



**HAL**  
open science

# Régulation par le recrutement, la fidélité et la non-reproduction chez un oiseau colonial, la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*)

B. Cadiou, E. Danchin, J. Y. Monnat, T. Boulinier

## ► To cite this version:

B. Cadiou, E. Danchin, J. Y. Monnat, T. Boulinier. Régulation par le recrutement, la fidélité et la non-reproduction chez un oiseau colonial, la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*). *Revue d'Écologie*, 1993, 48 (2), pp.163-174. hal-03528983

**HAL Id: hal-03528983**

**<https://hal.science/hal-03528983>**

Submitted on 17 Jan 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## RÉGULATION PAR LE RECRUTEMENT, LA FIDÉLITÉ ET LA NON-REPRODUCTION CHEZ UN OISEAU COLONIAL, LA MOUETTE TRIDACTYLE (*RISSA TRIDACTYLA*)

B. CADIOU\*,\*\*, E. DANCHIN\*\*, J.Y. MONNAT\* et T. BOULINIER\*\*

La démographie d'une population est sous le contrôle de plusieurs paramètres : la survie et la fécondité des individus, le recrutement de nouveaux reproducteurs, et les phénomènes de non-reproduction et d'émigration/immigration. De nombreux auteurs, tant par des approches théoriques qu'expérimentales, ont montré l'importance des processus de dispersion-recrutement (Lomnicki, 1980 ; Lebreton, 1987 ; Pulliam, 1988 ; Newton, 1991), et le rôle de ces différents paramètres dans la régulation des populations (recrutement : Coulson *et al.*, 1982 ; Ollason et Dunnet, 1983 ; Court *et al.*, 1989 ; DeSante, 1990 ; Klomp et Furness, 1991 ; émigration/immigration : Ollason et Dunnet, 1983 ; McMahan et Tash, 1988 ; Danchin et Monnat, 1992 ; non-reproduction : Coulson *et al.*, 1982 ; Coulson, 1984 ; Hémery *et al.*, 1986 ; philopatrie : Greenwood et Harvey, 1982 ; Danchin et Monnat, 1992). Cependant, les mécanismes comportementaux mis en jeu lors du recrutement de nouveaux individus dans la fraction reproductrice de la population restent encore peu connus (Bradley et Wooller, 1991 ; Coulson et Nève, 1992). Récemment, certains auteurs se sont intéressés aux mécanismes de recrutement chez diverses espèces (Harrington, 1974 ; Jouventin et Weimerskirch, 1984 ; Porter, 1988 ; Pickering, 1989 ; Klomp et Furness, 1991 ; Danchin *et al.*, 1991 ; Cadiou *et al.*, sous presse).

Chez les oiseaux de mer, la période d'immaturation est souvent très longue et les processus d'accession à la reproduction généralement étalés dans le temps (Nelson, 1988 ; Pickering, 1989 ; Bradley et Wooller, 1991). De ce fait, ces oiseaux constituent un groupe favorable à l'étude détaillée des processus de recrutement et de leur rôle dans la régulation des populations. Par contre, cette caractéristique implique des études à long terme de populations marquées.

C'est dans ce contexte que, depuis plus de 10 ans, nous avons étudié les mécanismes de régulation d'une population de Mouettes tridactyles au Cap Sizun en Bretagne. Cela a conduit à confirmer le rôle prépondérant des comportements de dispersion-recrutement dans la régulation des populations (Danchin *et al.*,

---

\* Laboratoire de Biologie Marine, URA 1513, Faculté des Sciences, B.P. 452, F-29275 Brest Cedex.

\*\* Laboratoire d'Ecologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, F-75230 Paris Cedex 05.

1987; Monnat *et al.*, 1990; Danchin et Monnat, 1992), ainsi qu'à mettre en évidence le rôle du parasitisme dans la dynamique de cette population de Mouettes tridactyles (Danchin, 1992).

## COLLECTE DES DONNÉES

Depuis 1979, plus de 6 300 oiseaux (dont une majorité de poussins) ont été marqués à l'aide d'un code individuel de quatre bagues colorées. A cette occasion les oiseaux ont été mesurés, pesés, et les ectoparasites recherchés. Les cinq colonies étudiées sont distantes de quelques kilomètres. Leur suivi intensif, grâce à une cartographie précise des falaises de reproduction, permet de répertorier les reproducteurs bagués et les nids construits, et de suivre le déroulement de la reproduction sur chacun d'eux. Lors des contrôles d'oiseaux bagués, des informations comportementales sont relevées, permettant la détermination du sexe des individus. Le statut social des oiseaux par rapport au site d'observation est déterminé automatiquement *a posteriori*. En particulier, les oiseaux sont considérés comme reproducteurs dès lors qu'ils ont construit un nid. L'ensemble de ces données permet de connaître l'histoire des sites de nid et des individus. Ces histoires individuelles fournissent un grand nombre d'informations sur le fonctionnement démographique des colonies (effectifs de reproducteurs, survies annuelles, recrutement, fécondité, *Lifetime Reproductive Success*, mouvements entre colonies, taux de parasitisme, ...) et sur les aspects comportementaux sous-jacents (rôle du succès de reproduction dans le recrutement, la non-reproduction et la fidélité au site, ontogenèse du comportement des immatures en cours d'accession à la reproduction, rôle des deux sexes dans la reproduction, ...).

