

Écologie générale/*General Ecology*
(Zoologie/*Zoology*)

Premières données sur le territorialisme hivernal observé chez la Gorgebleue (*Luscinia svecica* L.)

Marie-Christine EYBERT, Pierre CONSTANT et Louis ALLANO

Résumé — La Gorgebleue, en hivernage sur les schorres, au Portugal, montre une activité territoriale. La fidélité au site d'hivernage, la distribution régulière de la population et la défense d'aires fixes et exclusives en sont les principales caractéristiques. Ce comportement social particulier est discuté dans le cadre de l'exploitation des sites d'alimentation.

Preliminary note on the winter territories of the bluethroat (*Luscinia svecica* L.)

Abstract — The bluethroat exhibits a territorial activity in the saltmarshes of Portugal during the winter period. The main parameters of this observed territoriality are fidelity to a wintering site, regular distribution of the population, fixed and exclusive defended areas. This particular social behaviour is discussed and could be related to food supply.

Abridged English Version — The bluethroat (*Luscinia svecica namnetum*, Mayaud) breeds in France, on the atlantic coasts from the Morbihan golf to the Arcachon basin, but winters among other places [12] in the saltmarshes of the portuguese coast. Following the definitions of territory given by Noble [14], Brown [15] and Davies [16] we intended to demonstrate the territorial behaviour of the Bluethroat during the winter season.

We studied a saltmarsh of 43.6 ha on the Tagus estuary. The bushy layer was mainly composed of *Arthrocnemum fruticosum* about 1 m high. The saltmarsh, closed by a dyke, was divided in two parts: the first part (zone I) of 28 ha had numerous fairways (126 m/ha) while in the second one (zone II) of 15.6 ha they were more spaced out (68 m/ha). The area was regularly flooded with brackish water carried in the tidal circulation. On the other side of the dyke, the meadows were crossed by ditches bordered by small reed-beds.

Three methods were used to collect data:

— capture-recapture of birds with nets: nets placed along the dyke caught the bluethroats when they were leaving the saltmarshes to go to exploit the ditches of the surroundings meadows. These bird movements increased with high tide;

— mapping-method with two contiguous quadrat plots (1,000 m × 130 m): the first plot measured 5.2 ha, the second one 7.8 ha. This method was useful to delineate the clusters of registrations initially called Preferentially Frequented Zone (P.F.Z.) and then later, Territorial Clusters;

— tape recorded songs were played back at high and at low tide, in places separated by 150 m (Table I).

A high recapture percentage of the animals individually marked with rings was observed (Table II). This indicated a high site fidelity during the winter and also throughout several winters. The nearest P.F.Z. were significantly adjusted to a normal distribution. Thus, according to Davies's definition, P.F.Z. could be considered as territories. Moreover, fidelity to one particular territory was observed in some animals trapped with nets. A factorial analysis performed on the data obtained with the play-back method led us to distinguish two factors (*Fig.*). The first factorial axis which isolated three types of activity (cry, song and pursuit) from the negative part to the positive one could be interpreted as an increase of

Note présentée par Jean DORST.

territoriality. The second factorial axis which separated the data between the low and the high tide could be explained by tidal rhythms. High tide increased the exhibition of territorial activity.

The function of territoriality during the winter season was tied to food resources, and the obtained data were in good agreement with this statement:

— we did not observe any modifications of the territorial behaviour; factorial analysis results did not separate the data obtained in the beginning of the winter from those obtained at the end (*Fig.*);

— we notice that the number of territories in zone I were twice the number of territories in zone II; this result is correlated to the number of fairways (Table III); during the season, the density of winter territories was related to the length of mud's banks in fairways used for foraging;

— we observed a relationship between social behaviour and distribution of food sources. During the winter season, bluethroats fed on a large number of invertebrates species found either on the saltmarsh, mostly on the mud's banks, or on the small reed-beds of the surrounding meadows. Two types of foraging strategy were developed in these areas. In the saltmarshes, food was dispersed in large areas and tidal rhythm shaped food accessibility, renewal and activity of the prey. These could probably explain why territorial behaviour was exhibited. Territorial defence increased long-term feeding efficiency so that bluethroats kept defending the territory even when these were flooded. In the small reed-beds of the surrounding meadows, food was abundant and concentrated into small clumps. Bluethroat population were progressively pushed off the saltmarsh by high tide towards the meadows where nearly all the population took refuge and forage in small flocks. The small reed-beds, in the meadows, permanently accessible, become then economically indefensible leading to flocking. Reed-beds could be taken as necessary and complementary trophic areas.

