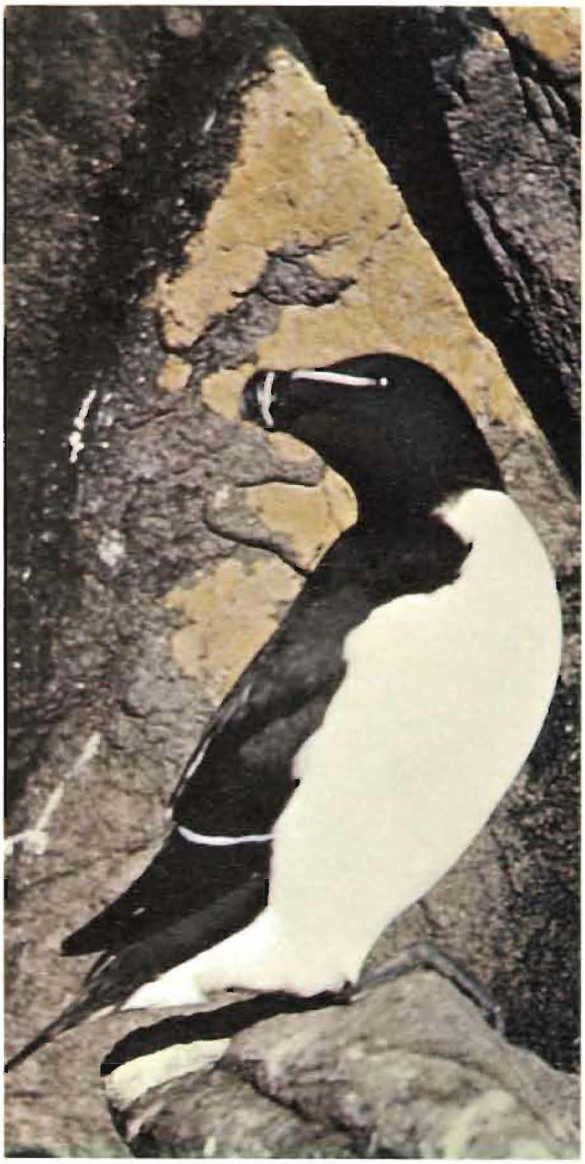
Environment Canada Environnement Canada

0016390J S

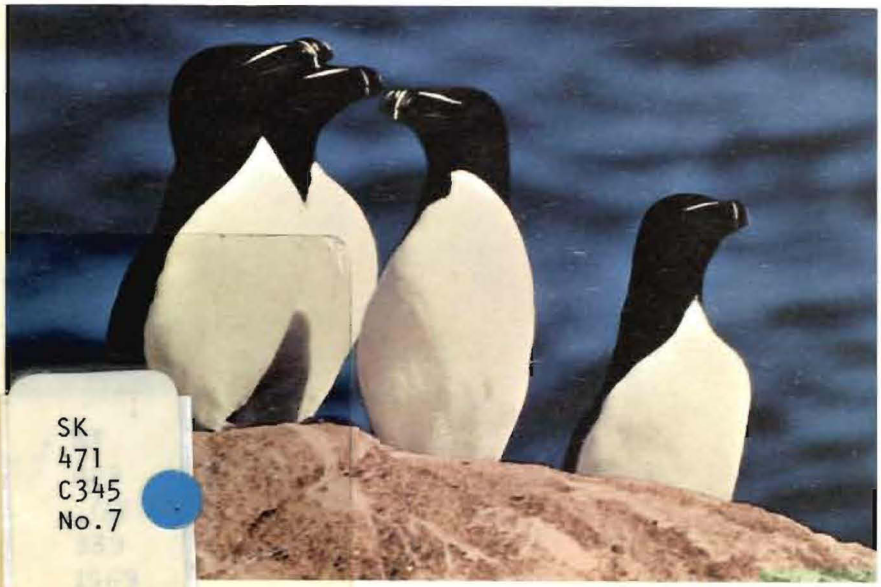
REPORT SERIES(CANADIAN WILDLIFE SERVICE)

JEAN BÉDARD

Histoire naturelle du Gode, *Alca torda*, L., dans le golfe Saint-Laurent, province de Québec, Canada



ÉTUDE DU SERVICE CANADIEN DE LA FAUNE—N° 7



SK
471
C345
No.7

(2029866DS) SF 489
7013975B M.C6 B39 1969

Histoire naturelle du Gode, *Alca torda*, L., dans le golfe Saint-Laurent, province de Québec, Canada

EN FRANCAIS
SEULEMENT
24 NOV. 2006

par Jean Bédard

SF
ENVIRONNEMENT CANADA
BIBLIOTHÈQUE
RÉGION DE QUÉBEC

Étude du Service canadien de la faune—N° 7

SCF

SK
471
C345
No. 7
Ex. A

Ministère des Affaires indiennes et du Nord canadien
Ottawa, 1969

SEI -19

Publié avec l'autorisation de
L'honorable Jean Chrétien, C.P., B.A., LL.L.
Ministre des
Affaires indiennes et du Nord canadien

Roger Duhamel, M.S.R.C.
Imprimeur de la Reine et Contrôleur
de la Papeterie
Ottawa, 1969. Nº de cat.: R65-8/7
Prix: $1.25

Légendes des photos de la couverture
Coin supérieur gauche—Jean Bédard
Coin supérieur droit--Jean Bédard
Coin inférieur gauche—Richard Fyfe
Coin inférieur droit—Les Tuck

Une version modifiée de ce travail a été présentée à l'École des Gradués de l'Université Laval pour l'obtention du diplôme de maître ès sciences.

Remerciements

Au cours de cette étude, j'ai reçu l'aide financière des organismes suivants: la Société Zoologique de Québec, le Service canadien de la faune et le Service d'Aménagement de la Faune du Québec.

Je tiens particulièrement à remercier M. Gaston Moisan, du département de biologie de l'Université Laval, qui a dirigé ce travail et a fourni de nombreux et précieux conseils sur la façon de le mener à bonne fin.

Je remercie également les personnes suivantes pour l'assistance qu'elles ont apportée à la préparation de ce travail: M. R. Cayouette, M. J. F. Eisenberg, M. G. Filteau, M. H. F. Lewis, le professeur E. Rouleau, M. R. Sabourin, M. L. M. Tuck et M. M. D. F. Udvardy.

Ma femme m'a accompagné au cours de la deuxième saison passée aux îles Sainte-Marie et a formulé à plusieurs reprises des critiques judicieuses qui ont certes contribué à l'amélioration de cet ouvrage.

Enfin, tout au long de mon séjour aux îles Sainte-Marie, MM. Sam Anderson, Charles Osborne et Jimmy Ransom m'ont secondé avec enthousiasme et je leur en suis reconnaissant.

Abrégé

Le présent travail résume les données recueillies au sujet de la biologie de la reproduction du Gode (*Alca torda* Linnaeus) aux îles Sainte-Marie, dans le golfe Saint-Laurent, durant les saisons d'été de 1962 et 1963. On y trouvera une analyse de la répartition estivale et hivernale de cette espèce.

La limite septentrionale de la répartition estivale du Gode dans l'Atlantique-Ouest correspond de très près à l'isotherme de 4°C en août. Au terme de la période de reproduction, les oiseaux se dispersent dans la région du plateau continental: seules les populations les plus septentrionales obéissent à un mode de dispersion régulier qu'on peut vraiment qualifier de migration.

Le départ tardif de la glace au printemps dans la région étudiée semble expliquer la brièveté de la phase pré-reproductrice. En juillet, on observe un sommet d'abondance des oiseaux autour des colonies. Une faible proportion des oiseaux présents à cette période sont âgés d'un an seulement. Le cycle quotidien d'activités est caractérisé par un sommet d'abondance au début de l'après-midi. Cependant, ce n'est qu'en fin d'après-midi, durant les quelques heures qui précèdent l'obscurité, qu'on observe le sommet d'activités—parade nuptiale, interactions sociales, sélection des lieux de nidification.

L'auteur donne une description des principales manifestations éthologiques, ainsi qu'une analyse des signaux sonores utilisés. Ces derniers présentent beaucoup plus de variations en durée et en intensité qu'en qualité sonore.

Les parents sont très assidus à la couvaison. Cela ne surprend pas chez le Gode, qui a les caractéristiques d'une espèce nichant dans les espaces découverts et chez laquelle on observe un cérémonial complexe lors de la relève du couveur.

Neuf œufs mirent 36.9 ± 1.59 jours à éclore. Trente poussins passèrent une moyenne de 18.17 ± 1.46 jours au nid avant de gagner la mer. A deux reprises, le départ des poussins vers la mer fut observé: dans les deux cas, chaque poussin était accompagné d'un de ses parents.

La croissance et la survie des poussins ont été étudiées pendant les deux saisons: l'auteur a noté une réduction sensible du taux d'accroissement pondéral durant les deux ou trois derniers jours du séjour au nid. Soixante-six pour cent des œufs et des poussins ont survécu jusqu'au moment du départ à la mer. Vraisemblablement, cette dernière valeur a été sous-estimée.

Table des matières

Abrégé, 2
Remerciements, 2
Introduction, 5
  But du travail, 5
  Méthodes employées, 7
Région étudiée, 7
Chapitre premier: Dispersion géographique et populations, 13
  Aire de répartition et abondance sur les côtes nord-américaines, 13
  Migrations, 17
Chapitre II: Rythmes saisonnier et quotidien, 20
  Méthodes, 20
  Rythme saisonnier, 21
  Rythme quotidien, 22
Chapitre III: Comportement, 26
  Méthodes employées et endroit de l'étude, 26
  Manifestations élémentaires, 27
  Activités agonistiques, 28
  Activités nuptiales, 31
  Activités reproductrices, 36
  Comportement reproducteur et nourricier, 37
  Comportement collectif, 40
  Les signaux sonores, 42
Chapitre IV: Biologie de la reproduction, 44
  Phase pré-reproductrice, 44
  L'œuf, 48
  Répartition des espèces dans l'habitat, 48
  Le jeune, 65
  Productivité de la colonie, 72
Résumé, 74
Appendice, 75
Summary, 76
Bibliographie, 76

Liste des tableaux

1 Données climatiques pour Harrington Harbour (P.Q.), 9
2 Distribution géographique du Gode dans l'Atlantique-Ouest, 14
3 Durée de la phase pré-reproductrice chez *Alca torda* et *Uria aalge*, 45
4 Répartition des Alcidés dans les sites de nidification, 55
5 Dimensions de l'œuf d'*Alca torda*, 60
6 Heure de relève du couveur, 64
7 Temps consacré à la couvaison du poussin, 66
8 Durée du séjour au nid, 67
9 Durée comparative du séjour au nid, 67
10 Poids et mensurations du jeune Gode à l'éclosion et au départ, 68
11 Taux de nourrissage du jeune Gode, 73

Liste des figures

(Sauf avis contraire, toutes les figures se rapportent au Gode, *Alca torda.*)
1 Le golfe Saint-Laurent, secteur nord-est, 6
2 Position relative des îles Sainte-Marie, 6
3 Les îles Sainte-Marie, face au Nord-Est, 10
4 Répartition estivale d'*Alca torda* dans l'Atlantique-Nord, 12
5 Répartition estivale d'*Alca torda* dans les eaux nord-américaines, 13
6 Abondance saisonnière à la colonie 260 en 1963, 21
7 Rythme quotidien à la colonie 260; 26 mai et 13 juin 1963, 23
8 Rythme quotidien à la colonie 260; 23 et 26 juin 1963, 23
9 Rythme quotidien à la colonie 260; 21 et 26 juillet 1963, 24
10 Écran en face de la colonie 260, 27
11 Soins de toilette, 29
12 Inspection des pattes, 29
13 «L'alerte», faible intensité, 29
14 «L'alerte», intensité moyenne, 29
15 Caresses mutuelles de faible intensité, 32
16 Caresses mutuelles d'intensité moyenne, 33
17 Caresses mutuelles de grande intensité, 33
18 Phase principale du comportement extatique, 35
19 «Appel» de l'adulte et pépiement du jeune, 41
20 «Appel» de l'adulte et pépiement du jeune au départ de la colonie, 42
21 Les «salutations», 43
22 Falaise «en escalier», du côté sud-ouest de l'île Cliff, 49
23 Corniche maritime «large» (type II), 49
24 Corniche maritime «étroite» (type III), 50
25 Vue aérienne de la côte sud de l'île de l'Est, 51
26 Fissure profonde sans débris (type IV), 51
27 Fissure profonde avec débris (type V), 52
28 Appuiement rocheux (type VI), 53
29 Fissure verticale peu profonde (type VII), 53
30 Talus humique épais (type VIII), 54
31 Répartition des espèces dans les sites de nidification, 55
32 Distance entre les colonies de Godes et la mer, 56
33 Graphique illustrant l'expulsion d'*Alca torda* par *Uria aalge*, 57
34 «Club mixte», 58
35 Nid de Gode, 59
36 Phénologie de la reproduction, 61
37 Jeune Gode âgé de 13 à 15 jours, 69
38 Jeune Gode à la veille de quitter la colonie, 69
39 Accroissement pondéral et croissance de l'aile (repliée) de six jeunes Godes, 70
40 Taux d'accroissement du poids et de croissance de l'aile (repliée) chez six jeunes Godes, 71

Introduction

Perry a publié, en 1940, de nombreuses observations originales sur le Gode de l'île Lundy, en Grande-Bretagne. En 1947, Paludan publiait une monographie traitant de la distribution et de la reproduction de cette espèce dans les eaux danoises. Récemment, Belopol'skii (1961) présentait les résultats de huit années d'études et d'observations sur les oiseaux de la mer de Barents; ce dernier travail constitue une source inestimable de renseignements sur l'écologie du Gode.

Ces trois publications contiennent les principales connaissances que nous ayons sur cette espèce. Toutefois, il est essentiel d'ajouter une liste de travaux présentant des observations sur divers aspects de son histoire naturelle; ceux qui me semblent les plus importants sont ceux de Salomonsen (1944) sur la taxonomie, de Thomson (1953) sur les migrations, et de Keighley et Lockley (1948) sur la durée de la reproduction. En outre, Kartaschew (1960) et Kozlova (1961) présentent des synthèses intéressantes.

But du travail

On remarque cependant que tous ces travaux sont d'origine européenne. Les auteurs américains se sont ordinairement contentés de répéter les auteurs européens et seuls, parmi les premiers, Austin (1932) et Salomonsen (1951) présentent des travaux d'un intérêt nouveau.

Le but de ce travail de recherche était de recueillir des données sur la biologie de cette espèce commune, mais relativement moins connue des ornithologistes dans la moitié occidentale de l'Atlantique. Les projets initiaux prévoyaient une étude aussi poussée que possible des relations entre les diverses espèces d'oiseaux de mer dans les colonies de la côte nord du golfe Saint-Laurent. Je ne peux cependant faire rapport de ces observations dans le présent ouvrage; elles feront plutôt l'objet de publications distinctes. Cependant, il me faudra les utiliser à certains moments pour tenter de donner une image plus précise de l'écologie du Gode.

En outre, la consultation des notes et des observations publiées sur cette espèce et l'analyse des résultats obtenus par baguage m'ont permis de donner un tableau assez complet de l'aire de répartition du Gode sur nos côtes.

Taxonomie—Plusieurs auteurs ont présenté des projets de classification des Alcidés (Coues, 1868; Dawson, 1929 et Storer, 1945). Verheyen (1958), dans une étude des mieux documentée, propose la classification suivante: Pelecanoidea et Alcae constituant l'ordre des Alciformes, alors que le sous-ordre Alcae ne comprend qu'une seule famille: les Alcidae, laquelle se divise en quatre sous-familles: Fraterculinae, Plautinae, Aethiinae et Alcinae. Dans la dernière sous-famille, Verheyen inclut le genre *Alca* —représenté par une seule espèce, *torda*—à côté d'*Uria* et de *Pinguinus*.

Notons que des études récentes (Gysels et Rabaey, 1964), fondées sur la comparaison de caractères tels que la nature des protéines des muscles et de la rétine des yeux, apportent des faits nouveaux sur les relations phylogénétiques des membres de cette famille et sur la position de la famille elle-même dans le système général de classification adopté pour les oiseaux. Ainsi, ces études dissocient nettement les Alcidae des Charadriiformes auxquels la plupart des auteurs les rattachaient. Ces études montrent également que le genre *Uria* se rapproche beaucoup plus des Sphénisciformes que des Alcidae. Il est à souhaiter que ces études seront poursuivies et qu'à la fin elles donneront une idée exacte des relations phylogénétiques des quelque vingt espèces groupées dans cette famille.

D'après des caractères linéaires, *Alca torda* fut d'abord divisé en deux sous-espèces par Ticehurst (1936): *brittanica*, la plus petite, occupant les îles Britanniques, les îles Féroé et l'Islande, et *torda* occupant le reste de l'Atlantique-Nord.

Salomonsen (1944) ajoute à ce critère un élément nouveau. D'après lui, le nombre de sillons distaux sur le bec présente une variation géographique marquée et il subdivise à nouveau la sous-espèce *torda* en deux formes d'après ce caractère. La sous-espèce *torda*, strictement limitée aux eaux de la mer Baltique, possède ordinairement un ou deux sillons distaux sur le bec alors que 62 p. 100 des spécimens d'autres régions en possèdent trois; il groupe donc ces derniers dans la forme *pica*, c'est-à-dire les oiseaux des côtes de la Norvège, du Groenland, et de la côte Mourmane, ainsi que ceux des côtes nord-américaines.

Cette subdivision n'est cependant pas acceptée par tous les auteurs: Kozlova (1961) ne la considère pas valide; on n'en tient pas compte dans la liste de référence de l'*A.O.U.* (*A.O.U.*, 1957) et on rattache le Gode nichant sur les côtes nord-américaines à la sous-espèce *torda*. Dans un récent travail, Salomonsen (1963) reconnaît que la subdivision qu'il proposait en 1944 n'a pas été acceptée et suggère que d'ici à ce qu'on fasse de nouvelles études sur ce sujet, *pica* soit considéré comme synonyme de *torda*.

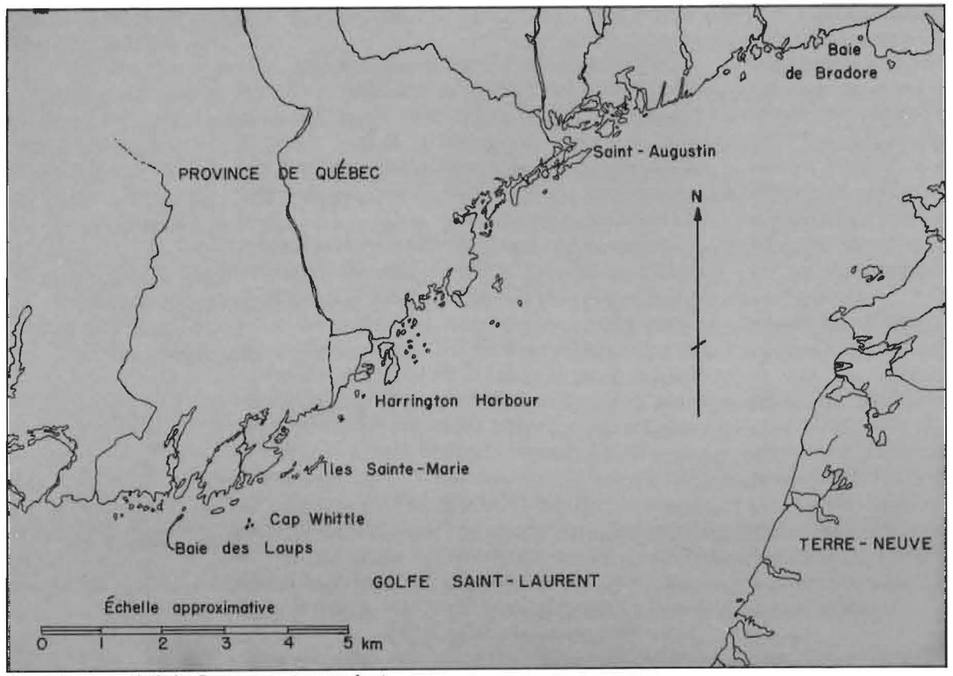


Figure 1 Le golfe Saint-Laurent, secteur nord-est.

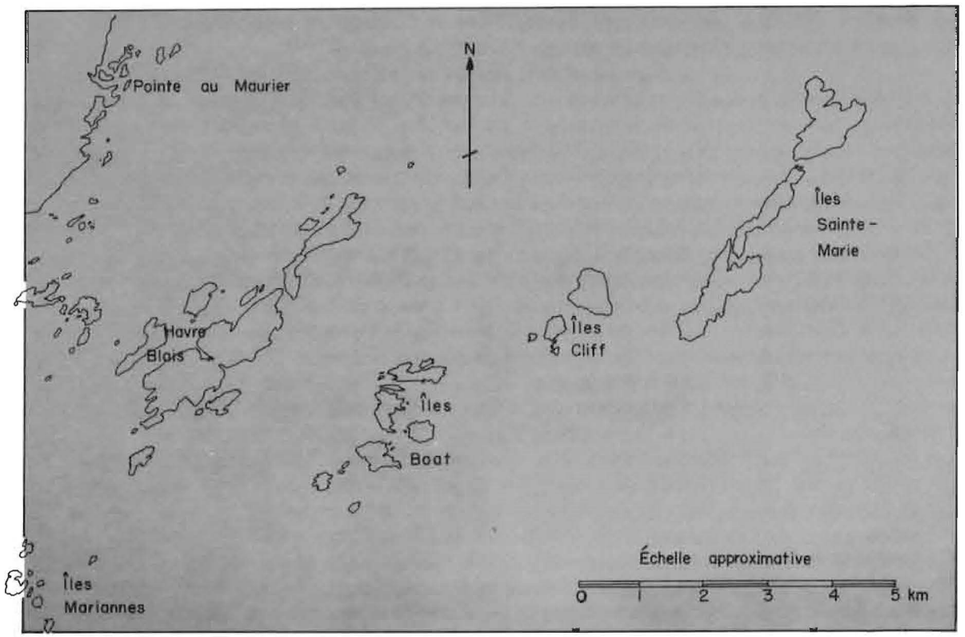


Figure 2 Position relative des îles Sainte-Marie.