Le statut social des individus pour une année donnée est ainsi défini : reproducteurs avec succès s'ils ont élevé des poussins jusqu'à l'envol, reproducteurs en échec s'ils ont au moins construit un nid mais ont échoué ensuite, adultes sabbatiques (anciens reproducteurs, présents ou absents, non reproducteurs cette année-là), ou préreproducteurs (oiseaux n'ayant jamais été contrôlés comme reproducteur ; les oiseaux étant considérés comme adultes dès lors qu'ils ont construit un nid).

## I. — MÉCANISMES DE RÉGULATION DES POPULATIONS

Les effectifs de reproducteurs de l'année  $t + 1$  ( $N_{t+1}$ ) dépendent de la survie des adultes de l'année  $t$  ( $Sa_{t+1}$ ), du pourcentage de reproducteurs de l'année  $t$  survivants et reproducteurs l'année  $t + 1$  ( $P_{t+1}$ ), de l'émigration ( $E_{t+1}$ ) ainsi que du recrutement de nouveaux reproducteurs ( $R_{t+1}$ ) :

$$N_{t+1} = N_t Sa_{t+1} P_{t+1} - E_{t+1} + R_{t+1} \quad (1)$$

Le paramètre  $R_{t+1}$  regroupe plusieurs types d'individus : 1) les jeunes recrues philopatrides, 2) les jeunes recrues nées ailleurs, 3) les adultes recrutés suite à une infidélité à d'autres colonies et 4) les adultes qui, ne s'étant pas reproduits l'année  $t$ , se reproduisent à nouveau l'année  $t + 1$ .

Chez la Mouette tridactyle les jeunes oiseaux se reproduisent au plus tôt à 3 ans, et en majorité à 4 ans (Wooller et Coulson, 1977 ; Danchin et Monnat,

1992). En conséquence, une année donnée, les jeunes recrues sont nées en majorité 4 ans plus tôt. Malgré cela, on n'observe pas, pour un groupe de reproducteurs, de corrélation positive entre sa fécondité de l'année  $t$  et son taux d'accroissement 4 ans plus tard ( $N_{t+4}/N_{t+3}$ ;  $F_{1,99} = 0,35$ ,  $R^2 = 0,003$ ,  $P < 0,56$ ). De même, une fois pris en compte l'effet de la fécondité de l'année précédente, il n'existe plus aucune relation avec la fécondité deux ans ( $F_{1,122} = 0,11$ ,  $P < 0,74$ ) et trois ans ( $F_{1,76} = 0,06$ ,  $P < 0,81$ ) plus tôt. Qu'une colonie ait produit beaucoup ou peu de jeunes une année donnée n'influence donc pas directement sa démographie lorsque ces jeunes auront l'âge d'être recrutés.

Par contre, si les colonies n'augmentaient que par leurs propres recrues locales, on ne devrait pas observer de relation entre leur fécondité d'une année et leur taux d'accroissement de l'année suivante ( $N_{t+1}/N_t$ ). En effet, les jeunes nés l'année  $t$  n'ont qu'un an l'année  $t + 1$  et ne peuvent pas encore intégrer le pool de reproducteurs. Cependant, dans les colonies du Cap Sizun, une fois pris en compte l'effet de l'année et du groupe social (ensemble de falaises voisines où les individus interagissent), cette relation est hautement significative ( $F_{1,160} = 155,47$ ,  $P < 0,0001$ ). Plus une colonie a un fort succès de reproduction une année donnée, plus elle aura tendance à augmenter dès l'année suivante (Fig. 1). Une telle augmentation implique un recrutement préférentiel après un fort succès de reproduction. Il convient donc d'analyser et d'expliquer les mécanismes comportementaux responsables de cette forte corrélation.

Si l'on considère que le recrutement et le taux d'émigration sont nuls, l'équation (1) devient  $N_{t+1} = N_t Sa_{t+1} P_{t+1}$ , et le taux d'accroissement annuel  $N_{t+1}/N_t$  doit être égal à la survie adulte multipliée par le pourcentage de reproducteurs. Pour une année donnée, la comparaison des taux d'accroissement annuels avec le produit  $Sa_{t+1} P_{t+1}$  doit permettre d'affirmer que dans certains cas il y a bien eu recrutement (taux d'accroissement annuel supérieur au produit  $Sa_{t+1} P_{t+1}$  de cette même année) ou émigration d'adultes (taux d'accroissement annuel inférieur à ce produit). Ainsi, dans une colonie donnée, les années de bonne reproduction sont suivies, dès l'année suivante, d'un recrutement de nouveaux reproducteurs pourtant nés au moins 3 ans plus tôt (les points sur la Fig. 1). En effet, les mouvements d'adultes étant relativement rares, la grande majorité de ces recrues se reproduisent pour la première fois. A l'inverse, après une année de mauvaise reproduction, on observe des phénomènes d'émigration de reproducteurs (les astérisques sur la Fig. 1).

