

III.

LE COMPORTEMENT EN JUILLET DES PETITS PUFFINS, *PUFFINUS ASSIMILIS BAROLI* (BONAPARTE), DE L'ÎLE SELVAGEM GRANDE¹

Par CHRISTIAN JOUANIN

Avec 1 planche et 1 graphique

Observations sur le terrain

1) *Présence et activités des oiseaux.*

Durant notre séjour aux îles Salvages, du 16 au 26 juillet 1963, nous n'avons décelé aucune trace de la présence de *Puffinus assimilis* à terre pendant la journée, mais les activités nocturnes de ces oiseaux étaient particulièrement bruyantes².

La nuit on en rencontrait communément marchant sur le sol, sur les rochers. On en trouvait posés sur les pierres du plateau supérieur de l'île, sur le sentier qui escaladait la falaise, sur les marches qui montaient au camp. Nous n'en avons pas trouvé dans les terriers innombrables qui criblent le sol du plateau, mais cela tient sans doute à ce que nous n'avons pas assez prospecté ce biotope au cours de la nuit. Lockley (1952), qui

1) Note ornithologique No. 1 (Mission C. Jouanin et F. Roux du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris).

Nous saisissons l'occasion de cette première note pour adresser nos vifs remerciements aux organisateurs et aux participants de l'expédition, pour le concours bénévole et cordial que chacun d'entre eux a su nous apporter sur le terrain. A des titres divers, tous nos compagnons de voyage ont droit à notre reconnaissance.

2) Nos observations relatives à *Puffinus assimilis* ont été faites exclusivement à la Grande Salvage. Cela ne signifie pas que l'espèce soit absente de la Petite Salvage. N'ayant visité cette dernière que de jour, nous n'avions aucune chance de l'y trouver.



Planche 1. — En juillet les Petits Puffins sont absents de Selvagem Grande pendant le jour. Mais après la tombée de la nuit ils sont nombreux à venir à terre: on en rencontre alors communément marchant sur le sol ou les rochers. (Photo. flash Francis Roux).

visita la Grande Salvage à la même époque de l'année que nous (16-17 juillet 1939) mentionne qu'en exploitant la terre phosphatée du plateau en 1939, des ouvriers en avaient déterrés plusieurs. Par contre nous en avons trouvé beaucoup dans les interstices entre les pierres et dans les crevasses de la falaise. Ils étaient alors très souvent par paires ou même parfois par trios. Dans les mêmes circonstances Lockley eut déjà l'occasion de remarquer de tels trios qui sont relativement fréquents chez les Procellariens au moment de la formation des couples et même plus tard en saison, du fait de la présence des individus «sans emploi» qui n'ont ni partenaire ni progéniture. Richdale (1963: 89) leur attribue une fonction biologique importante, celle de permettre aux oiseaux de se rencontrer, de lier connaissance et finalement de s'apparier.

L'activité vocale des Petits Puffins est alors considérable. Leur phrase flûtée pentasyllabique à note finale plus basse d'une tierce, phrase très caractéristique répétée plusieurs fois, jusqu'à 6 ou 7 fois souvent, est l'un des éléments dominants du panorama sonore nocturne. Elle commence à retentir après la tombée de la nuit, atteint son intensité maximale vers 21 h 30 (G. M. T.) et s'atténue presque totalement vers 23 h. Le caractère très réceptif des Petits Puffins à ces cris d'appel sonores nous a été démontré par l'incident suivant: le 24 juillet au soir, vers 22 h, après avoir procédé à l'enregistrement sonore des chants émis par des individus qui roucoulaient dans des trous entre des pierres, nous avons repassé en audition la bande magnétique que nous venions d'impressionner, pour éprouver notre enregistrement: de tous côtés les oiseaux se sont mis aussitôt à répondre, s'appelant de l'air au sol, du sol à l'air, volant tout autour de nous, certains même venant se poser à peu de distance.

2) Mue

Tous les spécimens capturés étaient en mue. Cette mue, générale, est conforme aux données publiées par Mayaud (1931). La mue du plumage de contour précède celle des plumes, ou plus précisément elle s'achève tandis que se fait la mue des plumes, après avoir sans doute commencé bien auparavant¹. Sur la plupart des spécimens que nous avons collectés, le plumage de contour est à peu près complètement renouvelé, quelques

1) Chez *Puffinus tenuirostris* (Temminck) (Marshall et Serventy, 1956), chez *Puffinus diomedea borealis* Cory (nos observations), le début de la mue du plumage de contour coïncide approximativement avec l'éclosion des oeufs.

