



HAL
open science

La formation de couples hivernaux chez le petit bec-en-fourreau (*Chionis minor*) et sa signification biologique

Christophe Verheyden

► **To cite this version:**

Christophe Verheyden. La formation de couples hivernaux chez le petit bec-en-fourreau (*Chionis minor*) et sa signification biologique. *Revue d'Écologie*, 1988, 43 (4), pp.375-387. hal-03529535

HAL Id: hal-03529535

<https://hal.science/hal-03529535>

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.

LA FORMATION DE COUPLES HIVERNAUX CHEZ LE PETIT BEC-EN-FOURREAU (*CHIONIS MINOR*) ET SA SIGNIFICATION BIOLOGIQUE

Christophe VERHEYDEN*

La famille des Chionididés, dont la position au sein des Charadriiformes a été très discutée (Lowe, 1916 ; Jacob, 1977 ; Strauch, 1978) comporte deux espèces très voisines sur le plan morphologique et écologique, mais dont les aires de répartition autour de la péninsule antarctique et dans les îles subantarctiques de l'Océan Indien ne se recoupent pas. Là où elles se reproduisent, ces espèces sont les seules à être strictement terrestres et elles se nourrissent aux dépens des autres oiseaux, en particulier des manchots dont elles sont cleptoparasites. La période de reproduction de *Chionis minor*, qui s'étend de novembre à mars, est parfaitement synchronisée avec le cycle des espèces exploitées (gorfous en particulier) et son déroulement est maintenant bien connu (Burger, 1979 et 1981).

L'arrivée de la période hivernale, caractérisée par le départ des espèces-hôtes et par l'apparition de conditions « climatiques » sévères (gel, neige), entraîne d'importantes modifications des conditions d'alimentation (Burger, 1981) et de survie (Huske, 1986 ; Pinowski, 1985). Les animaux réagissent de diverses façons à cette situation (Zonov, 1982), mais deux seulement ont été décrites jusqu'à présent chez *Chionis minor* (Burger, 1982 et 1984). L'étude présentée ici montre qu'il en existe plusieurs autres, dont une tout à fait particulière.

ZONE D'ÉTUDE ET MÉTHODE

L'archipel des îles Crozet se situe dans la partie Sud-Ouest de l'Océan Indien (46°S ; 50-52°E) juste au-dessus de la convergence antarctique, ce qui lui confère un climat de type subantarctique. L'étude a été menée dans la partie Nord/Nord-Ouest de l'île de la Possession, sur une zone comportant environ 3 km de côtes et avoisinant les 75 ha de superficie. On trouve sur cette zone les espèces habituellement exploitées par le Petit Bec-en-fourreau : le Manchot royal (30 000 couples), le Gorfou sauteur (2 940 couples), le Gorfou macaroni (2 920 couples), le Manchot papou (30 couples) et le Cormoran à ventre blanc (30 couples).

La population que nous avons suivie se compose de 77 couples reproducteurs, nichant dans trois types de milieu : les colonies de gorfous (50 couples), les

*C.E.B.A.S., C.N.R.S. Villiers-en-Bois. F-79360 Beauvoir-sur-Niort.

colonies de manchots royaux (14 couples), et des milieux mixtes comportant à la fois gorfoutière et portion de plage (13 couples). 90 % des oiseaux ont été marqués avec une bague métallique et une bague en plastique coloré, à numéro lisible de loin. Leur sexe a été déterminé d'après les critères proposés par Burger (1979). Les autres catégories d'oiseaux n'ont pas été suivies.

Les observations se sont déroulées sur une période de 13 mois (mi-décembre 1986 à mi-janvier 1988), et ont comporté deux phases : le suivi de la reproduction en été, puis le suivi hivernal (début-mars à mi-novembre) des reproducteurs à raison d'un parcours complet de toute la zone d'étude tous les 10-15 jours. Selon le mois, 51 à 94 % de ces oiseaux ont été contrôlés, et tous les pourcentages présentés dans cet article sont exprimés par rapport au total des oiseaux effectivement contrôlés, et non pas par rapport au total des oiseaux bagués (sauf mention).

RÉSULTATS

FIDÉLITÉ DES REPRODUCTEURS À LEUR MILIEU D'ORIGINE

Si l'on considère l'ensemble des reproducteurs contrôlés en période hivernale, on constate (Fig. 1) qu'ils se répartissent globalement en deux catégories :

- des individus *sédentaires*, qui sont restés fidèles à leur milieu de reproduction,
- des individus *mobiles*, qui ont quitté leur milieu de reproduction pour en exploiter un nouveau.