D'autre part, pour une performance individuelle de reproduction donnée (succès ou échec), les adultes appartenant à un groupe de reproducteurs ayant eu un faible succès de reproduction global sont beaucoup moins fidèles à leur lieu de reproduction et montrent un taux de reproduction l'année suivante beaucoup plus faible que ceux appartenant à un groupe à fort succès de reproduction (Danchin et Monnat, en préparation). Le comportement des individus est donc aussi fortement influencé par le contexte social à l'intérieur du groupe dans lequel ils se reproduisent.

En conclusion, il apparaît que chez la Mouette tridactyle les populations sont régulées d'une année sur l'autre par les effets de la fécondité sur les trois paramètres comportementaux qui déterminent les effectifs de reproducteurs : le recrutement, le pourcentage de reproducteurs, et la fidélité au site de reproduction (Danchin, 1988). C'est ce que nous avons appelé le mécanisme de régulation des populations par Attraction, Recrutement, Non-reproduction et Fidélité (mécanisme ARNF, Fig. 2 ; Danchin *et al.*, 1987, 1991 ; Danchin, 1988 ; Monnat *et al.*,

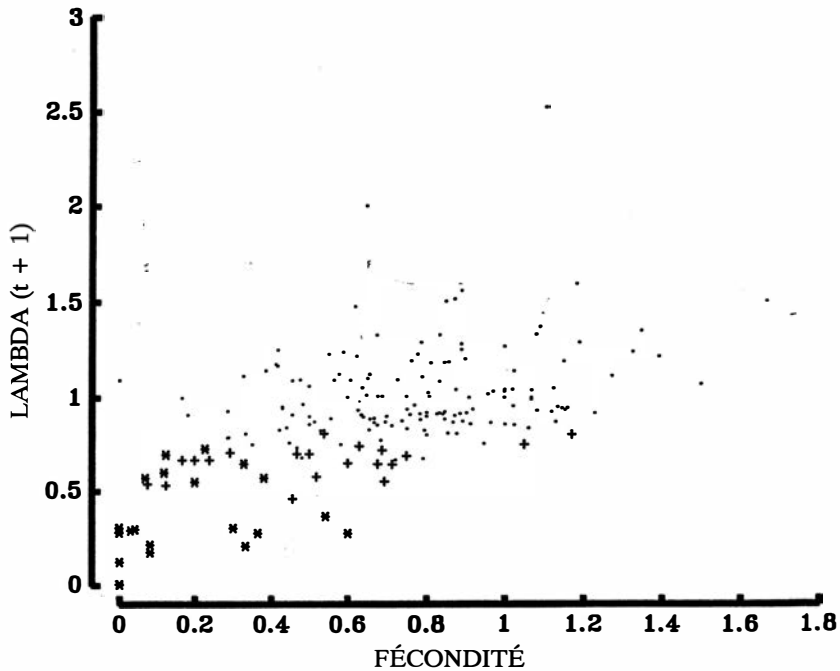


Figure 1. — Relation entre la fécondité d'une année donnée et le taux d'accroissement de l'année suivante. \* la valeur du taux d'accroissement implique une émigration de reproducteurs. + la valeur du taux d'accroissement peut s'expliquer uniquement par la survie et le pourcentage de reproducteurs. · la valeur du taux d'accroissement implique l'intervention d'un recrutement de nouveaux reproducteurs.

1990). Le suivi des oiseaux marqués individuellement confirme que la plupart des phénomènes d'infidélité au lieu de reproduction suivent des échecs de reproduction, infidélité d'autant plus marquée que le succès de reproduction global de la colonie est faible (Danchin et Monnat, 1992, en préparation).

## II. — INFLUENCE DU PARASITISME SUR LA FÉCONDITÉ

Le nombre moyen de poussins produits par couple et le pourcentage de couples ayant un succès de reproduction sont négativement corrélés au taux d'infestation des poussins par des tiques (*Ixodes uriae*) : dans une colonie, plus les poussins sont infestés par des tiques, moins le succès de reproduction est élevé (Fig. 3).

Cette tendance se retrouve chaque année, de même qu'au cours de l'histoire de chaque colonie : plus une colonie est ancienne, plus son taux d'infestation parasitaire est élevé (Danchin, 1992). Parallèlement, sa fécondité diminue. Au-delà d'une trentaine d'années, l'incidence des parasites tend à se stabiliser (Danchin, 1992).

