 1990). La nature des comportements exprimés par les prospecteurs semble donc étroitement liée à la biologie de l'espèce. Plus le site de reproduction présente des caractéristiques particulières et plus on doit s'attendre à observer des comportements de prospection des sites avant le recrutement (REED & DOBSON 1993).

Chez les espèces longévives, la prospection préreproductrice apparaît comme une phase importante entre la période d'immaturité et le recrutement. Au cours de leur visite aux lieux de reproduction, les prospecteurs acquièrent une expérience vis-à-vis de la topographie locale, et obtiennent en outre des informations sur les sites, les partenaires, les voisins, les zones d'alimentation attenantes... (DANCHIN 1988, PICKERING 1989, KLOMP & FURNESS 1991). L'investissement dans la production des oeufs et dans les soins parentaux étant élevé chez les oiseaux de mer, de telles informations peuvent contribuer à alléger les coûts d'une future reproduction et à augmenter les chances de survie. Parallèlement à la stabilisation géographique des futures recrues, en partie liée à l'âge mais également au statut de prospecteur chez la Mouette tridactyle, le temps de séjour aux colonies augmente et les interactions sociales gagnent en fréquence et en intensité. Se fixant dans une des localités prospectées, les individus se familiarisent avec les conditions socio-écologiques locales et entrent dans un processus de stabilisation et d'accession à la reproduction. Cette focalisation spatiale individuelle, caractéristique des squatters sur poussins, peut être interprétée comme un choix du futur lieu de reproduction.

Les études menées dans les colonies de Mouettes tridactyles du Cap Sizun ont mis en évidence une corrélation positive hautement significative entre la production d'une colonie une année donnée (nombre moyen de poussins produits par couple reproducteur) et son taux d'accroissement l'année suivante (CADIOU *et al.* 1993). Par ailleurs, la production d'une colonie une année donnée n'influence nullement sa cinétique lorsque les jeunes produits cette année-là seront en âge d'être recrutés (CADIOU *et al.* 1993). En revanche, elle influe sur les trois paramètres qui déterminent chaque année les effectifs de reproducteurs au sein de la colonie : le recrutement de nouveaux individus (premiers reproducteurs, locaux ou immigrants, et adultes immigrants), le pourcentage de reproducteurs (les non-reproducteurs étant les adultes sabbatiques), et la fidélité des adultes au lieu de reproduction. Ces résultats ont conduit à proposer un mécanisme de régulation des populations par Attraction, Recrutement, Non-reproduction, Fidélité (mécanisme ARNF, Fig. 3 ; DANCHIN 1988, DANCHIN *et al.* 1991, MONNAT *et al.* 1990, CADIOU *et al.* 1993), qui repose sur la notion d'attraction exercée par un lieu de reproduction, c'est-à-dire sa capacité à recruter de nouveaux reproducteurs et à fidéliser ses propres reproducteurs. Le succès de reproduction une année donnée joue un rôle clef dans l'attraction exercée vis-à-vis des prospecteurs, et reflète, avec le contexte social, la qualité du milieu. Il est par ailleurs fortement influencé par la prédation et le parasitisme (DANCHIN & MONNAT 1992, CADIOU *et al.* 1993). Les falaises productives sont celles où l'assiduité des reproducteurs est la plus forte et où l'activité, principalement liée à l'élevage des jeunes, est la plus élevée. Elles attirent un plus grand nombre de prospecteurs dont l'activité va à son tour contribuer au contexte social de la colonie. Plus la densité relative des nids

productifs sera élevée, plus l'attraction sera grande et plus le recrutement l'année suivante sera fort. Le succès de reproduction conduit également les adultes à se reproduire à nouveau l'année suivante et à rester fidèles à leur lieu de reproduction (DANCHIN *et al.* 1993).