Méthodes employées

J'ai séjourné plus de six mois, dans les îles Sainte-Marie, du 21 mai au 17 août 1962 et du 16 mai au 24 août 1963. Dans l'archipel des îles Sainte-Marie, je résidais dans l'île de l'Ouest, et pour des raisons d'inaccessibilité, j'ai dû limiter la plus grande partie de mon travail sur le terrain à cette île et à l'île du Milieu. Néanmoins, dès que les circonstances l'ont permis, j'ai fait de fréquentes visites aux îles voisines, l'île Cliff et l'île de l'Est. En juin 1962, une excursion de trois jours jusqu'à la baie des Loups, à 40 kilomètres à l'ouest des îles Sainte-Marie, rendit possible la visite de plusieurs des îles et îlots situés le long de ce parcours, la plupart occupés par un nombre plus ou moins grand d'oiseaux de mer. Enfin, l'archipel Boat, sis à une dizaine de kilomètres à l'ouest des îles Sainte-Marie (fig. 1 et 2), a été visité à plusieurs reprises au cours des deux saisons.

Un minimum de sept heures par jour était consacré aux observations. Au cours du premier été, j'ai visité régulièrement une vaste série de nids de diverses espèces, ce qui m'a permis d'obtenir des données sur la productivité, la phénologie, le développement des poussins, etc. Au cours de l'été de 1963, les observations ont porté davantage sur le comportement et les diverses activités des oiseaux au sein des colonies. A cet effet, trois écrans permanents furent dressés dès l'arrivée dans les îles, et un total de 120 heures furent consacrées à l'observation du comportement des oiseaux. Un petit nombre de nids furent aussi marqués et observés régulièrement pendant la saison.

Pendant ces deux saisons, de nombreuses observations sur la flore et la végétation de l'archipel furent consignées. Tous les sites de nidification utilisés par les Alcidés de ce territoire furent également décrits et mesurés avec le plus de précision possible.

Les appareils suivants furent régulièrement utilisés: pied à coulisse, compas à pointes sèches, balance à plateaux, jumelles 7 x 35, télescope 30 x 60, magnétophone portatif, ruban d'arpenteur et mètre. Il sera plus à propos de décrire, en tête de chacun des chapitres, les méthodes d'observation utilisées dans les divers cas.

Situation géographique—Les îles Sainte-Marie sont situées dans le comté provincial de Duplessis, à environ 20 kilomètres au sud-ouest de Harrington Harbour. Leur position géographique est la suivante: 50° 18′ de latitude nord et 59° 39′ de longitude ouest.

Le ministère des Transports du Canada y a établi un phare et un signal à brume. Deux familles habitent dans ces îles d'avril à décembre: celle du gardien du phare et celle de son adjoint. Les îles constituent, avec l'archipel voisin des îles Cliff, un refuge d'oiseaux établi en 1925 par le gouvernement canadien.

Géologie et physiographie—Toutes les îles de la région ainsi que la masse continentale à ce niveau sont de roches précambriennes ignées, avec inclusions de paragneiss. (*Geology of Canada*, 1863; St. John, 1922.) A certains endroits, la foliation est très nette et la roche affecte une pseudo-stratification évidente.

L'archipel Sainte-Marie[1] est une bande rocheuse étroite, longue d'environ 4.8 kilomètres et divisée en trois corps insulaires de dimensions à peu près semblables: l'île de l'Ouest, ou l'île du Havre, l'île du Milieu et l'île de l'Est. Cette bande rocheuse est orientée nord-est – sud-ouest. L'archipel est situé à environ 11 kilomètres de la terre ferme.

A l'ouest, à 1.6 kilomètre des îles Sainte-Marie, on trouve un deuxième archipel de moindre importance, l'archipel Cliff. Celui-ci est constitué d'un corps principal, l'île Cliff, et de quelques îlots. L'orientation générale de cet archipel suit également un axe nord-est – sud-ouest.

La forme de roche moutonnée de certaines îles—entre autres, l'île Cliff et l'île de l'Est—constitue une preuve très évidente de glaciation. Dans le cas de l'île Cliff, le glacier s'est déplacé vers le Sud-Ouest. Le côté nord-est rejoint la mer en pente douce, tandis que le côté sud-ouest est abrupt et coupé de tablettes et de corniches résultant du plucking glaciaire.

Aperçues à distance, toutes ces îles sont basses et de relief courbe; vues de plus près, elles sont rugueuses et offrent peu de parois verticales. L'élévation maximale est de 36.6 mètres; ce sommet est situé au centre de l'île de l'Est.

Ces îles renferment un grand nombre d'étangs

[1]Il existe beaucoup de confusion dans la nomenclature topographique de cette région. J'ai adopté dans ce travail la nomenclature figurant sur les cartes du Service hydrographique canadien (carte n° 4440, éd. 1942) et l'ai complétée avec des noms d'usage régional (fig. 1, 2 et carte).

d'eau douce, dont le diamètre ne dépasse jamais 75 mètres.

Hydrographie—Une ramification du courant du Labrador pénètre par le détroit de Belle-Isle et longe la côte nord du golfe Saint-Laurent. Ces eaux arctiques et subarctiques maintiennent, dans la zone côtière, des conditions semblables à celles qui prévalent à plusieurs degrés de latitude plus au nord (Huntsman et coll., 1954). En général, le mouvement des eaux de la région des îles Sainte-Marie se fait vers le Sud sous l'influence d'un courant résiduel de marée. La vitesse de ce courant, à son passage dans le détroit de Belle-Isle, est de 16.7 kilomètres par jour (Dawson, 1913). Au niveau des îles Sainte-Marie, à plus de 400 kilomètres de ce point, elle n'est plus qu'une fraction de ce chiffre. Ce courant semble exercer son influence jusqu'aux environs du cap Whittle, à quelque 30 kilomètres au sud-ouest des îles Sainte-Marie; ce point est d'ailleurs considéré comme la frontière zoogéographique de certaines espèces arctiques, comme *Mertensia ovum* (Huntsman et coll., 1954). Il ne s'agit pas, à proprement parler, d'un courant, mais plutôt d'une dérive des eaux de surface. (*Voir* fig. 8: Leim, 1957.)

Quoi qu'il en soit, cette dérive des eaux de surface maintient, tard au printemps et même au début de l'été, des champs de glaces en dérive le long de la côte nord du golfe Saint-Laurent. Les icebergs sont également abondants jusqu'en juin et même en juillet.

Les données hydrographiques provenant de la Côte-Nord sont rares; les eaux adjacentes sont «froides», c'est-à-dire de températures comprises entre 10° et 16°C, ou «très froides» au-dessous de 10°C, selon le secteur considéré (Leim, 1957). Ces basses températures ne sont pas uniquement attribuables à la circulation décrite plus haut, mais, dans certains cas, à l'apparition en surface d'eaux froides des couches plus profondes sous l'influence de vents soutenus du nord-ouest (Lauzier et coll., 1957: 211). J'emprunte à Huntsman et coll. (1954) les données suivantes: la température de la couche de surface, du 7 au 17 août 1923, variait entre 8° et 9°C dans le voisinage des îles Sainte-Marie, tandis que la salinité s'échelonnait entre 30.0 et 30.5 p.p.m., pour la même période.

Malgré le faible rendement de l'industrie de la pêche sur cette côte (Huntsman et coll., 1957), les espèces de poissons ayant une importance alimentaire pour les oiseaux de mer semblent abondantes. C'est le cas du Capelan (*Mallotus villosus*) qui s'approche des côtes vers la fin de juin ou le début de juillet pour y frayer; il y demeure durant une période relativement longue. Même au début d'août, ce poisson se trouve à faible distance des îles et les oiseaux de mer en apportent de grandes quantités aux jeunes. Le Lançon (*Ammodytes hexapterus*), élément important du régime alimentaire des Alcidés, est aussi très abondant dans les eaux voisines.

Il est intéressant de noter, en outre, une abondance exceptionnelle d'Oursins verts (*Strongylocentrotus droebachiensis*), qui constitue une partie importante de la nourriture des Laridés après la dispersion des proies de surface telles que le Capelan.

Les îles Sainte-Marie sont situées sur un socle très aigu: des fonds de 29 mètres se rencontrent tout près du rivage; à moins de 0.8 kilomètre de la rive, on trouve des fonds variant de 90 à 110 mètres.

Climat—Les données climatiques recueillies à Harrington Harbour permettent d'attribuer à ce climat le type *Dfc* (au-dessous de 0°C pendant le mois le plus froid et plus de 10°C pendant le mois le plus chaud; précipitations fréquentes pendant toute l'année; moins de quatre mois au-dessus de 10°C—*Goode's School Atlas*, 1950). Ces données sont groupées dans le tableau 1. Ces valeurs ne représentent pas toujours les conditions qui prévalent dans les îles Sainte-Marie qui sont très exposées, étant situées à 11 kilomètres au large; les deux endroits connaissent souvent des conditions climatiques très différentes, pendant que l'un est plongé dans la brume, l'autre est ensoleillé.

Le tableau 1 nous permet aussi de constater un réchauffement sensible du climat au cours des cinquante dernières années.

Le vent dominant vient du Sud-Ouest; ces masses d'air tiède et humide engendrent fréquemment de la brume, à leur passage au-dessus des eaux froides de la Côte-Nord. Le mois de juillet est le plus brumeux de l'année, puisque le brouillard y persiste 33 p. 100 du temps.

Le printemps est tardif. Le 1er juillet 1962, la neige subsistait encore dans les endroits abrités. La banquise peut également se déplacer longtemps le long de la Côte-Nord; par exemple, le 24 juin 1962, les îles Sainte-Marie étaient entourées d'un champ de glaces en dérive.

De telles conditions influent sur les oiseaux et commandent la phénologie de la reproduction de plusieurs espèces. Dans les colonies du Royaume-Uni, les Godes font leur première apparition dès février, alors qu'aux îles Sainte-Marie, cette arrivée

Tableau 1 Données climatiques pour Harrington Harbour (P.Q.)

Température moyenne, en degrés C	1911–1915	1915–1933	1953–1962
Janvier	−14.2	−13.3	−9.8
Février	−13.1	−12.6	−9.8
Mars	− 6.4	− 7.0	−5.6
Avril	− 2.8	− 0.9	−0.3
Mai	3.1	3.3	3.8
Juin	7.7	7.4	8.5
Juillet	11.4	11.8	12.3
Août	12.3	12.2	12.8
Septembre	9.1	8.7	9.9
Octobre	4.4	3.7	4.9
Novembre	− 2.2	− 2.1	−0.3
Décembre	− 8.9	− 8.4	−7.6
Moyenne annuelle	0.1	0.2	1.5
Variation	26.5	25.5	22.6
Précipitation, en millimètres			
Janvier	67	62	29
Février	53	57	15
Mars	46	43	15
Avril	45	29	44
Mai	68	41	67
Juin	61	49	75
Juillet	84	62	89
Août	95	69	87
Septembre	45	47	77
Octobre	83	66	85
Novembre	51	42	94
Décembre	33	51	29

Nota: Position, 50° 32′ de latitude nord; 59° 30′ de longitude ouest. De 1911 à 1933 d'après Connor (1938), cité par Tanner (1944); de 1953 à 1962 d'après les données obtenues du ministère des Transports du Canada, Division météorologique, Toronto (Ont.).

est considérablement retardée comme nous le verrons au chapitre IV. Salomonsen (1943) a d'ailleurs montré que la date de retour des oiseaux plongeurs (Alcidés, *Somateria* sp., *Mergus* sp.) à leurs colonies traditionnelles, au Danemark, correspondait à un réchauffement des eaux assez marqué.

Sans aucun doute ce facteur influe sur ces espèces, mais, comme l'a signalé Paludan (1951), *Larus argentatus* et *L. fuscus* peuvent aussi être influencés par les conditions climatiques du printemps précédent (la nébulosité surtout), alors que le développement des gonades est retardé dans une certaine mesure.

Le dégel du sol se produit relativement tard, et les activités reproductrices proprement dites ne commencent, chez la plupart des Alcidés, qu'au cours des deux dernières semaines de mai. A ce moment seulement, les fissures et les éboulis rocheux sont libérés de la glace qui les encombrait.

Zone biologique—Austin (1932) mentionne la difficulté de caractériser convenablement la côte du Labrador, mais l'étroite bande côtière, large de 8 à 14 kilomètres, qui s'étend depuis Mingan (Québec) jusqu'à Nain (Labrador), présente encore plus de difficultés: de caractère arctique, elle est habitée par des éléments des flores canadienne et hudsonienne.

Rousseau (1952) propose une solution intéressante en englobant cette étroite bande côtière dans ce qu'il appelle la zone «hémiarctique». Par zone «hémiarctique», Rousseau entend une émulsion de ces deux zones: de la zone arctique et de la zone subarctique.

Il fonde cette classification sur l'aspect de la végétation, mais des exemples tirés de la faune nous permettent de justifier cette appellation de zone hémiarctique pour la Côte-Nord. Dans le milieu

Figure 3 Les îles Sainte-Marie, face au Nord-Est. En arrière-plan, à droite, le Petit Mécatina; au centre, les îles de Harrington Harbour. En arrière-plan, à gauche, la terre ferme; en juin 1962. Au moins trois icebergs sont visibles au nord-ouest des îles.

marin, des Amphipodes, *Parathemisto libellula* et *Pseudolabritus glacialis* sont des organismes typiquement arctiques présents dans les eaux qui baignent la côte nord du golfe Saint-Laurent; des poissons, *Gadus ogac*, *Boreogadus saida*, etc., venant de régions beaucoup plus septentrionales, sont capturés dans les mêmes eaux (Huntsman et coll., 1954). Des espèces de la faune marine boréale sont évidemment présentes dans ces eaux (exemple: le Maquereau *Scomber scombrus*) et on peut vraiment parler d'«émulsion» de deux faunes, dans le même sens que Rousseau.

Je ne peux trouver d'exemples dans l'avifaune qui viennent appuyer la classification de Rousseau; disons seulement que toute cette bande côtière est caractérisée par la présence du Pipit commun (*Anthus spinoletta*), du Pinson à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*), de l'Alouette cornue (*Eremophila alpestris*) et du Pinson des prés (*Passerculus sandwichensis*).

Flore et végétation—Peu de travaux ont été faits par les botanistes dans ce secteur de la Côte-Nord, néanmoins St. John (1922) et Lewis (1931-1932) ont publié des inventaires floristiques assez complets.

Plus de cent espèces d'Angiospermes ont été recueillies dans les îles Sainte-Marie et une analyse sommaire de cette flore permet de déceler ses affinités géographiques. Le groupe à affinités boréales («*boreal*» ainsi que les termes qui suivent sont employés *sensu* Scoggan, 1950) domine nettement avec plus de 60 espèces; le groupe à affinités arctiques vient en second lieu avec plus de 25 espèces. Enfin, des espèces amphi-atlantiques, tempérées ou autres, complètent la liste.

Il est particulièrement intéressant de noter la forte densité des espèces à caractère arctique-alpin comme *Silene acaulis*,[1] *Diapensia lapponica*, *Carex rariflora*, *Polygonum viviparum*, etc.; la présence de ces espèces au niveau de la mer s'explique sans doute par l'action combinée d'une variété de facteurs tels que: entourage d'eaux froides, système atmosphérique particulier avec brouillard abondant, absence de synusie arborescente, nature du sol, exposition aux vents, etc.

[1]Les noms latins de plantes utilisés dans le présent ouvrage sont tirés du travail de Fernald, 1950.

Un autre fait à noter est l'abondance des Halophytes (20 des 112 espèces recueillies), dont voici les principaux: *Ligusticum scothicum*, *Elymus arenarius*, *Mertensia maritima*, *Plantago juncoides*, *Hierocloe odorata*.

Empetrum sp., sans être un Halophyte, trouve des conditions optimales dans un climat maritime et constitue la plus importante partie du tapis végétal.

Tout autour des îles, existe une bande où le roc est dénudé par suite de l'action constante de la mer. Du côté abrité, c'est-à-dire orienté vers le Nord-Ouest, cette bande a une largeur moyenne de 25.3 mètres; du côté exposé, elle mesure 54.6 mètres. De plus, le versant des collines, le sommet des crêtes et des monticules sont, selon leur exposition au vent, plus ou moins dépourvus de végétation.

Là où la végétation est présente, elle apparaît sous deux types nettement différents:

1. *Type arbustif* (ou *krummholz*): Ces buissons qui croissent en un réseau compact au fond des dépressions où une couche de neige plus ou moins épaisse les protège pendant l'hiver, ont une hauteur moyenne de 20 centimètres; ils ne dépassent pas 1.5 mètre. Les éléments floristiques suivants y dominent largement: *Abies balsamea*, *Picea mariana*, *Ledum groenlandicum*, *Myrica gale*.

2. *Tapis bas ou tapis de toundra:* Alors que le type précédent ne se rencontre que dans les endroits bien protégés, ce type constitue de loin la plus importante partie du tapis végétal (*voir* fig. 3). Signalons cependant que le terme «toundra», tel qu'utilisé ici, correspond plutôt à un concept de physionomie qu'à un concept de composition floristique. Voici, par ordre d'importance décroissante, la liste des espèces, ou groupes, composant cette formation végétale: *Empetrum* sp., Lichens (*Cladonia*, *Cetraria*, *Alectoria*, *Leucanhora*, *Usnea*, *Caloplaca*, etc.), *Vaccinium uliginosum*, *V. oxycoccos*, *Cornus* sp., *Betula* sp., *Rubus chamaemorus*, *Maienthemum canadense*, *Smilacina trifolia*, *Potentilla tridentata*, etc.

Les oiseaux des îles Sainte-Marie—Depuis l'instauration en refuge de ce territoire, en 1925, on y a fait, tous les cinq ans, des inventaires, dont le principal mérite est d'illustrer un taux d'accroissement très faible pour la plupart des populations d'oiseaux qu'on y trouve. On peut voir à ce sujet les résultats publiés par Lewis (1925, 1931, 1937, 1942); Hewitt (1950); Tener (1951); Lemieux (1956); Moisan (1962). Voici, d'après Moisan (1962), la liste des espèces présentes dans le refuge, en 1960, et leur abondance respective (en nombre d'oiseaux).

Espèce	Nombre d'oiseaux
Huart à gorge rousse *Gavia stellata*	8
Grand Cormoran *Phalacrocorax carbo*	555
Cormoran à aigrettes *Phalacrocorax auritus*	0
Canard noir *Anas rubripes*	2
Eider commun *Somateria mollissima*	2,648
Pluvier à collier *Charadrius semipalmatus*	1
Maubèche branle-queue *Actitis macularia*	28
Goéland à manteau noir *Larus marinus*	405
Goéland argenté *Larus argentatus*	1,583
Sternes *Sterna hirundo* et *S. paradisaea*	230
Gode *Alca torda*	5,445
Marmette commune *Uria aalge*	10,570
Guillemot noir *Cepphus grylle*	390
Macareux arctique *Fratercula arctica*	4,838

Notons, pour terminer, qu'en 1963 j'ai découvert une population d'environ 300 Pétrels cul-blanc (*Oceanodroma leucorhoa*) dans l'île Cliff et l'île de l'Est; seul Lewis (1925a) a mentionné la présence de cette espèce sur la Côte-Nord, où il avait découvert quelques nids occupés dans une île de l'archipel Boat.

Les données quantitatives obtenues au cours des inventaires varient considérablement d'une année à l'autre. Par exemple, en 1962, 124 Cormorans à aigrettes nichaient dans le refuge alors que Moisan n'en a observé aucun en 1960; en 1963, environ 3,600 Marmettes communes se sont reproduites dans ce refuge alors qu'on en trouvait plus de 10,000 trois ans auparavant.

Les deux îles dans lesquelles la plupart des observations ont été faites, au cours de cette étude, l'île de l'Est et l'île du Milieu, étaient les moins peuplées des quatre îles principales du refuge. On trouvera ci-dessous la liste des espèces rencontrées dans ces deux îles, ainsi que leur abondance. Dans le cas présent, les chiffres ont été obtenus au cours de visites quotidiennes à travers ce territoire et, dans presque tous les cas, il s'agit de comptes d'œufs, de nids, ou de jeunes[1]. Ces chiffres représentent donc un total de couples reproducteurs et ne sont pas comparables à ceux donnés par Moisan, qui comptait en une seule journée tous les oiseaux aperçus dans les îles parcourues et autour d'elles.

[1]Les termes «jeune, petit, poussin» sont utilisés sans distinction dans ce texte pour désigner tout Gode, entre le moment de son éclosion et la fin de son séjour au nid. Une fois à la mer, je le désignerai plutôt comme juvénile.