éléments de la ptérylie humérale étant les derniers à tomber, tandis que les ptérylies alaires et caudale sont en plein renouvellement. Les rémiges primaires muent dans le sens interne-externe. 2 ou 3 rémiges selon les cas sont en croissance simultanée. Lorsqu'il y a trois rémiges primaires en croissance simultanée, il s'agit des externes (8e, 9e et 10e) dont la chute, qui termine le renouvellement des primaires, doit se suivre de près de l'une à l'autre. Il semble donc qu'il y ait une accélération de la mue dans le sens interne-externe. Le vol des oiseaux doit être très difficile dans la phase terminale: le fait n'est peut-être pas sans rapport avec la présence des Puffins de moeurs sédentaires sur leurs territoires de nidification à ce moment.

Sur 10 spécimens conservés, 3 possèdent encore leurs vieilles rémiges primaires n.º 8, 9 et 10 ainsi que les couvertures de celles-ci. Ces spécimens sont également ceux dont la mue générale est la moins avancée: nombreuses plumes usées sur les ptérylies humérales et spinale; couvertures alaires moyennes usées; 4 ou 5 rémiges secondaires anciennes à chaque aile; 4 à 11 rectrices anciennes.

Par comparaison voici une brève description des deux spécimens les plus avancés dans leur mue. Chez l'un aile presque normale, mais la 10e rémige n'a pas encore tout à fait achevé sa croissance: elle est égale à la 8e. Les ptérylies humérales portent encore trois plumes anciennes (2 d'un côté, une de l'autre) et le croupion deux. La queue se présente avec 3 vieilles rectrices (V), 4 fraîches en croissance (Fc), 5 fraîches ayant terminé leur croissance (F), qui se placent ainsi:

F. V. Fc. F. Fc. Fc. F. F. Fc. V. V. F.

Comme Mayaud l'a montré, la chute et le remplacement des rectrices se font chez les Puffins dans un ordre anarchique.

L'autre spécimen aussi a une aile presque normale, la 10e rémige primaire n'ayant toutefois pas non plus terminé sa croissance: elle est égale à la 7e. Le reste de la mue est au contraire plus avancé que chez le spécimen précédent. Toutes les rectrices sont fraîches, mais la queue n'en comporte que 11, sans que nous puissions savoir si la rectrice manquante est tombée à la préparation ou si elle n'était pas encore remplacée. L'une des rectrices ne «tient» pas; elle était donc tout récemment poussée. Le plumage de contour ne comporte aucun élément ancien.

Ainsi dans notre lot de 10 spécimens, deux exemplaires achèvent leur mue à la fin de juillet. Encore que nous n'ayons aucune indication précise

OCTOBRE	?		
NOVEMBRE	?		
DÉCEMBRE			
JANVIER			?
FÉVRIER		durée d'incubation ± 52 jours	PÉRIODE DES PONTES 2 mois ?
MARS			?
AVRIL		durée d'élevage des poussins ± 72 jours	PÉRIODE DES ÉCLOSIONS 2 mois ?
visite d'Ogilvie-Grant			?
MAI			?
JUIN			PÉRIODE DES DÉPARTS DES JEUNES 2 mois ?
JUILLET			?
notre visite		SÉJOUR PROTOGAMIQUE	
AOUT			
SEPTEMBRE	?		

Graphique 1. — Eléments du cycle annuel de *Puffinus assimilis baroli* à Selvagem Grande, établis d'après les observations d'Ogilvie-Grant (23-29 avril) et les nôtres (16-26 juillet), et d'après les durées d'incubation et d'élevage telles qu'elles ont été déterminées par Glauert pour *P. assimilis tunneyi*. L'étalement des événements qui ponctuent la saison de reproduction (ponte, éclosion, départ des jeunes) est représenté graphiquement comme étant égal à deux mois: c'est la durée maximum qu'on peut lui attribuer en se fondant sur les indications d'Ogilvie-Grant, mais il est possible qu'il soit en réalité plus court.

D'après Glauert (1946) la période d'incubation serait de 52 à 58 jours et l'envol des poussins aurait lieu 70 à 75 jours après l'éclosion. Pour l'espèce très voisine *Puffinus lherminieri* l'incubation serait d'environ 51 jours et l'âge du premier envol environ 72 jours (Wingate, in Palmer 1962). Ainsi un poussin d'âge moyen trouvé par Ogilvie-Grant le 25 avril correspond à un oeuf éclos vers le 20 mars et pondu à la fin de janvier. Il s'envolera vers le 31 mai.

