

# CHANGEMENT DE PARTENAIRE ET FIDÉLITÉ AU NID CHEZ LE PUFFIN CENDRÉ *CALONECTRIS DIOMEDEA* DE SELVAGEM GRANDE (30° 09' N, 15° 52' W)

Par J.-L. MOUGIN <sup>1</sup>

Avec 2 figures et 1 tableau

**RÉSUMÉ.** Chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande, la fidélité au nid en cas de perte du partenaire est forte s'il a disparu, plus faible en cas de divorce. Elle n'est pas liée au sexe – elle est la même chez les mâles et chez les femelles – mais à l'expérience du nouveau partenaire et à son attachement à son nid, les oiseaux des deux sexes tendant à rejoindre un oiseau plus expérimenté et attaché à son nid depuis plus longtemps qu'eux et à rester sur place avec un partenaire moins expérimenté et moins attaché à son nid qu'eux. Les exceptions à la règle sont toutefois nombreuses. Cette absence de différenciation entre les rôles respectifs des deux sexes semble être liée à leur égal investissement dans l'établissement et la défense du territoire.

**SUMMARY.** Mate change and faithfulness to nest site in the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* of Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W). In the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* of Selvagem Grande, the faithfulness to the nest site after the loss of the mate is high if it has disappeared and lower in case of divorce. It is not linked to sex – it is the same for males and females – but to the breeding experience of the new mate and to its attachment to its nest site. The birds of both sexes tend to rejoin a bird more experienced and with a nest attachment longer than theirs and to stay on their former nest site with a mate less experienced and less attached to its nest site than themselves. However many exceptions are observed. This lack of differentiation between the respective parts played by both sexes seems to be linked to their equal investment in the establishment and defence of the territory.

---

<sup>1</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55 rue Buffon, 75005 Paris, France.

*RESUMO.* Mudança de parceiro e fidelidade ao ninho na Cagarra, *Calonectris diomedea* da Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W). Na Cagarra da Selvagem Grande, a fidelidade ao ninho após perda do parceiro é grande, no caso deste ter desaparecido e pequena em caso de divórcio. Esta fidelidade não está ligada ao sexo – é a mesma nos machos e nas fêmeas – mas sim à experiência reprodutiva do novo parceiro e ao grau de ligação deste ao seu ninho. As aves de ambos os sexos tendem a acasalar com um parceiro mais experimentado e com uma ligação ao ninho mais longa do que a delas próprias. Contudo, as exceções à regra são numerosas. Esta ausência de diferenciação entre os papéis desempenhados pelos dois sexos parece estar ligada ao seu igual investimento no estabelecimento e defesa do território.

Chez les oiseaux, une théorie classique prévoit que, la sélection devant favoriser la fidélité au site de reproduction du sexe qui s'investit le plus dans l'établissement et la défense du territoire, cette fidélité devrait être plus élevée chez les mâles que chez les femelles (GREENWOOD, 1980). Les résultats obtenus dans divers groupes d'oiseaux marins, Spheniscidés (PENNEY, 1964), Phalacrocoracidés (SCHJØRRING *et al.*, 2000), Laridés (JOHNSTON & RYDER, 1987), semblent conforter la théorie. En revanche, les rares données publiées pour la famille des Procellariidés donnent des résultats quelque peu contradictoires. Nous avons donc cherché à savoir ce qu'il en était chez un membre de cette famille, le Puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W). En cas de changement de partenaire, disparu ou divorcé, la fidélité au nid est-elle, chez cette espèce, liée au sexe ou à un autre paramètre?

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le travail de terrain a été effectué dans quatre colonies de Puffins cendrés de Selvagem Grande, suivies depuis 1978 pour deux d'entre elles et depuis 1980 pour les deux autres. Dans ces colonies, tous les nids sont marqués au fur et à mesure de leur utilisation par les oiseaux – la population s'accroissant régulièrement (MOUGIN *et al.*, 1996), de nouveaux nids sont utilisés chaque année – tous les anciens reproducteurs sont contrôlés et tous les nouveaux reproducteurs bagués – ce qui permet par la suite de connaître leur expérience de la reproduction – au cours de visites effectuées en juin-juillet, pendant l'incubation. Le sexe des oiseaux est déterminé par l'indice du bec (MOUGIN *et al.*, 1986).