Espèce	Nombre de couples
Huart à gorge rousse *Gavia stellata*	4 couples
Eider commun *Somateria mollissima*	c.200 couples
Pluvier à collier *Charadrius semipalmatus*	3 couples
Maubèche branle-queue *Actitis macularia*	8 couples
Goéland à manteau noir *Larus marinus*	106 couples
Sterne commune *Sterna hirundo*	40 couples
Gode *Alca torda*	374 couples
Marmette commune *Uria aalge*	144 couples
Guillemot noir *Cepphus grylle*	78 couples
Macareux arctique *Fratercula arctica*	324 couples

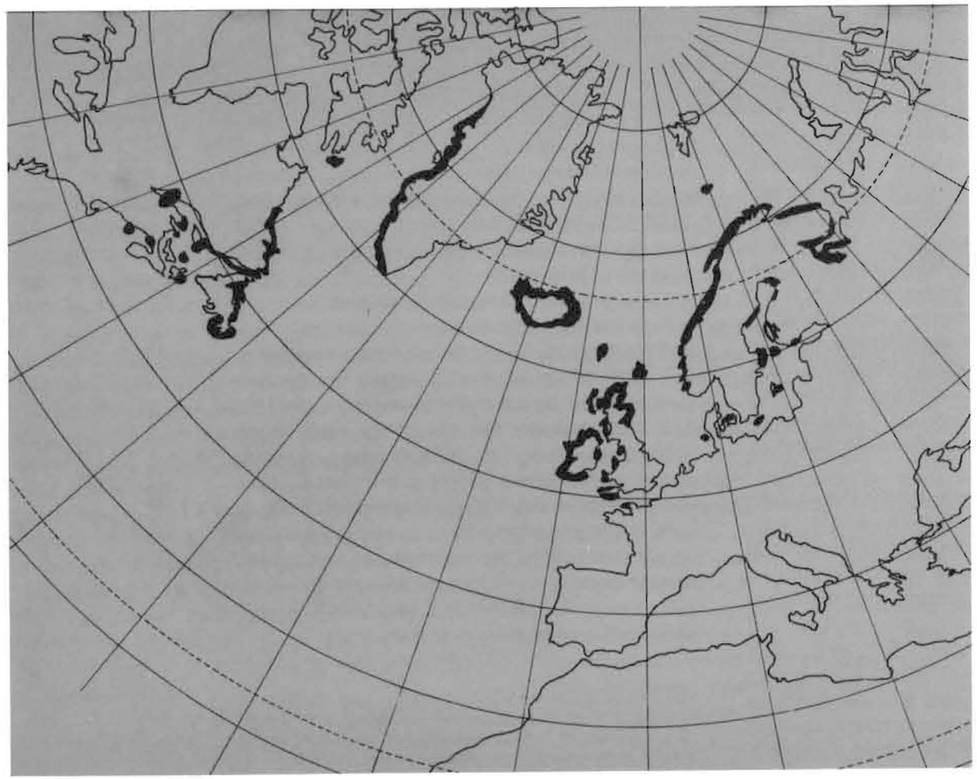
A toutes les espèces mentionnées plus haut, il faut ajouter quelques Passereaux nichant en petits nombres dans toutes les îles: le Merle d'Amérique (*Turdus migratorius*), le Pipit commun (*Anthus spinoletta*), le Pinson des prés (*Passerculus sandwichensis*), le Pinson à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) et l'Alouette cornue (*Eremophila alpestris*).

Mammifères—Malgré des tentatives de piégeage assez intenses, un seul Rongeur a été capturé, le Campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*).

Fréquemment durant l'hiver, le Lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) traverse sur les glaces jusqu'aux îles Sainte-Marie et, d'après les habitants de l'endroit, il s'y reproduit occasionnellement.

Des Renards traversent aussi sur les glaces et, si le départ de celles-ci leur coupe la retraite, ils peuvent faire des dommages considérables dans les colonies d'oiseaux. Le plus souvent, en 1963 par exemple, il s'agit du Renard roux (*Vulpes vulpes*), mais il peut aussi s'agir du Renard arctique (*Alopex lagopus*) comme c'était le cas en 1940 (Lewis, 1942).

Figure 4 Répartition estivale d'*Alca torda* dans l'Atlantique-Nord, d'après plusieurs auteurs: Voous, 1960; Kozlova, 1961 et corrections d'après Løppenthin, 1963; Wynne-Edwards, *in litteris* (*voir* tableau II).



Chapitre premier

Dispersion géographique et populations

Aire de répartition et abondance sur les côtes nord-américaines

Le Gode est une espèce qui se trouve dans les zones boréale et subarctique («*boreo-low-arctic*», Salomonsen 1951[1]). A l'époque de la reproduction, le Gode présente une distribution essentiellement linéaire comme les autres Alcidés et les oiseaux de mer, en général.

On trouve à la figure 4, les limites de la distribution géographique d'*Alca torda* dans l'Atlantique-Nord pendant la saison de reproduction. Du côté européen, rares sont les colonies sur lesquelles on ne possède pas d'informations récentes; il n'en est pas de même du côté américain, puisque certaines côtes sont très difficiles d'accès et peu fréquentées. C'est pourquoi j'ai essayé de colliger, dans le tableau 2 et à la figure 5, toutes les plus récentes données distributives sur les colonies de Godes en Amérique.

La limite septentrionale de l'aire de reproduction du Gode correspond assez bien à l'isotherme de 4°C pour les eaux de surface pendant le mois d'août (Voous, 1960). Cet isotherme (bien que les auteurs utilisent surtout celui de 5°C) définit également la limite septentrionale de ce qu'on a appelé la zone marine subarctique ou «arctique méridionale». Cet isotherme rejoint la côte occidentale du Groenland au sud de la baie Melville et la côte de l'île Baffin un peu au nord de l'embouchure de la baie Frobisher. Sur cette même côte, Ellis (1955) place aux environs du 66° de latitude nord la frontière de la faune marine (côtière) arctique et la faune marine subarctique. Cet isotherme de 4°C rejoint ensuite la côte du Labrador, un peu au nord de Hebron (fig. 5). Ainsi, la distribution d'*Alca torda* dans ces eaux correspond de très près à la frontière choisie et sa présence à la Terre de Loks reste tout à fait plausible (tableau 2: Voous, *op.cit.* place par erreur (??) cette colonie dans l'île Harper).

[1]«Low-arctic» se traduit en français par «arctique méridional» et une signification différente, ou, au moins, plus précise que «subarctique». Par «*low-arctic marine zone*», Tuck (1961) entend les régions où les eaux polaires et boréales sont présentes en surface; il donne les isothermes de 5°C et de 15°C des eaux de surface en août comme limites de cette zone. Par contre, Dunbar (1951, 1954) utilise le terme «subarctique» pour caractériser cette même zone. Salomonsen (1951) donne sans doute à l'expression «low-arctic» le même sens que Dunbar donne à «subarctique». Il est étonnant de constater que les frontières de cette zone, telles que données par Dunbar (1951, fig. 31; 1954, fig. 1) diffèrent sensiblement de celles données par Tuck (1961, fig. 5).

La distribution de cette espèce dans le Sud est probablement moins critique et correspond environ à l'isotherme de 15°C pour les eaux de surface pendant la même période.

Il est intéressant de comparer les aires de reproduction d'*Alca torda* et d'*Uria aalge*, deux espèces écologiquement voisines. En Europe, *Uria aalge* occupe une aire de répartition plus vaste que celle

Figure 5 Répartition estivale d'*Alca torda* dans les eaux nord-américaines.

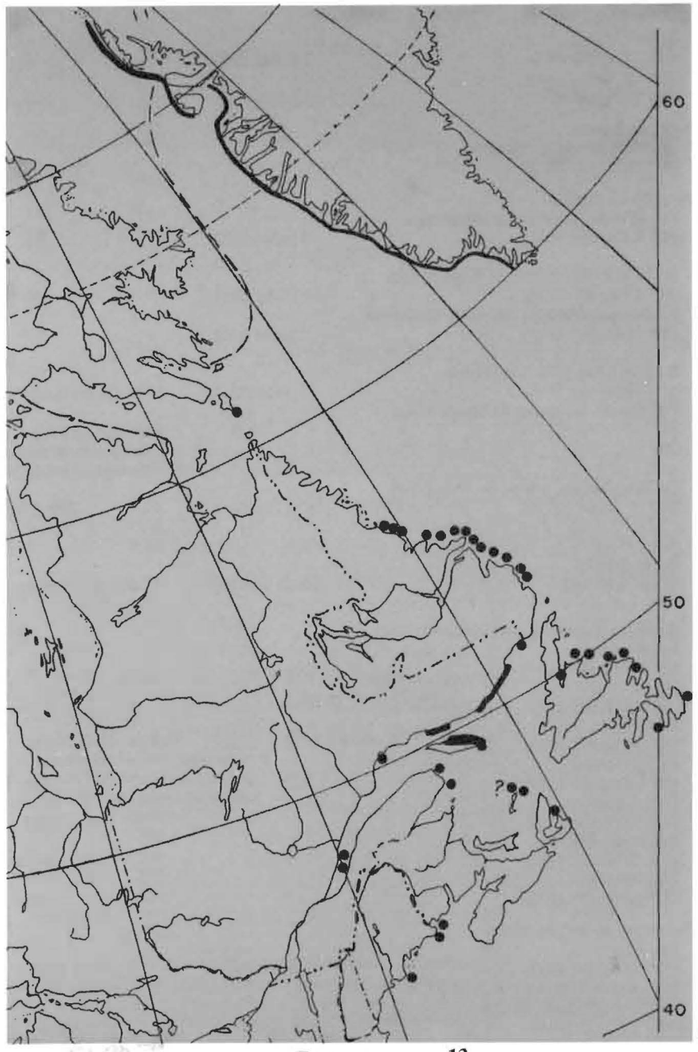


Tableau 2 Distribution géographique du Gode dans l'Atlantique-Ouest

Localité	Date de l'observation	Nombre d'oiseaux	Référence
États-Unis			
Matinicus Rock (Maine) (43° 47′N; 68° 51′O)	15 juillet 1961	8	*Maine Field-Observer* vol. 6, n° 7
Canada			
Nouveau-Brunswick			
Île Machias Seal (44° 29′N; 67° 05′O)	2 juillet 1962	64	*Audubon Field-Notes*, vol. 16 (5): 549
Île Old Man (44° 29′N; 67° 05′O)	2 juillet 1962	6	*ibid.*
Yellow Murre Ledge (44° 31′N; 66° 57′O)	20 juillet 1935	200	Pettingill, 1939.
Nouvelle-Écosse			
Îles Bird, comté de Victoria (46° 20′N; 60° 20′O)	1962	1,000	Richard Ahle, *in litt.*
Province de Québec			
Îles Pèlerins, comté de Kamouraska (47° 43′N; 69° 45′O)	9 juillet 1952	200	*Audubon Field-Notes*, vol. 6 (5): 275
Île Brandy Pot, comté de Kamouraska (47° 52′N; 69° 41′O)	29 juillet 1964	300	Austin Reed, *in litt.*
Rocher-aux-Oiseaux, îles de la Madeleine (47° 51′N; 61° 12′O)	7 juillet 1961	300	*Audubon Field-Notes*, vol. 15 (5): 451
Île Brion, îles de la Madeleine (47° 48′N; 61° 29′O)	1954–56–58	«Niche probablement ici»	Gaboriault, *in litt.*
Cap Bon-Ami, comté de Gaspé-Nord (48° 47′N; 64° 12′O)	1938	«Niche sur les falaises côtières du nord de la péninsule, entre Portage et le cap Bon-Ami»	Ball, 1938
Île Bonaventure, comté de Gaspé-Sud (48° 29′N; 64° 07′O)	10–12 juillet 1961	500–1,000	Peakall, 1961, *Audubon Field-Notes*, 15 (5): 451
Île Anticosti, (Côte nord-est)	20–21 juin 1937	«assez nombreux»	Braund et McCullagh, 1940.
Refuges, côte nord du golfe Saint-Laurent			
Îles Carousel (50° 05′N; 66° 23′O)	Juin 1960	34	Moisan, 1962
Betchouane (50° 12′N; 63° 13′O)	"	315	"
Watshishu (50° 16′N; 62° 38′O)	"	33	"
Île à la Brume (50° 10′N; 60° 31′O)	"	49	"
Baie des Loups (50° 10′N; 60° 17′O)	"	9,240	"
Îles Sainte-Marie (50° 19′N; 59° 39′O)	"	5,445	"
Baie Bradore (57° 12′N; 51° 24′O)	"	1,100	"
Autres îles de la Côte-Nord			
Îles Boat (50° 17′N; 59° 44′O)	15 juin 1963	1,615	Bédard
Îles entre la baie des Loups et les îles Boat (de 59° 46′N et 60° 16′O à 50° 12′N; 60° 11′O)	Juin 1962	1,500	Bédard

Localité	Date de l'observation	Nombre d'oiseaux	Référence
Labrador			
Îles Bird (53° 43′N; 56° 15′O)	1952	2,000	L. M. Tuck, *in litt.*
Îles Wester Bird (53° 44′N; 56° 18′O)	1953	5,000	"
Îles Gannet (53° 56′N; 56° 31′O)	1952	4,000	"
Île Outer Gannet (54° 00′N; 56° 31′O)	1952	500	"
Îles Puffin (54° 24′N; 57° 22′O)	1928	20	Austin, 1932
Îles Herring (54° 31′N; 57° 25′O)	1952	4–5,000	L. M. Tuck, *in litt.*
Île Green (54° 36′N; 57° 35′O)	1952	200	"
Île Tinker (54° 42′N; 57° 28′O)	1952	100	"
Île Quaker Hat (54° 44′N; 57° 20′O)	1952	1,000	"
Île Tinker (55° 53′N; 60° 35′O)	1952	100	"
Île Nunarsuk (56° 03′N; 60° 27′O)	1953	150	"
Île Kidlits (56° 11′N; 60° 28′O)	1928	500	Austin, 1932
Île Negro (56° 20′N; 60° 32′O)	1928	10	"
Terre-Neuve			
Cap St. Mary's (46° 48′N; 54° 11′O)	1959	100	L. M. Tuck, *in litt.*
Île Green (47° 16′N; 52° 50′O)	"	750	"
Île Baccalieu (49° 38′N; 54° 33′O)	1960	500	"
Île Wadhams (49° 30′N; 53° 51′O)	1959	500	"
Île Sisters, île Groais (50° 55′N; 55° 32′O)	4 juillet 1943	50	Peters et Burleigh, 1951
Île Tin Pot, Coachman's Cove (49° 52′N; 56° 45′O)	6 juillet 1943	50	"
Île Gull, cap St. John (50° 00′N; 55° 22′O)	13 juin 1943	50	"
Île South Cabot, baie de Bonavista (49° 10′N; 53° 45′O)	10 juillet 1945	50	"
Territoires du Nord-Ouest			
Terre de Loks (62° 21′N; 64° 45′O)	1953	60–100	V. C. Wynne-Edwards, d'après W. E. Godfrey.
Groenland*			
Qioque, 60° 42′N	1949	«quelques couples»	Salomonsen, 1951
Île Somersût	"	«assez nombreuses colonies»	"
Cap Kangek	"	«assez nombreuses colonies»	"
de Godthaab à Egedesminde	"	«nombreux couples nicheurs»	"
Fjord Sermilinguaq	"	4,000	"
Kingigtuarssuk North, 73° 15′N	1936	200	"
Agpalersalik, 73° 38′N	"	100	"
Tugtokortuk, 73° 40′N	"	300	"
Qiparquo, 73° 43′N	"	200	"
Kitsigsorssuit, 74° 02′N	"	«quelques couples»	"
Total approximatif		47,000	

*Je n'ai pu obtenir de données quantitatives précises sur les populations de Godes de la côte occidentale du Groenland. D'après Bertelsen (1932), l'espèce niche entre 60° et 73° de latitude nord sur cette côte. Salomonsen (1951) donne un peu plus de précisions sur sa distribution particulièrement au voisinage des limites de l'aire de reproduction de cette espèce. Il donne dans ce même travail quelques données, dont le total ne représente qu'une fraction de la population entière de cette contrée. Je reproduis ces chiffres ci-dessus.

d'*Alca torda* puisqu'elle se reproduit jusqu'en Nouvelle-Zemble, au Spitzberg et à l'île aux Ours (Belopol'skii, 1961; Tuck, 1961; Voous, 1960) vers le Nord, et jusqu'au Portugal vers le Sud; d'autre part, *Alca torda* est limité à la côte Mourmane et aux îles de la Manche. Sur les côtes nord-américaines, la situation est complètement opposée; l'aire de distribution d'*Alca torda* dépasse de beaucoup celle d'*Uria aalge*. *Uria aalge* est à peu près absente de la côte occidentale du Groenland (Salomonsen 1951) et le point le plus méridional de sa répartition pendant la saison de reproduction, se situe au Rocher-aux-Oiseaux alors qu'*Alca torda* niche en Nouvelle-Écosse, au Nouveau-Brunswick, dans le Maine et en abondance sur la côte occidentale du Groenland. Comme je le mentionnerai ultérieurement, le Gode semble se disperser vers le Sud pendant l'hiver, à un rythme plus élevé que la Marmette commune.

Avant de tenter d'expliquer ces différences, il est essentiel de considérer la distribution géographique d'une troisième espèce: la Marmette de Brünnich (*Uria lomvia*). En deux cas seulement, les trois espèces mentionnées sont présentes simultanément, à savoir sur la côte du Labrador et sur la partie occidentale de la côte Mourmane. De toute évidence, il s'agit dans les deux cas de populations réduites d'*Uria lomvia* accompagnant d'assez larges populations des deux autres espèces (*Uria lomvia* ayant une répartition beaucoup plus septentrionale, trouve les conditions idéales pour son existence dans l'archipel arctique canadien, au Spitzberg, en Nouvelle-Zemble, etc.); il est possible que les populations précédemment mentionnées soient des reliques abandonnées sur ces côtes au cours du présent réchauffement climatique et qu'elles soient appelées à disparaître dans un avenir rapproché. De façon générale, on ne trouve que deux de ces trois espèces associées dans la même région.

Il est difficile de comparer *Uria aalge* et *Alca torda* quant à leur abondance, puisque ces deux espèces ont des habitudes assez différentes; la première forme des colonies, dont la densité dépasse souvent un demi-million d'individus, alors que la seconde colonie ne groupe rarement plus que 4,000 individus. Cependant, en admettant qu'une espèce est bien adaptée au point de vue biologique, aussi longtemps que son territoire demeure vaste, il semble qu'*Alca torda* trouve des conditions optimales sur les côtes nord-américaines, alors qu'*Uria aalge* trouverait les conditions les plus favorables à sa multiplication de l'autre côté de l'Atlantique. De là, on peut supposer qu'*Alca torda* s'est établi d'abord sur les côtes américaines pour ensuite envahir les côtes européennes; le contraire pourrait aussi être vrai pour *Uria aalge*. Il est plausible, en effet, qu'un envahisseur n'ait pas autant de succès qu'une espèce déjà établie, surtout si les deux espèces peuvent se faire concurrence entre elles sur le plan écologique.

Cette dernière partie de l'argument est théorique et ne se vérifie pas tout à fait, puisqu'on sait qu'*Uria aalge* a déjà eu, ou a actuellement, des populations très abondantes de ce côté de l'Atlantique. Cela n'infirme pas toutefois l'argument initial, à savoir qu'*Alca torda* a été la première des deux à occuper ces côtes.

Enfin, *Uria aalge* n'en serait qu'aux premiers stades (relativement) d'extension de son aire de reproduction en Amérique et son mouvement, vers le Nord tout au moins, (côte occidentale du Groenland) serait entravé par la présence d'un troisième icthyophage déjà mentionné: *Uria lomvia*.

On trouve dans le tableau 2 une liste relativement complète des colonies de Godes connues sur les côtes occidentales de l'Atlantique. Cette liste est sans doute incomplète; la côte nord du golfe Saint-Laurent, par exemple, comprend, dans certains secteurs, une multitude d'îles et d'îlots, dont plusieurs hébergent un petit nombre de Godes. Un inventaire complet dans ces régions serait, à toutes fins pratiques, impossible. J'ai estimé, en 1962, la population pour une courte section de côte entre les îles Boat et l'entrée de la baie des Loups (tableau 2). La situation est peut-être la même dans certaines régions du Labrador et sur certaines côtes de Terre-Neuve. En outre, aucun recensement ne nous permet d'apprécier l'importance des colonies de Godes de l'île Anticosti et du Groenland. Dans cette dernière région, on peut supposer l'existence de plusieurs milliers de couples de Godes. Aussi, le total approximatif de 47,000 oiseaux donné dans le tableau 2 est-il très conservateur. Il est évidemment délicat de spéculer sur ce «total approximatif basé sur des estimés...». Aucune uniformité n'a prévalu dans la compilation de ces nombres puisque plusieurs facteurs peuvent les affecter. J'oserai néanmoins avancer que la population totale de cette espèce dans l'Atlantique-Ouest se situe entre 50,000 et 100,000 oiseaux.

Il est particulièrement intéressant de noter la présence de Godes sur Matinicus Rock, dans le Maine. Knight (1908, cité dans Bent, 1919) écrivait: «*There is a dimly verified statement that some 50 years ago or more, it* [le Gode] *nested as far south as the Cranberry Islands*». Or, Matinicus Rock est à quelque 75 kilomètres plus au sud que les îles dont parle Knight. Les quelques oiseaux de cette colonie nichent en compagnie d'un petit groupe de Macareux arctiques. La plus récente confirmation de leur présence en cette localité est tirée du *Maine Field Observer*, 1960, vol. 5 (5–6): 47 «*Only one Razorbill was seen this summer, close to the shore at a point where the birds had nested in 1959*».

Le Gode, sans doute sous l'effet d'une protection plus efficace, a envahi de nouveau une aire de distribution qu'il a occupée il y a peut-être 150 ans. Il avait disparu de Yellow Murre Ledge, dans l'archipel de Grand-Manan, en 1898 (Bent, 1919); ce qui était à cette époque le point le plus méridional de son aire de répartition.

Certaines colonies n'ont cependant pas été réoccupées. Davie (1898) signale des colonies de Godes en Nouvelle-Écosse: «. . . *breeds sparingly on the outlying rocky islands of Nova Scotia as on Devil's Land and Gannet Rock*». Aujourd'hui, le Gode ne niche en cette province qu'en un seul point: les îles Bird, dans le comté de Victoria. Bayley (1925) a été le premier à publier des observations sur cette colonie.

Quant à la présence du Gode vers le Nord, il est possible que le réchauffement climatique en cours lui permette de pénétrer plus avant dans les régions septentrionales, comme la chose s'observe chez plusieurs espèces boréales (Gudmundsson, 1958; Salomonsen, 1948). Cependant, il n'existe pas à l'heure actuelle de preuves à l'appui d'une telle hypothèse.