Le prétendu oeuf presque frais trouvé par Ogilvie-Grant soulève un problème. Un oeuf presque frais le 23 avril, cela signifie un jeune oiseau qui s'envolerait 125 jours plus tard, c'est-à-dire vers le 25 août. A supposer qu'Ogilvie-Grant ne se soit trompé ni sur la nature spécifique de l'oeuf, ni sur son âge réel, le cas ne peut être qu'exceptionnel, car, présents à la Grande Salvage du 16 au 26 juillet, nous n'y avons trouvé trace d'aucun poussin. Cependant il faut rappeler qu'Allan (1962), travaillant sur *Oceanodroma castro* à l'île de l'Ascension, a trouvé 6 oeufs pondus hors saison sur une centaine d'oeufs recensés (109 ?). De ces 6 oeufs, 2 au moins donnèrent des poussins qui achevèrent leur croissance. De tels cas de ponte hors saison sont donc susceptibles de se produire avec succès dans les îles subtropicales.

L'expression employée par Ogilvie-Grant pour désigner les poussins qu'il a examinés à la Grande Salvage, «downy young at various stages», est trop imprécise pour que l'on puisse apprécier avec exactitude l'étalement des différents événements qui ponctuent la saison de reproduction: ponte, éclosion, envol des jeunes. On peut en déduire néanmoins que cet étalement est inférieur à la durée même de la croissance des jeunes au nid, sans quoi Ogilvie-Grant aurait encore trouvé d'une part des oeufs incubés non éclos, d'autre part de grands jeunes à l'âge de l'envol, ce qu'il ne dit pas: la différence d'âge entre ses poussins les plus avancés et les plus jeunes ne saurait excéder deux mois. Dans cette limite il est impossible d'apprécier l'étalement de la ponte avec plus de rigueur. Ogilvie-Grant a noté l'absence de parents auprès des poussins pendant le jour, mais le gardiennage des jeunes après la naissance est vraisemblablement très court. L'absence totale d'adulte à terre pendant la journée ne permet que de conclure à l'abandon de l'île par les oiseaux sans emploi, phénomène qui coïncide approximativement avec les dernières éclosions, dont on ne saurait dire si elles précèdent de peu ou de beaucoup la visite d'Ogilvie-Grant. On retire néanmoins des indications de cet auteur l'impression d'une

certaine homogénéité dans l'évolution éthologique de la colonie, homogénéité qui est confirmée par le synchronisme assez rigoureux que nous avons observé dans la mue en juillet.

Comportement protogamique

Flirts par paires ou par trios dans les terriers, émission de chants répétés, grande réceptivité aux appels sonores: ainsi se présentent les Petits Puffins de la Grande Salvage en juillet. Il nous paraît difficile de ne pas considérer comme nuptial un tel comportement bien que nous n'ayons été les témoins d'aucune tentative d'accouplement. Mais vu la période de l'année à laquelle se passent les faits rapportés, ils méritent un examen approfondi: leur interprétation n'est pas aisée.

Nous venons d'établir que la ponte de *Puffinus assimilis baroli* aux Salvages avait lieu sans doute en janvier (commençant à la fin de décembre, finissant à la fin de février), c'est-à-dire six mois plus tard que nos observations de juillet. Avec un mois de décalage, le calendrier de *P. assimilis boydi* aux îles du Cap Vert est comparable. Bourne (1955: 536) qui visita Cima à la fin d'août, y trouva des oiseaux en pleine mue dont il nota l'excitation apparente, bien que la ponte ne dût commencer dans la colonie qu'en février. Toutes ces données sont conformes à celles que Glauert (1946) a publiées pour les *P. assimilis tunneyi* d'Eclipse Island en Australie occidentale, au renversement près des saisons, conséquence du changement d'hémisphère: réapparition des oiseaux sur les terrains de nidification au début de janvier, commencement de la ponte à la fin de juin, soit cinq mois et demi plus tard. Le cycle annuel paraît identique chez les différentes sous-espèces.

Encore qu'il le laisse entendre, le texte de Glauert ne dit malheureusement pas d'une manière explicite si la présence des Petits Puffins à Eclipse Island est continue pendant le long délai qui court entre le retour des oiseaux en janvier et la ponte en juin. Et Warham (1958) qui a étudié les mêmes oiseaux ne saurait apporter sur ce point aucun éclaircissement puisque ses visites temporaires sur le terrain ont eu lieu en janvier-février, juillet et septembre.