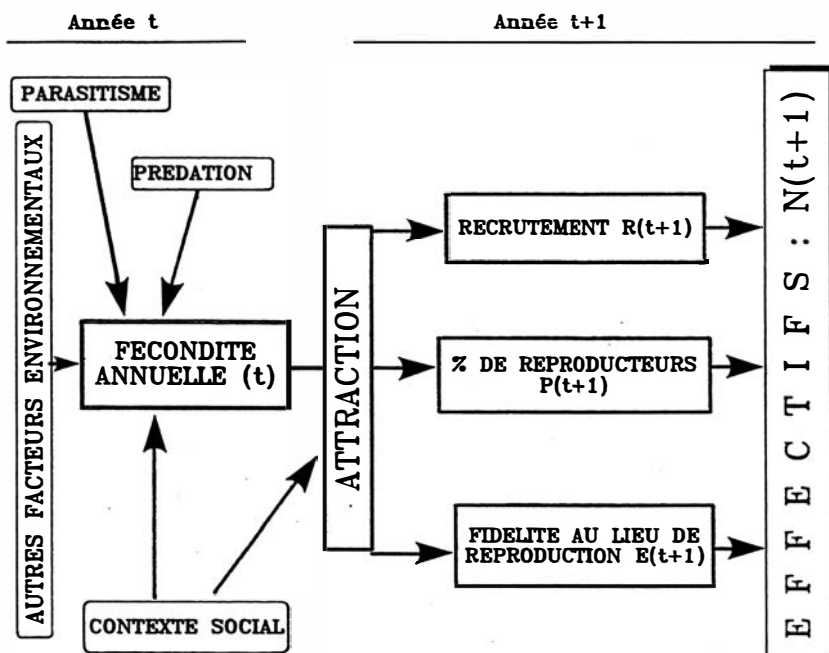


Figure 2. — Le mécanisme de régulation des populations par Attraction, Recrutement, Non-reproduction, Fidélité (ARNF).

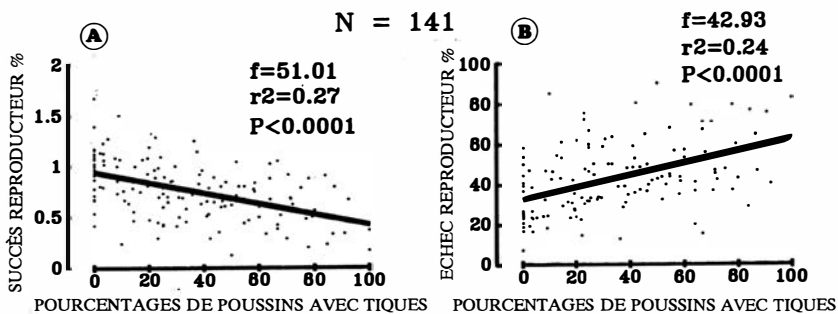


Figure 3. — Relation entre le taux d'infestation des poussins par des tiques et la fécondité du groupe de reproducteurs : A) la fécondité est estimée par le nombre moyen de poussins produits par couple, B) la fécondité est estimée par le pourcentage de couples ayant eu un échec de reproduction.

L'existence d'une corrélation ne démontre pas que le taux d'infestation parasitaire soit la cause directe de la diminution de la fécondité observée au Cap Sizun. Cependant, un certain nombre d'arguments sont en faveur de cette interprétation causale. Entre autres, le temps de stabilisation de l'incidence des parasites correspondant à plus de trois générations de Mouettes tridactyles, et la charge parasitaire étant mesurée sur les poussins, des phénomènes de vieillisse-

ment des individus ne peuvent être invoqués. De plus, il existe une très bonne concordance entre l'apparition des tiques et le changement de statut démographique. Par exemple, dans une falaise du Cap Sizun, des tiques (*Ornithodoros maritimus*) ont été apportées par un couple de Cormorans huppés (*Phalacrocorax aristotelis*) nichant au milieu des Mouettes tridactyles jusqu'en 1981. Dans les années qui ont suivi, la carte de la progression radiale des tiques depuis le site anciennement occupé par le cormoran se superposait approximativement à la carte des échecs de reproduction des mouettes (Monnat et Chastel, 1987).

Une expérimentation est en cours pour étudier la relation causale entre la charge parasitaire, les paramètres démographiques (fécondité, taux d'accroissement) et le comportement des individus parasités.

### III. — PROSPECTION, SQUATTERISME ET RECRUTEMENT

Chez les espèces d'oiseaux longévives, la période d'immaturité peut durer de nombreuses années (Nelson, 1988 ; Bradley et Wooller, 1991 ; Danchin *et al.*, 1991). Les jeunes visitent alors des lieux de reproduction de leur espèce et leur comportement pendant cette période de prospection préreproductrice est déterminant pour leur recrutement ultérieur (Harrington, 1974 ; Jouventin et Weimerskirch, 1984 ; Porter, 1988 ; Pickering, 1989 ; Cadiou *et al.*, sous presse).