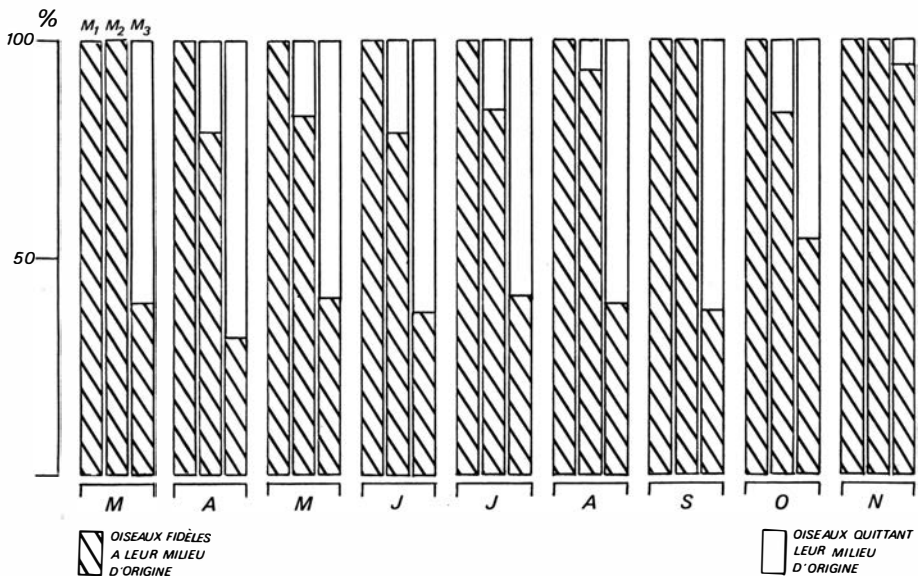


Figure 1. — Proportions de reproducteurs sédentaires et mobiles au cours de l'hiver dans trois milieux : colonies de manchots royaux (M1), milieux mixtes (M2), et colonies de gorfous (M3).

Il est à noter que dans la presque totalité des cas, les déplacements se font vers la colonie de manchots royaux, et ce quel que soit le milieu d'origine.

Aucun milieu n'est jamais totalement déserté par les oiseaux qui s'y sont reproduits, même dans le cas où la source principale de nourriture a totalement disparu (gorfoutières). Les oiseaux restants se rabattent alors sur d'autres ressources alimentaires, en particulier les invertébrés.

Les proportions d'individus sédentaires et mobiles ne sont pas du tout les mêmes selon le milieu considéré. Dans les manchotières, il n'existe aucune émigration et la totalité des reproducteurs est exclusivement sédentaire, tandis que dans les gorfoutières, 60 à 70 % des reproducteurs quittent leur lieu de reproduction pour les manchotières. Le cas des oiseaux ayant niché dans les milieux mixtes représente une situation intermédiaire.

Pour un milieu donné, les proportions relatives d'individus sédentaires et mobiles varient au cours du temps, et se distribuent globalement en deux périodes :

— une période de relative stabilité, qui s'amorce tôt (mars) et dure longtemps (7 mois) dans les gorfoutières, alors qu'elle débute plus tard (avril) et dure moins longtemps (5 mois) dans les milieux mixtes.

— une période d'inversion des proportions qui marque un retour général des reproducteurs vers leur milieu de reproduction, dès le mois de septembre pour les milieux mixtes et plus tardivement (octobre à novembre) pour les gorfoutières.

CARACTÉRISTIQUES DE LA POPULATION SÉDENTAIRE

Fidélité au territoire

— Selon le milieu : quel que soit le milieu considéré, on note (Fig. 2, gauche) que la grande majorité des oiseaux restés fidèles à leur milieu de reproduction conservent le territoire qu'ils avaient lors de la période de reproduction précédente. Cette tendance est particulièrement marquée chez les individus ayant niché dans la colonie de manchots royaux, et sensiblement moindre chez ceux s'étant reproduits dans les gorfoutières.

— Selon le sexe : La majorité des oiseaux qui conservent en hiver leur territoire de reproduction sont des femelles (Fig. 2, centre), ce qui est tout particulièrement le cas quand les territoires sont occupés par des oiseaux isolés (écart maximum entre les proportions d'oiseaux territoriaux et d'oiseaux en couples, sur la figure 2, gauche). L'attachement au territoire de reproduction est donc plus fort chez les femelles reproductrices que chez les mâles, en particulier dans les milieux les moins favorisés sur le plan alimentaire (gorfoutières). Dans les manchotières, où les oiseaux restent en couple toute l'année dans la grande majorité des cas, on n'observe aucune prépondérance d'un sexe sur l'autre dans l'attachement au territoire.

Modification du comportement territorial

Une importante fraction (jusqu'à 70 %) des oiseaux territoriaux montre une tendance à l'extension des limites territoriales en période hivernale (Fig. 2, droite).