Pour notre part, nous ne croyons pas que l'on puisse mettre en parallèle la présence des Petits Puffins en pleine mue sur leurs territoires de nidification, six mois avant la date présumée de la ponte, avec le retour en vue de la reproduction tel qu'il est classiquement décrit chez nombre

de Procellariiformes. Cet authentique retour avant la ponte ne la précède en général que d'environ deux mois. Une exception indiscutable pourtant: celle du Fulmar arctique dont les falaises de nidification sont occupées sans discontinuer dès le mois de décembre, alors que le premier oeuf, dans les colonies populeuses des îles Britanniques, est pondu au début de mai. Mais le Fulmar est une espèce primitive, dont bien des traits de moeurs, ne seraient-ce que les habitudes diurnes et épigées, s'écartent du commun des Procellariens. En outre le nombre des Fulmars présents entre décembre et avril sur les falaises de nidification est sujet à des fluctuations considérables qui témoignent, entre les séjours à terre et les séjours en mer, de mouvements alternés pour lesquels aucune explication satisfaisante n'a été jusqu'à présent proposée.

Plus suggestive, pensons-nous, est la comparaison de *Puffinus assimilis* avec le cycle annuel d'un Procellariidé de la zone subantarctique que Paulian (1953) eut l'occasion de suivre pendant 12 mois consécutifs. *Halobaena caerulea* pond à Kerguelen de la fin-octobre à la mi-novembre. Les jeunes s'envolent en mars. Quelques semaines plus tard, à partir de la mi-avril, on assiste à un retour massif des adultes qui sont présents de jour, souvent par couples, dans les terriers et qui y roucoulent la nuit. Ces activités s'atténuent dans le courant de juin à la fin duquel *Halobaena caerulea* a complètement disparu de ses lieux de nidification pour deux mois. Il revient en vue de la reproduction au début de septembre.

Sans équivoque possible, *Halobaena caerulea* présente donc en avril un comportement bien distinct dans la chronologie sinon dans l'expression, de celui qui précède la ponte. Nous voudrions attirer l'attention sur ce comportement, car il est peut-être susceptible d'éclairer quelques questions que se sont posées les auteurs qui ont étudié l'éthologie des Tubinares.

Paulian l'a interprété comme une reprise temporaire de l'instinct sexuel et l'a désigné sous le nom de retour automnal précédant le départ définitif. Malgré quelques différences mineures (nous n'avons pas trouvé d'adulte au terrier pendant le jour), le comportement des *Puffinus assimilis* en juillet à la Grande Salvage est tout à fait comparable. On peut supposer avec vraisemblance qu'un tel retour post-nuptial se retrouverait chez d'autres Procellariens si les observateurs qui les ont étudiés, ne s'étaient pas en général trouvés dans l'obligation de limiter leurs travaux à la période de ponte et d'élevage.

Nous croyons nécessaire de désigner par un terme qui puisse convenir

dans tous les cas, cette phase du cycle annuel qui correspond à un retour sur les lieux de nidification, accompagné de jeux nuptiaux, entre deux périodes de reproduction. Le terme d'automnal s'applique correctement aux *Halobaena caerulea* de Kerguelen: il n'en est pas de même pour les *Puffinus assimilis* de la Grande Salvage dont le premier retour a lieu en été et dont la ponte se place en hiver. Nous proposons le terme de protogamique, en espérant que les remarques qui vont suivre, justifieront notre choix.

Il y a des oiseaux terrestres qui se livrent après la saison de reproduction et un court repos à des manifestations homologues. Le cas le plus fameux en Europe est certainement celui du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) qui fit l'objet d'un travail magistral et classique de David Lack (1943). Chez les Rouges-gorges européens sédentaires, on assiste dès le mois d'août à une reprise des chants et de l'instinct territorial, qui s'atténue en automne avant de reprendre de plus belle dans la période qui trouve enfin sa conclusion naturelle dans la nidification. La similitude avec les Procellariens ci-dessus mentionnés n'est pas rigoureuse, car les Rouges-gorges sont en été intolérants vis à vis de tous les individus de la même espèce, quel que soit leur sexe, et les ♀ chantent et gardent un territoire à l'instar des ♂♂. Il n'y a donc pas une recherche d'appariement comme celle à laquelle nous avons assisté avec les *Puffinus assimilis* des Salvages. Cependant Lack (1953: 148) lui-même cite des cas de nidification du Rouge-gorge en septembre-octobre: aussi nous est-il difficile de le suivre lorsqu'il affirme que l'instinct territorial d'automne ne joue aucun rôle dans la formation des couples ni dans un quelconque comportement de reproduction.

