

LE PROCESSUS D'ACCESSION A LA REPRODUCTION CHEZ LA MOUETTE TRIDACTYLE (*RISSA TRIDACTYLA*)

Bernard CADIOU

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. Cette période, dite de prospection préreproductrice, est un phénomène très général chez ces espèces. Avant de s'établir, les individus visitent souvent plusieurs lieux de reproduction, qu'il s'agisse de leur lieu de naissance ou d'autres localités. L'âge de première reproduction est supérieur ou égal à deux ans (comme chez les autres espèces longévives), 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.

En raison de leur colonialité (98 % des espèces) et de l'accessibilité des lieux de reproduction, les oiseaux de mer sont l'objet de nombreux travaux scientifiques sur des sujets très diversifiés. La reproduction différée et la présence des prospecteurs aux colonies en font un groupe favorable à l'examen des mécanismes impliqués dans le processus associé au recrutement des individus dans les rangs des reproducteurs, c'est-à-dire l'accession à la reproduction. Cependant, il n'existe que peu de données détaillées sur cet aspect particulier de leur biologie. 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 en Bretagne, 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.

Le but était de mettre en évidence, en étudiant l'activité des prospecteurs, deux principaux groupes de mécanismes, 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.

Les cinq colonies, voisines de quelques kilomètres, sont suivies annuellement, et une cartographie détaillée des falaises de reproduction permet la localisation précise des nids et des oiseaux bagués. Un programme de marquage a débuté en 1979, et les oiseaux (majoritairement des poussins mais également des adultes reproducteurs) sont munis d'un code individuel de quatre bagues colorées. Le suivi régulier de janvier à août 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). Lors des contrôles d'oiseaux bagués (reproducteurs ou non), la date, le site précis d'observation et des informations comportementales détaillées sont notés, permettant entre autres la détermination du sexe des individus.

Les oiseaux sont considérés comme reproducteurs à partir du moment où ils ont construit un nid élaboré, plate-forme composée de divers matériaux, 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. L'année de son premier recrutement, un individu est qualifié de premier reproducteur. Chez la mouette tridactyle, la première reproduction intervient au plus tôt à l'âge de trois ans, en moyenne à l'âge de quatre ans, et au plus tard à sept ans. Le terme adulte désigne tout individu qui s'est reproduit au moins une fois. 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.

Toutes les données recueillies chaque année permettent de connaître l'histoire des individus et donc leur 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.

L'étude du comportement des individus a conduit à mettre en évidence un comportement particulier, le squatterisme. 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 qui ont construit le nid sont les propriétaires. Les squatters sur poussins sont observés au moins une fois sur un nid contenant des poussins non gardés, et les squatters sur nids sont observés au moins une fois sur un nid vide, c'est-à-dire après un échec ou après l'envol des jeunes. Les squatters sur poussins ne participent pas à l'élevage des jeunes qu'ils peuvent agresser violemment, 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 généralement vers la mi-juin, date de première observation d'un nid avec des poussins non gardés. Cette chute d'assiduité parentale se produit quand les poussins ont en moyenne une vingtaine de jours. 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.

Figure 1. Posture d'apaisement adoptée par un poussin en présence d'un squatter.



Résultats

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. Ce travail montre qu'à ces catégories définies a 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.

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. Ces squatters sur poussins 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 pour ces squatters sur poussins, 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.

Tableau 1

Résumé des différences comportementales entre les trois catégories de prospecteurs préreproducteurs.

	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	intermédiaire	précoce
date de départ	précoce	assez tardive	tardive
séjour	court	moyen	long
mobilité	limitée	forte	faible
cantonnement	faible	moyen	fort
activité sexuelle	faible	moyenne	élevée
activité de squatterisme	-	moyenne	élevée
- année suivante :			
* recrutement :			
global	faible	moyen	élevé
sur un nid squatté	-	plus faible	plus élevé
sur un ancien nid	minoritaire	minoritaire	majoritaire
* chronologie des événements :			
date d'arrivée	tardive	intermédiaire	précoce
date de cantonnement du couple sur son futur nid		plus tardive	plus précoce
date de construction et de ponte		plus tardive	plus précoce
délai entre le cantonnement du couple et la construction	plus court	intermédiaire	plus long
* succès de reproduction	faible	intermédiaire	moyen

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. 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.