Dans les refuges de la côte nord du golfe Saint-Laurent les populations de Godes semblent relativement stables. Comment cette limitation de la population s'effectue-t-elle? Selon Storer (1952), la limitation des sites de nidification convenables serait le facteur critique dans la limitation des populations de certaines espèces de Guillemots (*Cepphus* sp.). Toutefois cette opinion a été justement critiquée par Fay et Cade (1959). On aurait pu supposer l'action du même facteur chez *Alca torda*, mais il ne semble pas que le manque de sites de nidification convenables soit la raison de la stabilité relative des populations actuelles. Tout le long des côtes étudiées, on trouve une infinité de sites apparemment appropriés et inutilisés. Peut-être une étude plus attentive permettrait-elle de déceler en de tels endroits un élément défavorable passé inaperçu lors de visites trop brèves? Cependant l'idée d'une limitation des populations par manque de sites disponibles et la possibilité que cette limitation des sites convenables ait influé sur l'évolution de la vie sociale chez les oiseaux de mer sont rejetées par Fisher (1954).

D'autre part, l'abondance de la Marmette commune dans le même territoire peut exercer une influence profonde sur les populations de Godes. Ces relations seront étudiées avec plus de détails dans un autre chapitre. Qu'il suffise de mentionner ici quelques faits. D'après Belopol'skii (1961) le Gode est un oiseau qui joue un rôle secondaire dans les colonies d'Alcidés et, selon le même auteur, on trouve rarement plus de quelques douzaines de Godes là où la Marmette commune forme des colonies gigantesques; cependant, au siècle passé, la Marmette commune formait de larges populations sur la côte nord du golfe Saint-Laurent, lesquelles ont été grandement réduites sous l'influence de l'homme (Johnson, 1940; Cott, 1954). Par contre, le Gode, moins affecté par les activités de ce prédateur et débarrassé d'un puissant compétiteur, a pu se développer et constituer des populations considérables. En 1960, on trouvait, dans les refuges de la Côte-Nord, 11,795 Marmettes communes contre 16,216 Godes (Moisan, 1962).

Cependant la Marmette commune fait un «retour sensationnel» en certains points et cet accroissement est une menace certaine pour *Alca torda*. Déjà cette dernière espèce a été éliminée de l'île Funk, (T.-N.), (L.M. Tuck, *in litt.*) lorsque la population de Marmettes communes de cette île est passée de 10,000 à 500,000 individus en un peu plus de dix ans. Le Gode ne peut apparemment résister à cette compétition qu'en se réfugiant dans des sites de nidification extrêmes et il est probable qu'on assisterait à une diminution sensible de ses effectifs, advenant l'accroissement général de la Marmette commune dans le territoire où les deux espèces sont sympatriques.

Migrations

Dans l'Atlantique européen, les déplacements d'*Alca torda* sont bien connus. Thomson (1953), Salomonsen (1944) et Lonnberg (1938) décrivent avec assez de précision ses migrations; on peut les résumer brièvement comme suit: les oiseaux de la moitié sud du Royaume-Uni se dispersent pendant l'hiver autour de la péninsule ibérique et pénètrent dans la Méditerranée jusqu'à l'Italie; ceux de la moitié nord s'orientent vers la mer du Nord et l'entrée de la Baltique; les oiseaux de la Baltique, du

golfe de Botnie et du golfe de Finlande reculent progressivement devant l'avance des glaces et se concentrent dans les eaux danoises au sud de la Baltique atteignant parfois la Norvège. Les oiseaux de la mer Blanche, de la côte Mourmane, des côtes de la Norvège et de l'Islande se tiennent généralement toute l'année à faible distance de ces lieux ou encore accusent un déplacement vers le Sud.

Les oiseaux occupent, pendant l'hiver, la zone continentale et les observations de Godes dans la zone océanique sont inexistantes (Jespersen, 1930). La zone continentale se situe entre l'extrémité du plateau continental et la zone côtière proprement dite, ou zone de drainage continentale, dont la limite se trouve à environ huit kilomètres de la côte.

S'agit-il, dans le cas du Gode, d'une réelle migration, c'est-à-dire d'un mouvement cyclique et orienté, ou tout simplement d'une dispersion erratique et imprévisible? Thomson (1953) remarque que dans certains cas, le mouvement, par exemple le déplacement vers le Sud des jeunes Godes provenant des colonies du sud du Royaume-Uni, est défini et régulier; il s'agirait alors d'une vraie migration. Il semble que l'emploi d'un terme plutôt que d'un autre doive s'appliquer distinctement à chacune des populations étudiées.

Reprises d'oiseaux bagués—Les résultats obtenus sur les mouvements du Gode le long des côtes américaines par la reprise d'oiseaux bagués sont assez décevants. Entre 1925 et 1959, on a repris 71 Godes bagués (cela à l'exclusion des oiseaux du Groenland pour lesquels aucune reprise n'est mentionnée par Salomonsen, 1951). Il est malheureusement impossible de connaître le nombre total d'oiseaux bagués au cours de cette période. Dix-sept reprises ne peuvent servir à une analyse, à cause de l'inexactitude des rapports. Parmi les 54 autres, 32 ne présentent qu'un intérêt secondaire puisqu'il s'agit d'adultes repris à l'endroit même où ils avaient été bagués au cours des années précédentes (tous, sauf un, avaient été bagués aux îles Sainte-Marie).

Les autres reprises, au nombre de 22, proviennent d'oiseaux bagués sur la côte nord du golfe Saint-Laurent (12), au Labrador (8), et à la colonie des îles Pèlerins, dans l'estuaire du Saint-Laurent (2). Dans 17 cas, il s'agissait d'oiseaux bagués à l'état de poussin; le reste, soit cinq, avaient été bagués à l'état d'adulte.

Les renseignements fournis quant à l'âge de ces oiseaux ont peu d'importance, puisqu'il est impossible de déterminer le nombre total d'oiseaux bagués. Disons seulement que:

11	ont été	repris	la même	année
29	"	"	"	un an après
6	"	"	"	deux ans après
8	"	"	"	trois ans après
12	"	"	"	quatre ans après
3	"	"	"	cinq ans après
1	a été	repris	sept ans	après[1]

Les indices fournis par ces reprises peuvent être considérablement faussés par plusieurs facteurs: par exemple, l'oiseau repris avait peut-être un comportement aberrant à cause d'une blessure, d'une faiblesse, etc. De plus, la distribution des observateurs le long des côtes est très inégale. Malgré tout, les reprises suivantes méritent notre attention:

> Un poussin bagué aux îles Sainte-Marie, le 3 août 1926, est repris, le 18 novembre suivant, à la pointe nord-est de l'île du Cap-Breton (N.-É.) (n°: 406011).
>
> Un poussin bagué au même endroit le 8 août 1926, est repris, le 10 décembre suivant, non loin d'Halifax (N.-É.) (n°: 405936).
>
> Un poussin bagué le 19 août 1928, aux îles Gannet sur la basse côte du Labrador par Austin (1932), est repris le 26 octobre suivant à Forteau, Labrador, à quelque 300 kilomètres au sud-est de cet endroit (n°: 560340).
>
> Un poussin bagué, le 26 août 1952, par L. M. Tuck, au même endroit, est repris, le 11 novembre de la même année, à la pointe orientale de la péninsule Avalon (T.-N.) (n°: 52617199).
>
> Un poussin bagué aux îles Sainte-Marie, le 31 juillet 1929, est repris, le 3 mars 1930, près de Nantucket Island (Mass.) (n°: 2606027).

Toutes les reprises de jeunes bagués sur la côte nord du golfe Saint-Laurent ont été faites au sud du point de baguage. Cela n'exclut pas la possibilité que les poussins, après leur départ de la colonie, suivent pendant un certain temps une direction opposée, i.e. s'orientent vers le Nord comme c'est le cas par exemple pour les jeunes Marmettes communes de l'île Funk (Tuck, 1961), pour les jeunes Fous de Bassan (*Morus bassanus*) des colonies d'Europe (Fisher et Lockley, 1954: 139), etc. Toutefois, aucune reprise ne permet de prévoir cette possibilité et il semble judicieux de la négliger et d'admettre que le mouvement des jeunes Godes de la Côte-Nord se fait lentement vers le Sud et qu'ils sortent éventuellement du golfe par le détroit de Cabot.

Dans le cas des adultes des mêmes colonies, deux reprises indiquent qu'une certaine partie de cette population sort du golfe en traversant le détroit de Belle-Isle:

> Un adulte bagué aux îles Sainte-Marie, en août 1926, a été repris à la mi-novembre 1929, près de l'île Fogo sur la côte ouest de Terre-Neuve (n°: 405911).
>
> Un adulte bagué aux îles Sainte-Marie, le 31 juillet 1929, a été repris à la tête de la baie White sur la côte est de Terre-Neuve, le 8 novembre 1929 (n°: 2606043).

Un indice additionnel du déplacement vers le Nord des adultes des colonies de la côte nord du golfe Saint-Laurent nous est fourni par la capture d'un adulte bagué aux îles Sainte-Marie, le 3 août 1926, et repris le 1er septembre suivant, à environ 75 kilomètres au nord-est de ce point.

L'absence de reprises d'oiseaux appartenant aux colonies des autres régions, Labrador, sud du golfe Saint-Laurent, Nouvelle-Écosse ne nous permet malheureusement pas de tirer des conclusions générales.

Des observations directes révèlent un autre fait intéressant, que je n'ai malheureusement pu vérifier; selon les pêcheurs de la Côte-Nord, le Gode se voit fréquemment, entre la fin d'août et l'époque de la formation des glaces, au fond des baies et dans les estuaires de la côte. Cela laisse supposer davantage que les déplacements se font au hasard, étant cependant fortement influencés par des facteurs, tels que la disponibilité du poisson et la formation des glaces.

Les reprises d'été d'oiseaux bagués à leur nid durant l'été précédent révèlent cependant un fait intéressant: un bon pourcentage d'oiseaux âgés d'une année seulement reviennent près de leur colonie d'origine:

> Trois poussins bagués aux îles Sainte-Marie, en juillet 1925, ont été repris près du même endroit, les 4 et 11 juillet 1926 (nos: 368624, 368646, 368785).
>
> Un poussin bagué aux îles Gannet, sur la basse côte du Labrador, le 18 août 1928, a été repris à environ 15 kilomètres au sud de ce point, le 9 août 1926 (n°: 560318; *voir* Austin, 1932).

Le baguage ne nous indique évidemment pas si ces jeunes retournent aux colonies en compagnie des adultes ou non; ou encore si ces immatures prennent pied dans les îles au cours de ce premier séjour. Je peux cependant répondre dans l'affirmative en ce qui concerne ce dernier point, ayant observé, à quelques reprises, sur les *clubs*,[1] des Godes que la forme du bec et l'état du plumage (les oiseaux d'une année revêtent beaucoup plus tôt que les reproducteurs le plumage d'hiver au cours de l'été: Kozlova, 1961) permettaient de classer sans doute comme des oiseaux d'une année. Ce fait dissipe dans une certaine mesure un doute émis par Fisher et Lockley (1954: 289) sur le retour des Godes immatures à leur colonie d'origine. Paludan (1947) est d'avis que le retour ne se fait pas avant la troisième saison.

D'un autre côté, Johnson (1941) conclut que les jeunes Marmettes communes ne réapparaissent pas autour des colonies avant leur troisième été. Il fonde cette conclusion sur la reprise (pendant l'été) dans les terrains d'hivernage de six oiseaux âgés d'une année et de deux oiseaux âgés de deux ans. Kartaschew (1960) a établi qu'un certain nombre d'immatures visitent les colonies dès leur première année et que d'autres se reproduisent au cours de leur deuxième année. Chez le Macareux arctique (*Fratercula arctica*), Lockley (1962) n'a jamais aperçu d'oiseaux d'une année autour des colonies. Plus récemment, Myrberget (1962a) montre que même des immatures de cet âge sont présents, en juillet et en août, et qu'ils représentent de 25 à 30 p. 100 du nombre total des immatures présents (une année et deux ans).

Un certain nombre de reprises, dont les données sont malheureusement incomplètes, permettent de définir la limite méridionale de la répartition hivernale du Gode. On a repris des Godes bagués (cinq) aux environs de Long Island (N.Y.) et de Cape Cod (Mass.). En outre, les observateurs notent fréquemment la présence de cette espèce pendant l'hiver dans cette région [*Audubon Field Notes* 15(2): 103 où l'on mentionne entre autres: 1er janvier 1961, 2, Nantucket (Mass.); 26 décembre 1960, 82, Cape Ann (Mass.); 2 janvier 1961, 1, Kingstown (R.I.), etc.]. Naturellement, ces oiseaux sont dispersés d'une façon assez uniforme et peuvent être vus régulièrement sur les côtes du New Hampshire, du Maine et sur les côtes atlantiques du Nouveau-Brunswick (*Maine Field Observer*).

Même si, de façon générale, Long Island (N.Y.) semble être la limite habituelle atteinte par le Gode pendant l'hiver, les données suivantes indiquent, qu'à l'occasion, certains oiseaux poussent davantage vers le Sud:

> *A Razorbill was shot in the Navesink River at Fair Haven, N.J., on Dec. 6 (Audubon Field Notes, 1960, 14(3): 294).*
>
> *There was an unusual number of Alcid reports, with 4*

[1] Il est impossible de savoir si cet oiseau a été bagué à l'état d'adulte ou à l'état de poussin.

[1] Club: rocher arrondi ordinairement situé très près de l'eau, plus rarement au haut d'une falaise. C'est une partie du «*loitering ground*» (Johnson, 1941); une bonne partie de la vie sociale des Alcidés se passe sur ces clubs.

Chapitre II

Rythmes saisonnier et quotidien

Razorbill records: C.S. Yelverton and L.S. Criven collected a live immature at Back Bay, Va., on Dec. 15, and another dead immature was picked up there on Feb. 13 (T. McDaniel). On March 2, R. Odell saw one at Tilghman's Island, Md., probably the first Chesapeake Bay record (fide W.R.), and two dead birds were found at Barnegat on April 1 by Frohling and Murray. (Audubon Field Notes, 1961, 15(3): 316.)

Je reconnais évidemment que les données accumulées dans ce chapitre constituent un maigre dossier pour établir avec précision les déplacements du Gode le long des côtes américaines. Je veux tout de même tenter de résumer ce en quoi consistent ces déplacements.

Dans le seul cas des oiseaux de la côte occidentale du Groenland, il semble y avoir réelle migration, puisque, à la fin de septembre, ces oiseaux quittent les lieux à une époque relativement bien déterminée et se dirigent vers le Sud en suivant probablement le courant du Labrador (Salomonsen, 1951). Ailleurs, le mouvement est moins bien déterminé. Les oiseaux des colonies du Labrador accusent un déplacement sensible vers le Sud, tandis que chez les oiseaux de la côte nord du golfe Saint-Laurent, comme les reprises le laissent supposer, il semble que les jeunes de l'année quittent le golfe par le détroit de Cabot, alors qu'un certain nombre d'adultes des mêmes colonies empruntent plutôt le détroit de Belle-Isle. Les oiseaux des colonies du sud du golfe Saint-Laurent (île Bonaventure, Rocher-aux-Oiseaux), que la glace forcera à sortir du golfe, emprunteront vraisemblablement le détroit de Cabot. Enfin, il faut probablement considérer comme résidants les oiseaux appartenant aux colonies les plus méridionales, celles des îles Bird (N.-É.) et celle de l'île Grand-Manan (N.-B.).

Les observations directes manquent, mais à cause de son régime alimentaire assez semblable à celui d'*Uria* sp., *Alca torda* occupe probablement, en hiver, les mêmes zones marines que celles-ci, à savoir, les côtes est, nord-est et sud de Terre-Neuve, la côte de la Nouvelle-Écosse et les bancs de pêche attenants (Tuck 1961, fig. 13).

De plus, les observations directes et les reprises d'oiseaux bagués situent la frontière méridionale de leur zone d'hivernage près de Long Island (N.Y.), avec des poussées occasionnelles jusqu'au New-Jersey, au Maryland et même en Virginie, ce qui est considérablement plus au sud que la zone d'hivernage des Marmettes communes, qui occupent pourtant, pendant l'été, le même territoire de reproduction (Johnson, 1941).

Méthodes

Les valeurs qui ont servi à tracer les courbes des figures 3 à 6 ont été obtenues en faisant, à toutes les demi-heures environ, au cours des séances d'observation dans l'écran de la colonie 260, un compte de tous les oiseaux visibles de ce point, à l'exclusion des couveurs.[1]

Plusieurs irrégularités dans ces courbes peuvent s'expliquer de deux façons: l'observation continue du comportement de certains couples ou de certaines activités ne me permettait pas de garder une régularité méticuleuse pour ces comptes. De plus, le brouillard ou la pluie réduisaient souvent la visibilité, rendant ces comptes impossibles.

En outre, deux ou trois fois la semaine, je procédais au dénombrement de tous les oiseaux présents dans cette colonie. Il fallait alors prendre soin de s'assurer que tous les couveurs répartis sur les quelque 17 nids de la colonie étaient assemblés sur la mer avec le groupe des oiseaux inoccupés. Tous ces dénombrements étaient faits entre 14 et 16 h (heure normale de l'Atlantique) à l'aide de jumelles 7 x 35 et d'un télescope 30 x 60.

La méthode utilisée pour l'étude du rythme quotidien présente des limitations et des fautes qui n'infirment pas cependant les conclusions à tirer. Il faudra prendre garde d'utiliser ces nombres comme valeurs absolues pour les raisons suivantes: les secteurs de la colonie les plus éloignés de l'écran n'étaient pas visibles et il est certain que plusieurs oiseaux inoccupés s'y assemblaient à un moment ou l'autre de la journée; de plus, dans la fissure observée, il était impossible d'apercevoir tous les couveurs et impossible donc, de s'assurer de la présence de leur partenaire auprès d'eux, ni de s'assurer de la présence de prospecteurs au même endroit. A toutes fins pratiques, ces nombres n'ont qu'une valeur relative.

A chacun des dénombrements, la position des oiseaux—club, zone commune d'activité[1], etc.—était également notée.

Cependant, les données obtenues au cours des inventaires du milieu de l'après-midi peuvent être utilisées comme des valeurs absolues. Près de la colonie, il était possible de suivre le mouvement des oiseaux; l'alerte lancée par les Goélands à manteau noir provoquait le départ des Godes posés sur les clubs et dans la zone commune d'activité.

Ces derniers se groupaient sur l'eau, à environ 100 mètres du rivage; plus tard, les couveurs allaient les rejoindre de leur propre chef ou après les avoir chassés de leur fissure. En aucune occasion, n'ai-je noté qu'un des oiseaux précédemment mentionnés soit sorti de la zone d'observation; à aucun moment non plus, n'ai-je consigné le déplacement dans les eaux attenantes à la colonie 260 des Godes chassés des colonies voisines par mon passage. Les dénombrements représentent, à mon avis, uniquement les oiseaux liés à cette colonie d'une façon ou d'une autre.

Une source d'erreur doit cependant être considérée: en cas de tempête (vents du Sud ou du Sud-Ouest), il n'est pas impossible que certains oiseaux inoccupés appartenant aux colonies des côtes exposées à la grosse mer se réfugient du côté abrité de l'île et se joignent aux oiseaux de ces côtes (où se trouve la colonie 260). Ce fait n'a jamais pu être observé de façon directe.

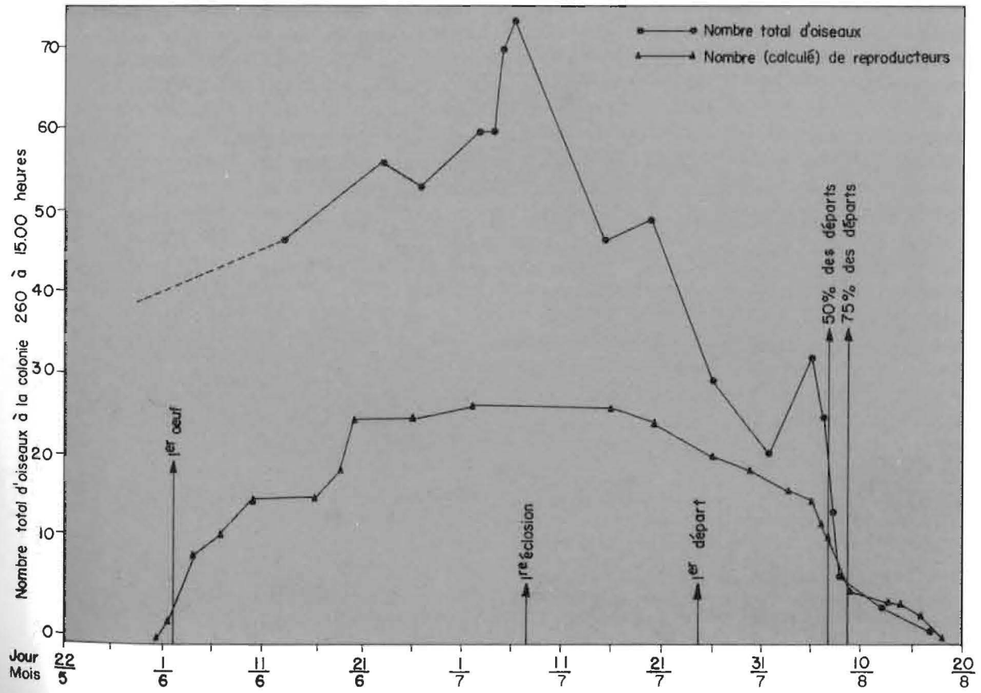
Rythme saisonnier

Les observations ne commencent malheureusement que le 12 juin alors que la ponte est déjà commencée (fig. 6). A la figure 6, la courbe inférieure, qui

[1]A l'exemple de Richdale (1951, 1963) j'ai choisi d'utiliser les termes suivants dans ce travail: *Reproducteurs*, oiseaux qui ont contribué à la ponte d'un œuf fertile et qui, s'ils échouent au cours de la reproduction, ne le font pas à cause de facteurs internes. Les oiseaux qui abandonnent leur œuf après deux ou trois jours d'incubation irrégulière appartiennent donc à la catégorie suivante (j'utiliserai à l'occasion le terme de couveurs pour signifier ceux des reproducteurs qui sont effectivement sur le nid, occupés à l'incubation). La deuxième catégorie sera celle des oiseaux inoccupés (*unemployed*); ce groupe comprend: 1) les oiseaux mentionnés plus haut qui pondent sans poursuivre l'incubation, à cause, vraisemblablement, d'une motivation interne trop faible; 2) les oiseaux qui visitent fréquemment les zones d'incubation au cours de la saison et y passent des moments plus ou moins longs, soit que ces derniers ne sont pas accouplés soit qu'ils sont immatures; dans certains cas, de tels couples sont connus et j'y référerai sous le terme de *prospecteurs*; 3) enfin, la catégorie des *oiseaux inoccupés* comprend tous les oiseaux non mentionnés ici, entre autres, les immatures en plumage d'hiver qui se voient seulement sur les clubs ou dans les eaux voisines et qui ne s'approchent ordinairement pas des colonies; 4) à moins d'avis contraire les *oiseaux inoccupés* comprennent aussi les *reproducteurs non couveurs*.