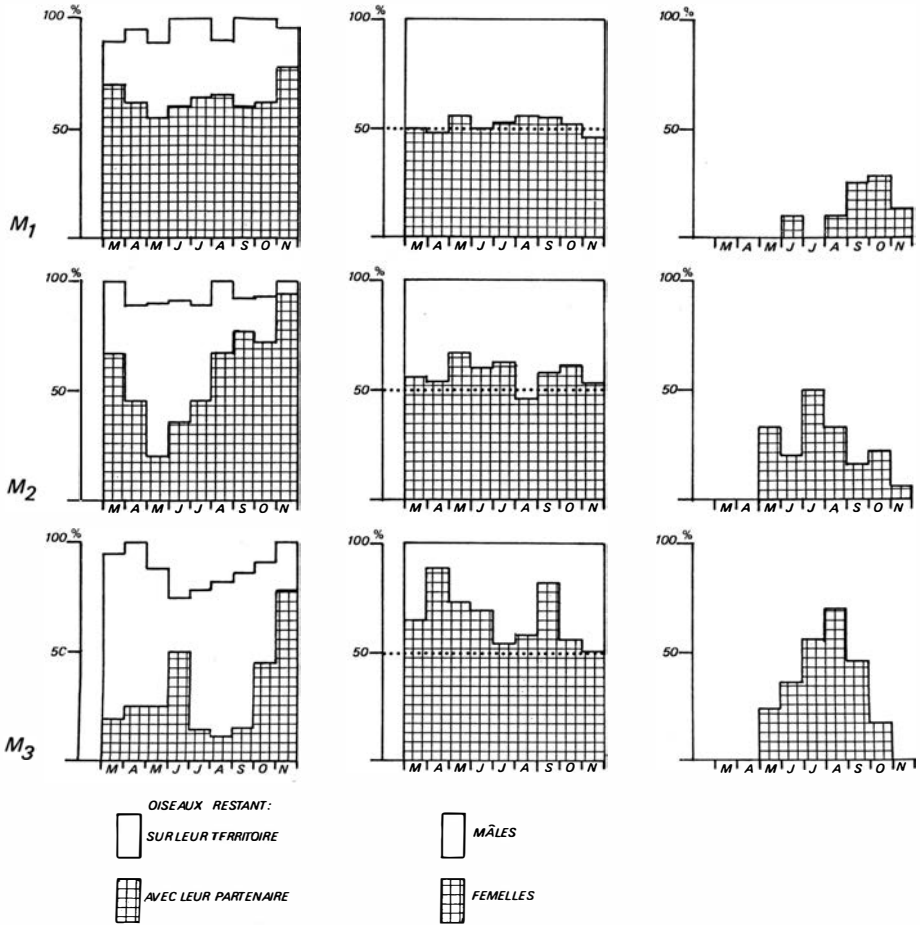


Figure 2. — Comportement territorial des reproducteurs sédentaires en hiver : pourcentage d'oiseaux fidèles à leur territoire et à leur partenaire (à gauche), sex-ratio des oiseaux territoriaux (au centre), et pourcentage d'oiseaux étendant leur territoire (à droite), dans trois milieux (M1 = colonies de manchots royaux ; M2 = milieux mixtes ; M3 = colonies de gorfous).

Tout en continuant de s'assurer l'exclusivité de leur ancien territoire de reproduction, ces oiseaux en prospectent les zones périphériques jusqu'à une distance de plusieurs mètres à plusieurs dizaines de mètres. Ces zones sont défendues contre les intrus, mais de manière moins systématique et moins poussée que sur le territoire proprement dit. Il est à noter que cette tendance se manifeste progressivement au cours de la saison hivernale, qu'elle est nettement plus marquée dans les milieux les plus pauvres (gorfoutières) et qu'elle se produit particulièrement quand les oiseaux territoriaux sont isolés. Ce phénomène se comprend d'autant mieux lorsque l'on considère l'importante surface laissée vacante suite au départ d'un fort contingent reproducteur vers d'autres milieux (Fig. 1).

Fidélité des partenaires

Signalons tout d'abord qu'aucun cas de partenaires restant fidèles l'un à l'autre en dehors du cadre territorial n'a été observé.

La fidélité entre partenaires du couple est très marquée chez les oiseaux s'étant reproduits dans les manchotières, alors qu'elle l'est beaucoup moins, surtout au cœur de l'hiver, chez ceux qui ont niché dans les gorfoutières. Cette stabilité des couples est un phénomène pratiquement constant chez les oiseaux issus des manchotières, alors qu'il est beaucoup moindre chez ceux issus des autres milieux ; on observe alors (Fig. 2, gauche) une période où la majorité des couples sont dissociés et où l'un des partenaires est observé seul sur son territoire, suivie d'une période de remise en couple au printemps.

CARACTÉRISTIQUES DE LA POPULATION MOBILE

Sens des déplacements

Tous les déplacements se font à partir des gorfoutières ou des milieux mixtes, jamais à partir des manchotières. Sauf dans le cas où le milieu d'accueil fut une plage, le déplacement s'est toujours produit en direction de la colonie de manchots royaux — ce qui témoigne de l'extrême attraction de ce milieu, situé au centre de notre zone d'étude, sur la population nicheuse de Bec-en-fourreau des alentours (jusqu'à 1,5 km).

Rapports avec le nouveau milieu

— Acquisition d'un nouveau territoire :

Quelle que soit leur origine, une part importante (jusqu'à 52 %) des oiseaux ayant quitté leur lieux de reproduction parvient à s'octroyer un nouveau territoire dans les manchotières (Fig. 3). Ce territorialisme hivernal se développe progressivement, se mettant en place rapidement (dès le mois de mars) chez les individus s'étant reproduit en gorfoutière et plus tardivement (en juin seulement) chez ceux provenant de milieux mixtes. Il atteint sa plus grande intensité en juillet, août et septembre, c'est-à-dire en plein cœur de l'hiver, pour disparaître progressivement dans le cas des reproducteurs en gorfoutière, et beaucoup plus rapidement (en septembre) chez ceux issus de milieux mixtes. Les individus non-territoriaux prospectent parfois isolément, mais surtout en groupes, les bordures et les zones « neutres » des manchotières.