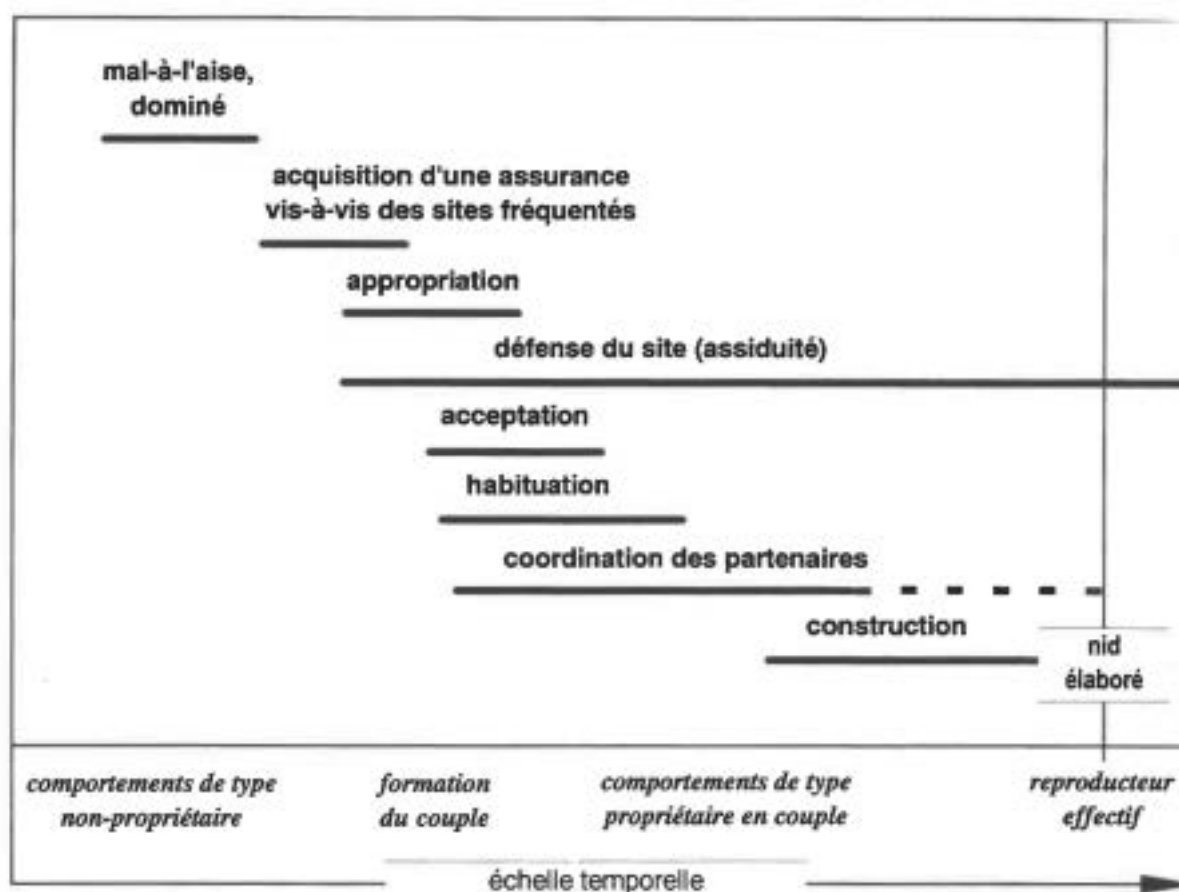
Le rôle du squatterisme

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.

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.