[1]*Zone commune d'activité:* c'est la zone immédiatement adjacente au(x) nid(s). C'est aussi la zone d'atterrissage; une partie importante de la parade sexuelle s'observe dans cette zone. Dans le cas de la colonie 260, cette zone est partagée par plusieurs couples et j'y référerai comme étant la «marge».

Figure 6 Abondance saisonnière à la colonie 260 en 1963.



illustre le nombre d'oiseaux occupés à l'incubation au cours de la saison, a été calculée ultérieurement en compilant les dates de ponte et d'éclosion de chacun des œufs, ainsi que les dates de départ de chacun des poussins. On remarque qu'un nombre maximum d'oiseaux (13 couples) sont occupés à l'incubation entre le 2 et le 16 juillet. On a mentionné plus haut que 17 couples ont produit des œufs dans cette colonie; un certain nombre de ces œufs ont donc été abandonnés durant l'incubation.

Le nombre d'oiseaux inoccupés associés à la colonie semble particulièrement élevé. Entre le 10 juin et le 20 juillet, ce groupe est au moins égal en nombre à celui des reproducteurs. Dans la première semaine de juillet, il a même atteint 64 p. 100 du total des oiseaux présents (177 oiseaux inoccupés pour 100 reproducteurs) ce qui semble considérablement élevé. Chez le Guillemot noir (*Cepphus grylle*) Winn (1950) trouve que dans la colonie de l'île Kent (N.-B.), 50 oiseaux inoccupés sont associés au groupe de 100 reproducteurs. Chez *Cepphus columba*, Drent (1961) conclut qu'environ 33 p. 100 des oiseaux présents autour de la colonie sont des oiseaux inoccupés. Chez *Uria lomvia*, Tuck (1961: 70) évalue à environ 20 p. 100 la proportion d'oiseaux inoccupés dans la colonie de Cape Hay (T. N.-O.). Chez le Fulmar boréal (*Fulmarus glacialis*) dans les colonies des îles Britanniques, près de 50 p. 100 des oiseaux présents au moment du sommet d'abondance—en avril chez cette espèce—appartiennent aussi à ce groupe (Fisher, 1952). Coulson (1959) et Coulson et White (1956) montrent que le pourcentage d'oiseaux inoccupés associés aux colonies de Mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) varie d'un endroit à l'autre (19 p. 100 pour l'ensemble des colonies étudiées), mais insistent sur le fait que ces derniers sont plus nombreux au moment où tous les reproducteurs ont des œufs ou des jeunes.

Il se peut que mes activités autour de cette colonie, c'est-à-dire mes passages fréquents, aient eu une influence sur ces données; les oiseaux qui se reproduisent pour la première fois sont beaucoup plus aptes à abandonner leur nid à la moindre alerte; en d'autres termes, leur motivation à couver est beaucoup plus faible. Il est impossible de mesurer cette influence, mais il est improbable qu'elle permette de tout expliquer. J'ai la conviction, par exemple, que l'œuf M-35, produit selon plusieurs indices par des oiseaux de deux ans, aurait été abandonné même sans ma présence, à en juger d'après la façon peu soutenue de l'incubation au cours des premiers jours après la ponte. D'ailleurs, même si aucun des 17 œufs n'avait été abandonné, la proportion des oiseaux inoccupés au début de juillet resterait plus grande que celle des reproducteurs (114 inoccupés pour 100 reproducteurs).

D'autre part, il est essentiel de tenir compte du fait suivant: j'ai signalé plus haut qu'un bon pourcentage d'immatures bagués étaient repris dans le voisinage de leur colonie d'origine. Il est difficile d'apprécier l'importance de ce groupe, mais Myrberget (1962a) a observé récemment une situation analogue chez un autre Alcidé, *Fratercula arctica*, à Lovunden, en Norvège, où le nombre de Macareux reproducteurs est à peu près égal au nombre de Macareux inoccupés; dans cette colonie de 250,000 oiseaux, on trouve entre 100,000 et 150,000 individus reproducteurs; chez les oiseaux inoccupés il y en a environ 30,000 qui sont âgés d'une année seulement.

Pour résumer, les valeurs présentées à la figure 6 n'ont rien d'extraordinaire. Comme le nombre de la classe d'une année est considérable et qu'on doive en ajouter une certaine partie à ceux de la classe de deux ans, normalement présents autour des colonies, la forte proportion d'oiseaux inoccupés reste explicable. Le sommet d'abondance, les 5 et 6 juillet, reste néanmoins problématique; il s'agit peut-être d'une variante introduite dans les mesures pour des raisons non déterminées. Même en admettant qu'*Alca torda* puisse se reproduire à l'âge de trois ans, il demeure théoriquement impossible qu'en des circonstances normales, le nombre d'immatures soit supérieur au nombre d'adultes chez une espèce ne produisant qu'un seul jeune par année.

Ces données révèlent, de toute façon, certains faits nouveaux: le retour des Godes immatures aux colonies d'origine suit un mode différent de celui qu'on avait proposé (Paludan, 1947; Fisher et Lockley, 1954). La courbe de la figure 6 démontre une situation qu'il serait intéressant d'approfondir si l'on veut mieux comprendre la composition de la population chez cette espèce.

On dénote finalement à la figure 6 qu'une forte proportion des oiseaux inoccupés a déjà quitté le voisinage des colonies au moment du départ du premier jeune Gode vers la mer. Au moment où 75 p. 100 des jeunes de la colonie sont partis, tous les oiseaux de ce groupe ont disparu.

Rythme quotidien

Chaque Alcidé étudié jusqu'à maintenant possède un rythme quotidien caractéristique. Koskimies (1949) chez *Cepphus grylle* et Drent (1961) chez

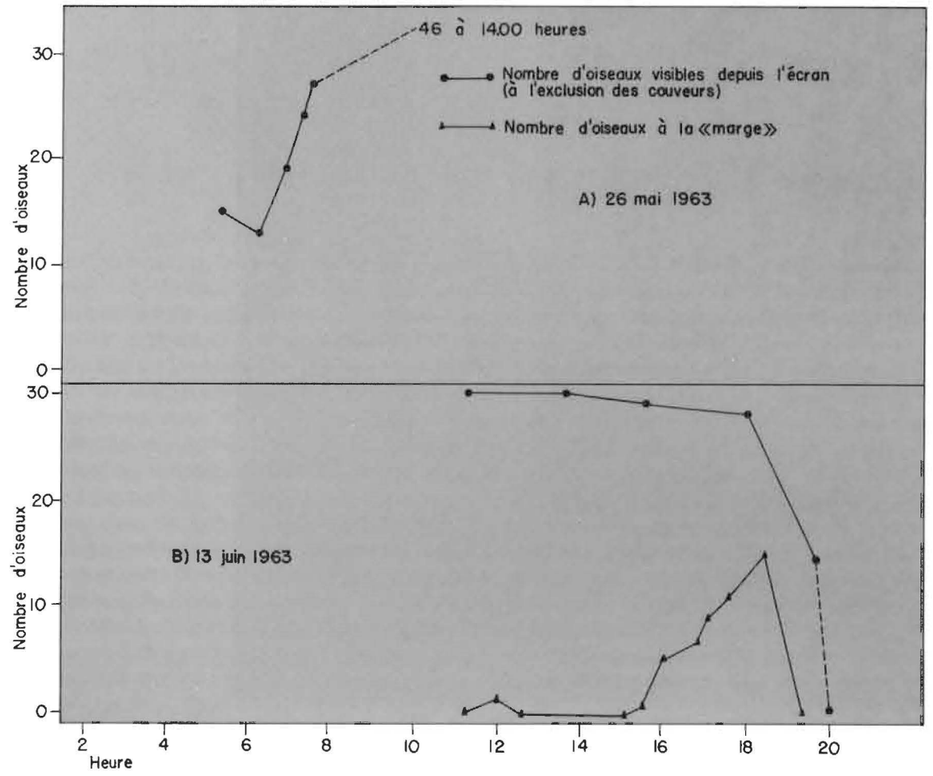


Figure 7 Rythme quotidien à la colonie 260; 26 mai et 13 juin 1963.

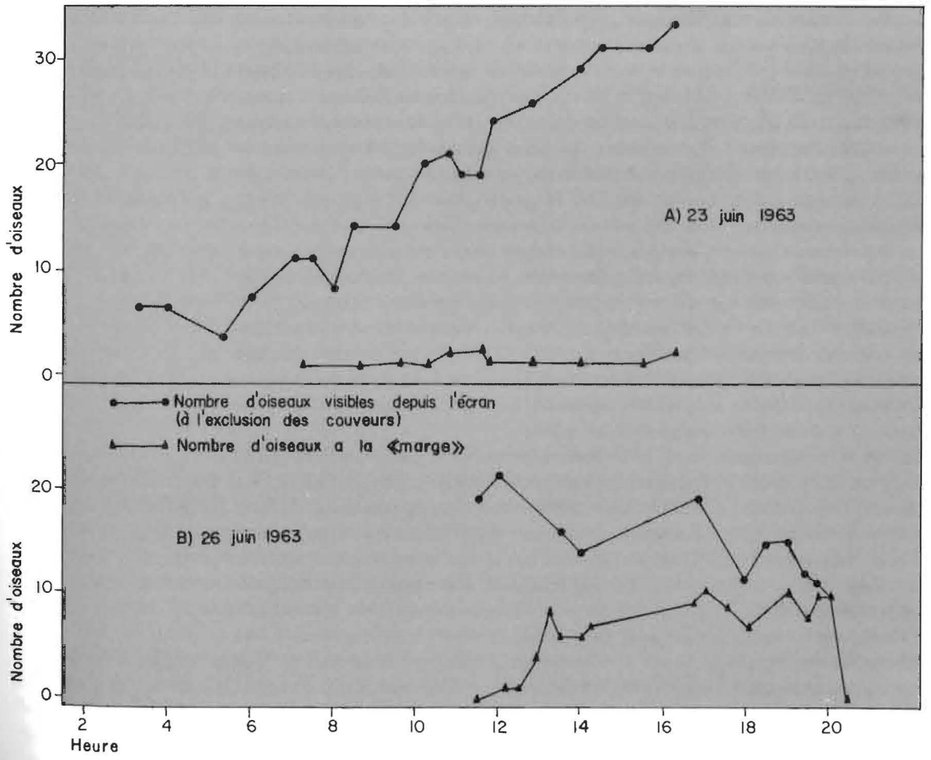


Figure 8 Rythme quotidien à la colonie 260; 23 et 26 juin 1963.

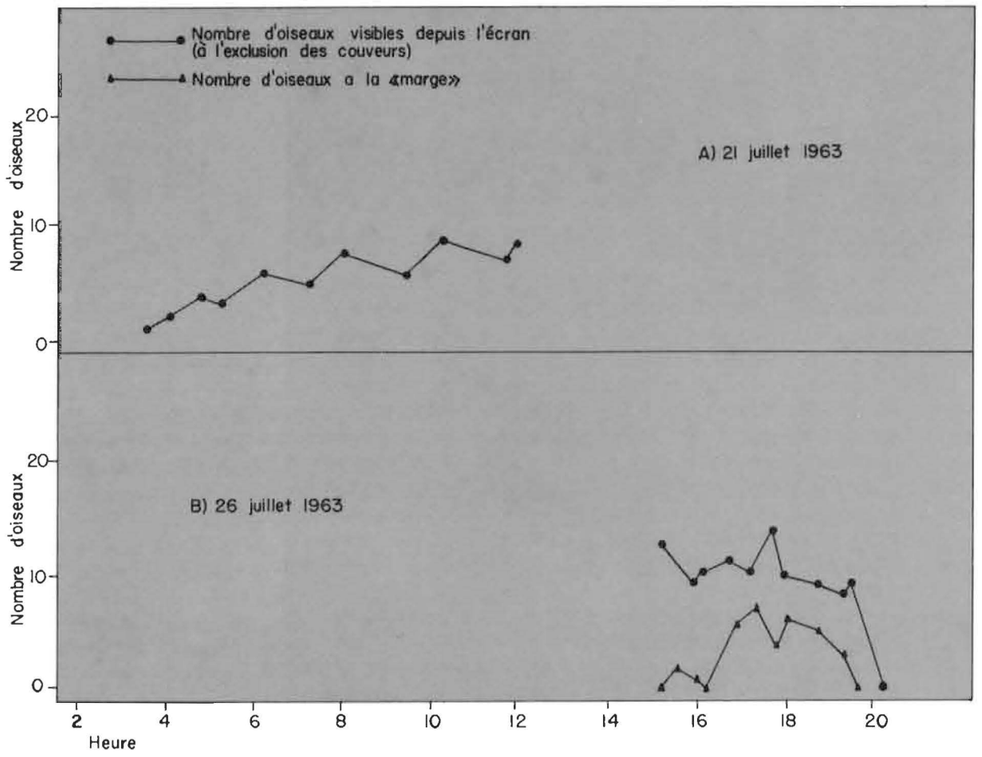


Figure 9 Rythme quotidien à la colonie 260; 21 et 26 juillet 1963.

Cepphus columba décrivent un sommet d'abondance autour des colonies pendant les premières heures après le lever du jour. Dès le début de l'après-midi, le nombre des oiseaux présents diminue rapidement. Chez *Fratercula arctica*, Myrberget (1959) décèle un maximum d'abondance autour des colonies à la fin du jour, au crépuscule, cycle tout à fait opposé à celui décrit pour les deux espèces précédentes. Chez *Uria lomvia*, Tuck (1961: 120) observe, pendant toute la saison, un maximum d'abondance la nuit dans les colonies; ses données se prêtent cependant mal à la comparaison puisqu'il ne semble pas considérer les oiseaux inoccupés dans ses dénombrements, mais seuls les reproducteurs.

Pour analyser ce cycle chez *Alca torda*, je ne dispose malheureusement pas de séquences d'observation s'étendant sur une journée complète, puisqu'il était impossible de concilier une telle activité avec les autres projets en cours. De plus, les observations ne valent que pour la période s'échelonnant depuis les premiers jours après le début de l'incubation jusqu'à la fin de la période de reproduction. Les figures 7, 8 et 9 permettent de constater certains phénomènes.

Seuls les reproducteurs occupés, les couveurs, passent la nuit sur les sites de nidification.

Le retour des oiseaux inoccupés se fait de façon graduelle le matin alors qu'ils reviennent du large par petits groupes de quatre à dix individus. Bien que les données soient insuffisantes pour le démontrer clairement, ce retour se fait plus tôt dans la saison; à mesure que la saison avance, le retour des oiseaux se fait de plus en plus tard (comparer les figures 7A, 8A et 9A: à 7 h 30 on trouve autour de la colonie, 26 Godes, le 26 mai; 11, le 23 juin; 4, le 21 juillet). On peut donner à ce phénomène l'explication suivante: tôt dans la saison, les oiseaux sur le point de pondre ou d'amorcer la reproduction sont fortement attirés sur les sites de reproduction. Par contre, chez les oiseaux qui n'ont pas commencé la reproduction à la fin de juin (immaturité, manque de partenaire) on voit diminuer rapidement la motivation qu'ils avaient à le faire et le lien déjà faible qui les unissait aux territoires de reproduction diminue de façon correspondante. Paludan (1947: 39) ne fournit que peu de données sur ce point, mais il signale que les plus grands rassemblements sur les clubs sont observés avant 12 h.

Les oiseaux sur le point de pondre passent-ils la nuit sur les nids? Je n'ai pu le vérifier, mais Keighley et Lockley (1948) observent que les adultes commencent à dormir dans les colonies seulement quelques jours avant la ponte des premiers œufs.

Le sommet quotidien d'abondance apparaît pendant l'après-midi. Depuis le milieu de juin jusqu'à la fin d'août, il ne se produit ordinairement pas avant 13 h ou 14 h. Plus tôt dans la saison, tout indique qu'il se produit un peu plus à bonne heure, soit vers 10 h ou 12 h.

Le sommet d'abondance n'indique pas nécessairement un sommet d'activité. Tôt dans la saison

(fin-mai, début-juin), on peut observer des copulations à 5 h. Pendant cette période également, les oiseaux sur le point ou en train de choisir un site de nidification, peuvent se poser dans les colonies très tôt le matin. Cependant, même à cette période, les activités directement liées à la reproduction prennent place surtout en fin d'après-midi (prospection, copulation, etc.); après le début de la reproduction, le sommet d'activité en fin d'après-midi se poursuit.

Il est plausible qu'une recrudescence d'activité «non reproductrice» se produise le matin. Les oiseaux inoccupés consacrent-ils la période, qui s'étale entre le lever du jour et leur rassemblement auprès des colonies, à se nourrir? Je suis porté à le croire, puisque ce type d'activité n'a pas été observé régulièrement autour des colonies.

Entre ces deux phases d'activité du matin et de fin d'après-midi, les oiseaux sont relativement inactifs sur les clubs ou à l'eau en face des colonies. Ils s'adonnent alors à des soins de toilette ou au sommeil.

Un indice assez clair de la recrudescence d'activité en fin d'après-midi est la présence dans le voisinage immédiat de la zone de couvaison (la zone commune d'activité, ou, dans le cas de la colonie 260, la «marge») des partenaires des couveurs et des oiseaux inoccupés; tous ces oiseaux sont alors très actifs, copulent fréquemment, échangent des caresses, se querellent pour un site de nidification. Ce phénomène est bien indiqué aux figures 7B, 8B et 9B, où j'ai compté tous les oiseaux visibles depuis l'écran, à l'exclusion des couveurs sur les nids, en notant la position de chacun; on voit qu'à cette période de la journée, la plupart des oiseaux visibles sont posés à la «marge», ou, plus généralement dans la zone commune d'activité, adjacente aux nids; seuls quelques oiseaux restent sur les clubs.

A la tombée du jour, le départ des oiseaux inoccupés se fait de façon assez rapide comme l'indiquent les figures 7B, 8B et 9B. Les oiseaux quittent le plus souvent la colonie au vol, plus rarement ils s'éloignent à la nage. Pendant la nuit, les oiseaux se dispersent probablement assez loin au large, car au lever du jour, ils ne peuvent être vus depuis les îles.

Perry (1940) donne quelques renseignements sur le rythme quotidien d'*Alca torda* à l'île Lundy, en Angleterre. Le rythme quotidien du Gode des îles Sainte-Marie semble différer sensiblement de celui des oiseaux d'Angleterre. Cet auteur dit, par exemple, que les Godes se groupent sur les talus, le 28 mai (sept jours après la ponte du premier œuf) dès 3 h 30 à 4 h, et se dispersent à la mer vers 16 h ou 17 h. La figure 8A (chiffres du 23 juin 1963, 20 jours après la ponte du premier œuf) montre que l'attroupement des oiseaux dans les colonies ne commence vraiment que vers 12 h à cette période. Les données présentées ici ont été consignées relativement plus tard que celles de Perry, mais, même une semaine avant le commencement de la ponte (*voir* courbe incomplète du 26 mai, fig. 7A), on voit qu'entre 6 h et 7 h 30, le nombre d'oiseaux présents à la colonie passe de 13 à 26 et le maximum de 46 observé ce même jour ne sera vraisemblablement pas atteint avant 10 h. Perry ajoute plus loin: «*As June lengthens out and the attraction of the sea begins to dominate that of the burrow, the razorbills go out earlier and earlier in the afternoon . . .*» Les figures 8B et 9B montrent qu'au milieu (26 juin) et même en fin de saison de reproduction (26 juillet), le départ des oiseaux inoccupés se fait de façon assez subite dans la demi-heure qui précède l'obscurité. Le raccourcissement de la période quotidienne passée dans les colonies par les oiseaux inoccupés ne semble donc pas se faire de la façon notée par Perry; au contraire, j'ai mentionné plus haut qu'à mesure que la saison avance, les oiseaux tendent à revenir aux colonies de plus en plus tard pendant la journée.

Il est étonnant et intéressant de constater de semblables différences dans le cycle quotidien de deux populations d'une même espèce. La comparaison est cependant difficile à poursuivre et à approfondir, puisque Perry n'étaie pas ses observations quantitativement et il ne dit pas de quelle façon et en quelles circonstances elles ont été obtenues. Cependant la colonie qu'il a étudiée était beaucoup plus considérable que celle des îles Sainte-Marie, puisqu'elle groupait quelque 4,000 oiseaux. La présence, dans le voisinage de cette colonie, d'espèces à rythme quotidien différent et la distance des lieux de pêche dans chacun des cas constituent autant de facteurs qu'il faudrait considérer si l'on voulait tenter d'expliquer ces différences.

Cullen (1954) ne décèle aucun rythme quotidien d'activité dans une colonie d'*Uria lomvia* au Spitzberg; le jour continuel efface ce rythme et il serait certes intéressant de savoir ce qui se produit dans les colonies d'*Alca torda* sises au delà du cercle polaire.

Malheureusement la description des rythmes saisonnier et quotidien du Gode en saison de reproduction, telle qu'elle est donnée ci-dessus,

Chapitre III

Comportement

reste une ébauche. La proportion d'oiseaux inoccupés calculée pour la colonie 260, est-elle comparable à celle des autres colonies? Qu'advient-il en avril et en mai, avant la ponte? Y a-t-il alors inversion du cycle d'activité quotidien? Quels sont les premiers oiseaux à se rapprocher des colonies le matin? Il semble logique, pour répondre à cette dernière question, de prétendre que vers la fin de la période de reproduction, les partenaires des couveurs sont les premiers à le faire, mais je n'en ai pas la preuve. Quelle est l'influence de la température (vent, nébulosité, pluie, etc.) sur le rythme quotidien? En plusieurs cas, j'ai la nette impression que le mauvais temps raccourcit la période passée dans les colonies par les oiseaux inoccupés, mais les données que j'ai obtenues ne permettent pas de le démontrer.