— Association avec un nouveau partenaire :

Parmi les becs-en-fourreau qui sont parvenus à s'octroyer un nouveau territoire, la majorité se sont associés à un partenaire différent de celui qu'ils avaient en période de reproduction (Fig. 3). Soulignons qu'aucune association avec un nouveau partenaire ne s'est effectuée sans qu'il y ait eu en même temps

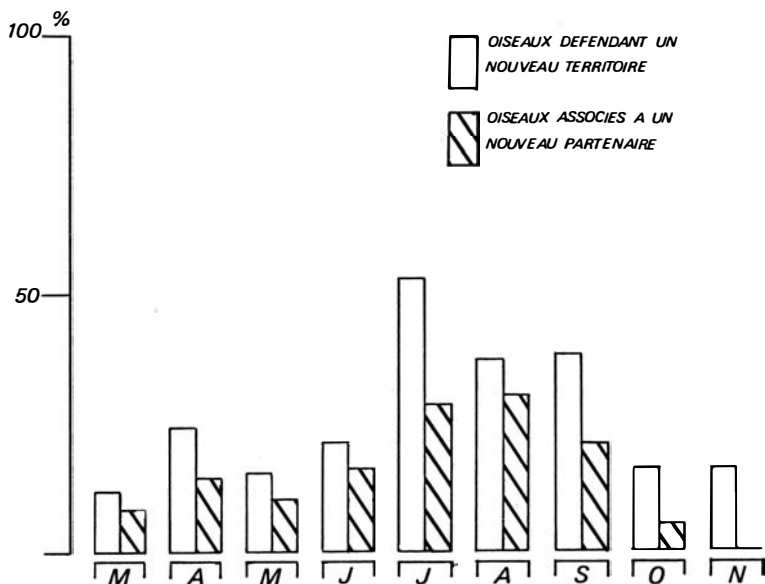


Figure 3. — Pourcentage de reproducteurs « émigrés » parvenant à s'octroyer un nouveau territoire et à s'associer à un nouveau partenaire dans les colonies de manchots royaux.

acquisition d'un nouveau territoire. On retrouve donc bien la relation, connue en période de reproduction, entre la formation et le maintien du couple et l'acquisition d'un territoire. Mais, dans le cas présent, le phénomène se produit dans une situation tout à fait différente (période hivernale), qui mérite d'être examinée de plus près.

CAS PARTICULIER DES COUPLES HIVERNAUX

Importance au sein de la population

Jusqu'à 30 % des oiseaux de la population mobile forment des couples hivernaux (Fig. 3), ce qui est loin de représenter une situation marginale pour cette catégorie d'oiseaux, nettement majoritaire dans certains milieux (gorfoutières).

Si l'on considère maintenant l'ensemble des reproducteurs de la zone d'étude, le territorialisme hivernal y représente près de 16 % des oiseaux, ce qui est loin d'être négligeable puisqu'il existe à peine plus de reproducteurs restant toute l'année dans les manchotières (19,4 %).

Statut des oiseaux impliqués dans des couples hivernaux

L'essentiel (12 sur 15) des oiseaux concernés provient des gorfoutières, et quelques-uns seulement (3 sur 15) sont originaires de milieux mixtes. Tous sont

des reproducteurs connus pour avoir élevé au moins un jeune jusqu'à l'envol. On ne connaît pas l'origine exacte du partenaire non-bagué observé dans la plupart de ces couples hivernaux, mais il est probable qu'il s'agisse d'adultes non-reproducteurs, car ceux-ci représentent 37,4 % des adultes. L'éventualité qu'il s'agisse de reproducteurs extérieurs paraît peu probable en raison de la faible immigration observée, et celle d'oiseaux appartenant aux 10 % de reproducteurs locaux non-bagués l'est encore moins.

En ce qui concerne le sexe des oiseaux concernés, on n'observe pas de prépondérance très significative des mâles (9 sur 15) ou des femelles (6 sur 15). Dans les deux seuls cas où le couple était formé de deux individus connus, il s'est avéré que les deux partenaires étaient bien de sexe opposé. Dans les autres cas, où l'un des oiseaux n'était pas bagué donc de sexe non déterminé, les deux partenaires ont été observés en parade mutuelle, ce qui est connu comme ne produisant jamais entre oiseaux de même sexe à Marion (Burger, 1980). Toutefois, aucune copulation n'a été observée, encore que ce comportement n'intervienne pas de façon déterminante dans la formation des couples (Burger et Millar, 1980). Le caractère hétérosexuel de ces couples apparaît donc comme pratiquement certain.

Date de mise en place et durée

Les premières mises en couple ont été observées dès le 30 mars jusqu'au 28 avril, date à laquelle un tiers des couples sont déjà formés. Il est à noter que sur ces 5 installations précoces, 4 concernent des femelles. De fin-avril à fin-juin, aucune mise en couple n'est observée, mais le phénomène reprend en juillet (3 cas), août (2 cas) et septembre (3 cas). Durant cette deuxième période, seuls des mâles sont concernés, et dans la plupart des cas, ces oiseaux ont été observés durant les 2-3 mois précédents, cantonnés sur une même zone, sans que la présence d'un partenaire ait pu être établie de façon certaine.