Le squatterisme est un comportement particulier mis en évidence chez la Mouette tridactyle (Danchin, 1987, 1988 ; Danchin *et al.*, 1987, 1991 ; Monnat *et al.*, 1990) : après la chute d'assiduité des reproducteurs vers la moitié de la période d'élevage des poussins, des oiseaux viennent squatter les nids laissés temporairement inoccupés par les parents. Ils ne participent pas à l'élevage des jeunes et se font systématiquement chasser lors des retours réguliers des parents venant nourrir leurs poussins. Les deux catégories de squatters distinguées sont les squatters sur poussins (vus au moins une fois sur un nid contenant des poussins) et les squatters sur nids (vus uniquement sur des nids vides : nids en échec ou après l'envol des jeunes).

Le squatterisme est un comportement exprimé principalement par les deux catégories d'oiseaux les plus susceptibles d'être à la recherche d'un site de reproduction. Ainsi, plus de la moitié des préreproducteurs de 3 ans (un an avant l'âge moyen de première reproduction) et des reproducteurs en échec (les échecs de reproduction étant souvent suivis d'un changement de site) se comportent en squatters (Monnat *et al.*, 1990 ; Danchin *et al.*, 1991 ; Danchin et Monnat, 1992 ; Cadiou *et al.*, sous presse).

Les mâles montrent une tendance significativement plus forte que les femelles à se comporter en squatters sur poussins, les femelles étant plutôt squatters sur nids (Cadiou *et al.*, sous presse). Au sein des préreproducteurs, la proportion de squatters augmente avec l'âge et ce sont les plus âgés qui montrent la plus forte tendance à se comporter en squatters sur poussins (Monnat *et al.*, 1990 ; Cadiou *et al.*, sous presse).

Si les squatters restent généralement dominés par les propriétaires des nids jusqu'en fin de saison, ils vont à nouveau tenter de s'approprier le site et de s'y reproduire l'année suivante. Ainsi, sur les 58 squatters de 1990 survivants et reproducteurs en 1991, 15 (26 %) se sont reproduits sur un des nids squattés en 1990, dont 10 (17 %) sur le nid le plus fréquenté en tant que squatter (Tab. I). Cependant, il existe une différence très marquée entre les mâles et les femelles

puisque ces proportions sont respectivement de 34 % et 24 % pour les mâles, et de 6 % et 0 % pour les femelles (Tab. I). Pour les 23 préreproducteurs squatters de 1990 recrutés comme reproducteurs en 1991, ces mêmes proportions sont de 22 % et 13 % (Tab. I). Monnat *et al.* (1990) obtenaient respectivement 18 % et 9 % pour la période de 1981 à 1988, beaucoup moins bien suivie à cet égard. Si la mortalité de l'un ou des deux reproducteurs de l'année précédente (de l'ordre de 20 % et 4 %) peut faciliter cette appropriation, dans certains cas ces squatters doivent évincer les anciens propriétaires encore vivants.

TABLEAU I

*Devenir des oiseaux observés dans la falaise d'étude en 1990, survivants et reproducteurs en 1991, en fonction du statut social en 1990 et du sexe des individus.*

1 : M = mâles, F = femelles ; 2 : exprimé en % du nombre d'oiseaux squatters en 1990 et reproducteurs en 1991.

Statut social en 1990	Sexe <sup>1</sup>	Non squatters en 1990	Squatters en 1990	Reproducteurs en 1991			
				sur le même nid qu'en 1990	sur un nid squatté en 1990 N (% <sup>2</sup> )	sur le nid le plus squatté en 1990 N (% <sup>2</sup> )	sur un autre site
Reproducteurs	M	3	22	11	8	6	6
en échec	F	2	11	4	1	0	8
Adultes	M	0	1	—	1	1	0
sabbatiques	F	0	1	—	0	0	1
Préreproducteurs	M	0	18	—	5	3	13
	F	1	5	—	0	0	6
Total par sexe	M	3	41	11	14 (34)	10 (24)	19
	F	3	17	4	1 (6)	0	15
Total général		6	58	15	15 (26)	10 (17)	34

Les différences entre les trois catégories de prospecteurs préreproducteurs reflètent un gradient croissant (des non squatters vers les squatters sur nids et vers les squatters sur poussins) de stabilisation géographique, de durée de séjour aux colonies, de cantonnement, d'appropriation d'un site de reproduction, et d'activité sexuelle (Cadiou *et al.*, sous presse). Ce gradient traduit en fait la progression des individus dans le processus d'ontogenèse sociale qu'est l'accession à la reproduction. Le devenir des oiseaux d'une saison à l'autre confirme ces différents stades de progression, tout en montrant cependant que le passage par chacune des étapes décrites n'est pas obligatoire pour le recrutement (Tab. II ; Cadiou *et al.*, sous presse).