Quoi qu'il en soit, mes données corroborent les généralisations de Palmgren (1949) qui reconnaît, comme caractère presque universel chez les oiseaux, une séquence quotidienne de repos diphasée qui a aussi été observée chez le Gode. Quant à la recrudescence d'activité matinale, si caractéristique des Passereaux et des oiseaux terrestres en général, elle semble dépassée, chez *Alca torda*, par une recrudescence d'activité en fin d'après-midi.

Il est intéressant de constater qu'au sein du groupe des Alcidés, on trouve tant de variation dans le rythme quotidien de chacune des espèces. Peut-être ces espèces, souvent associées en des espaces réduits, ont-elles établi des cycles quotidiens légèrement différents, de façon à éviter l'encombrement des talus et des rochers, de sorte que chacune puisse donner libre cours à ses activités sociales et sexuelles sans entrer en conflit avec les autres espèces.

Peut-être aussi ces cycles quotidiens sont-ils parallèles aux cycles des organismes marins qui forment la nourriture de base de ces espèces? Quelle que soit la cause véritable de ces différences, elles constituent probablement des caractères hautement spécialisés pour chacune des espèces mentionnées et en outre contribuent à renforcer les différences écologiques qui existent entre elles.

Conder (1950) décrit les principales manifestations sexuelles et sociales chez trois Alcidés de l'Atlantique: *Uria aalge*, *Alca torda* et *Fratercula arctica*. Perry (1940) donne également d'intéressantes, mais prosaïques descriptions du comportement chez ces mêmes espèces. En outre, plusieurs auteurs ont décrit les manifestations éthologiques chez divers Alcidés: Johnson (1941), Storer (1952), Tschanz (1959) pour *Uria aalge*; Pennycuick (1956) pour *Uria lomvia*; Lockley (1962) et Myrberget (1962b) pour *Fratercula arctica*. A mon avis, c'est Drent (1961) qui donne le meilleur compte rendu du comportement chez un Alcidé par ses descriptions du comportement du Guillemot du Pacifique (*Cephus columba*). Pour ce qui est d'*Alca torda*, il faut surtout nous référer à Paludan (1947), à Conder (1950) et à Perry (1940).

Les observations analysées dans ce chapitre ont été recueillies au cours d'un seul été, soit l'été 1963. De plus, un ensemble de circonstances, telles que le choix du lieu d'observation, les échecs répétés à colorer ou à baguer un certain nombre d'adultes, l'absence de travail récent dans cette région et, par conséquent, l'impossibilité de trouver des oiseaux bagués, font qu'il est impossible de donner une valeur quantitative à ces résultats.

Méthodes employées et endroit de l'étude

La plupart des observations qui suivent ont été obtenues à la colonie 260 (*voir* la carte donnée à l'appendice), dans l'île du Milieu. Le 20 mai 1963, 15 jours avant la ponte du premier œuf, j'ai dressé un écran de bois de 1 x 1 x 1.5 mètre en face de cette colonie (fig. 10), dont voici une brève description. La côte, à cet endroit, accuse une faible pente et aucun point de la colonie n'est à plus de 3 à 4 mètres au-dessus du niveau de la mer; cette colonie assez diffuse groupe 17 couples de Godes éparpillés sur une distance d'environ 300 mètres; en face de l'écran, cependant, une fissure oblique peu profonde et parallèle à la berge (située à 45 mètres à l'ouest) abrite sept couples, dont cinq peuvent être vus du poste d'observation.

Les oiseaux les plus à l'ouest par rapport à l'écran constituaient un deuxième groupe, légèrement distinct, possédant son propre club dans ce secteur. Toutefois, les oiseaux des deux groupes étaient fréquemment associés, comme, par exemple, au cours des jeux sur l'eau. Enfin, de nombreuses observations indiquent que l'échange se faisait librement entre les oiseaux des deux extrémités de la colonie.

Figure 10 Écran en face de la colonie 260.

Dans la partie de la colonie adjacente à l'écran, j'ai distingué trois zones principales: 1. une zone de couvaison: le fond de la fissure; 2. une zone d'atterrissage et commune d'activité, large d'environ 1.5 mètre, parallèle et attenante à la première (je la désignerai comme étant la «marge»); 3. un club situé tout près de l'eau, à environ 50 mètres de la fissure.

J'ai consacré, au total, 103 heures à l'observation au cours de 17 périodes, dont la durée variait de deux à 13 heures. Pendant les 80 dernières heures d'observation, je pouvais reconnaître individuellement six oiseaux (trois couples) en utilisant certains caractères du bec et du plumage, même à une distance de 20 mètres. Malheureusement, ces oiseaux n'ont pu être reconnus qu'une dizaine de jours après la ponte: ils avaient à ce moment cessé toute copulation et je n'ai pu juger de leur sexe que par le caractère incertain de leur taille, ainsi que par la fréquence de certaines manifestations éthologiques.

Il était impossible d'approcher l'écran sans provoquer une panique dans la colonie; aussi, fallait-il attendre que la situation fût redevenue calme avant de noter les diverses manifestations observées. Cette période durait entre 5 et 80 minutes, selon le moment de la saison et l'heure du jour.

Manifestations élémentaires

Les manifestations strictement individuelles (*maintenance activities*) qui ne sont pas intégrées à la parade sexuelle ou aux manifestations sociales (ordinairement) sont groupées sous ce titre. Elles sont bien décrites dans les ouvrages de Kozlova (1961), Paludan (1960), Storer (1945) et Witherby et coll. (1941), mais certaines observations qui complètent ou précisent nos connaissances sur ce sujet sont ajoutées ici.

Marche—La structure du pelvis et des os de la patte oblige le Gode à adopter la position dressée sur le sol et à se déplacer en prenant appui sur toute la longueur du tarso-métatarse (Storer, 1945). Perry (1940: 126) note même n'avoir observé qu'une seule fois, pendant tout un été d'observations, un Gode adulte dressé sur ses pieds. Aux îles Sainte-Marie, j'ai observé régulièrement des Godes adultes se déplaçant, dressés sur leurs pieds à la façon du Macareux arctique (*Fratercula arctica*). Sans doute, les oiseaux se plient-ils aux conditions locales et la faible inclinaison des côtes fait, qu'en plusieurs endroits, les oiseaux ont à se déplacer sur d'assez longues distances, ce qui n'est sans doute pas le cas dans l'île Lundy où Perry a fait ses observations. Ainsi, à la colonie 260, les Godes franchissaient fréquemment de cette façon la distance entre le club et la «marge» (50 mètres). De façon générale, chaque fois qu'un oiseau entreprenait un déplacement assez long, il se supportait sur ses pieds; quand, d'un autre côté, le mouvement était erratique et de courte distance, l'oiseau marchait en prenant appui sur le tarso-métatarse.

Bâillement et étirement—Ces deux éléments peuvent se rencontrer isolément, mais ils sont fréquemment associés. L'étirement est vraisemblablement

destiné à détendre certains éléments de la musculature; les ailes sont étirées latéro-dorsalement, puis agitées rapidement pendant une fraction de seconde ou plus. Quant au bâillement, sa signification est probablement analogue à celle qu'on lui trouve chez l'homme. On observe ces manifestations dans toute une variété de situations, aussi bien au sol qu'à la mer.

Soins de toilette—Les soins de toilette sont observés plus fréquemment que toute autre activité; cependant les observations sont loin d'être complètes sur ce sujet intéressant. Quand un couveur vient d'être relevé de ses fonctions, il va se poser à l'eau où il s'adonne à sa toilette, ce qui se fait selon un plan très stéréotypé, dont je ne peux malheureusement donner une description précise. Le tout ressemble à ce que Lockley (1962) a décrit chez *Fratercula arctica*, mais il y aurait intérêt à analyser et à comparer ce rituel chez les deux espèces.

Un oiseau posé au sol se sert du bord antérieur de l'aile pour gratter les côtés et le dessous de la tête. La patte, malgré sa position très reculée, est utilisée pour les mêmes fonctions; elle est alors ramenée par-dessous l'aile et l'oiseau adopte une position assez instable (fig. 11).

Inspection des pattes—Cette attitude adoptée au sol s'observe chez tous les groupes d'oiseaux, à l'exception des poussins. La position est conservée pour une durée de une à quatre secondes. Pendant ce temps, l'oiseau inspecte avec attention ses pattes et le sol. A l'occasion il prélève, du bout du bec, une petite particule non identifiable qu'il avale en agitant le bec latéralement et avec force. Ce comportement a peut-être une valeur adaptative, ayant pour effet de débarrasser les pattes des ectoparasites. Une telle explication a été donnée par Tinbergen (1960) pour *Larus argentatus*, chez lequel on observe un comportement analogue. On le remarque chez des oiseaux inactifs, soit sur le club, soit sur la «marge» (fig. 12).

Défécation—On peut reconnaître deux mouvements précédant l'expulsion des fèces: le recul de l'oiseau et le relèvement de l'anus. Chez *Uria lomvia*, les mêmes mouvements se retrouvent (Pennycuick, 1956) et il en est de même, d'une façon générale, chez les autres Alcidés. Les deux mouvements sont ordinairement combinés et le résultat est de prévenir l'accumulation d'excréments sur le nid. Il est intéressant de noter que, chez *Alca torda*, qui niche isolément, des œufs sur le point d'éclore sont encore très propres, alors que chez *Uria* sp., dont la densité des colonies interdit le plus souvent cet exercice, les œufs sont recouverts d'une couche plus ou moins épaisse d'excréments à la fin de l'incubation.

Quand le Gode occupe une fissure si étroite qu'il ne peut se retourner, la défécation se produit toujours au même endroit et un amoncellement se produit à ce pôle. Quand l'espace le permet, l'œuf ou le nid semblent servir d'axe au mouvement de recul.

Chez les poussins d'un jour à peine, le relèvement de l'anus est présent, mais le recul n'apparaît qu'après quelques jours.

Activités agonistiques

L'alerte—Ce comportement (qu'on pourrait appeler, moins objectivement, «anxiété» ou «inquiétude» peut être déclenché par plusieurs stimuli: cris d'alarme de Goélands, passage d'un bateau, etc. Drent (1961) reconnaît diverses intensités de ce comportement chez le Guillemot du Pacifique et utilise le terme *scream* pour le caractériser (*low, moderate, high intensity*). Chez *Alca torda*, diverses intensités sont reconnaissables, mais l'oiseau ne donne en aucun cas de signal sonore comme *Cepphus columba* (Drent, *loc.cit.*). Le Gode ne possède apparemment pas de signal d'alarme.

A faible intensité, le cou est allongé et la tête est orientée vers la source du stimulus (fig. 13). A un degré plus élevé (soit que l'intensité du stimulus soit augmentée, soit que le seuil d'excitation de l'oiseau soit abaissé, selon les circonstances; un couveur est moins facilement «alerté» qu'un individu oisif à la «marge»), l'attitude reste la même, mais les ailes sont légèrement soulevées et prêtes à l'action (fig. 14). Finalement, si le trouble dépasse un certain seuil, l'oiseau s'envole, mais, encore une fois, silencieusement.

Si l'observateur surprend un oiseau dans une fissure et lui coupe toute retraite, rarement ce dernier peut-il faire entendre un grognement. Il m'est impossible de préciser la nature de ce cri. S'agit-il d'un signal de menace ou de terreur? S'il s'agit vraiment d'un cri de terreur on pourrait alors le comparer au *hiss-scream* décrit par Drent chez *Cepphus columba*.

L'appel—Si, par exemple, un couveur est subitement abandonné sur le nid par son partenaire et semble visiblement partagé entre le désir de quitter le poste et celui d'y rester, il émet un grognement simple et bref, ne durant ordinairement pas plus de 0.5 seconde. Ce grognement est répété parfois à plusieurs reprises suivant un rythme plus ou moins régulier; il est fréquemment doublé et la durée totale du signal est alors d'environ 1.5 seconde.

Parfois, un oiseau posé à la mer en face de la colonie donnera lui aussi, et presque aussitôt, l'appel; s'agit-il alors d'une «réponse»? Je n'ai observé ce fait qu'à deux reprises, mais je n'ai pu, en aucun cas, déterminer si l'individu posé à la mer était le partenaire du premier. S'agirait-il d'un moyen d'intercommunication auditif particulier au Gode? Rien de semblable n'a, à ma connaissance, été décrit chez les autres Alcidés.

L'appel sera dirigé également de façon pressante envers le jeune à la veille de son départ de la colonie.

J'ai rarement entendu un signal simple, probablement de même nature, émis par un Gode en vol; je manipulais alors les poussins pour la pesée régulière et un parent(?) volant au-dessus de moi lançait ce cri.

Dans tous les cas, on peut reconnaître chez l'oiseau qui donne l'appel un élément «d'inquiétude ou d'anxiété».

Paludan (1947, 1960) décrit ce signal et l'interprète comme une manifestation de solitude chez l'oiseau.

La plongée du bec (*bill-dipping*)—Ce comportement, décrit à plusieurs reprises chez *Cepphus* sp., est interprété par Drent (1961) comme une expression d'inquiétude et d'alarme: c'est un mouvement intentionnel de plongée (*intention-diving-movement*). Chez *Alca torda*, il est décrit entre autres par Nørrevang (1958) et mentionné par Perry (1940: 119).

Je l'ai observé, mais rarement, au cours des jeux sur l'eau. Je l'ai également observé chez des oiseaux occupés à pêcher activement le Lançon (*Ammodytes* sp.) à quelque 50 mètres de la rive (des adultes connus revenaient de cet endroit avec des Lançons pour leur jeune); à ce moment, le mouvement était sans doute fonctionnel et servait à localiser les proies avant la plongée.

Le mouvement est beaucoup moins fréquent chez *Alca torda* que chez *Cepphus* sp.

Comportement agonistique intraspécifique—Ce sujet est très complexe et, dans bien des cas, il est impossible de retracer la motivation qui est à l'origine de ces manifestations. Elles ont normalement pour but la protection d'un facteur indispen-

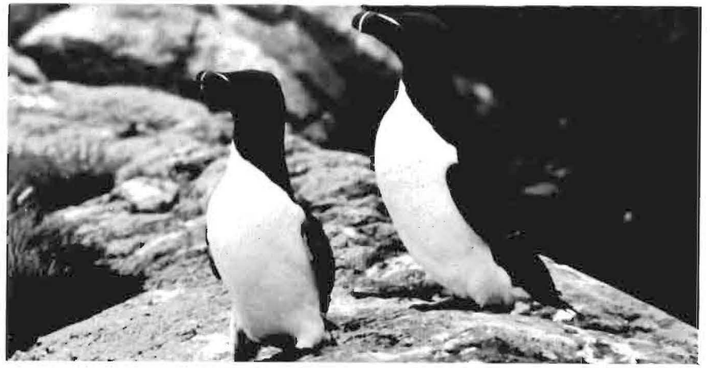


Figure 11 Soins de toilette.

Figure 12 Inspection des pattes.

Figure 13 «L'alerte», faible intensité.

Figure 14 «L'alerte», intensité moyenne.

sable à la reproduction; partenaire, emplacement d'un nid, etc. (Tinbergen, 1953).

On peut reconnaître assez nettement deux formes de ce comportement:

1. *Le «bec entrouvert»*: par exemple, un intrus, s'approchant trop près d'un couveur, déclenche cette forme de comportement défensif, où la tête est légèrement en retrait et le bec entrouvert, révélant ainsi la coloration jaune pâle de la cavité buccale (cette coloration a la valeur d'un déclencheur social, *sensu* Tinbergen, 1953: 86). Un grognement accompagne parfois la manifestation, c'est le grognement de «menace» ou «d'intimidation». Ce signal sonore est assez semblable à «l'appel» décrit plus haut, mais il a une intensité et une durée supérieures.

Le «bec entrouvert» s'observe à l'eau ou au sol; il peut se produire en plusieurs positions. Par exemple, si un intrus vient par derrière, un oiseau accroupi réagira en tournant, ou même, en renversant la tête et en orientant le bec entrouvert vers celui-ci, mais sans se dresser. Ainsi, le «bec entrouvert» semble l'élément prédominant et n'est pas associé à une position ou à une attitude particulière.

Cette manifestation est ordinairement suffisante pour chasser l'intrus. On peut la comparer au *hunch-whistle* de *Cepphus columba* (Drent, 1961).

2. *La «ruée»*: cette manifestation qui semble l'équivalent du *lunge* de *Cepphus columba* (Drent, *loc. cit.*). La ruée peut, ou non, être précédée du «bec entrouvert». Pendant la ruée, les ailes sont effectivement soulevées (pendant le «bec entrouvert» elles ne l'étaient pas) et même déployées si l'attaque est sérieuse. Il y a ruée sur l'adversaire pendant laquelle la tête est projetée vers l'avant; si l'adversaire ne se retire pas, le contact se fait avec le bec ouvert et des grognements violents sont émis.

Perry (1940) décrit des querelles qui durent plusieurs minutes. Celles que j'ai observées n'avaient pas cette intensité et s'achevaient en quelques secondes. Paludan (1960) note également la rareté des querelles dans la colonie de Graesholm au Danemark. De telles différences proviennent sans doute de l'écart dans la densité des colonies étudiées; dans les colonies populeuses, les contacts sociaux sont forcément plus fréquents.

Il n'est cependant pas avantageux que les individus d'une population soient extrêmement agressifs et belliqueux, puisque des pertes de temps et d'individus pourraient en résulter (Tinbergen, 1953: 247). C'est pourquoi le «bec entrouvert» est observé plus fréquemment que la ruée.

La ruée semble surtout le fait de mâles se disputant une femelle:

> 3 juin 1963, 17.45 heures: deux Godes mettent pied sur le club; il y a aussitôt copulation qui dure environ une minute. La femelle (?) se retourne à la fin et frappe le mâle (?) à plusieurs reprises. Repos, puis inspection des pattes trois fois de suite par la femelle. Un troisième Gode prend pied et s'approche de celle-ci; elle l'aperçoit et se dirige vers lui comme si elle voulait échanger des salutations, mais le premier mâle (?) s'interpose et se «rue» sur le nouveau venu qui s'éloigne.

La ruée se produit également chez des oiseaux posés sur l'eau; la victime plonge souvent pour se dérober et l'assaillant peut le suivre sous l'eau.

Comportement agonistique interspécifique—Le Gode réagit nettement aux cris d'alarme de *Larus marinus* et de *Larus argentatus*. Selon l'imminence de l'alarme, l'oiseau réagira par «l'alerte» avec une intensité équivalente.

Des Godes posés sur un club ou à l'eau, en bande, réagiront différemment à l'approche d'un Goéland. Dans certains cas, une dispersion suivra; en d'autres cas, les oiseaux manifesteront de l'indifférence et iront jusqu'à tolérer le Goéland au sein de leur groupe. L'attitude de ce dernier détermine probablement la nature de la réaction des Godes, mais il est impossible de prévoir cette réaction.

Souvent, à l'époque de l'élevage des poussins, il arrive qu'un adulte rentrant au nid avec du poisson soit poursuivi par un Goéland à manteau noir; l'attitude du Gode est alors définitivement à la fuite (la fuite est une manifestation d'hostilité, *sensu* Moynihan, 1955) et l'oiseau se réfugie dans la zone de couvaison, entraînant à sa suite tous les oiseaux qui étaient posés à la «marge». Dans la panique ainsi créée, les Godes donnent le «cri de menace ou d'intimidation» en adoptant la position caractéristique et frappent même le prédateur si celui-ci s'aventure trop près (je suppose ici que le comportement défensif manifesté dans les conflits interspécifiques est le même que celui qui a été décrit au cours des conflits intraspécifiques).

Sur les clubs utilisés par plus d'une espèce d'Alcidés, de même que dans les groupes mixtes nageant au pied des falaises, apparaissent souvent des querelles entre Godes, Macareux et Marmettes. Les Godes utilisent alors le «bec entrouvert» ou la «ruée» selon les circonstances. Souvent, les Macareux sont systématiquement repoussés par les Godes ou par les Marmettes. Quant aux querelles entre Godes et Marmettes, elles semblent sans importance et de courte durée.

Activités nuptiales

Je n'ai malheureusement pas de données sur la formation du couple chez *Alca torda*. Ces données ne semblent d'ailleurs pas disponibles pour les autres Alcidés étudiés jusqu'à maintenant.

Les manifestations sexuelles entre les membres d'un couple se poursuivent pendant toute la saison et ont une valeur incontestable pour le maintien de la liaison entre les oiseaux, l'apaisement de la réaction territoriale et l'accomplissement du cycle reproducteur.

Les «salutations» («parade d'accueil»)—Deux oiseaux d'un couple qui se rencontrent, se placent ordinairement face à face et font des passes compliquées avec leurs becs entrouverts; des grognements violents sont émis par les deux oiseaux et cette démonstration a certainement l'importance du comportement défensif. Ordinairement, un peu après le début de la rencontre, les becs sont simultanément orientés vers le sol (Paludan, 1947). Ce dernier aspect est absent de la manifestation suivante: les caresses mutuelles.

Ce n'est pas, évidemment, le seul moyen que les oiseaux ont de se reconnaître entre eux; les membres d'un couple peuvent s'identifier l'un et l'autre à distance sans les «salutations». Ce phénomène de reconnaissance à distance est d'ailleurs très répandu chez les oiseaux sociaux (Tinbergen, 1960: 101). Les «salutations» constituent plutôt un cérémonial presque toujours observé lorsque deux oiseaux d'un couple se rejoignent.