The social behaviour of the Bluethroat observed during winter and their ability to shift from a solitary to a flocking state can be compared to Pied Wagtail's behaviour described by Davies [10].

INTRODUCTION. — Il y a plus de 1 siècle ([1], [2]) que le concept de territoire a été appliqué à l'espace « défendu » pendant la période de reproduction [3] chez les oiseaux.

Quelques travaux sur le Pic à tête rouge (*Melanerpes erythrocephalus*) [4], sur la Perdrix rouge (*Alectoris rufa*) [5], sur divers Charadriiformes ([6], [7]), sur certains passe-reaux comme le Pipit maritime (*Anthus spinoletta*) [8], la Bergeronnette grise (*Motacilla alba*) [9], le Gobe-mouche noir (*Ficedula hypoleuca*) [10] et, parmi les petits Turdidés, famille d'appartenance de la Gorgebleue (*Luscinia svecica*), le Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) [11], ont montré que ce concept pouvait également s'appliquer en période hivernale ou migratoire.

La Gorgebleue à miroir blanc (*Luscinia svecica namnetum*, Mayaud) qui se reproduit en France sur le littoral atlantique, du Golfe du Morbihan au bassin d'Arcachon, avec un maximum d'effectifs dans les marais salants de Guérande [12] hiverne préférentiellement sur les côtes du Portugal : milieux saumâtres des estuaires, schorres, salines et roselières [13].

Si l'on se réfère à Noble [14], la notion de territoire s'applique dès que n'importe quelle aire est défendue par un oiseau à un moment quelconque de son existence, ce qui

implique un effet de mosaïque [15] et un espacement des individus plus grand que celui qui existe avec une distribution au hasard [16].

Nous appuyant sur ces différentes définitions, notre propos est donc de démontrer le territorialisme manifesté par la Gorgebleue dans ses zones d'hivernage. Précisons que, chez cette espèce, une différenciation sexuelle est possible dès le premier hiver.

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES. — 1.1. *Zone d'étude*. — Le site d'étude est un schorre situé dans l'estuaire du Tage. Ce schorre, bordé par une digue, a une superficie de 43,6 ha et se partage en deux zones : l'une (I) de 28 ha où les étiers sont nombreux (126 m/ha), l'autre (II) de 15,6 ha où les étiers sont plus espacés (68 m/ha). De l'autre côté de la digue existent des prairies sillonnées de fossés que bordent de petites roselières linéaires. Hormis les strates de végétation arbustive les plus élevées, le schorre est partiellement recouvert par les marées les plus fortes. La strate arbustive se compose essentiellement d'*Arthrocnemum fruticosum* haute d'environ 1 m.

1.2. *Récolte et analyse des données*. — Trois types de méthode ont été utilisés conjointement au cours de trois missions ou périodes effectuées du 1^{er} au 15 novembre 1987, du 2 au 20 février 1988 et du 29 octobre au 15 novembre 1988 :

Captures aux filets japonais. — 250 m de filets ont été tendus le long de la digue et sont déplacés régulièrement sur une longueur totale de 600 m.

Méthode des plans quadrillés hivernaux [17]. — Le quadrat, situé en bordure de la digue, définit une surface de 13 ha; il recoupe deux zones contiguës de schorre, soit 5,2 ha pour la zone I et 7,8 ha pour la zone II. La fréquence des relevés est au minimum de 10 par période. A chaque sortie la qualité et l'emplacement des contacts sont notés avec précision et reportés en fin de période pour visualiser les nuages de contacts avec les Gorgebleues ou Zones Préférentielles de Fréquentation (Z.P.F.) [17]. Une Z.P.F. est considérée comme « sûre » s'il existe dans le nuage de points un minimum de deux contacts au chant dont une réponse simultanée ou une poursuite, elle est considérée comme « douteuse » dans les cas contraires.

Méthode de la repasse au chant [18]. — Le signal est envoyé à partir de points régulièrement espacés de 150 m le long du quadrat. Le plan d'échantillonnage est reporté dans le tableau I. Le stimulus est envoyé durant 15 mn. Les résultats ont été traités dans une Analyse Factorielle de Correspondances (A.F.C.) [19]; elle porte sur les 18 stations échantillonnées à la repasse au chant et sept paramètres (*fig.*).