Au cours de leur vie reproductrice, les oiseaux peuvent s'abstenir de nicher pendant une ou plusieurs années successives. Ces interruptions temporaires de la reproduction sont également connues sous le nom d'années sabbatiques. Les changements de partenaires sont de deux types. Nous entendons par remplacement d'un

partenaire absent tout réappariement effectué en l'absence du partenaire précédent, qu'il soit décédé ou ait pris une année sabbatique. Les divorces sont des réappariements effectués alors que l'ancien partenaire est présent dans son ancienne colonie et reproducteur. La différenciation «présent/absent» semble être plus pertinente que la traditionnelle différenciation «vivant/mort» car, pour autant que la fidélité au partenaire est concernée, un oiseau absent ou un oiseau mort jouent exactement le même rôle biologique.

## RÉSULTATS

### Remplacement d'un partenaire absent

En cas de disparition du partenaire habituel, 72,3% des mâles ( $n = 596$ ) et 69,4% des femelles ( $n = 683$ ) s'apparient à nouveau sur leur ancien nid ( $X^2_1 = 1,24$ , n. s.). La Figure 1 et le Tableau 1 montrent une décroissance significative du taux de fidélité au nid avec l'augmentation de l'expérience du nouveau partenaire ( $X^2_3 = 46,0$ ,  $p < 0,01$  pour les mâles et  $X^2_3 = 113,1$ ,  $p < 0,01$  pour les femelles), la fidélité étant en moyenne voisine de 80% quand le nouveau partenaire est moins expérimenté et inférieure à 45% quand il est plus expérimenté. Une diminution de la fidélité au nid avec l'augmentation de la durée du séjour au nid précédent du nouveau partenaire est également observée ( $X^2_3 = 44,1$ ,  $p < 0,01$  pour les mâles et  $X^2_3 = 106,4$ ,  $p < 0,01$  pour les femelles).

58,4% des comportements s'écartant de la règle – oiseaux quittant un nid où ils auraient dû normalement rester ou inversement restant sur un nid qu'ils auraient dû normalement quitter – résultent d'interruptions temporaires de la reproduction – le nid où l'oiseau aurait dû se réinstaller étant occupé en son absence par un autre oiseau – sans différences significative entre mâles et femelles ( $X^2_1 = 2,72$ , n. s.). Si on fait abstraction de ces cas particuliers, la fidélité au nid n'est que peu modifiée et elle reste la même chez les deux sexes – respectivement 73,7% chez les mâles ( $n = 346$ ) et 72,8% chez les femelles ( $n = 412$ ),  $X^2_1 = 0,08$ , n. s.

### Divorce

Sur les 670 cas de divorce étudiés, 147 (21,9%) ont donné lieu au déplacement des deux partenaires et 264 (39,4%) étaient liés à l'absence sabbatique de l'un ou l'autre des oiseaux – l'oiseau qui change de nid étant dans 86,7% des cas l'oiseau qui s'est absenté, sans différences significatives entre mâles et femelles ( $X^2_1 = 3,73$ , n. s.).

Sur les 259 couples qui ont divorcé sans interruption temporaire de la reproduction et dont un seul partenaire a quitté le nid, 136 mâles (52,5%) et 123 femelles (47,5%) sont restés fidèles à leur ancien nid, une répartition pas significativement

différente d'une répartition aléatoire ( $X^2_1 = 0,32$ , n. s.). Les expériences respectives des oiseaux qui divorcent semblent ne jouer aucun rôle dans leur fidélité au nid, mâles ou femelles restant indifféremment au nid, que l'oiseau le plus expérimenté soit le mâle ( $X^2_1 = 0,06$ , n. s.) ou la femelle ( $X^2_1 = 0,04$ , n. s.) ou que les deux oiseaux soient également expérimentés ( $X^2_1 = 1,3$ , n. s.). Il en va de même pour la durée de séjour au nid précédant le divorce ( $X^2_1 \leq 0,50$ , n. s.). En revanche, si l'on répartit les nouveaux partenaires des oiseaux divorcés en quatre groupes en fonction de leur expérience – sans expérience, moins expérimenté, également expérimenté, plus expérimenté (Fig. 2) – la répartition n'est pas la même chez les oiseaux restés sur leur ancien nid et chez ceux qui l'ont quitté ( $X^2_3 = 153,4$ ,  $p < 0,01$ ), les premiers s'appariant de préférence avec des oiseaux moins expérimentés qu'eux (76,1%,  $n = 238$ ) et les seconds avec des oiseaux également ou plus expérimentés qu'eux – 56,8% ( $n = 229$ ). Cette dernière valeur n'est pas significativement différente de celle montrée par les couples dont les deux partenaires quittent simultanément le nid après leur divorce ( $X^2_1 = 1,09$ , n. s.).