De façon générale, ce comportement est limité aux membres d'un couple, mais certains oiseaux «étrangers» tentent par ce moyen d'entrer en communication avec un des oiseaux d'un couple déjà établi, et ce, parfois avec succès. Voici un exemple:

> 23 juin 1963, 11.20 heures. M-14 mâle arrive avec M-35 (le sexe était temporairement connu chez M-14; le couple M-35, constitué semble-t-il de jeunes individus a produit un œuf abandonné peu après la ponte; ces deux oiseaux ont néanmoins fait de fréquentes visites à la «marge» après l'abandon de leur œuf). Il y a «salutations» dès que les deux oiseaux se posent; M-14 femelle est dans la zone de couvaison, sur l'œuf. Les deux arrivants descendent dans la fissure; M-14 femelle se «rue» aussitôt sur M-35, mais M-14 mâle s'interpose et caresse M-14 femelle qui s'apaise. M-35 s'accroupit tout près pendant cinq minutes, puis s'en va couver son œuf à l'autre extrémité de la fissure. Au départ de M-35, M-14 mâle est «alerté» et semble partagé entre le désir de le suivre et celui de rester . . .; il reste . . .

Je n'ai cependant jamais observé ces situations «irrégulières» au delà de la première phase des «salutations».

Conder (1950) englobe toutes les manifestations sexuelles (à l'exclusion de la copulation) d'un couple sous le terme de «*billing*». Ce terme a d'ailleurs été largement utilisé chez les Alcidés pour décrire les manifestations d'un couple (Drent, 1961, Lockley, 1962, Myrberget, 1962b («*nebbing*»), Pennycuick, 1956, Tschanz, 1959, Winn, 1950, etc.). Toutefois, au moins chez *Alca torda*, je crois qu'il est plus juste de réserver le terme de «*billing*» pour désigner le comportement décrit ci-dessus sous le terme de «salutations». Souvent, les «salutations» sont associées à la phase suivante à un tel point qu'il est difficile de les en dissocier. Conder (1950) signale d'ailleurs cet enchaînement chez le Gode et, chez la Marmette, Storer (1952) note la gradation en «*billing*» et «*nibbling*». Paludan (1947: 37) reconnaît des différences entre ces deux types d'activité, mais n'établit pas de frontière nette entre les deux.

Les caresses mutuelles—Cette phase suit le plus souvent les «salutations»; les oiseaux se caressent tour à tour et parfois simultanément le dessous et les côtés de la tête, ainsi que le cou. Un élément nouveau apparaît cependant pendant les caresses mutuelles: un mouvement latéral du bec (en même temps, les mandibules sont vivement écartées et rapprochées) chez le partenaire qui reçoit les caresses, qui est très probablement une indication de la nature pacifique et apaisante du comportement (alors que, dans les «salutations», je signalais le ton agressif de la manifestation). Ce mouvement du bec peut donc être considéré comme un déclencheur social. Lockley (1962: 65) signale que cette agitation du bec, quand elle est présente au cours de la rencontre de deux Macareux arctiques permet de distinguer entre les formes agressives et les formes sexuelles du «*billing*».

Ce mouvement latéral du bec apparaît, par exemple, chez deux partenaires accroupis à quelque distance l'un de l'autre et semble alors équivaloir aux caresses mutuelles de par sa nature apaisante. Le couveur qui voit apparaître son partenaire à la «marge» donne fréquemment ce signal; selon toute évidence, il s'agit donc d'une manifestation pacifique ou d'apaisement.

Je l'ai encore observée, quoique plus rarement, chez un couveur isolé, sans qu'il y ait la moindre indication que ce comportement ait été déclenché de l'extérieur. Paludan (1947; 1960: 212) signale aussi la présence de cet élément et décrit également le mouvement simultané des deux mandibules. Ces deux éléments sont-ils distincts et superposés seulement au cours des caresses mutuelles ou sont-ils fondamentalement associés? Je l'ignore.

On reconnaît diverses intensités à ces caresses mutuelles selon la motivation des participants. L'intensité de cette motivation règle également la position plus ou moins exagérée des partenaires. Dans une forme assez faible, les oiseaux sont accroupis l'un à côté de l'autre; leur position respective est variable, mais ils sont le plus souvent parallèles l'un à l'autre; il y a ordinairement faible contact, les oiseaux se touchant par la poitrine (fig. 15). Dans une forme plus intense, les oiseaux sont dressés, le plus souvent se faisant face; la position de chacun reste assez normale, mais l'intensité et la rapidité des mouvements mutuels sont nettement accrus si on les compare à ce qu'ils étaient dans la phase précédente (fig. 16). Si les deux partenaires sont sous l'effet d'une forte motivation, le comportement prend une allure assez désemparée et celui qui reçoit les caresses peut renverser complètement la tête sur le dos (fig. 17). Ces distinctions sont, je le reconnais, assez subjectives.

Selon l'intensité de la motivation, la durée de ces manifestations peut également avoir des écarts très considérables; dans certains cas, les caresses mutuelles peuvent durer continuellement pendant plus de 12 minutes. On les observe autant au sol qu'à la mer, chez tous les oiseaux accouplés, qu'ils aient pondu ou non. De plus, certains couples ont une préférence marquée pour ces activités et y consacrent un temps considérable. Fait intéressant, les caresses mutuelles dégénèrent souvent en querelles entre les partenaires engagés; ces querelles («bec entrouvert» ou «ruée») sont cependant de courte durée et les caresses reprennent souvent par la suite.

Il y a confusion quant à la présence de signaux sonores au cours des caresses mutuelles. A mon avis, ils ne se rencontrent que lorsque les caresses sont très intenses. Paludan (1947: 32) dit tout simplement que des oiseaux se livrant à des caresses mutuelles font entendre un grognement.

La fonction de ces caresses mutuelles a été mentionnée plus haut, mais Perry (1940) croit qu'elles ont aussi une valeur adaptative. Les oiseaux réussiraient ainsi à se débarrasser mutuellement des ectoparasites. Cette explication me semble très logique, surtout après avoir observé à maintes reprises—à l'aide d'un télescope—la réaction d'un oiseau ayant réussi au cours de caresses «systématiques» à retirer du plumage de son partenaire une saleté ou poussière quelconque; celle-ci est alors saisie et avalée par l'oiseau avec une violente agitation du bec. Un comportement semblable a été décrit chez un mammifère, le Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*), par Southern (1940); le mâle, accroupi en face de la femelle, lèche longuement l'arrière de la tête de celle-ci et, d'après Southern, c'est dans cette zone que les ectoparasites se concentrent.

La copulation—La copulation chez les Alcidés peut, ou non, être précédée de préliminaires; elle l'est chez *Cepphus* sp. où l'on observe avant la copulation, une manifestation spéciale, le «*circling*» (Drent, 1961; Storer, 1952). Par contre, chez *Uria* sp., la copulation ne semble apparemment provoquée ou précédée par aucun cérémonial (Storer, 1952) de même que chez *Fratercula arctica* (Myrberget 1962b). Cette dernière situation prévaut chez *Alca torda*; sans signal apparent (les «salutations» précèdent parfois), le mâle monte la femelle, ordinairement par le côté, il bat des ailes seulement quand l'équilibre est précaire et il peut piétiner le dos de la femelle pendant un certain temps avant de prendre position. Pendant la copulation proprement dite, le mâle se dresse presque à la verticale et la femelle commence à rejeter périodiquement la tête verticalement; elle entrouvre largement le bec à chacun des mouvements et émet un «cri de copulation» (le *parringsskrig* de Paludan, 1947, 1960). D'après Perry (1940), le mâle ne répond qu'occasionnellement à ce signal, mais Paludan (1947: 39) observe que celui-ci émet un grognement constant pendant toute la copulation. Il est sans doute impossible de donner une règle précise sur ce point. J'ai observé des copulations où le mâle était silencieux, d'autres où il émettait un grognement continu. Mes observations sont trop peu nombreuses pour tenter d'établir des corrélations individuelles, saisonnières ou autres à ce sujet.

La copulation s'achève de deux façons: soit que le mâle descende sans signal apparent de la femelle, les oiseaux se retrouvant alors côte à côte et des caresses mutuelles suivant ordinairement; soit que la femelle se dresse, forçant ainsi le mâle à quitter sa position; des «salutations» bruyantes prennent alors place; celles-ci ont souvent un ton agressif et les oiseaux peuvent échanger de furieux coups de bec.

Cela reste évidemment un plan général pour lequel il faut prévoir des variations.

La copulation se passe toujours au sol; on l'observe sur les clubs, dans la zone commune d'activité, mais je ne l'ai pas observée dans la zone de couvaison. Peut-être, en ce dernier cas, l'espace est-il trop restreint pour la permettre?

Figure 15 Caresses mutuelles de faible intensité.

Figure 16 Caresses mutuelles d'intensité moyenne.

Figure 17 Caresses mutuelles de grande intensité.

La copulation en dehors du couple de même que la copulation inversée n'ont pas été observées. Elles doivent néanmoins se produire, comme il faut s'y attendre chez une espèce monomorphe et sans cérémonial pré-copulatoire (Storer, 1952: 155; Tinbergen, 1960).

Le comportement extatique—L'épithète «extatique» est empruntée à Conder (1950) qui l'utilise pour décrire une manifestation commune à la Marmette, au Macareux et au Gode et observée au cours des jeux sur l'eau; Conder considère que l'adoption de la position extatique indique une amplification de l'excitation (*increased alertness and excitement*) au sein d'un groupe. Le comportement extatique, tel qu'il est décrit plus bas, est cependant très différent de celui que Conder a défini; je ne l'ai jamais observé chez des oiseaux posés sur l'eau.

Le mouvement est très spectaculaire et on peut le décrire comme il suit: 1. l'oiseau, tête tendue vers l'avant, émet une série de grognements (de deux à cinq) de plus en plus rapprochés qui se fondent finalement en un grognement continu; 2. quand la tête est relevée verticalement et, parfois, rabattue plus ou moins complètement sur le dos (fig. 18) les mandibules sont toujours largement écartées; 3. finalement, l'oiseau se dresse et la tête est ramenée sous la poitrine; le grognement continu se brise en unités de plus en plus faibles. Cette démonstration dure entre quatre et neuf secondes.

Paludan (1947: 65) n'a jamais observé ce comportement sur les clubs (*parringspladserne*). On l'observe surtout chez des oiseaux posés dans le voisinage du nid (zone commune d'activité et, moins souvent, dans la zone de couvaison). Je l'ai ainsi observé chez un couveur:

> 5 août 1963, 15.20 heures. M-30B a pris la relève, il y a 5 minutes. Il se soulève tout à coup au-dessus du poussin, manifeste le comportement extatique, puis reprend le jeune sous lui.

Ordinairement, l'oiseau qui manifeste le comportement extatique est isolé (je l'ai cependant observé, le 13 juin 1963, à 17 h 55, simultanément chez quatre Godes posés à la «marge»). Le mouvement ne fait pas partie de la parade sexuelle, et ne déclenche aucune réaction chez un spectateur éventuel. Un oiseau seul à la «marge» s'adonne à des soins de toilette: il les interrompt soudain pour exécuter ce mouvement et se remet aussitôt à sa toilette. Ou bien encore:

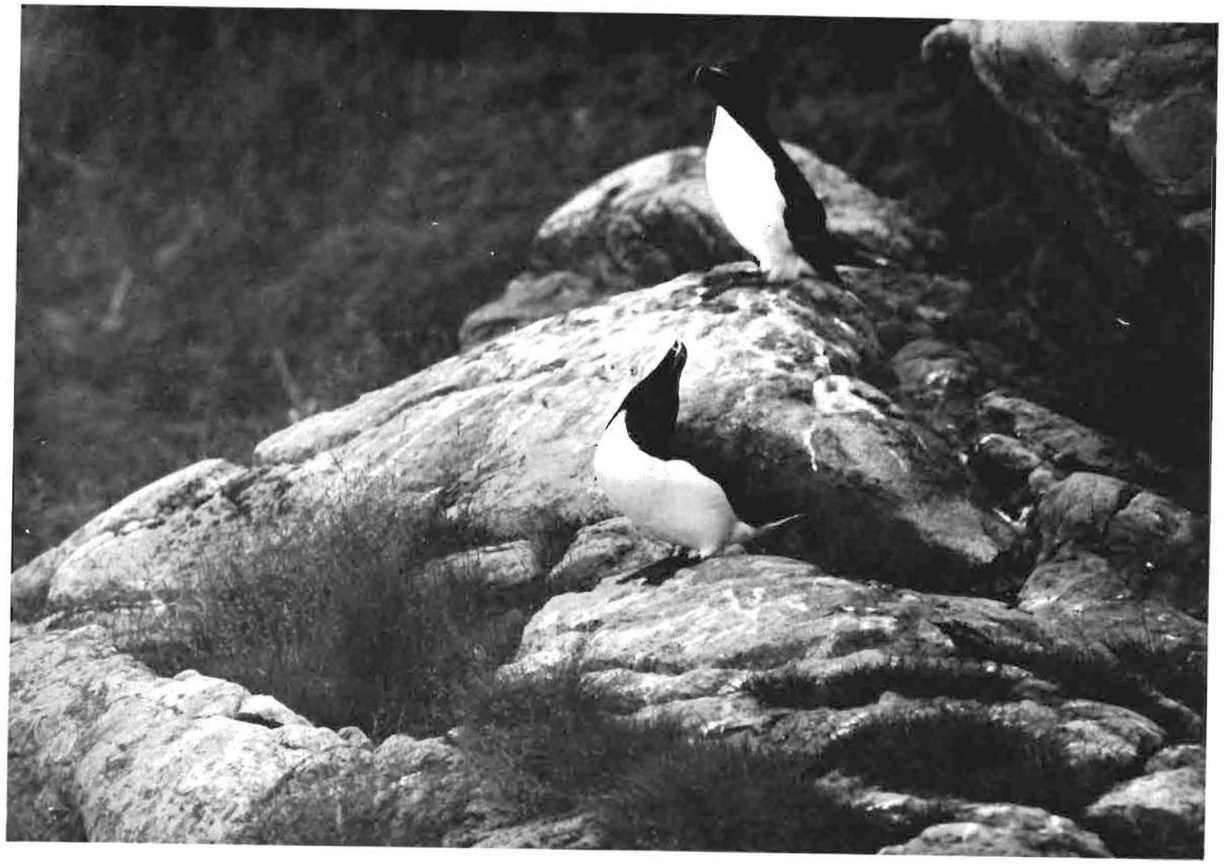
> 23 juin 1963, 06.20 heures. M-30A vient prendre la relève de M-30B. Le premier descend dans la zone de couvaison; caresses mutuelles; le cérémonial est effectué (*voir* plus bas); M-30B sort à la «marge»; inspection des pattes; donne deux fois de suite le comportement extatique; inspection des pattes à nouveau, enfin, départ.

Ce comportement peut s'observer à n'importe quelle heure du jour mais, comme on doit s'y attendre, on l'observe plus fréquemment en fin d'après-midi quand les oiseaux s'attroupent dans le voisinage des sites de nidification. Quant à sa fréquence saisonnière, Paludan (1947), malgré un nombre réduit d'observations, conclut à l'existence de deux sommets d'abondance: un premier coïncidant avec la ponte et la plus grande fréquence des copulations; un second à l'éclosion de l'œuf. Entre ces deux événements, le comportement ne s'observe pas. Non averti de ce fait, je n'ai pas accumulé un nombre suffisant d'observations; malgré tout, mes résultats laissent également prévoir l'existence de deux sommets. Je donne ci-dessous la fréquence de la manifestation au cours de la saison, divisée en périodes de dix jours.

Cependant, la concordance avec les phases du cycle reproducteur mentionnées plus haut, n'est pas parfaite (malgré près de 20 heures d'observation, ce n'est que 14 jours après la ponte que j'ai observé ce comportement pour la première fois chez M-30B et M-31B); mes données, si peu abondantes soient-elles, ne démontrent pas de coïncidence entre la plus grande fréquence des copulations—juste avant la ponte—et la fréquence de ce comportement.

Celui-ci atteint toutefois une fréquence maximale dans les heures qui précèdent le départ du poussin; le 6 août, M-30B, laissé seul avec son jeune, avant le départ, exécute huit fois le comportement extatique en quatre heures. Perry (1940) fait également mention de cette augmentation qui atteint un sommet au moment du départ du poussin.

	juin			juillet			août	
	1–10	11–20	21–30	1–10	11–20	21–31	1–10	11–20
Oiseaux identifiés (M-30A, B; M-31A, B; P-36A, B.)	0	2	4	0	0	5	35	0
Oiseaux non identifiés	0	2	0	0	0	2	1	0



Paludan (1947) n'a jamais observé le comportement extatique chez la femelle: tout au plus, quand celle-ci est présente près du mâle qui l'exécute; elle donnera parfois un mouvement réduit et mitigé, sans l'accompagner de grognement. Perry (1940) reconnaît cependant que la femelle peut l'exécuter, bien que plus rarement que le mâle.

Cela nous amène à tirer la conclusion suivante: chez deux couples observés régulièrement pendant tout l'été, un des deux partenaires exécute le comportement extatique plus souvent que l'autre:

M-30A, 3 fois	M-31A, 2 fois
M-30B, 10 fois	M-31B, 14 fois

D'après le caractère incertain de la taille, il s'agirait du mâle dans les deux cas (30B et 31B). Cependant, le partenaire A (la femelle?) peut exécuter le comportement extatique complet, avec signal sonore, en l'absence de son partenaire (M-31A, observations du 1er août 1963, 16 h 38 et 5 août, 12 h 07), ce qui est différent des observations de Paludan (1947).

Le comportement extatique était associé, sans être intégré, à la parade sexuelle dans cinq des cinquante et une observations consignées.

> 1er août 1963, 15.25 heures. Les deux M-30 sont ensemble dans la zone d'incubation; caresses mutuelles depuis cinq minutes. Le poussin est tout près, silencieux. A deux reprises, les deux oiseaux font simultanément le comportement extatique; ils l'achèvent comme à l'ordinaire, en ramenant le bec sous la poitrine, mais, ce faisant, les têtes se croisent et les «salutations» s'enchaînent, très bruyantes.

Figure 18 Phase principale du comportement extatique.

Perry (1940: 117; 1949) dit: «*The laying back of the head is rather a rare razorbill antic. Most frequently the male (and also the female) elevates his head and bill vertically, his slightly parted mandibles vibrating swiftly with the rattle of castanets, while his mate nibbles his taut throat, and he shivers in an ecstasy of pleasurable sensation.*» Perry confond vraisemblablement dans cette description le comportement extatique avec une forme à haute intensité de caresses mutuelles (fig. 17). Cette interprétation est reprise par Witherby et coll. (1941). Les deux manifestations sont, à mon avis, entièrement indépendantes et il est facile de les distinguer. Je n'ai jamais observé un oiseau exécutant le comportement extatique tout en étant caressé par son partenaire. Pourtant, par la suite, Perry (*loc. cit.*) parle, à plusieurs reprises, de *vertical vibration* et indubitablement, en plusieurs cas, décrit le comportement extatique tel qu'il est défini dans ce travail.

Drent (1961) fait certainement une méprise en proposant que la position extatique chez *Alca*

(*sensu* Conder 1950) soit analogue au *chuckle-waggle* de *Cepphus columba*; le *chuckle-waggle* est une manifestation d'apaisement.

Quelle est la fonction probable du comportement extatique? A mon avis, c'est une manifestation strictement individuelle qui agit comme une soupape permettant la libération d'un excès d'énergie. Paludan (1947: 61) appelle ce comportement le «chant» (*Hannen sidder og «synger»*), et le compare au chant chez les autres espèces d'oiseaux. Cette interprétation me semble juste, mais le «chant» n'a certainement pas alors les mêmes fonctions que chez les Passériformes, par exemple, où il sert généralement à établir un territoire ou à identifier le sexe de l'oiseau, etc.

J'ai signalé que le comportement extatique atteignait sa plus forte intensité pendant les quelques heures précédant le départ du poussin: y a-t-il corrélation entre les deux phénomènes? Peut-être s'agit-il d'un mécanisme servant à créer, chez le jeune, la stimulation nécessaire pour lui faire quitter le nid? A ma connaissance, rien de semblable n'a été décrit chez les autres Alcidés.

Le «vol du papillon»—Ce vol a été décrit à plusieurs reprises (Whiterby et coll., 1941; Conder, 1950; et autres). L'oiseau en quittant la falaise effectue des glissades accompagnées de battements d'ailes rapides et réduits. Conder (*loc. cit.*) interprète cette manifestation de façon assez vague et lui donne le nom de parade (*display*). Il note que ce vol peut être utilisé par un, deux, ou trois oiseaux, mais le plus souvent on l'observe chez deux oiseaux présumément accouplés après une séquence de caresses mutuelles. D'après cet auteur, un oiseau effrayé utilise toujours le «vol du papillon» en quittant la falaise.

J'ai observé souvent ce comportement dans les secteurs côtiers les plus abrupts, mais dans la colonie étudiée plus attentivement et située à quelque 3 ou 4 mètres seulement au-dessus du niveau de la mer, je ne l'ai pas observé une seule fois.

Chez *Uria* sp., Storer (1952: 152) décrit un vol analogue sans toutefois lui donner le nom de parade. Je pense que la fonction de cette manifestation chez *Alca torda* reste incertaine; le fait que des oiseaux en fuite adoptent ce «vol du papillon» (Conder) ou encore que le comportement est tout simplement supprimé dans les secteurs côtiers peu propices, sont des indices de son rôle assez secondaire ou, en tout cas, de sa fonction douteuse comme élément de la parade sexuelle. Paludan (1960: 209) partage d'ailleurs le même scepticisme. Chez *Fratercula arctica*, Lockley (1962: 40) considère que le «*moth-fly*», équivalent du «vol du papillon» chez *Alca torda*, est faussement interprété comme une parade sexuelle.

Le rejet de la tête—Ce comportement, décrit pour *Fratercula arctica* (Conder, 1950; Lockley, 1962; et autres) semble être une invitation à la copulation et n'est donné que par les mâles (Conder, *loc. cit.*; Myrberget, 1962b). La tête est rejetée verticalement à plusieurs reprises (je l'ai observé, exécuté de façon continue, pendant une trentaine de secondes).