II. RÉSULTATS. — 2.1. Les résultats de baguage montrent que (tableau II) : 19,3% des individus sont recapturés entre le début et la fin de l'hivernage (comparaison : novembre 1987/février 1988) et que 15,9% des individus bagués au cours du premier hiver sont recontrôlés, sur les mêmes lieux, en début d'hiver suivant (comparaison : hiver 1987-1988/novembre 1988). Les pourcentages de recapture au cours d'une même période s'élèvent respectivement à 29,8 et 27,2% pour les mois de février et novembre 1988.

De plus, les huit individus capturés aux mois de février et de novembre 1988, périodes où ont été consignés les emplacements des captures dans les filets, ont été contrôlés à des points distants de 130 m au maximum.

Ces contrôles sont le signe d'une certaine « fidélité territoriale ».

2.2. L'analyse des Zones Préférentielles de Fréquentation circonscrits à chaque fin de mission montre (tableau III) une densité hivernale de Gorgebleues variable :

— dans le temps : fluctuations légères au cours d'un même hivernage et plus importantes entre deux hivernages successifs;

TABLEAU I

Nombre et répartition des stations échantillonnées par la méthode de la repasse au chant.
Number of censused plots by play-back method in each sampling season.

n	Février 1988		Novembre 1988
	Marée haute	Marée basse	Marée haute
	5	6	7

TABLEAU II

Répartition des captures et des recaptures (en nombre et pourcentage) au cours des trois missions.
Numbers and percentages of capture-recapture data during the three sampling season.

	Novembre 1987	Février 1988	Novembre 1988
Nombre d'individus bagués	31	57	66
Nombre de recaptures entre :			
Fév. 1988/nov. 1987	—	6 (19,3 %)	—
Nov. 1988/nov. 1987	—	—	6 (19,3 %)
Nov. 1988/fév. 1988	—	—	8 (14 %)
TOTAL	—	6 (19,3 %)	14 (15,9 %)

TABLEAU III

Nombre de Zones Préférentielles de Fréquentation de Gorgebleues en hivernage par 10 ha sur les deux zones de schorre contiguës (zones I et II) et sur la surface totale prospectée aux mois de février et novembre 1988.
 (*) Indique l'estimation qui tient compte des Zones Préférentielles de Fréquentation « douteuses ».

Results of mappings census, in number of territories frequented by Bluethroat during winter/10 ha. The mapping plots include one area (I) in november 1987 and two areas (I and II) in february and november 1988. () Indicates dubious results (see methodology).*

	Novembre 1987	Février 1988	Novembre 1988
Zone I	20,2	25	28,8
Zone II	—	10,9-11,5 (*)	14,7-15,4 (*)
Zones I+II	—	16,5-16,9 (*)	20,4-20,8 (*)

— dans l'espace : la zone II abrite un nombre de Zones Préférentielles de Fréquentation de près de la moitié de ceux observés dans la zone I ce qui est à mettre en liaison avec une longueur d'étiers à l'hectare deux fois plus faible.

L'analyse, sur l'ensemble des saisons, de la distribution statistique des distances les plus proches calculées entre les centres des Zones Préférentielles de Fréquentation (polygones circonscrits par les points les plus extrêmes de contact avec les individus fréquentant la zone) montre : un écart significatif de cette distribution avec une loi de Poisson (test du χ^2 , $p < 0,001$) et un ajustement significatif de celle-ci avec une loi Normale (test du χ^2 , $p > 0,05$, $n = 70$; $\chi = 57,3$, $n = 57,3$; $\sigma = 15,9$).

La distribution des Zones Préférentielles de Fréquentation s'ajustant bien à une loi régulière, et non à une loi au hasard, montre donc une distribution territoriale de la Gorgebleue sur ses zones d'hivernage; ceci nous permet d'assimiler les Zones Préférentielles de Fréquentation à des territoires hivernaux.

2.3. Les résultats obtenus par la repasse au chant conforte les résultats précédents. L'activité territoriale hivernale de la Gorgebleue qui se manifeste par des chants, des perchages sur buissons accompagnés de mouvements de queue saccadés, des poursuites, s'exerce tout au long de la journée avec une recrudescence le matin et à la tombée de la nuit. L'Analyse Factorielle des Correspondances permet d'individualiser deux facteurs qui extraient 73,3 % de l'Inertie totale. Ces deux premiers facteurs interprétables biologiquement sont relativement équilibrés ($F1 = 40,6\%$; $F2 = 32,7\%$) (fig.).