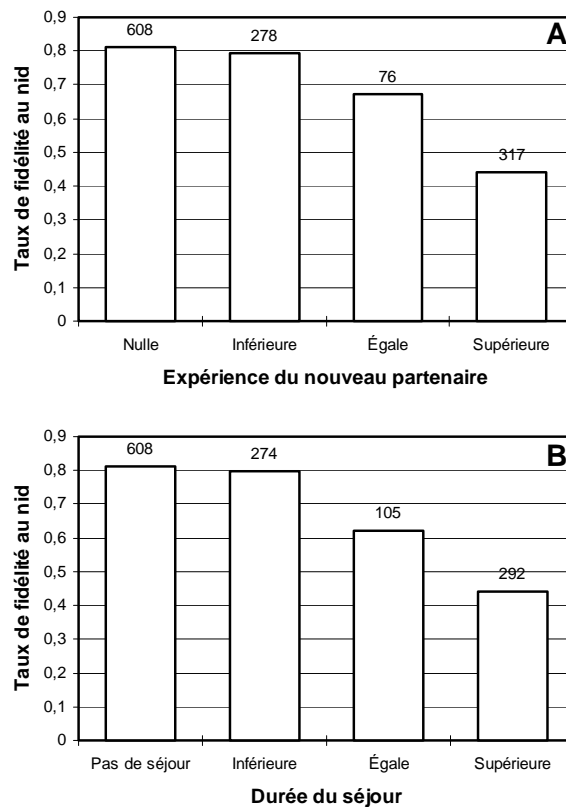


Fig. 1 - La fidélité au nid en cas de remplacement d'un partenaire absent en fonction de l'expérience du nouveau partenaire (A) et de la durée de son séjour précédent sur son nid (B).  
- Faithfulness to nest site in case of replacement of an absent mate as a function of the breeding experience of the new mate (A) and of the length of its previous stay on its nest (B).

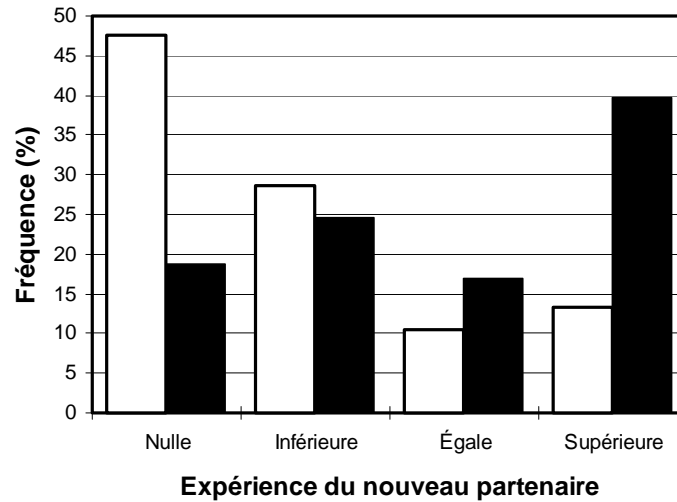


Fig. 2 - Fréquence des réappariements avec des oiseaux d'expérience nulle, inférieure, égale ou supérieure après un divorce chez les oiseaux fidèles à leur nid (barres blanches) et chez les oiseaux quittant leur ancien nid (barres noires).

- Frequency of repairings with birds with no experience or with experiences lower, equal or higher after a divorce in birds faithful (white bars) or unfaithful (black bars) to their nest-site.