Figure 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. En cas de disparition du mâle reproducteur de l'année précédente, un nouveau mâle peut s'approprier le site et la femelle si celle-ci montre un attachement prononcé pour son ancien nid et parvient à s'y maintenir. Il est toutefois certain que les squatters doivent parfois évincer les anciens propriétaires encore vivants. 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 impliqués dans un processus d'appropriation et de formation de couples analogue à celui qui s'observe en début de saison pour les futurs reproducteurs. Ce sont donc les oiseaux les plus avancés dans le processus d'accession à la reproduction. 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 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 ». Les anciens squatters sur poussins seront majoritairement recrutés, principalement dans la falaise la plus régulièrement fréquentée l'année précédente.

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. Les anciens squatters sur poussins sont les plus âgés ; la chronologie des événements l'année de leur première reproduction est à tous points de vue plus précoce que pour les anciens squatters sur nids et non-squatters (Tab. 1). Les premiers sont 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 autres 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 quatre ans à début juillet pour ceux de 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 aussi 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 d'âge généralement très voisin.

La taille de ponte et le succès de reproduction sont généralement plus faibles chez les jeunes oiseaux, et particulièrement chez les premiers reproducteurs. 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. 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, le niveau de synchronisation atteint dans chacune de ces catégories n'est vraisemblablement pas le même. C'est là une raison possible du plus fort succès de reproduction des squatters sur poussins et du plus faible succès des 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'apparient 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. 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.

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. Ils se cantonnent rapidement, disposent de plus de temps pour la coordination du couple, sont majoritairement recrutés, et échouent moins souvent dans leur première tentative de reproduction.

Rôle de la prospection

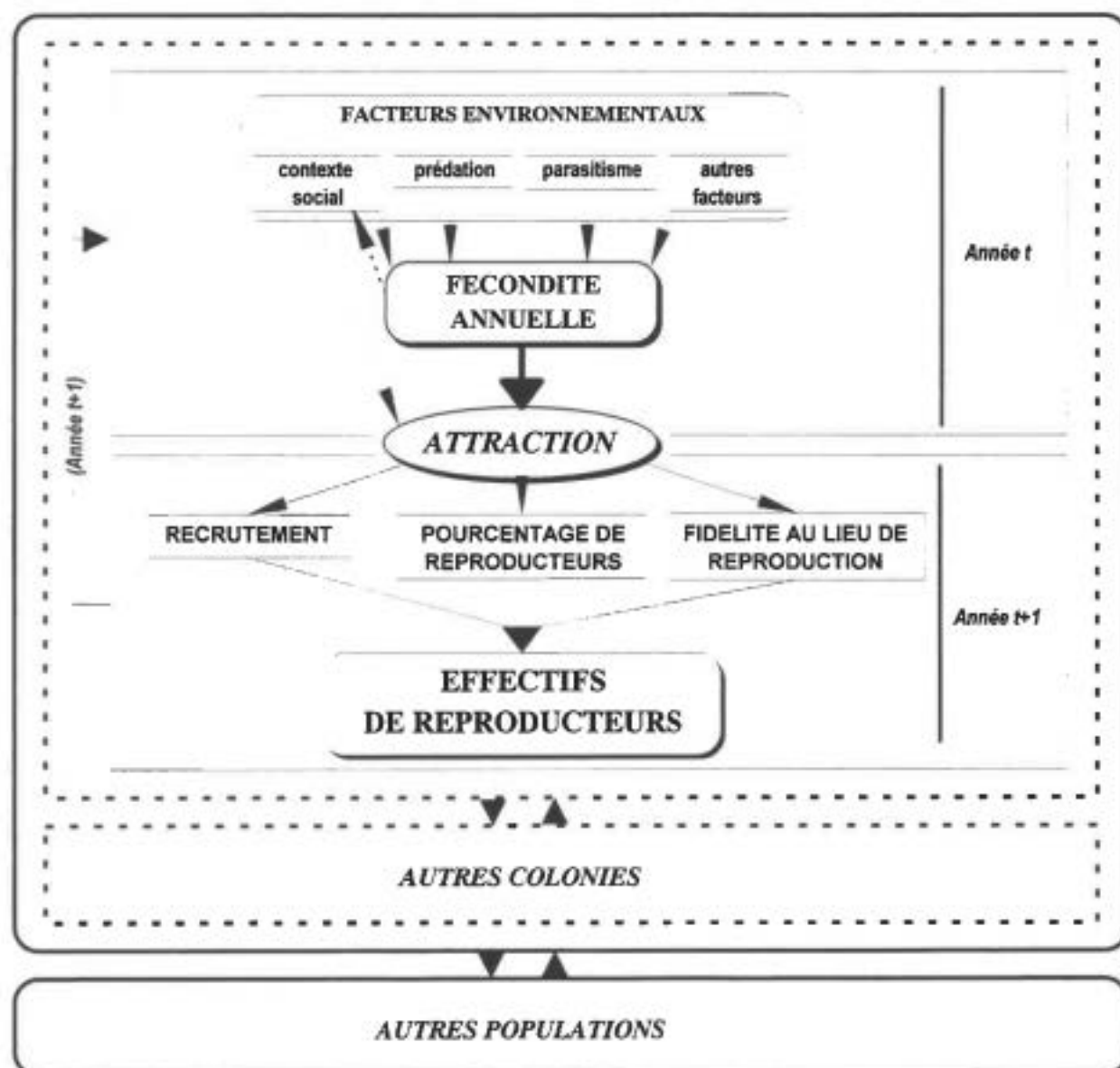
Des comportements s'apparentant au squatterisme ont été observés chez diverses espèces d'oiseaux, mais principalement dans deux types de situations : la reproduction en falaise et dans des cavités. La nidification en falaise est associée à un certain nombre de caractéristiques biologiques particulières. 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. 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. 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. 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 sur les sites avant le recrutement.