L'axe 1 défini par le nombre de « cris », en valeurs négatives, et de « poursuites », en valeurs positives, place, négativement, les stations où dominent des contacts visuels ou d'alarme avec des individus et, positivement, les stations où sont représentés les mâles

chanteurs et surtout chassant les intrus (mode actif de défense territoriale). F1 représente donc un gradient croissant d'activités comportementales territoriales.

L'axe 2 défini par des mesures de temps (temps de réponse plus long au signal ou temps d'activité total relativement court) isole, vers les valeurs positives l'ensemble des stations échantillonnées à marée basse où les réponses territoriales sont faibles. F2 représente l'« effet marée » et donc le moment où s'exprime cette activité territoriale.

En effet, la comparaison des mêmes stations échantillonnées à marées haute et basse, au mois de février 1988, montre, à marée haute, une augmentation significative du nombre de mâles contactés (Sign test, $n=5$, $p=0,03$), un renforcement significatif de la réponse territoriale (absence, cri, chant ou poursuite) des mâles cantonnés devant l'émetteur (Sign test, $n=5$, $p=0,03$), et une vitesse de réaction au signal plus rapide (Sign test, $n=5$, $p=0,03$).

Les stations échantillonnées aux mois de novembre et de février ne sont pas distinguées dans ce type d'analyse. Ce que confirme la comparaison des stations éprouvées uniquement à marée haute entre les mois de novembre et de février 1988 qui montre une proportion identique du nombre de chants et de poursuites tant sur les mâles cantonnés juste en face de l'émetteur (Fisher test, $p>0,05$) que sur l'ensemble des mâles contactés à chacune des périodes (χ^2 test, $p>0,05$). Mais si l'activité territoriale reste équivalente au cours de l'hivernage, la proportion de femelles contactées diminue significativement entre le début et la fin de l'hivernage pour passer de 36,3 à 6,6% (χ^2 test, $p<0,02$). Ce fait est d'autant plus surprenant que les résultats des captures au filet montrent un sex-ratio équilibré aux mois de novembre ou de février.

III. DISCUSSION. CONCLUSION. — Les premiers résultats de cette étude à long terme ont permis de mettre en évidence chez la Gorgebleue, en hivernage sur les schorres portugais, une grande fidélité des oiseaux au même site tant au cours de l'hiver que d'une année sur l'autre. L'existence de territoires hivernaux est appuyée par le fait que la distribution de la Gorgebleue ne se fait pas au hasard, mais est de type régulier [16] et que les trois conditions proposées par Brown et Orians [20] pour affirmer la réalité d'un territoire sont réunies chez cette espèce à savoir qu'elle exploite une *aire fixe, exclusive* et manifeste une *défense territoriale* pour éloigner les rivaux.

La protection de toute possession (site de nid, attirance du partenaire, sources de nourriture...) et la diminution des risques de prédation déterminent les comportements de territorialisme [16]. En période hivernale, l'alimentation est une fonction initiale de la territorialité et plusieurs observations confirment ce lien chez la Gorgebleue :

— L'absence de variations d'intensité du comportement territorial tout au long de l'hiver alors que celui-ci tend à diminuer, en période de reproduction, avec l'avancée de la saison, puisqu'il ne recouvre pas les mêmes fonctions. — La relation qui existe entre la présence d'étiers, principaux sites d'alimentation, et l'existence de territoires.

— La liaison entre le comportement social des individus et la répartition de la nourriture, hypothèse que nous confirmons par des études en cours; en effet, la Gorgebleue chasse en hiver, sur les plages de vase, un éventail large d'invertébrés (araignées, fourmis, coléoptères, gastéropodes...) qu'elle trouve :

- sur le schorre, entre les touffes d'*Arthrocnemum fruticosum* et, plus largement, en bordures d'étiers;

- sur les prairies adjacentes, en bordure des fossés de drainage, sous le couvert des petites phragmitaies.