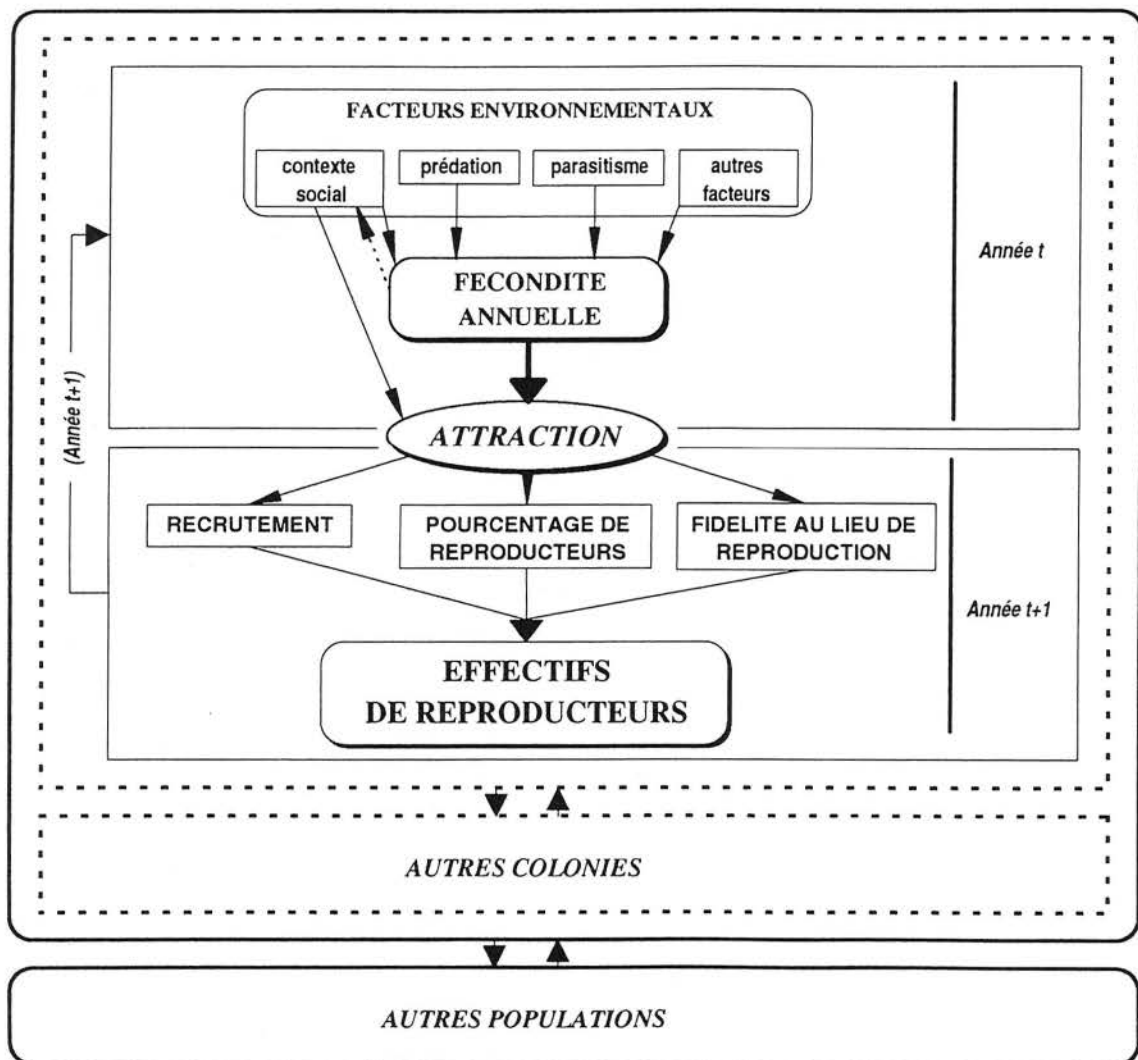


Fig. 3 : Mécanisme de régulation des populations par Attraction, Recrutement, Non-reproduction, Fidélité (ARNF).

D'après DANCHIN 1988, DANCHIN *et al.* 1991, MONNAT *et al.* 1990, CADIOU *et al.* 1993. Les cadres en pointillés délimitent les colonies, et les cadres épais, les populations.

Les oiseaux semblent donc utiliser le succès de reproduction (directement, ou indirectement par l'intermédiaire du contexte social associé) comme source d'information influençant fortement leur stabilisation en fin de saison, et par là-même le choix d'un futur lieu de reproduction et leur comportement l'année suivante. Ainsi, la visite de différentes localités de reproduction permettrait-elle aux prospecteurs, préreproducteurs ou adultes, d'en évaluer la qualité (CHABRZYK & COULSON 1976, DANCHIN *et al.* 1991, PORTER & COULSON 1987, DANCHIN 1988, MONNAT *et al.* 1990, CADIOU *et al.* 1994). Par leur forte mobilité, principalement durant la période de forte activité dans les colonies avant le départ définitif des premiers poussins, les squatters sur nids sont les plus susceptibles d'évaluer la qualité de différentes colonies. Pour les squatters sur poussins, généralement fortement cantonnés, le choix de la colonie et de la falaise semble déjà fait, et les oiseaux sont alors dans une deuxième phase qui est la recherche active d'un futur site de reproduction.

3.3. Conclusion

La prospection préreproductrice contribue à la maturation physiologique, comportementale et sociale, permettant aux individus de franchir les différentes étapes qui les conduisent du statut d'immature à celui de propriétaire puis de reproducteur. Il s'agit en fait d'une progression continue qui dure plus ou moins longtemps selon les individus (2 ans en moyenne au Cap Sizun). Rares sont les oiseaux qui parviennent à franchir toutes les étapes en une seule année, ou plutôt en un seul début de saison (au Cap Sizun, moins de 4% des premiers reproducteurs n'ont jamais été contrôlés dans les colonies avant l'année de leur recrutement). Dans le cas des oiseaux de mer, l'expression des comportements étroitement liés à la reproduction est généralement impossible hors des colonies. Il est donc avantageux d'engager le processus au cours des années préreproductrices.