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... 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 fécondité d'une colonie une année donnée (nombre moyen de poussins produits par couple reproducteur) et son taux d'accroissement l'année suivante. Par ailleurs, la fécondité d'une colonie une année donnée n'influence nullement sa cinétique lorsque les jeunes produits cette année-là seront en âge d'être recrutés. 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 ou 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), 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. 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.

Figure 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 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. 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 du groupe social semble déjà fait, et les oiseaux sont alors dans une deuxième phase qui est la recherche active d'un futur site de reproduction.

Conclusion

La présence sur les lieux de reproduction 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. Rares sont les oiseaux qui parviennent à franchir toutes les étapes en une seule année, ou plutôt en un seul début de saison. 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. 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 ; il en est de même pour les comportements des prospecteurs préreproducteurs chez certaines de ces espèces.

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 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. 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 la cause des diminutions locales d'effectifs, voire des extinctions, ou au contraire des invasions, ce qui est fondamental pour bien gérer notre environnement.

Les prospecteurs préreproducteurs constituent un réservoir de reproducteurs potentiels permettant une réponse rapide à des modifications environnementales. La population peut compenser ses déficits ou excédents en avançant ou retardant l'âge de recrutement. 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. A l'inverse une attraction artificielle de ces prospecteurs peut jouer un rôle non négligeable dans les programmes de conservation. La présence de prospecteurs peut donc être considérée comme un indicateur de l'état de santé des populations.

Bibliographie

- Ainley, D.G. 1975. Development of reproductive maturity in Adélie penguins. In Stonehouse, B. (ed.) *The Biology of Penguins* : 139-157. Macmillan, London.
- Ainley, D.G. 1978. Activity patterns and social behavior of non-breeding Adélie penguins. *Condor* 80: 138-146.

- Baker, R.R. 1993. The function of post-fledging exproation: 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. & Nève de Mévergnies, 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. *Terre Vie (Rev. Ecol.)* 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.
- 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.