Deux modes d'exploitation, utilisés conjointement, correspondent à ces zones :

— sur le schorre, la dispersion des zones trophiques et le rythme tidal qui conditionne l'accessibilité, l'activité et le renouvellement des proies animales sont probablement un facteur explicatif de l'exploitation territoriale; l'importance et les bénéfices à long terme de ce type d'exploitation sont tels que la défense territoriale se maintient même quand les territoires se trouvent presque totalement immergés et qu'il ne reste plus que le haut des arbustes émergés;

— en revanche, les petites phragmitaies des prairies, qui constituent des aires complémentaires trophiques indispensables à la quasi-totalité de la population chassée progressivement du schorre par la montée de l'eau, sont exploitées en petits groupes lâches; la forte pression de compétition exercée sur ces zones ponctuelles et accessibles en permanence impose ce type de stratégie d'exploitation.

Le comportement social décrit chez la Gorgebleue en hivernage et la faculté à passer d'un système territorial à une certaine grégarité rappellent ceux de la Bergeronnette grise décrits par Davies [10].

Outre l'aspect alimentaire, les études en cours permettront de préciser : — la qualité des territoires et la hiérarchie des individus — le partage du territoire avec des subadultes (?) et des femelles; souvent les femelles sont observées à côté des mâles mais la formation de ces paires est-elle associée aux besoins qu'ont les femelles de trouver de bonnes places de nourriture ou a-t-elle une valeur sexuelle [21]? — la régulation de la densité par le territoire.

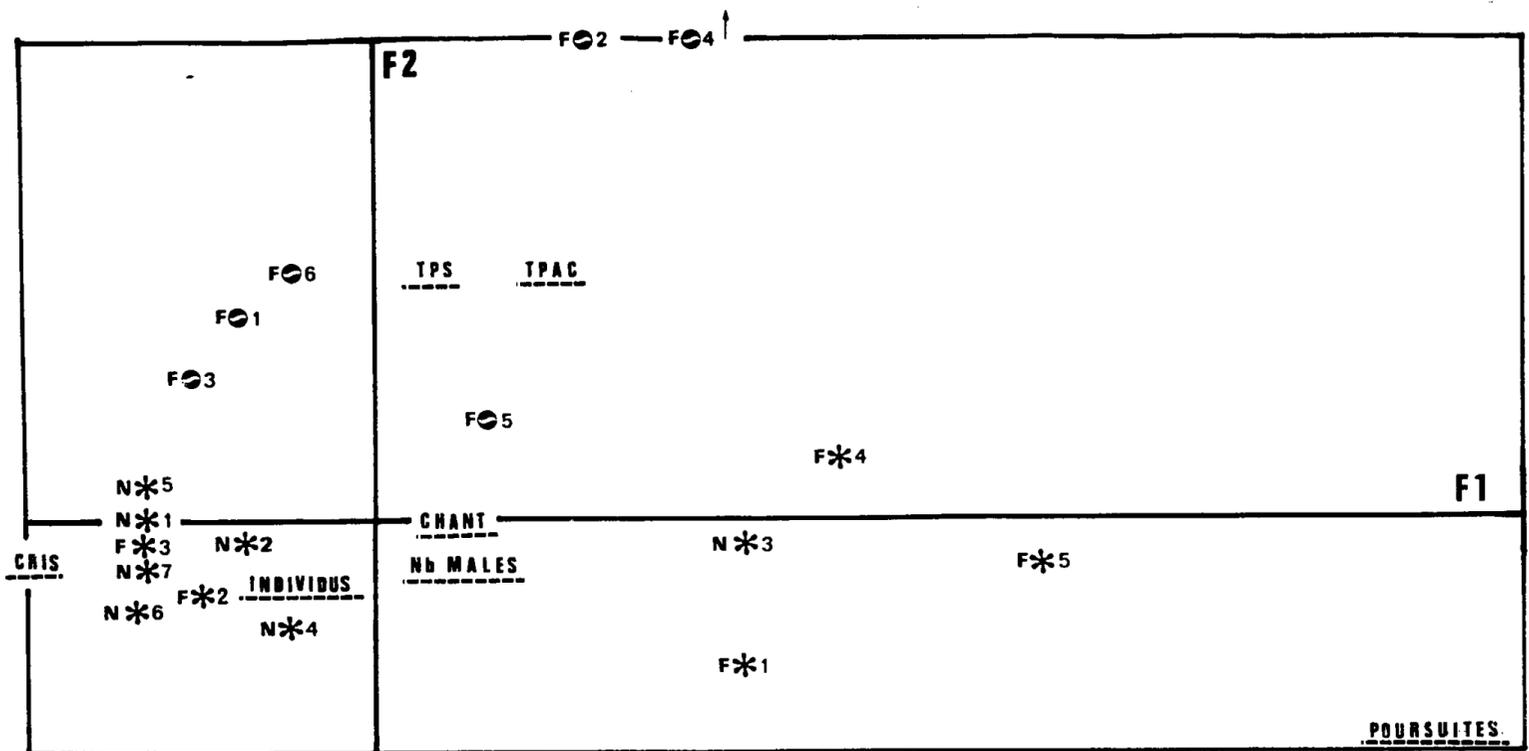
Ce travail s'insère dans le cadre de l'U.R.A. n° 97 du C.N.R.S. Nous remercions les professeurs J. Dorst et J. C. Lefeuvre du Muséum national d'Histoire naturelle pour leurs critiques du manuscrit ainsi que A. Teixeira pour l'accueil qu'il nous a réservé au Portugal; nous remercions également P. Bonnet et B. Hardy pour leur aide précieuse sur le terrain.