La durée de maintien de ces couples hivernaux varie de 15 à 190 jours, avec une moyenne de 87 jours. Il est remarquable que les 5 couples installés le plus précocement soient aussi ceux qui ont duré le plus longtemps (160 à 190 jours), alors que les couples installés par la suite ont tous duré moins de 90 jours. A titre de comparaison, les couples qui ne restent unis que durant la période de reproduction ont une durée de 100 à 150 jours, ce qui signifie que certains oiseaux passent plus de temps avec leur partenaire hivernal qu'avec leur partenaire de reproduction.

Dissociation des couples

La dissociation des couples hivernaux se produit déjà à partir de la mi-Août, mais devient générale (8 cas sur 13) dans le courant du mois d'Octobre ; l'observation la plus tardive concerne un couple encore uni le 21 Novembre. Il est remarquable qu'aucun de ces couples hivernaux ne se soit maintenu au cours de la période de reproduction suivante. Qui plus est, tous les oiseaux concernés (sauf un qui n'a pas été revu) sont retournés sur leur précédent territoire de reproduction où ils se sont appariés avec leur ancien partenaire de reproduction. Il existe même deux cas d'oiseaux qui ont été observés, au cours de la même journée, successivement sur leur territoire hivernal en compagnie de leur partenaire

hivernal pour la dernière fois de la saison ; puis sur leur territoire de reproduction en compagnie de leur partenaire de reproduction pour la première fois de la nouvelle saison estivale !

DISCUSSION

Originalité des phénomènes observés

Jusqu'à présent, on connaissait chez *Chionis minor* deux types de stratégies hivernales, qui ont été décrites en détail par Burger (1982 et 1984) :

— Dans les milieux à ressources alimentaires abondantes et constantes (colonies de manchots royaux), le territoire de reproduction est conservé et défendu par le couple toute l'année, ce qui lui conférerait un meilleur accès aux ressources les plus riches, ainsi que l'assurance d'un territoire pour la saison de reproduction suivante.

— Dans les milieux à ressources alimentaires abondantes mais temporaires (gorfoutières), le territoire de reproduction est abandonné et les oiseaux se joignent à des groupes mobiles qui exploitent les zones couvertes de végétation, la périphérie des manchotières et les plages, où la nourriture est peu abondante, de faible qualité et dispersée. Dans ces conditions, la vie en groupe augmenterait l'efficacité de la récolte alimentaire et réduirait les risques de prédation.

Ces deux stratégies ne sont pas du tout particulières à cette espèce, puisque l'on retrouve de très nombreux exemples comparables dans la littérature, qu'il s'agisse de mammifères ou d'oiseaux.

Si l'on considère maintenant les autres stratégies présentées dans cette étude (territoire de reproduction gardé toute l'année par un seul des partenaires du couple ; territoire hivernal individuel dans un nouveau milieu ; extension du territoire en hiver), on est amené à constater que de nombreux exemples similaires existent aussi dans la littérature, chez des espèces très diverses, et notamment chez les Charadriiformes (Goss-Custard, 1970 ; Hamilton, 1959 ; Lindt, 1957 ; Mallo-ry, 1982 ; Stawarczyk, 1986). Il est toutefois peu courant qu'une espèce présente une telle diversité de stratégies hivernales au sein de ses populations, et surtout, il n'existe aucun précédent pour le cas des couples hivernaux. Ceci appelle plusieurs remarques :

— Si ce phénomène n'a jamais été mentionné, on pourrait penser qu'il est exceptionnel ou accidentel ; or, nous avons vu qu'il concerne tout de même 16 % des reproducteurs, c'est-à-dire autant que d'autres stratégies décrites chez cette espèce.

— Si ce phénomène est loin d'être négligeable, on peut se demander comment il a pu passer inaperçu, notamment au cours de l'étude menée sur l'île Marion pendant une période de 25 mois. La réponse tient en fait à la typologie de la zone d'étude choisie : en effet, cette zone ne comporte que 3 000 couples de manchots royaux pour 12 couples de Bec-en-fourreau à Marion (Burger, 1984), alors qu'elle comporte 30 000 couples de manchots royaux pour seulement 14 couples de Bec-en-fourreau à Crozet. En d'autres termes, cela signifie que, dans le cas de Marion, la totalité de la manchotière est répartie entre les couples de Bec-en-fourreau reproducteurs (environ 250-300 couples de manchots royaux par

territoire), tandis qu'à Crozet, une immense surface (environ 80 %) est laissée vacante, vraisemblablement en raison de l'absence de sites de nidification adéquats. C'est d'ailleurs sur cette surface libre que se sont installés tous les couples hivernaux.

La question qui se pose à présent est de savoir quel peut être l'intérêt pour l'espèce d'une telle stratégie, ce qui nécessite d'analyser successivement les deux principaux aspects de ces associations hivernales.

Aspect alimentaire

Le caractère strictement hivernal de ces couples est bien marqué puisqu'ils se forment après la reproduction et se dissocient avant la saison de reproduction suivante. On connaît de nombreux exemples de couples se formant en dehors de la période de reproduction :

— Formation dès la fin de l'été, suite à un échec avec le partenaire précédent, mais absence d'hivernage en commun (Coulson, 1972 ; Fetterolf, 1984 ; Ollason et Dunnet, 1978).

— Formation en automne, avec hivernage en commun (Watson, 1971 et 1977).

— Formation au cours de l'hiver, notamment chez de nombreux Anatidés (Black, 1987 ; Johnsgard, 1965).