Chez les Mouettes tridactyles, l'appropriation d'un site de reproduction est l'étape incontournable pour le recrutement des individus (jeunes ou adultes) dans la fraction reproductrice de la population. Ce sont les mâles qui sont territoriaux, la formation du couple ayant lieu après l'appropriation d'un site (Danchin et



TABLEAU II

*Devenir en 1991 des préreproducteurs observés en 1990 dans la falaise d'étude, en fonction de leur statut de squatterisme en 1990.*

NSQ = non vus squatter dans les cinq colonies du Cap Sizun ; SQN = vus uniquement squatters sur nids dans la falaise d'étude ; SQA = vus squatters uniquement ailleurs que dans la falaise d'étude ; SQP = vus au moins une fois squatters sur poussins dans la falaise d'étude ; <sup>1</sup> : ce chiffre inclue un mâle qui, d'abord squatter sur poussin, a ensuite profité de la disparition d'un mâle reproducteur pour s'approprier le nid et la femelle. Puis il a participé avec la femelle à l'élevage du jeune jusqu'à l'envol.

Statut de squatterisme en 1990	Non reproducteurs en 1991	Reproducteurs en 1991	
		N	%
NSQ	13	1	7.1
SQN	18	8	30.8
SQA	8	5	38.5
SQP	7	10 <sup>1</sup>	58.8
Total	46	24	34.3

Nelson, 1991 ; Danchin, 1991). Les mâles squatters prennent donc une « option de propriété » sur les sites squattés, généralement productifs, mais l'acquisition effective de l'un de ceux-ci l'année suivante dépendra en grande partie de la survie des propriétaires, mais également des compétitions interindividuelles.

## CONCLUSIONS

Lors de l'étude des mécanismes de régulation des populations, nous avons constaté que le succès de reproduction et le contexte social jouent un rôle déterminant dans l'attraction exercée par un lieu de reproduction, c'est-à-dire sa capacité à recruter de nouveaux reproducteurs (jeunes ou adultes) et à fidéliser comme nicheurs ses propres reproducteurs (mécanisme ARNF, Fig. 2).

Ces résultats deviennent cohérents à la lueur de l'étude du comportement de prospection : c'est bien le succès de reproduction une année donnée, autrement dit la densité relative de nids avec poussins, qui joue un rôle fondamental dans l'attraction vis-à-vis des prospecteurs (préreproducteurs ou adultes en échec). Ceux-ci sont attirés par les nids avec poussins et probablement par le contexte social qui résulte des activités de reproduction. Par leurs propres activités ces individus vont d'ailleurs eux aussi contribuer au contexte social de la colonie. Chabrzyk et Coulson (1976) ont également signalé chez le Goéland argenté (*Larus argentatus*) le rôle attractif qu'exercent la productivité annuelle et la densité (un des éléments du contexte social) sur les prospecteurs. En conséquence, plus le nombre de nids avec succès de reproduction sera élevé, plus l'attraction sera grande et plus le recrutement sera fort. De même, plus les reproducteurs ont un fort succès de reproduction une année donnée, plus ils seront fidèles à leur site et plus ils auront tendance à s'y reproduire à nouveau l'année suivante. Ces caractéristiques comportementales, et en particulier le squatterisme, expliquent

une grande partie de la corrélation observée chez la Mouette tridactyle entre la fécondité une année donnée et le taux d'accroissement dès l'année suivante.

Un mécanisme démographique classique agissant au travers des effets directs de la fécondité sur les variations d'effectifs serait peu adaptatif chez les espèces longévives : il n'agirait sur les effectifs que lors du recrutement des jeunes, soit 4 ans plus tard chez la Mouette tridactyle, et jusqu'à 10 ans plus tard chez certaines espèces dont la période d'immaturation est encore plus longue. Par ailleurs, plus une espèce est longévive, plus la sensibilité du taux d'accroissement de la population aux variations de la fécondité est faible (Lebreton et Clobert, 1991). Des variations de fécondité bien supérieures à celles biologiquement possibles seraient nécessaires pour expliquer les tendances démographiques souvent observées.

L'attraction d'un lieu de reproduction résulte des effets combinés du succès de reproduction et du contexte social. Ces deux caractéristiques reflètent directement la qualité du milieu. La prospection dans différents lieux de reproduction permet donc aux recrues potentielles d'en évaluer la qualité (Chabryk et Coulson, 1976 ; Danchin *et al.*, 1987, 1991 ; Porter et Coulson, 1987 ; Danchin, 1988 ; Monnat *et al.*, 1990 ; Cadiou *et al.*, sous presse). Si la fécondité est élevée et le contexte social favorable (forte attraction), ces prospecteurs vont rester dans la colonie jusqu'en fin de saison. Ils auront ainsi le temps de se familiariser avec les conditions propres de cette colonie (phase d'apprentissage), d'entrer dans une phase de stabilisation et d'aller plus avant dans le processus d'accession à la reproduction.