Lack interprète le comportement automnal des Rouges-gorges comme une reprise du comportement nuptial de printemps, comme une récurrence partielle de leur état physiologique au début de cette saison. Nous pensons qu'au lieu de le comparer à ce qui précède, il vaut mieux envisager ce comportement par rapport à ce qui suit. Sans doute dans tout mouvement de révolution cyclique, un point quelconque de la courbe peut-il être considéré aussi bien comme la fin du cycle précédent que comme le début du cycle suivant. Ce n'est certes qu'une différence de point de vue, mais tandis que dans un cas le point de vue est rétrospectif, dans le second il est prospectif et a par conséquent l'avantage logique de regarder dans le même sens que le mouvement étudié. Il y a en outre dans le cas des Rouges-gorges un fait significatif qui vient à l'appui de notre option: c'est que les jeunes oiseaux, nés quelques semaines auparavant, commencent à se

cantonner et à chanter avant les oiseaux âgés d'une année ou plus. On ne saurait donc dire de ces jeunes oiseaux que leur état psycho-physiologique en juillet est une reprise atténuée de l'instinct nuptial qu'ils auraient éprouvé au printemps précédent — à cette époque ils n'étaient pas nés — ni que l'incitation à ce comportement leur est donnée par les adultes. Il nous semble logique de tenir le comportement estival des Rouges-gorges pour une préparation au cycle nuptial futur et non pas pour un rappel atténué du passé. On comprend maintenant pourquoi nous avons choisi pour désigner un tel comportement le terme de *protogamique*.

Le comportement protogamique n'éclaire-t-il pas d'un jour inattendu les réflexions de Richdale à propos de la date *réelle* d'appariement (nous ne disons pas de la copulation) des Tubinaires? Cet auteur eut souvent le sentiment que les couples dont il suivait, avec la minutie que l'on sait, le destin au moment de la reproduction, s'étaient formés antérieurement à leur retour sur les terrains de nidification. Dans une récente monographie relative à la colonie de *Puffinus griseus* de Whero Island (Nouvelle-Zélande), Richdale (1963: 14) exprime ainsi ses vues: « My belief (...) is that the majority of the breeding shearwaters are most likely already mated when they arrive and the so-called courtship behaviour subsequently indulged in is merely routine, perhaps serving to maintain the pair-bond. The decision to breed together is not the result of this behaviour on the nesting-grounds in the short pre-laying period (...). I do not believe that breeding shearwaters spend much time on the surface of the ground or in flying around the breeding area; they are mainly in their burrow. Further, their cries do not supply much of the vocal noise that is heard on the islands up to the end of January or a little later, and especially in October and November¹. The unemployed birds are the noisy and active ones, wandering over the surface of the ground, and indulging in « flirtatious » behaviour with its weird vocal accompaniment. It is these birds, too, which fly about and call out far into the night, issuing from their burrow some two hours before it is time to depart and indulging in an uncanny dawn chorus that is common until the end of January. Frequently I have seen them in pairs and trios. Perhaps this is the true courtship period when individuals, becoming acquainted with each other, may decide

1) Chez *Puffinus griseus*, la ponte a lieu à la fin de novembre, l'éclosion à la fin de janvier.

to breed together in the next season. Of course, they may arrive at a decision at sea, and that decision may even be made, in some cases, during their sojourn in northern waters... ».

Considérant donc les activités d'une colonie de *P. griseus* pendant les semaines qui précèdent la ponte et l'éclosion, Richdale introduit une distinction qui nous paraît riche de développements possibles entre le comportement discret des oiseaux nidificateurs et les parades bruyantes des oiseaux qui cherchent un partenaire, parades qui précéderaient longuement dans le temps la première reproduction: ce serait là, si nous pouvons nous permettre ce langage anthropomorphique, de véritables « fiançailles » et le mariage adviendrait plus tard. Richdale suppose qu'il puisse avoir lieu, en ce qui concerne les espèces migratrices, pendant l'hivernage.