**TABLEAU 1** - La fidélité au nid en cas de remplacement d'un partenaire absent chez le Puffin cendré de Selvagem Grande.  $X^2_1$  entre mâles et femelles.

- Faithfulness to nest site in case of replacement of an absent mate in the Cory's Shearwater of Selvagem Grande.  $X^2_1$  between males and females.

	Mâles	Femelles	$X^2_1$	Mâles et femelles
Total	0,723 (n = 596)	0,694 (n = 683)	1,24, ns	0,708 (n = 1279)
Expérience du nouveau partenaire (par rapport à celle de l'oiseau considéré)				
- sans expérience	0,801 (n = 276)	0,819 (n = 332)	0,39, ns	0,811 (n = 608)
- moins expérimenté	0,805 (n = 128)	0,787 (n = 150)	0,09, ns	0,795 (n = 278)
- également expérimenté	0,750 (n = 32)	0,614 (n = 44)	1,53, ns	0,671 (n = 76)
- plus expérimenté	0,519 (n = 160)	0,363 (n = 157)	7,18, p < 0,01	0,442 (n = 317)
Durée du séjour au nid précédent du nouveau partenaire (par rapport à celui de l'oiseau considéré)				
- pas de séjour	0,801 (n = 276)	0,819 (n = 332)	0,39, ns	0,811 (n = 608)
- durée inférieure	0,808 (n = 130)	0,785 (n = 144)	0,23, ns	0,796 (n = 274)
- durée égale	0,667 (n = 48)	0,579 (n = 57)	0,86, ns	0,619 (n = 105)
- durée supérieure	0,514 (n = 142)	0,373 (n = 150)	5,90, p < 0,05	0,442 (n = 292)

## DISCUSSION

Ainsi, chez les Puffins cendrés de Selvagem Grande, la fidélité au nid en cas de changement de partenaire, disparu ou divorcé, n'est pas liée au sexe, mais à l'expérience du nouveau partenaire et à son attachement à son nid, les oiseaux, mâles comme femelles, tendant à rejoindre un oiseau plus expérimenté et plus attaché à son nid qu'eux et à rester sur place avec un partenaire moins expérimenté et moins attaché à son nid. Les exceptions à la règle sont toutefois nombreuses, mais majoritairement liées à des interruptions temporaires de la reproduction.

La littérature consacrée aux Procellariidés est avare de données concernant la fidélité au nid en cas de changement de partenaire. WARHAM (1990) pense toutefois que les mâles restent alors sur leur nid, une opinion partagée par IMBER (1987) et par MacDONALD (1977) pour qui, chez le Pétrel de Parkinson *Procellaria parkinsoni* comme chez le Fulmar boréal *Fulmarus glacialis*, les mâles restent sur le nid en cas de divorce et les femelles le quittent. Chez le Damier du Cap *Daption capense*, SAGAR *et al.* (1996) ont observé que les mâles restaient dans ce cas sur leur nid et que les femelles pouvaient indifféremment le quitter ou y rester. Bien au contraire, chez le Pétrel des neiges *Pagodroma nivea*, le changement de nid est indépendant du sexe (JOUVENTIN & BRIED, *sous presse*). Enfin, chez le Fulmar boréal (OLLASON & DUNNET, 1978), la fidélité à l'ancien nid est indifféremment le fait des mâles ou des femelles ( $X^2_1 = 0,12$ , n. s.). En revanche, 75,0% des nouveaux couples s'installent sur l'ancien nid de l'oiseau le plus expérimenté, qu'il s'agisse du mâle ou de la femelle ( $X^2_1 = 0,13$ , n. s.).

Chez le Fulmar boréal comme chez le Puffin cendré, la fidélité au nid n'est donc pas une question de sexe mais d'expérience, les oiseaux moins expérimentés tendant à rejoindre sur leur nid les oiseaux plus expérimentés qu'eux. Quel mécanisme permet la connaissance de l'expérience du futur partenaire? Nous avons vu par ailleurs que les appariements de reproducteurs confirmés s'effectuaient toujours entre voisins proches et que la fidélité au nid des oiseaux impliquait également la «fidélité» aux voisins (MOUGIN, 2000). Les voisins sont donc fréquentés et connus de longue date – et leur expérience probablement également. De plus, il est possible que les chants véhiculent bien d'autres informations que le simple sexe des oiseaux (BRETAGNOLLE, 1996; GENEVOIS & BRETAGNOLLE, 1994).