Le parasitisme apparaît comme un des facteurs du milieu susceptibles d'influencer le succès de reproduction. Il permettrait d'expliquer les différences démographiques observées entre colonies voisines (quelques kilomètres représentent peu par rapport aux distances parcourues journalièrement par les Mouettes tridactyles) et d'âge relativement semblable. Son action sur la fécondité serait déterminante sur les changements annuels d'effectifs.

Le mécanisme ARNF permet d'expliquer, dès l'année suivante, des taux d'accroissement des populations à une échelle locale allant théoriquement de zéro (émigration totale des reproducteurs) à des valeurs nettement supérieures à 1 (recrutement massif de nouveaux reproducteurs). Cette dernière valeur est bien entendu limitée par les effets de la compétition intraspécifique pour les ressources (Furness et Birkhead, 1984 ; Cairns, 1989). Ce mécanisme explique aussi la dynamique observée à l'échelle plus vaste de la population. Certains lieux de reproduction peuvent devenir défavorables suite à une forte infestation parasitaire ou à une prédation élevée par exemple. Cela agit sur la fécondité et le contexte social et conduit, à travers le mécanisme ARNF, à une désertion de ces lieux de reproduction au profit d'autres plus favorables. A l'échelle de la population, la philopatrie des jeunes, et la fidélité et la non-reproduction des adultes, redistribuent chaque année les effectifs de reproducteurs dans les différents milieux disponibles en fonction de leur qualité l'année précédente. La fécondité étant un excellent critère intégrateur de la qualité des milieux, le recrutement, la fidélité, et le pourcentage de reproducteurs vont augmenter dans les habitats les plus productifs et diminuer dans les moins productifs. De ce fait, ce mécanisme tend à une optimisation globale de la fécondité de la population.

## SUMMARY

A long term study of the Kittiwake colonies of Cap Sizun (Brittany, France) shows that, even though Kittiwakes usually recruit at the age of 4, the population growth rate from year to year is highly correlated with the breeding success of the previous year. This is due to a strong recruitment, a large proportion of breeders, and a high adult fidelity after years of high fecundity. Furthermore, for a given individual breeding performance (breeding success or failure), adult fidelity to the colony and the proportion of breeders in the following year increase with the breeding success of the colony in which they bred in the previous year. This leads us to propose a mechanism of population regulation through Attraction, Recruitment, Non-breeding, and Adult Fidelity, in which breeding success and social context — two characteristics which reflect environmental quality — play prominent roles. These two parameters are the main components of the attraction exerted by a breeding site, i.e. its capacity to recruit new breeders (young or adults) and to retain its own adults as breeders.

Breeding success and social context are assessed by potential recruits when prospecting different breeding places. If fecundity and social context are good, prospectors may settle there and recruit in the following year. Prospectors are attracted to nests with chicks, on which they squat when they are momentarily left unattended by the parents after the middle of the rearing period. These squatters are mainly prebreeders or failed breeders ; both are actively looking for a breeding site. Males are more prone to squat on chicks. Prebreeding squatters on chicks show a high proportion of recruitment in the following year : 34 % of prospecting males recruit on one of the nests they have squatted during the previous year, and 24 % on the most consistently squatted nest. Thus, squatting is an appropriation behaviour of a breeding site.

The density of parasites influences the colony breeding success : breeding groups with high densities of parasites on the chicks have the lowest fecundity. The appearance of parasites is correlated with a drop in fecundity of the kittiwakes and parasites are likely to be the cause of this reduced fecundity. This acts on the numbers through prospectors' and adults' behaviour which in turn can explain the positive correlation between the fecundity in a given year and the rate of population increase in the following year.

## REFERENCES

- BRADLEY, J.S. & WOOLLER, R.D. (1991). — Philopatry and age of first-breeding in long-lived birds. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 20 : 1657-1665.
- CADIOU, B., MONNAT, J.Y. & DANCHIN, E. (sous presse). — Prospecting in the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) : different behavioural patterns and the role of squatting in the social process of recruitment. *Anim. Behav.*
- CAIRNS, D.K. (1989). — The regulation of seabird colony size : a hinterland model. *Am. Nat.*, 134 : 141-146.
- CHABRZYK, G. & COULSON, J.C. (1976). — Survival and recruitment in the Herring Gull *Larus argentatus*. *J. Anim. Ecol.*, 45 : 187-203.
- COULSON, J.C. (1984). — The population dynamics of the Eider Duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adults ducks. *Ibis*, 126 : 525-543.