Lack (1953 : 75) a fait observer fort justement que sous l'appellation globale de parades nuptiales (courtship), on confond habituellement trois phases différentes de la vie amoureuse des oiseaux: la *quête amoureuse* qui a pour objet le choix d'un partenaire: l'*incitation nuptiale* qui trouve sa conclusion dans le coït; et le *maintien conjugal* qui assure la permanence du couple. Il est clair que la phase protogamique, sauf exception toujours possible, ne correspond pas à l'incitation nuptiale, mais la colonie étant prise dans son ensemble, elle peut correspondre simultanément à la quête amoureuse des oiseaux qui ne se sont pas encore reproduits et au maintien conjugal des couples déjà formés ou qui ont déjà élevé une progéniture. En d'autres termes le comportement protogamique de nos *Puffinus assimilis* serait soit celui d'individus immatures cherchant un établissement sexuel, soit celui d'individus adultes éprouvant la constance de leurs engagements conjugaux¹, soit les deux à la fois. Par immatures nous n'entendons évidemment pas les jeunes nés à la saison de reproduction immédiatement précédente, car ces oiseaux ne sauraient effectuer déjà une mue et l'on sait d'ailleurs que les Procellariens ne se reproduisent pas avant d'avoir acquis plusieurs années d'âge. Même en admettant que la maturité sexuelle potentielle, c'est-à-dire l'aptitude physiologique à la reproduction, précède de plusieurs années la première progéniture, ce qui est probable, il est vraisemblable qu'elle n'est pas acquise avant un an.

1) Sur 4 ♀♀ disséquées, trois au moins (nos notes ne disent rien de la quatrième) présentaient un oviducte sinueux et boursouflé. Elles avaient donc déjà pondu.

Comportement hologamique

Puffinus assimilis est une espèce réputée sédentaire, c'est-à-dire dont l'aire d'hivernage coïncide approximativement avec l'aire de reproduction où l'on peut distinguer les îlots de nidification et les eaux marines de nourrissage. Nous avons vu que l'oiseau regagne les lieux de nidification pour effectuer sa mue annuelle: en d'autres termes les terrains de reproduction et les quartiers de mue sont identiques.

D'autres espèces feraient leur mue dans l'aire d'hivernage (aire «contra-nuptiale» *sec. auct.*) après un gigantesque voyage qui peut les mener d'un hémisphère dans l'autre. Richdale a émis l'hypothèse, qui reste évidemment à vérifier, que la décision de nicher ensemble (conclusion de la quête amoureuse) puisse être prise par ces oiseaux au cours de leur séjour dans les eaux contra-nuptiales.

Un séjour protogamique sur les terrains de nidification est évidemment inconcevable chez les espèces migratrices. Lorsqu'elles regagnent ceux-ci, c'est pour assurer à bref délai la reproduction de l'espèce. Nous proposons le terme d'*hologamique* pour le retour qui ouvre le séjour à terre pendant lequel seront accomplis la ponte, l'incubation et l'élevage.

Chez plusieurs espèces de Procellariidés, — Warham (1964) a donné récemment l'inventaire des cas jusqu'à présent connus—, le retour que nous venons d'appeler *hologamique*, s'accomplit en deux temps. L'exode vers la mer qui sépare les deux phases, et que Warham pense être un trait de comportement unique dans la classe des oiseaux, est particulièrement frappant chez une espèce comme *Puffinus tenuirostris*, étudiée par Serventy pendant son séjour estival dans les eaux australiennes, à cause du synchronisme étonnant que manifestent les différents individus dans leur évolution psycho-physiologique (Marshall & Serventy, 1956).

Une première réapparition des *Puffinus tenuirostris* se situe à la fin de septembre. Pendant cinq semaines environ ils procèdent au nettoyage et à l'aménagement de leurs terriers, se livrent à des parades amoureuses bruyantes, arrivant à terre après la tombée de la nuit, la quittant avant l'aube. Pendant le jour ils se nourrissent en mer ou demeurent silencieux dans leur terrier. Puis au début de novembre ils disparaissent complètement pour trois semaines: on n'a plus alors que très rarement l'occasion d'en observer sur les terrains de nidification. Vers le 20 novembre, ils reviennent définitivement en nombre et les ♀♀ se mettent aussitôt à pondre. Serventy n'a jamais réussi à être témoin d'une copulation, mais d'après ses études histo-

logiques, il pense que la fécondation a lieu juste avant la disparition temporaire des oiseaux. La libération de grandes quantités de spermatozoïdes dans les tubes séminifères laisse augurer que les ♂♂ ont atteint à ce moment la condition physiologique propice à l'insémination. Au même moment les ovocytes maximum des ♀♀ ont un diamètre qui ne dépasse pas 10 mm et leurs ovaires en possèdent plusieurs de cette taille. Mais à leur retour à la fin de novembre, un oeuf énorme peut être décelé aisément en palpant leur abdomen, tandis que les ♂♂ présentent déjà une régression considérable du volume des testicules et l'arrêt de la spermatogénèse.