La prospection est également un mécanisme d'évaluation de la qualité des milieux et de sélection de l'habitat en préambule au recrutement ultérieur. Le choix de la colonie, du site de reproduction et du partenaire apparaît effectivement comme un processus progressif (COULSON & THOMAS 1983, PICKERING 1989). La prospection post-émancipatoire et les éventuels comportements territoriaux observés chez les jeunes des espèces non longévives pendant cette période jouent également un rôle dans la sélection du lieu de reproduction (BAKER 1993) ; il en est de même pour les comportements des prospecteurs préreproducteurs chez certaines de ces espèces (ZACK & STUTCHBURY 1992).

Cette composante de la prospection qu'est la sélection de l'habitat semble donc généralisable à bon nombre d'espèces d'oiseaux. Elle concerne les jeunes individus en cours d'accession à la reproduction comme les adultes (reproducteurs en échec ou adultes sabbatiques) qui montrent une phase de prospection avant un éventuel changement de site ou de colonie. En ce sens, elle peut contribuer à la régulation numérique des populations. Ainsi, chez les oiseaux coloniaux, la prospection associée au mécanisme ARNF (Fig. 3) tend à induire un recrutement préférentiel dans les lieux de reproduction les plus favorables à un moment donné. Cependant cela ne permet pas d'expliquer de manière satisfaisante l'apparition de nouvelles colonies, ce qui montre l'existence d'autres mécanismes encore mal connus, voire inconnus.

Les prospecteurs préreproducteurs constituent un réservoir de reproducteurs potentiels (PORTER & COULSON 1987, PORTER 1988) permettant une réponse rapide à des modifications environnementales (WOOLLER & COULSON 1977). Les prospecteurs représentent l'avenir d'une colonie, mais ils en sont aussi la phase la plus mobile. Un dérangement fréquent de ces individus peut conduire à un déclin local (SERVENTY & CURRY 1984). A l'inverse une attraction artificielle de ces prospecteurs peut jouer un rôle non négligeable dans les programmes de conservation (REED & DOBSON 1993). La présence de prospecteurs peut donc être considérée comme un indicateur de l'état de santé des populations (PORTER & COULSON 1987, CADIOU 1993).

Au-delà de la compréhension des mécanismes de régulation des effectifs d'une population animale, les études à long terme intégrant des approches démographiques et comportementales permettent de comprendre les causes de diminutions locales d'effectifs, voire d'extinctions, ou au contraire d'invasions, ce qui est essentiel pour une gestion raisonnée de notre environnement.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé sous la direction d'Etienne DANCHIN et Jean-Yves MONNAT, avec le soutien matériel et financier du Laboratoire de Biologie Marine de l'Université de Bretagne Occidentale (Brest), du Laboratoire d'Ecologie de l'Ecole Normale Supérieure (Paris), et de la Société pour l'Etude et la Protection de la Nature en Bretagne (SEPNB), gestionnaire de la réserve de Goulrien Cap Sizun.

BIBLIOGRAPHIE

- AINLEY, D.G. (1978). - Activity patterns and social behavior of non-breeding Adélie penguins. *Condor*, 80 : 138-146.
- BAKER, R.E. (1993). - The function of post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis. Scand.*, 24 : 71-79.
- CADIOU, B. (1993). - L'accession à la reproduction : un processus social d'ontogenèse. Cas de la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*). Thèse, Université de Rennes I.
- CADIOU, B., DANCHIN, E., MONNAT, J.-Y. & BOULINIER, T. (1993). - Régulation par le recrutement, la fidélité et la non-reproduction chez un oiseau colonial, la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 48 : 163-174.
- CADIOU, B., MONNAT, J.-Y. & DANCHIN, E. (1994). - Prospecting in the kittiwake, *Rissa tridactyla*: different behavioural patterns and the role of squatting in recruitment. *Anim. Behav.*, 47 : 847-856.
- CHABRZYK, G. & COULSON, J.C. (1976). - Survival and recruitment in the herring gull *Larus argentatus*. *J. Anim. Ecol.*, 45 : 187-203.
- COULSON, J.C. & NEVE De MEVERGNIES, G. (1992). - Where do young kittiwakes *Rissa tridactyla* breed, philopatry or dispersal? *Ardea*, 80 : 187-197.