On pourra s'étonner de ce que les expériences respectives des deux partenaires qui divorcent ne jouent aucun rôle dans leur fidélité au nid. Peut-on penser que l'oiseau qui «choisit» de divorcer est celui qui abandonne le nid? Dans ces conditions, le «choix» de divorcer serait indépendant du sexe et de l'expérience, et il pourrait parfois – souvent – concerner conjointement les deux partenaires.

La théorie prédisait que la sélection devrait favoriser la fidélité au site de reproduction du sexe dominant, celui qui s'investit le plus dans l'établissement et la

défense du territoire (GREENWOOD, 1980). De fait, chez le Puffin cendré, aucun sexe ne semble s'investir beaucoup plus que l'autre. L'exode préposital des femelles est certes plus long que celui de leurs partenaires (JOUANIN *et al.*, 2001), mais le premier partenaire à revenir à terre en fin de période internuptiale est indifféremment le mâle ou la femelle et la défense du nid pendant toute la période de reproduction semble concerner également les deux sexes. Autrement dit, l'exemple du Puffin cendré ne contredit pas réellement la théorie.

## RÉFÉRENCES

BRETAGNOLLE, V.:

1996. Acoustic communication in a group of nonpasserine birds, the petrels. Pp. 160-177 in: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, D. E. Kroodsma & E. H. Miller (Eds.), Cornell University Press, Ithaca.

GENEVOIS, F. & BRETAGNOLLE, V.:

1994. Male Blue Petrels reveal their body mass when calling. *Ethol., ecol. & evol.*, **6**: 377-383.

GREENWOOD, P. J.:

1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.*, **28**: 1140-1162.

IMBER, M. J.:

1987. Breeding ecology and conservation of the Black Petrel (*Procellaria parkinsoni*). *Notornis*, **34**: 19-39.

JOHNSTON, V. H. & RYDER, J. P.:

1987. Divorce in Larids: a review. *Col. Waterbds.*, **10**: 16-26.

JOUANIN, Chr., ROUX, F., MOUGIN, J.-L. & STAHL, J.-Cl.:

2001. Prelaying exodus of Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea borealis* at Selvagem Grande (30° N, 16° W). *J. Ornithol.*, **142**: 212-217.

JOUVENTIN, P. & BRIED, J.:

- sous presse.* Mate choice in Snow Petrels in relation with speciation. *Animal behaviour*.

MacDONALD, M. A.:

1977. Adult mortality and fidelity to mate and nest-site in a group of marked Fulmars. *Bird Study*, **24**: 165-168.

MOUGIN, J.-L.:

2000. Pairing in the Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*) of Selvagem Grande. *J. Ornithol.*, **141**: 319-326.

MOUGIN, J.-L., DESPIN, B. & ROUX, F.:

1986. La détermination du sexe par mensuration du bec chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **302**, 3, 3: 91-96.

MOUGIN, J.-L., GRANADEIRO, J. P. & OLIVEIRA, P.:

1996. L'évolution des effectifs des reproducteurs chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) de 1992 à 1995. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, **48** (269): 171-178.

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.

PENNEY, R. L.:

1964. The Adélie Penguin's faithfulness to territory and mate. *In: Biologie antarctique*, C. R. 1<sup>er</sup> Symp. Biol. Antarct., Paris, Hermann: 401-406.

SAGAR, P. M., TENNYSON, A. J. D. & MISKELLY, C. M.:

1996. Breeding and survival of Snares Cape Pigeons *Daption capense australe* at The Snares, New Zealand. *Notornis*, **43**: 197-207.

SCHJØRRING, S., GREGERSEN, J. & BREGNBALLE, T.:

2000. Sex differences in criteria determining fidelity towards breeding sites in the Great Cormorant. *J. Anim. Ecol.*, **69**: 214-223.

WARHAM, J.:

1990. *The Petrels. Their ecology and breeding systems*. Academic Press, London.