Le premier retour post-migratoire de *Puffinus tenuirostris* ne saurait être assimilé au retour protogamique de *Puffinus assimilis* dont l'état physiologique en juillet aux Salvages est bien différent du schéma que nous venons de résumer: testicules réduits de 3 à 6,5 mm x 4 à 7,5 mm (7 ♂♂ examinés)¹. La dimension des testicules ne laisse prévoir aucune copulation prochaine, mais une étude histologique serait indispensable pour expliquer le déterminisme des parades nuptiales observées à cette époque. Il faut en effet distinguer entre la fonction exocrine et la fonction endocrine des gonades. L'activité du tissu interstitiel peut être considérable alors que le volume des testicules est réduit et la lignée séminale au repos. Or chez les oiseaux l'intensité des parades nuptiales paraît essentiellement sous la dépendance des hormones androgènes qui sont précisément secrétées par le tissu interstitiel du testicule.

Nous n'avons pas de renseignement sur les modalités du séjour hologamique de *Puffinus assimilis*, mais les observations faites par Paulian à Kerguelen montrent qu'une espèce présentant dans son cycle annuel un retour protogamique indiscutable, peut en outre présenter un retour hologamique en deux phases, séparées par un exode vers la mer, tout à fait comparable à celui que Serventy a étudié chez *Puffinus tenuirostris*. A propos d'*Halobaena caerulea* que nous avons déjà cité, Paulian dit encore exactement: « Dès les premiers jours de septembre les oiseaux se trouvent dans les terriers pendant la journée et commencent à roucouler dès le soir. Les gonades sont très développées (mesures des testicules de deux mâles du 19 septembre: 15 x 14 mm et 20 x 13 mm; 15 x 10 mm et 18 x 11 mm). A la fin de septembre, beaucoup d'oiseaux sont par couples dans les ter-

1) Bourne (1955: 536) a également signalé la petite dimension des gonades des *P. assimilis boydii* dont il observa les parades à la fin d'août à Cima.

riers; les jeux nuptiaux diminuent d'intensité, le silence se rétablit la nuit, et pendant la première quinzaine d'octobre les terriers ne sont plus habités pendant le jour; la nuit les roucoulements cessent presque complètement. Les Oiseaux semblent avoir déserté la terre. Vers le 15 octobre, à nouveau on trouve les oiseaux dans les terriers pendant la journée et les roucoulements reprennent le soir avec plus d'intensité, de même que les jeux nuptiaux et les cris qui les accompagnent...». Paulian a résumé les faits dans un tableau:

1er-30 septembre: arrivée à terre et début des jeux nuptiaux

1er-15 octobre: disparition des oiseaux

15-25 octobre: reprise intense des jeux

25 octobre - 10 novembre: ponte

etc.

L'exemple d'*Halobaena caerulea*, espèce suivie pendant un cycle annuel complet, témoigne de la complexité des mouvements d'aller et de retour sur les lieux de nidification auxquels se livrent certains Procellariens: entre trois séjours en mer se situent un retour protogamique, puis un séjour hologamique en deux phases. Sans vouloir surcharger la terminologie de néologismes, il sera sans doute nécessaire dans l'avenir pour qui étudiera le comportement des Procellariens, de désigner les deux phases du retour hologamique par autant de termes différents. S'il s'avère que d'une façon générale la première phase hologamique correspond à la maturation des ♂♂ et aboutit à l'insémination, la seconde phase hologamique à la maturation des ♀♀ et à la ponte, les deux termes de retour précôital et de retour prépositif pourront convenir.

Mais sans des observations minutieuses par comptage et marquage des oiseaux, la multiplicité des épisodes qui rythment la vie des Procellariens a des chances de passer inaperçue pour peu que, dans le cadre d'une même colonie, l'«horloge interne» des individus qui la composent, ne garde pas un synchronisme suffisant: l'alternance des épisodes est alors masquée par leur chevauchement. Ce n'est pas le cas avec par exemple *Halobaena caerulea* dont la ponte, selon Paulian, serait étalée sur trois semaines seulement. En tout état de cause les choses sont sans doute moins aisément discernables avec *Puffinus assimilis*.