Mais dans tous ces cas, il y a reproduction à la saison suivante entre les partenaires de ces couples (Ford, 1983). Or on ne retrouve pas du tout cette situation pour les couples hivernaux de Bec-en-fourreau : ce type d'association ne semblerait donc pas présenter d'avantage reproductif, ce qui fait apparaître l'intérêt alimentaire comme le plus probable.

En ce qui concerne la nature du milieu sur lequel se sont installés ces couples hivernaux, on constate que le choix s'est toujours porté sur la colonie de manchots royaux (sauf 1 cas, c'est-à-dire sur le milieu le plus riche en nourriture (régurgitats, cadavres, excréments). Ce choix s'inscrit parfaitement dans la tendance générale observée dans la population mobile. Il garantit dans tous les cas une source de nourriture plus abondante et plus riche que n'importe où ailleurs dans l'île. L'avantage des oiseaux territoriaux sur les non-territoriaux a été démontré par Burger (1984) en période hivernale comme en période de reproduction. En outre, des pesées systématiques effectuées tout au long de l'année au cours de cette étude montrent que les individus formant des couples hivernaux sont significativement plus lourds que ceux restés sur les gorfoutières (68,5 g de plus en moyenne. $p < 0,001$ pour la valeur de t . test de Student), ce qui démontre l'intérêt d'une telle stratégie sur le plan alimentaire. Il est très probable que les chances de survie se trouvent ainsi augmentées (Haramis *et al.*, 1986), car le maximum de mortalité coïncide dans cette espèce avec le moment où le poids moyen des oiseaux est le plus faible (Verheyden, non-publ.).

Aspect sexuel et comportemental

Dès lors que l'aspect reproductif ne semble pas entrer en ligne de compte, on peut se demander pourquoi ces couples hivernaux se forment toujours entre oiseaux de sexe opposé. En effet, si la défense d'un territoire par deux oiseaux de

sexe opposé paraît logique en période de reproduction, on ne voit pas, *a priori*, pourquoi la défense d'un territoire alimentaire en période hivernale ne serait pas aussi avantageuse pour des « couples » de même sexe (de tels cas sont connus chez bien des espèces en période de reproduction : Conover et Hunt, 1984 ; Kovacs et Ryder, 1985 ; Olsen, 1985), voire même plus avantageuse pour des trios ou des groupes plus importants (comme c'est le cas chez plusieurs espèces en période de reproduction : Brown, 1982 ; Carrick, 1963 et 1972 ; Hatch, 1966) ce qui se rapprocherait des situations de coopération déjà connus (Foster, 1985). On connaît cependant un exemple d'association hivernale entre deux oiseaux, pour lequel il a été démontré (Davies, 1981 et 1982) que le bénéfice alimentaire qui en découle dépasse le coût du partage des ressources. Mais ce type d'association est extrêmement instable et provisoire, et les partenaires ne sont jamais deux adultes de sexe opposé, comme on l'observe pour les couples hivernaux de Bec-en-fourreau.

La justification du caractère hétérosexuel de ces couples est plutôt à rechercher dans le comportement territorial particulièrement marqué de cette espèce, et notamment des mâles. On sait qu'en période de reproduction, le seul oiseau toléré par le mâle sur son territoire est sa partenaire, qui, au cours de la parade, adopte des attitudes d'apaisement ayant pour effet d'inhiber son agressivité (Burger, 1980). On peut penser que le même mécanisme intervient dans la formation des couples hivernaux, chez lesquels des parades tout à fait typiques ont été observées à de nombreuses reprises.

On connaît cependant assez mal la séquence des événements qui aboutissent à la formation de ces couples. Dans un seul cas, où les deux partenaires étaient bagués, c'est une femelle qui a accepté sur son territoire un mâle venant d'une zone peu éloignée, après que les partenaires respectifs de ces oiseaux aient quitté les lieux. Cette rapidité de mise en couple n'est pas sans rappeler celle qu'on observe lors de la reformation des couples reproducteurs, chez lesquels on sait qu'il existe à la fois une fidélité au territoire et au partenaire. On peut rapprocher de cet exemple celui de 3 femelles observées très tôt en présence d'un nouveau partenaire sur un nouveau territoire, dont on peut penser qu'il existait déjà. En effet, des territoires individuels sont fréquemment maintenus en période de reproduction par des individus non-reproducteurs et, d'autre part, nous avons vu qu'il faut compter 2 à 3 mois pour établir un territoire *de novo* à cette période. Il apparaît donc, qu'au moins dans plusieurs cas, des oiseaux possédant un territoire où ils se retrouvent seuls peuvent accepter sur celui-ci un partenaire extérieur.

Si l'on considère les intérêts de ce partenaire d'accueil, pour lequel il n'apparaît aucun avantage reproductif (sauf éventuellement le remplacement du partenaire d'origine en cas de décès), on est amené à envisager un cas de coopération ou d'altruisme (Emlen, 1984 ; Ligeon, 1983) d'un nouveau genre.

Quoi qu'il en soit, rien ne permet de dire actuellement s'il existe une fidélité au territoire (Evans, 1980), ou même au partenaire hivernal. Il paraît certain, en tout cas, que le baguage de tous les oiseaux impliqués dans ces couples hivernaux, ainsi que de tous les non-reproducteurs de la zone d'étude, puis leur suivi tout au long de l'année, permettront seuls de préciser cette situation, et notamment l'existence éventuelle d'une double fidélité « conjugal » selon la saison.