- COULSON, J.C. & NE'VE DE MÉVERGNIES, G. (1992). — Where do young Kittiwakes *Rissa tridactyla* breed, philopatry or dispersal? *Ardea*, 80 : 187-197.
- COULSON, J.C., DUNCAN, N. & THOMAS, C. (1982). — Changes in the breeding biology of the Herring Gull (*Larus argentatus*) induced by reduction in the size and density of the colony. *J. Anim. Ecol.*, 51 : 739-756.
- COURT, G.S., BRADLEY, D.M., GATES, C.C. & BOAG, D.A. (1989). — Turnover and recruitment in a tundra population of Peregrine Falcons *Falco peregrinus*. *Ibis*, 131 : 487-496.
- DANCHIN, E. (1987). — 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. (1988). — *Rôle des facteurs comportementaux dans les mécanismes de régulation des populations d'oiseaux coloniaux : cas de la Mouette tridactyle* (*Rissa tridactyla*). Thèse d'état. Université de Paris VI.
- DANCHIN, E. (1991). — Social displays of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Bird Behaviour*, 9 : 69-80.
- DANCHIN, E. (1992). — The incidence of tick parasite *Ixodes uriae* in Kittiwake *Rissa tridactyla* colonies in relation to the age of the colony, and a mechanism of infecting new colonies. *Ibis*, 134 : 134-141.
- DANCHIN, E. & MONNAT, J.Y. (1992). — Population dynamics modelling of two neighbouring Kittiwake colonies : implications for management. *Ardea*, 80 : 171-180.
- DANCHIN, E. & NELSON, J.B. (1991). — Behavioural adaptations to cliff-nesting in the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) : convergences with the Gannet (*Sula bassana*) and the Black Noddy (*Anous tenuirostris*). *Col. Waterbirds*, 14 : 103-107.
- DANCHIN, E., CADIOU, B., MONNAT, J.Y. & RODRIGUEZ ESTRELLA, R. (1991). — Recruitment in long-lived birds : conceptual framework and behavioural mechanisms. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 20 : 1641-1656.
- DANCHIN, E., MONNAT, J.Y. & PASQUET, E. (1987). — Rôles des facteurs comportementaux dans les mécanismes de régulation des populations d'oiseaux coloniaux. *Actes Coll. Nat. CNRS « Biologie des Populations »* : 618-627.
- DESANTE, D.F. (1990). — The role of recruitment in the dynamics of a sierran subalpine bird community. *Am. Nat.*, 136 : 429-445.
- FURNESS, R.W. & BIRKHEAD, T.R. (1984). — Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature*, 311 : 655-656.
- GREENWOOD, P.J. & HARVEY, P.H. (1982). — The natal and breeding dispersal of birds. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 13 : 1-21.
- HARRINGTON, B.A. (1974). — Colony visitation behaviour and breeding ages of Sooty Terns (*Sterna fuscata*). *Bird Banding*, 45 : 115-144.
- HÉMERY, G., d'ELBÉE, E. & TERRASSE, J.F. (1986). — Régulation d'une population de Pétrels-tempête *Hydrobates pelagicus* par reproduction intermittente. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 303, Série III : 353-356.
- JOUVENTIN, P. & WEIMERSKIRCH, H. (1984). L'Albatros fuligineux à dos sombre *Phoebetria 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.
- LEBRETON, J.D. (1987). — Régulation par le recrutement chez la Mouette rieuse *Larus ridibundus*. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl. 4 : 173-182.
- LEBRETON, J.D. & CLOBERT, J. (1991). — Bird population dynamics, management, and conservation : the role of mathematical modelling in C.M. Perrins, J.D. Lebreton & G.J.M. Hirons (eds.). *Bird Population Studies : their Relevance to Conservation and Management* : 105-125. Oxford University Press, Oxford.
- LOMNICKI, A. (1980). — Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *Oikos*, 35 : 185-193.
- McMAHON, T.E. & TASH, J.C. (1988). — Experimental analysis of the role of emigration in population regulation of desert pupfish. *Ecology*, 69 : 1871-1883.
- MONNAT, J.Y. & CHASTEL, C. (1987). — Ectoparasites hématophages et biologie des populations d'oiseaux marins. *Actes Coll. Nat. CNRS « Biologie des Populations »* : 201-207.
- MONNAT, J.Y., DANCHIN, E. & RODRIGUEZ ESTRELLA, R. (1990). — Assessment of environmental quality within the framework of prospecting and recruitment : the squatterism in the Kittiwake. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 311, Série III : 391-396.

- NELSON, J.B. (1988). — Age and breeding in seabirds. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 19 : 1081-1097.
- NEWTON, I. (1991). — The role of recruitment in population regulation. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 20 : 1689-1699.
- OLLASON, J.C. & DUNNET, G.M. (1983). — Modelling annual changes in numbers of breeding fulmars, *Fulmarus glacialis*, at a colony in Orkney. *J. Anim. Ecol.*, 52 : 185-198.
- 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. & 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.
- PULLIAM, H.R. (1988). — Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.*, 132 : 652-661.
- WOOLLER, R.D. & COULSON, J.C. (1977). — Factors affecting the age of first breeding of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 119 : 339-349.