* * *

Nous n'ignorons pas le caractère conjectural des généralisations, évi-

demment prématureés, auxquelles notre tentative de comprendre le comportement estival des *Puffinus assimilis baroli* nous a entraînés par le jeu spéculatif des comparaisons avec d'autres espèces mieux connues. L'étude sur le terrain d'un cycle annuel complet, avec prélèvements histologiques, est indispensable pour interpréter correctement le comportement de ces oiseaux dont les manifestations en apparence monotones masquent à coup sûr une grande complexité: complexité inévitable si l'on tient compte de la grande longévité des Procellariens, de leur lente maturation progressant par étapes successives, de leurs habitudes coloniales, de leur tendance à la monogamie avec tous les avatars que celle-ci peut rencontrer dans une vie longue et aventureuse. Tous ces facteurs concourent inéluctablement à la formation de différentes classes d'âge, de différentes catégories d'individus dont les interactions réciproques sont le propre des sociétés complexes.

* * *

Nous exprimons ici notre gratitude au Professeur F. Bourlière qui s'est intéressé à ce travail et dont les avis éclairés nous ont encouragé à développer la présente note.

SUMMARY

- 1) In July the Little Shearwaters are present in numbers during the night on Great Salvage Island. They are visiting the burrows and indulging in a noisy «flirtatious» behaviour.
- 2) All the specimens are in full molt of flight and tail feathers. The body molt is nearly achieved.
- 3) On the basis of Ogilvie-Grant's observations, who visited the Salvages at the end of April, it may be inferred that egg-laying occurs there in January and February and hatching from February to April. The young would leave the burrows in May and June.
- 4) The behaviour of *Puffinus assimilis* in July on its breeding grounds is compared with the autumnal return of *Halobaena caerulea* to its nest-sites at Kerguelen Island. The term «protogamic» is proposed for this return to the breeding grounds which occurs between two reproductive periods. It is suggested that the protogamic behaviour constitutes the true courtship period when individuals «decide» to breed together the following season.
- 5) The protogamic return must not be confused with the return for immediate reproduction which could be named «hologamic». In several

species of Petrels the hologamic return occurs in two phases divided by a sojourn at sea: the pre-coïtal phase which corresponds to the maturation of male gonads and copulation and the pre-posital phase which corresponds to the maturation of female gonads and egg-laying.

It thus appears that in some species of Petrels the annual cycle may reach a high degree of complexity: between three sojourns at sea, there is a protogamic return to the breeding grounds, and a hologamic one in two distinct phases. At colony level such a behaviour sequence may be overlooked when the «internal clocks» of the individual birds is not quite synchronous.

TRAVAUX CITÉS

- Allan, R. G.:
1962. The Madeiran Storm Petrel *Oceanodroma castro*. *Ibis*, **103** b: 274-295.
- Bourne, W. R. P.:
1955. The birds of the Cape Verde Islands. *Ibis*, **97**: 508-556.
- Fisher, J.:
1952. The Fulmar. 1 vol., London.
- Glauert, L.:
1946. The Little Shearwater's Year. *Emu*, **46**: 187-192.
- Lack, D.:
1953. The Life of the Robin. 1 vol., London.
- Lockley, R. M.:
1952. Notes on the birds of the islands of the Berlengas (Portugal), the Desertas and Baixo (Madeira) and the Salvages. *Ibis*, **94**: 144-157.
- Marshall, A. J. et D. L. Serventy.:
1956. The breeding cycle of the Short-tailed Shearwater, *Puffinus tenuirostris* (Temminck), in relation to trans-equatorial migration and its environment. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **127**: 489-510.
- Mayaud, N.:
1931. Contribution à l'étude de la mue des Puffins. *Alauda*, **3**: 230-249.
- Ogilvie-Grant, W. R.:
1895. An Expedition to the Salvage Islands. *Zoologist*, (3), **19**: 401-417.
1896. On the Birds observed at the Salvage Islands, near Madeira. *Ibis* (7), **2**: 41-55.
- Palmer, R. S.:
1962. Handbook of North American Birds, vol. 1.
- Paulian, P.:
1953. Pinnipèdes, Cétacés, Oiseaux des îles Kerguelen et Amsterdam. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **8**: 111-234.
- Richdale, L. E.:
1963. Biology of the Sooty Shearwater *Puffinus griseus*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **141**: 1-117.
- Warham, J.:
1958. Little Shearwater, *Brit. Birds*, **51**: 393-397.
1964. Breeding Behaviour in Procellariiformes. *Symposium on Antarctic Biology, Paris 1962*: 389-394.