RÉSUMÉ

Le comportement territorial, sexuel et alimentaire d'une population repro-

ductrice de petits Bec-en-fourreau (*Chionis minor*) a été suivie pendant 13 mois sur une des îles de l'archipel Crozet, Sud-Ouest de l'Océan Indien.

Le passage de la période de reproduction à la période hivernale est marqué par d'importantes modifications des conditions climatiques et alimentaires, qui induisent une redistribution de l'espace et des ressources au sein de cette population.

Dans les milieux les plus riches (colonies de manchots royaux), presque tous les couples restent unis et conservent leur territoire, sans modifier leur régime alimentaire.

Dans les milieux les plus appauvris (colonies de gorfous), seuls quelques oiseaux restent sur place (surtout les femelles), mais étendent leur territoire et modifient leur régime alimentaire. Les autres oiseaux se déplacent vers les milieux les plus riches qu'ils prospectent généralement en groupes, mais une part non négligeable d'entre-eux (30 %) parvient à s'octroyer un nouveau territoire et à s'associer à un nouveau partenaire (apparemment un adulte non-reproducteur dans le cas général). Ces couples hivernaux, dont on ne connaît aucun équivalent, se forment après la reproduction (parfois moins de 15 jours après l'envol des jeunes) et peuvent se maintenir pendant plus de 6 mois. Tous se dissocient au moment de la reprise de la reproduction où l'on assiste à la reformation des couples reproducteurs. L'apparente absence d'intérêt reproductif d'une telle association est discutée et son intérêt alimentaire suggéré.

SUMMARY

A population of Lesser Sheathbills that were known to be successful breeders was followed during a 13 months period on the Crozet Islands. Special attention was given to their territorial, sexual and feeding behaviour. After the breeding season, many changes occur in weather conditions and food availability. Consequently, the use of space and food resources becomes redistributed within the population: in areas where food is rich in quality and continuously available (King penguin colonies) there are no changes in diet, pair-bonds are maintained, and territories defended all year round. In areas where food become poorly distributed (Rockhopper and Macaroni penguin colonies) only a few birds remain (predominantly females), and they tend to enlarge their territory and modify their diet. The other birds move to King penguin colonies where they generally forage in groups. A significant proportion of these birds (30 %) succeeds in establishing a new territory, and pairs with a new mate (apparently a non-reproductive adult in most cases). These winter pair-bonds appear only after the breeding season is over (sometimes only 15 days after the fledglings have departed), and can be maintained for up to 6 months. The bonds are broken during the following breeding season, when the original breeding pairs are reunited. The reproductive value of such an association is discussed and its feeding advantage is suggested.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier l'Administration des Terres Australes et Antarctiques Françaises pour sa prise en charge logistique et financière, ainsi que le Dr. P. Jouventin et H. Weimerskirch, pour la conception et le suivi scientifique de ce programme. Le travail de terrain n'aurait pu se réaliser sans le soutien de

tous les membres de la 24^e mission, à qui j'adresse toute ma reconnaissance. Enfin, je remercie D. Besson pour son aide dans la frappe du texte et P. Doncaster pour la finition du résumé en anglais.