Note remise le 3 mai 1989, acceptée le 8 juin 1989.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] B. ALTUM, *Der vogel und sein Leben*, H. Schöningh, Münster, 1868.
- [2] H. E. HOWARD, *Territory in bird life*, Atheneum, London, 1920.
- [3] N. TINBERGEN, *Bird study*, 4, 1957, p. 14-27.
- [4] L. KILHAM, in J. DORST, *La vie des oiseaux*, Bordas, Paris, 1971.
- [5] A. WATSON, *Nature*, 215, 1967, p. 1274-1275.
- [6] J. D. GOSS-CUSTARD, *Ibis*, 118, 1976, p. 257-263.
- [7] J. P. MYERS, P. G. CONNORS et F. A. PITELKA, *Auk*, 96, 1979, p. 551-561.
- [8] J. GIBB, *Ibis*, 98, 1956, p. 506-530.
- [9] N. B. DAVIES, *J. Anim. Ecol.*, 45, 1976, p. 235-254.
- [10] C. J. BIBBY et R. E. GREEN, *J. Anim. Ecol.*, 49, 1980, p. 507-521.
- [11] D. LACK, *The life of the robin*, H. F. et G. Witherby, London, 1965.
- [12] L. ALLANO, P. BONNET, P. CONSTANT et M. C. EYBERT, *C. R. Acad. Sci Paris*, 306, série III, 1988, p. 369-374.
- [13] M. C. EYBERT, A. M. TEIXEIRA, L. ALLANO, P. BONNET et P. CONSTANT, 3^e *Conf. Int. Zones Humides*, Rennes, 1988.
- [14] G. K. NOBLE, *Auk*, 56, 1939, p. 263-273.
- [15] J. L. BROWN, *Wilson Bull.*, 81, 1969, p. 293-329.
- [16] N. B. DAVIES, *Behavioural Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1978.
- [17] M. C. EYBERT, *Thèse d'État*, Université de Rennes-I, 1985.
- [18] A. A. DHONDT, *Gerfaut*, 56, 1966, p. 404-408.
- [19] J. P. BENZECRI et coll., *L'analyse des données*, Dunod, Paris, II, 1979.
- [20] J. L. BROWN et G. H. ORIANS, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1, 1970, p. 239-262.
- [21] C. VERHEYDEN, *Terre et Vie*, 43, 1988, p. 375-387.

*Laboratoire d'Évolution des Systèmes naturels et modifiés,
Muséum national d'Histoire naturelle, Université de Rennes-I,
avenue du Général-Leclerc, 35042 Rennes Cedex.*



Représentation dans le plan factoriel $F1 \times F2$ des 18 stations échantillonnées à la repasse au chant, à marée haute (*) et à marée basse (●) aux mois de février (F) et de novembre (N) et des sept paramètres suivants : nombre de cris (*cris*), nombre d'individus (*individus*), nombre de chants (*chant*), nombre de mâles (*Nb mâles*), nombre de poursuites (*poursuites*), temps écoulé entre le stimulus et la première manifestation (*TPS*) et le temps total d'activité exprimé par l'ensemble des individus (*TPAC*).

Presentation of the data points on the first factorial axes. 18 sampled plots were tested with play-back song, (*) at high tide, (●) at low tide, (F) in February, (N) in November. Seven different parameters were measured: (Cris) number of cries, (individus) number of individuals, (chant) number of songs, (Nb males) number of males, (poursuites) number of pursuits, (TPS) time interval between the stimulus song and the first behavioral answer, (TPAC) total activity duration of all birds.