- COULSON, J.C. & THOMAS, C.S. (1983). - Mate choice in the kittiwake gull. In Bateson, P.P.G. (ed.) *Mate choice*, : 361-376. Cambridge University Press, Cambridge.
- DANCHIN, E. (1987a). - The behaviour associated with the occupation of breeding site in the kittiwake gull *Rissa tridactyla*: the social status of landing birds. *Anim. Behav.*, 35 : 81-93.
- DANCHIN, E. (1987b). - Les comportements liés à l'occupation du site chez la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*). Les comportements de pré-atterrissage. *Behaviour*, 100 : 226-246.
- DANCHIN, E. (1988). - Rôle des facteurs comportementaux dans les mécanismes de régulation des populations d'oiseaux coloniaux. Cas de la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*). Thèse, Université de Paris VI.
- DANCHIN, E. & MONNAT, J.-Y. (1992). - Population dynamics modelling of two neighbouring kittiwake *Rissa tridactyla* colonies. *Ardea*, 80 : 171-180.
- DANCHIN, E. & NELSON, J.B. (1991). - Behavioral adaptations to cliff nesting in the kittiwake (*Rissa tridactyla*): convergences with the gannet (*Sula bassana*) and the black noddy (*Anous tenuirostris*). *Colon. Waterbird*, 14 : 103-107.
- DANCHIN, E., CADIOU, B. & BOULINIER, T. (1993). - La régulation des populations de Mouettes tridactyles. *La Recherche*, 256 : 893-895.
- DANCHIN, E., CADIOU, B., MONNAT, J.-Y. & RODRIGUEZ ESTRELLA, R. (1991). - Recruitment in long-lived birds : conceptual framework and behavioural mechanisms. *Proc. Int. Ornith. Congr.*, 20 : 1641-1656.
- HARRINGTON, B.A. (1974). - Colony visitation behavior and breeding ages of sooty terns (*Sterna fuscata*). *Bird Banding*, 45 : 115-144.
- HENZI, S.P., GRAVES, J. & WHITEN, A. (1990). - Interactions between parents and non-residential intruders at a breeding colony of herring gulls *Larus argentatus*. *Bird Study*, 37 : 53-60.
- JOUVENTIN, P. & WEIMERSKIRCH, H. (1984). - L'Albatros fuligineux à dos sombre *Phoebastria fusca*, exemple de stratégie d'adaptation extrême à la vie pélagique. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 39 : 401-429.
- KLOMP, N.I. & FURNESS, R.W. (1991). - Recruitment in long-lived birds: studies of nonbreeding great skuas. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 20 : 1678-1688.
- MONNAT, J.-Y., DANCHIN, E. & RODRIGUEZ ESTRELLA, R. (1990). - Evaluation de la qualité du milieu dans le cadre de la prospection et du recrutement : le squatterisme chez la Mouette tridactyle. *C. R. Acad. Sci. Paris (III)*, 311 : 391-396.
- NELSON, J.B. (1988). - Age and breeding in seabirds. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 19 : 1081-1097.
- NISBET, I.C.T., WINCHELL, J.M. & HEISE, A.E. (1984). - Influence of age on the breeding biology of common terns. *Colon. Waterbird*, 7 : 117-126.
- PICKERING, S.P.C. (1989). - Attendance patterns and behaviour in relation to experience and pair-bond formation in the wandering albatross *Diomedea exulans* at South Georgia. *Ibis*, 131 : 183-195.
- PORTER, J.M. (1988). - Prerequisites for recruitment of kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 130 : 204-215.

- PORTER, J.M. (1990). - Patterns of recruitment to the breeding group in the kittiwake *Rissa tridactyla*. *Anim. Behav.*, 40 : 350-360.
- PORTER, J.M. & COULSON, J.C. (1987). - Long-term changes in recruitment to the breeding group, and the quality of recruits at a kittiwake *Rissa tridactyla* colony. *J. Anim. Ecol.*, 56 : 675-689.
- REED, J.M. & DOBSON, A.P. (1993). - Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *TREE*, 8 : 253-256.
- SCHAFFNER, F.C. (1991). - Nest-site selection and nesting success of white-tailed tropicbirds (*Phaeton lepturus*) at Cayo Luis Pena, Puerto Rico. *Auk*, 108 : 911-922.
- SERVENTY, D.L. & CURRY, P.J. (1984). - Observations on colony size, breeding success, recruitment and inter-colony dispersal in a Tasmanian colony of short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris* over a 30-year period. *Emu*, 84 : 71-79.
- WOOLLER, R.D. & COULSON, J.C. (1977). - Factors affecting the age of first breeding of the kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 119 : 339-349.
- WOOLLER, R.D., BRADLEY, J.S. & CROXALL, J.P. (1992). - Long-term population studies of seabirds. *TREE*, 7 : 111-114.
- ZACK, S. & STUTCHBURY, B.J. (1992). - Delayed breeding in avian social systems: the role of territory quality and "floater" tactics. *Behaviour*, 123 : 194-219.

Bernard CADIOU
11 rue Isabey
Appt 64
29200 BREST