RÉFÉRENCES

- BLACK, J.M. & OWEN, M. (1987). — Variation in pair bond and agonistic behaviors in barnacle geese on the wintering grounds in : *Waterfowl in Winter*, M. W. Weller (Ed.) : 39-57. Minneapolis : University of Minnesota Press.
- BURGER, A.E. (1979a). — Breeding biology, moult, and survival of lesser sheathbills *Chionis minor* at Marion Island. *Ardea*, 67 : 1-14.
- BURGER, A.E. (1979b). — Sexual size dimorphism and aging characters in the lesser sheathbills at Marion Island. *Ostrich*, 51 : 39-43.
- BURGER, A.E. (1980). — An analysis of the displays of lesser sheathbills *Chionis minor*. *Z. Tierpsychol.*, 52 : 381-396.
- BURGER, A.E. & MILLAR, R.P. (1980). — Seasonal changes of sexual and territorial behaviour and plasma testosterone levels in male lesser sheathbills (*Chionis minor*) *Z. Tierpsychol.*, 52 : 397-406.
- BURGER, A.E. (1981a). — Food and foraging behaviour of Lesser Sheathbill at Marion Island. *Ardea*, 69 : 167-180.
- BURGER, A.E. (1981b). — Time budgets, energy needs, and kleptoparasitism in breeding lesser sheathbills (*Chionis minor*). *Condor*, 83 : 106-112.
- BURGER, A.E. (1982). — Foraging behaviour of lesser sheathbills *Chionis minor* exploiting invertebrates on a sub-antarctic island. *Oecologia*, 52 : 236-245.
- BURGER, A.E. (1984). — Winter territoriality in lesser sheathbills on breeding grounds at Marion Island. *Wilson Bull.*, 96 : 20-33.
- BROWN, J.L. (1982). — Optimal group size in territorial animals. *J. Theor. Biol.*, 95 : 793-810.
- CARRICK, R. (1963) ; — Territory in the Australian Magpie. In : *Proc. XIIIth Int. Ornithol. Congr.*, pp. 740-753.
- CARRICK, R. (1972). — Population ecology of the Australian Black-backed Magpie, Royal Penguin, and Silver Gull. In : *Population Ecology of Migratory Birds : A symposium*. U.S. Department of The Interior, *Wildlife Research Report*, 2.
- CONOVER, M.R. & HUNT, G.L. (1984). — Female-female pairing and sex ratio in gulls : an historical perspective. *Wilson Bull.*, 96 : 619-625.
- COULSON, J.C. (1972). — The significance of the pair-bond in the Kittiwake. In : *Proc. XVth Int. Ornithol. Congr.*, pp. 424-433.
- DAVIES, N.B. (1981). — Chapter « Territory » in : *The Oxford Companion to Animal Behavior*. D. MacFarland (Ed.), Oxford University Press. pp. 550-556.
- DAVIES, N.B. (1982). — Territorial behavior of pied wagtails in winter. *Brit. Birds*, 75 : 262-267.
- ECKERT, C.G. & WEATHERHEAD P.J. (1967). — Owners, floaters, and competitive asymetrics among territorial redwinged blackbirds. *Anim. Behav.*, 35 : 1317-1323.
- EMLEN, S.T. (1984). — Cooperative breeding in birds and mammals. In : *Behavioural Ecology*, 2nd Ed. J.R. Krebs and N.B. Davies (Eds.), pp. 305-309, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- EVANS, M.E. (1980). — The effects of experience and breeding status on the use of a wintering site by Bewick's swans *Cygnus columbianus bewickii*. *Ibis*, 122 : 287-297.
- FETTEROLF, P.M. (1984). — Pairing behavior and pair dissolution by ring-billed gulls during the post-breeding period. *Wilson Bull.*, 96 : 711-714.
- FORD, N.L. (1983). — Variation in mate fidelity in monogamous birds. In : *Current Ornithology*, Vol. 1 R.F. Johnston (Ed.), pp. 329-356, Plenum Press, New-York.
- FOSTER, M.S. (1985). — Pre-nesting cooperation in birds : another form of helping behaviour. *Ornithol. Monogr.*, 36 : 817-828.
- GOSS-CUSTARD, J.D. (1970). — Feeding dispersion in some overwintering birds. In : *Social Behaviour in Birds and Mammals*, J.H. Crook (Ed.), pp. 3-35.

- HAMILTON, W.J. (1959). — Aggressive behaviour in migrant pectoral sandpipers. *Condor*, 61 : 161-179.
- HARAMIS, G.M., NICHOLS, J.D., POLLOCK, K.H. & HINES, J.E. (1986). — The relationship between body mass and survival of wintering canvasbacks. *Auk*, 103 : 506-514.
- HATCH, J. (1966). — Collective territories in Galapagos mockingbirds, with notes on other behavior. *Wilson Bull.*, 78 : 198-207.
- HUSKE, H. (1986). — On the influence of weather conditions on the mortality of nestling *Parus major*, *P. caeruleus* and *Ficedula hypoleuca*. *Vogelwelt*, 107 : 101-111.
- JACOB, J. (1977). — Chemotaxonomische Einordnung der Scheidenschnäbel (Chionidae) in die Vogelsystematik. *J. Orn.*, 118 : 189-194.
- JOHNSGARD, P.A. (1965). — *Handbook of Waterfowl Behavior*. Cornell University Press, Ithaca.
- KOVACS, K.M. & RYDER, J.P. (1985). — Morphology and physiology of female-pair members. *Auk*, 102 : 874-878.
- LIGEON, J.D. (1983). — Cooperation and reciprocity in avian social systems. *Amer Nat.*, 121 : 366-384.
- LIND, H. (1957). — Territorial opforsel hos vibe (*Vanellus vanellus*) on efteforet. *Dansk orn. Foron. Tidssk.*, 51 : 22-29.
- LOWE, P.R. (1916). — Studies on the Charadriiformes. III, Notes in relation to the systematic position of the sheathbills (Chionididae). *Ibis*, 1916 : 122-155.
- MALLORY, E.P. (1982). — Territoriality of whimbrels *Numenius phaeopus hudsonicus* wintering in Panama. *Wader Study Group Bull.*, 34 : 37-39.
- OLLASON, J.C. & DUNNET, G.M. (1978). — Age, experience and other factors affecting the breeding success of the Fulmar *Fulmarus glacialis* in Orkney. *J. Anim. Ecol.*, 47 : 961-976.
- OLSEN, K.M. (1985). — Pair of apparently adult male kestrels. *British Birds*, 78 : 452.
- PINOWSKI, J. & PINOWSKA, B. (1985). — The effect of the snow cover on the Tree sparrow *Passer montanus* survival. *Ring*, 11 (124-125) : 51-56.
- STAWARCZYK, T. (1986). — Social strategies of waders (Charadrii) in non-breeding season. *Przegl. zool.*, 30 : 75-94.
- STRAUCH, J.G. (1978). — The phylogeny of the Charadriiformes (Aves) : a new estimate using the method of character compatibility analysis. *Trans. zool. Soc. Lond.*, 34 : 263-345.
- ZONOV, G.B. (1982). — Directions of ecological adaptations of birds and small mammals to winter conditions. *Ekologiya*, 13 (5) : 50-55.