Chez *Alca torda*, j'ai observé un mouvement semblable, mais d'intensité et de durée beaucoup moindres. On observe un tel mouvement chez un oiseau qui se pose à l'eau après avoir été relevé de la couvaison. On l'observe également au cours des jeux sur l'eau, au début de la saison. Enfin, je l'ai noté à maintes reprises chez un couveur, selon toute apparence, paisible et en l'absence de son partenaire:

> 6 juillet 1963, 12.00 heures. M-14 (A ou B?) seul sur son œuf, rejette la tête verticalement trois fois de suite; le mouvement n'est accompagné d'aucun grognement.

Chez la plupart des Alcidés, les structures ornementales ayant une importance dans la communication sont concentrées dans la région de la tête; ce fait est poussé à l'extrême chez *Fratercula arctica* et il n'est donc pas surprenant de trouver, chez cette espèce, un comportement comme le «rejet de la tête», dont le principal effet est de mettre ces structures en évidence et d'attirer l'attention des voisins, plus particulièrement des femelles. La coloration tégumentaire est beaucoup moins prononcée chez *Alca torda*, mais il est néanmoins très intéressant de noter chez ce dernier un comportement semblable au rejet de la tête chez *Fratercula arctica*. Semblable ne veut toutefois pas dire analogue et il est à souhaiter que des progrès seront faits en ce vaste domaine encore inexploré de l'éthologie comparée des Alcidés; peut-être pourrions-nous alors généraliser sur leur comportement, particulièrement sur l'origine et l'évolution des moyens de communication au sein de cette famille.

Activités reproductrices

Ce titre n'inclut guère plus que les activités concernant la construction du nid. Ce type d'activités persiste à un stade élémentaire chez les Alcidés. Chez *Alca torda*, il y a souvent addition ou disposition de matériaux jusqu'à formation d'une structure grossière, mais assez définie pour être appelée «nid». On observe aussi ces activités, mais d'une façon moins marquée, chez *Uria aalge* (Johnson, 1941).

Construction du nid—Le mouvement consiste à prélever sur le sol divers débris, petites roches, détritus végétaux, lesquels sont ensuite amenés sous la poitrine avec mouvement latéral du bec (la présence de cette dernière attitude est importante; elle est quasi universelle dans les mouvements de construction du nid chez les oiseaux). L'oiseau est ordinairement dressé, mais le mouvement s'observe également chez un oiseau accroupi ou en train de couver. Dans ce dernier cas, pourvu que le mouvement soit répété un certain nombre de fois, l'accumulation se fera de façon prédominante à un seul pôle.

Cette activité est accomplie autant par le mâle que par la femelle. On l'observe avant la ponte, pendant l'incubation et jusqu'à la fin de l'élevage du poussin. Je n'ai pas de données quantitatives sur l'intensité de cette activité à divers moments de la saison et il existe peut-être un cycle que je n'ai pas observé. Myrberget (1961) décèle un tel cycle chez *Fratercula arctica*. Cette activité semble strictement limitée à la zone de couvaison, et d'après Perry (1940), elle persiste chez un oiseau, même s'il a perdu son œuf.

On observe la construction du nid chez les prospecteurs; ils peuvent pénétrer dans la zone de couvaison, s'installer sur un œuf imaginaire et manifester ce comportement même très tard dans la saison (6 août). Ce fait n'est pas étonnant puisque la tendance à manipuler des matériaux pour la construction du nid se manifeste longtemps avant la maturité sexuelle chez les oiseaux et Myrberget (1961) la reconnaît chez des Macareux immatures; van Tets (1963) décrit ces mouvements chez des jeunes Pélécaniformes encore au nid.

Parfois, le mouvement est très ritualisé; c'est cette forme qui servira au cours de la relève du couveur (*voir* plus bas).

Quelquefois, un oiseau cesse l'incubation pour s'y livrer:

> 10 juin 1963, 14.17 heures: M-30 se déplace à environ 0.5 mètre de son œuf; il prélève avec soin une petite branche et la dépose sous sa poitrine avec des mouvements latéraux du bec. Il se déplace encore un peu et répète le même mouvement trois fois de suite avec divers débris, puis il retourne sur l'œuf.

Plus important encore, le mouvement est parfois nettement orienté vers le nid:

> 23 juin 1963, 09.55 heures: M-14 mâle descend dans la zone de couvaison auprès de la femelle. Celle-ci se soulève de l'œuf et recueille des petites pierres qu'elle jette sous elle. Pendant ce temps, le mâle aussi recueille un débris à environ 0.5 mètre du nid, fait trois pas et vient le déposer contre l'œuf (pondu le matin même).

Paludan (1947: 42) considère avec justesse qu'il est difficile, comme le fait Bent (1919), de nier l'existence d'un instinct de construction du nid chez cette espèce.

Comportement reproducteur et nourricier

Ce titre ne devrait normalement inclure que les manifestations des adultes en rapport avec l'œuf ou le poussin, mais j'y inclurai quelques notes sur l'ontogénie du comportement et l'apparition des attitudes de l'adulte chez le poussin.

Réaction à la vue de l'œuf—De façon générale, l'oiseau en face de son œuf adopte une position caractéristique (soit qu'il s'agisse d'un couveur revenant au nid après une brève interruption, soit qu'il s'agisse d'un partenaire revenant prendre la relève); les ailes sont légèrement écartées, la tête est penchée vers l'œuf, le bec entrouvert (Paludan, 1947, donne en planche 13, une excellente illustration de la position adoptée). Le bec est utilisé pour placer l'œuf sous l'une ou l'autre des plaques incubatrices; Paludan (1947) ajoute que le bord antérieur de l'aile et la patte servent aussi à placer l'œuf, mais je ne l'ai pas observé moi-même. Le mouvement est accompagné de grognements caractéristiques (qui seront décrits plus loin) et de mouvements latéraux du bec entrouvert, ainsi que de vibrations des mandibules. L'ensemble du comportement est très stéréotypé.

Rarement, ces grognements sont omis si la motivation devient faible, comme chez un oiseau qui couve depuis plusieurs heures et va se replacer sur l'œuf après une brève interruption.

Est-ce la vue de l'œuf qui déclenche cette réaction? Le 4 août, un oiseau du couple P-36, dont l'œuf a été brisé la veille (Goéland?) couve, pendant plusieurs heures, une fraction de coquille d'au plus quatre centimètres carrés; il adopte en s'y installant l'attitude caractéristique décrite plus haut. Chez *Uria aalge*, Johnson (1941) a observé et décrit un comportement analogue. Il serait intéressant de discerner le stimulus minimum nécessaire pour déclencher la réaction. Sans doute, la présence d'un tel fragment à l'endroit précis du nid a-t-elle quelque importance; Tinbergen (1960: 145) montre que chez *Larus argentatus*, l'éveil de la motivation à couver se fait bien plus par la vue du site de couvaison, le nid, que par la vue de l'objet d'incubation, les œufs.

Dans un même ordre d'idées, Paludan (1947) note qu'un adulte revenant au nid pour la première fois après l'émergence du poussin, prend position pour couver une des moitiés de coquille plutôt que le poussin nouvellement éclos.

Réaction en face du poussin—L'adulte, sur le point de prendre son jeune sous lui pour la couvaison, adopte une attitude analogue à celle décrite plus haut. D'après Paludan (1947), le grognement est émis comme dans la phase précédente, mais, selon mes observations, il est généralement omis pendant l'élevage du poussin et apparaît rarement au cours des deux ou trois premiers jours.

La part de l'adulte est cependant réduite au cours de ce mouvement et le poussin prend rapidement l'initiative de s'introduire sous la plaque incubatrice (plus tard sous l'aile) de l'adulte (Paludan, 1947). Le couveur l'assistera parfois du bec.

Le parent donne des signaux sonores à l'intention de son poussin; un couveur revenant au nid après une panique donnera, penché vers le jeune, un grognement doux (Paludan, 1947). Au moment du départ, le parent (les parents?) lance vers son poussin des «appels» répétés.

Je n'ai observé, en de rares circonstances, qu'une forme de caresses entre le parent et le poussin, manifestation rappelant vaguement les «salutations» entre partenaires d'un même couple. Paludan (1947), observant ces échanges, signale qu'un poussin de quelques heures à peine, oriente ses coups de bec vers le sillon blanc qui traverse le bec de l'adulte.

Le comportement du poussin—Le jeune Gode, même s'il est capable de se mouvoir environ 24 heures après l'éclosion, ne se déplace guère autour du nid et son rayon d'activité ne dépasse pas une trentaine de centimètres. Ce n'est que pendant le dernier jour, ou les jours précédant immédiatement son départ, qu'il s'aventurera parfois jusqu'à la «marge» pour quelques instants.

Paludan (1947) donne une image assez précise du développement du jeune Gode. En voici un bref résumé: quelques heures après l'éclosion, le poussin a peine à soutenir sa tête pendant plus de quelques secondes; il picore néanmoins les débris et les objets autour de lui, ainsi que le bec de l'adulte présent; les réactions défensives se développent très tôt, car le poussin, quatre heures après l'éclosion, picore les doigts de l'observateur; âgé de trois heures, il bat des ailes à la façon des adultes (étirement); la réaction de fuite n'apparaît qu'au troisième jour; à ce moment, le poussin cherche à se dissimuler dans un interstice à l'approche de l'observateur; les soins de toilette sont observés dès le lendemain de l'éclosion; le poussin semble reconnaître les parents, du moins quand ils sont près de lui, mais ce n'est qu'à la veille du départ qu'il peut réagir aux signaux sonores émis par les parents placés en dehors de son champ de vision (Paludan, 1947: 71 et suivantes).

Cette image correspond bien à mes observations. J'ai de plus observé deux poussins âgés de 24 heures environ, en train de se quereller; chacun tenait, avec son bec, l'aile de l'adversaire. Ce fait doit être inhabituel puisque les nids de Godes sont rarement placés de façon contiguë.

Nourrissage du poussin—Chez *Uria aalge*, l'adulte revenant au nid avec un poisson lance un cri caractéristique; à ce signal, le jeune émerge de dessous le couveur (Tschanz, 1959). Chez *Uria lomvia*, on observe le même comportement (Pennycuick, 1956). Chez *Alca torda*, je n'ai pas observé de signal semblable. L'adulte, tenant un poisson dans le bec, s'approche du couveur; ce dernier, après un délai qui peut durer dix secondes ou plus, s'écarte et laisse sortir le poussin; l'adulte portant le poisson se penche légèrement vers le petit pour que celui-ci aperçoive la nourriture (1re phase: présentation); le jeune saisit alors le poisson par la tête et l'avale (2e phase: capture). L'adulte tient le poisson en travers du bec de telle sorte que le tiers antérieur de la proie dépasse d'un côté, la queue et le reste du corps de l'autre (en un cas, la proie était tenue entre les mandibules en deux points, queue et tête). Au moment où le poussin saisit la tête du poisson, l'adulte desserre les mandibules pour permettre la capture; si l'adulte apporte plus d'un poisson, les autres tombent habituellement au sol; l'adulte les ramasse alors un à un et les présente à nouveau au petit. Dans un cas, le deuxième poisson a été échappé et présenté à nouveau cinq fois de suite. Plus rarement, le petit les ramasse lui-même au sol (surtout vers la fin de l'élevage).

Ensuite, les adultes se livrent ordinairement à des «salutations» et à des caresses mutuelles.

La relève du couveur—Mâle et femelle ont un rôle dans l'incubation de l'œuf et du poussin; le rôle de chacun sera précisé plus loin. La relève du couveur s'exécute selon un cérémonial caractéristique, dont voici une description. Le partenaire rentrant du large revient près du nid; il y a échange de «salutations» entre les deux oiseaux; peuvent suivre des caresses mutuelles qui durent plus ou moins longtemps, selon le cas; finalement, le couveur se soulève et s'éloigne très lentement; il

s'arrête pour saisir au sol des débris qu'il rejette entre ses pattes, s'éloigne davantage et répète le mouvement. Éventuellement, il sortira de la zone de couvaison. La vue de l'œuf déclenche manifestement le mécanisme déjà décrit chez l'oiseau qui vient de rentrer; ce dernier prend position sur le nid avec le grognement et la pose habituels. Le partenaire relayé peut rester plus ou moins longtemps dans le voisinage; il peut revenir auprès de son partenaire et échanger des caresses avec lui. S'il quitte la colonie, il va alors se poser à la mer, isolément, à distance des groupes de Godes qui s'y trouvent déjà; il plonge la tête dans l'eau à plusieurs reprises (pour boire?) et s'adonne ensuite à d'énergiques soins de toilette qui peuvent durer cinq minutes ou plus (*voir* plus haut). L'oiseau revient par la suite se poser sur un club en compagnie d'oiseaux inoccupés, ou encore, disparaît à l'horizon, vraisemblablement vers les endroits de pêche.

Le cérémonial de la relève du couveur peut subir quelques variations; dans l'exemple qui suit, l'arrivée du partenaire dans la zone d'atterrissage est suffisante pour déclencher le cérémonial chez le couveur, alors que normalement, les deux partenaires doivent être côte à côte pour que le cérémonial soit exécuté:

> 23 juin 1963, 12.55 heures: M-31A se pose à la «marge». M-31B aperçoit manifestement son partenaire, se soulève de l'œuf, saisit des débris avec son bec, les jette près de l'œuf. Il sort de la fissure; «salutations» entre les deux partenaires à la «marge». Puis M-31A aperçoit l'œuf et descend prendre position tandis que M-31B s'envole.

Parfois, le couveur refuse de céder la place; l'arrivant retourne alors à la «marge» où il se livre à des soins de toilette, à l'inspection des pattes, etc. Il peut répéter ses tentatives à deux ou trois reprises avant d'obtenir une réponse de son partenaire.

Le cérémonial est parfois supprimé pour des raisons que j'ignore. De façon générale, il est omis pendant toute la durée de l'élevage du poussin.

La forme symbolique de construction du nid a été décrite également par Perry (1940) et il interprète ce mouvement comme un vestige de l'habitude qu'avait l'oiseau de recouvrir son nid avant son départ. Paludan (1947) de son côté ne semble pas en faire mention. La manipulation de matériel pour la construction du nid au moment de la relève du couveur est un fait général chez les oiseaux; elle apparaît par exemple chez plusieurs Pélécaniformes (van Tets, 1963).

Le départ du poussin—Le départ des poussins se fait au crépuscule, ce qui est, de toute évidence, une façon d'éviter la prédation par les Goélands. A l'île Handa, en Écosse, Greenwood (1964) observe un maximum de départs environ une heure après le coucher du soleil. La dispersion des nids aux îles Sainte-Marie rendait difficile l'obtention de telles données.

Perry (1940: 135 et suivantes) donne la description du départ des poussins et observe que les petits sont attirés vers la mer par les appels répétés d'un ou des deux parents. Les lignes suivantes résument ce que j'ai pu noter à ce sujet.

Le comportement de l'adulte qui reste auprès du poussin pendant les heures qui précèdent le départ, donne un indice certain sur ce qui va se produire. L'adulte (mâle ou femelle? J'ai observé deux départs et chaque fois un seul adulte était présent; d'après plusieurs indices, il s'agissait du mâle dans les deux cas) montre des signes évidents de nervosité («alerte»); le comportement extatique est exécuté à un rythme jamais observé jusque-là; «l'appel» est donné de façon presque constante; de plus, la défécation se produit à un rythme inaccoutumé. Le poussin également donne les preuves d'une excitation inhabituelle; il sort presque à la «marge», pour la première fois, hésite, retourne au nid, revient . . .

Voici la description d'un de ces départs:

> 6 août 1963, 19.45 heures; M-31B laissé seul avec le poussin s'éloigne de la crevasse plus que je ne l'ai jamais vu faire, laissant le jeune pépier. Il revient vers la fissure, donne «l'appel», le comportement extatique et repart en direction de la berge.
>
> 19.55 heures. Le jeune, sorti pour la première fois à la «marge», répond à l'appel de l'adulte et risque quelques pas en sa direction. Il allonge le cou, pépie sans arrêt; l'adulte persiste dans ses appels. Le jeune se décide à le rejoindre à environ six ou sept mètres. Alors l'adulte entreprend de le guider vers la mer. Il lance un «appel» simple à trois ou quatre secondes d'intervalle et progresse vers la berge, mais lentement, de façon à rester en contact avec le petit. Il tend le cou et inspecte continuellement les alentours, probablement attentif à la présence des Goélands qui ont pourtant quitté la côte depuis environ 20 minutes. Une fois à la mer, tous deux nagent très près l'un de l'autre, l'adulte manifestant encore des signes «d'alerte»; ils plongent simultanément, puis disparaissent. Aucun Gode n'est présent dans le voisinage depuis environ 30 minutes.

La coordination entre le comportement de l'adulte et celui du poussin est évidente. Greenwood (1964) insiste également sur l'importance de cette stimulation réciproque. Dans le cas d'*Uria aalge*, Greenwood suggère que les contacts sociaux entre l'adulte et le poussin (caresses mutuelles, stimulation auditive, *bowing*) sont les seuls à influencer l'envol du petit, et que les appels des centaines ou des milliers d'adultes massés au pied des falaises ne

jouent aucun rôle dans cette activité.

Quoi qu'il en soit, chez *Alca torda*, on n'observe pas d'attroupements d'adultes dans le voisinage des colonies durant la période de l'envol des poussins; le phénomène semble se produire isolément dans chaque famille et n'a pas la nature hautement sociale qu'on lui assigne comme chez *Uria aalge*.

Combien de temps ce lien exclusif entre l'adulte et le poussin persiste-t-il? Chez *Uria aalge*, les auteurs sont loin de s'entendre sur ce point. Perry (1940) fut le premier à observer que des adultes, dont le petit avait quitté la falaise le jour précédent, revenaient à l'emplacement du nid pour plusieurs jours après le départ de leur poussin. Ces observations, mises en doute par Fisher et Lockley (1954), furent néanmoins répétées par Tuck (1961). Greenwood (1964) rejette à son tour les faits apportés par Tuck. Ces divergences indiquent en tout cas un manque de preuves concluantes.

Chez *Alca torda*, seul Perry (1940) a observé le retour de parents au nid après le départ du poussin. Paludan (1947) est d'avis que les parents disparaissent définitivement du voisinage de Graesholm après le départ de leur jeune et mes observations aux îles Sainte-Marie m'amènent aux mêmes conclusions. Cela ne prouve évidemment pas qu'un tel retour n'a pas lieu. Si l'on considère que les observations de Perry sont justes, on peut supposer que la situation chez *Alca torda* est la même que celle décrite chez *Uria aalge* par Perry (1940) et Tuck (1961). Même si le jeune Gode a d'excellentes chances de rencontrer son ou ses parents au pied de la falaise, à mon avis ce lien exclusif avec ses parents se brise très tôt une fois que le jeune est rendu au large, et l'association du juvénile à des adultes devient un phénomène purement social. Il se peut qu'un juvénile à la mer exerce une attraction sur tout Gode adulte et que des groupes se forment ainsi autour de lui. C'est d'ailleurs ce que Tuck (1961: 161) a observé chez *Uria aalge*.

Quelle est alors la nature des relations entre ces adultes et le juvénile? Ceux-là le nourrissent-ils jusqu'à ce qu'il atteigne la taille d'adulte comme le mentionne Belopol'skii (1961: 240)? Je pense que cela reste à prouver.

Comportement collectif

Les manifestations de groupe sont communes chez les Alcidés. La formation de groupes denses à la mer, au début de la saison, est bien typique et ces ébats, plus sans doute que les habitudes de nidification, caractérisent certaines espèces (*Cepphus*, *Alca*) comme sociales. J'ai groupé ici les observations recueillies sous le titre de «jeux sur l'eau» (*water-games*); ce terme n'est pas entièrement satisfaisant: il ne s'agit évidemment pas de «jeux», et les manifestations qui se produisent à ce moment sont surtout sexuelles et sociales.

Les «jeux sur l'eau»—Il semble que la formation des couples et la réunion des partenaires accouplés au cours des années précédentes se fassent pendant ces manifestations. Je n'ai hélas pas de données sur la formation de ces couples, car les oiseaux observés n'étaient marqués en aucune façon.

Mes notes montrent que ces groupes se rapprochent de plus en plus du secteur de la côte auquel ils appartiennent, de telle sorte qu'au moins une quinzaine de jours avant la ponte, les bandes d'Alcidés observées à telle extrémité de l'île ou dans tel secteur côtier appartiennent presque sûrement aux colonies de ce secteur immédiat.

Les groupes sont souvent mixtes, c'est-à-dire composés d'*Alca torda*, de *Fratercula arctica* et d'*Uria aalge*. *Cepphus grylle* s'associe rarement à ces trois espèces, car ses «jeux sur l'eau» prennent place dans un rayon plus voisin de la berge, rarement à plus de 75 mètres de celle-ci, alors que les trois autres espèces s'observent rarement en bandes en deçà de cette distance, à cette époque de l'année.

La densité des groupes mixtes est assez variable; aux îles Sainte-Marie, les plus considérables atteignaient 300 individus. Les bandes de Godes, soit isolées, soit associées, ont une densité se situant entre 15 et 75 oiseaux, ce qui correspond d'assez près à la densité observée dans les colonies de cette espèce.

Il faut cependant noter que même dans ces groupes mixtes, on observe le plus souvent une ségrégation prononcée: les Macareux se tiennent ordinairement à la périphérie et sont chassés du centre; de plus, Godes et Marmettes y constituent des noyaux homogènes (*voir* Paludan, 1947, qui décrit un phénomène analogue à Graesholm).

Les principales caractéristiques et activités observées dans les groupes d'*Alca torda* sont les suivantes: une coordination manifeste, toutes les têtes étant ordinairement tournées dans le même sens; si la troupe se disloque pour une raison ou pour une autre, alors apparaissent des séries de paires (cela est rapporté par plusieurs auteurs: pour ne citer que Fisher et Lockley, 1954); tôt dans la saison—la date la plus hâtive de mes observations étant le 19 mai 1963—j'ai réussi à suivre certains individus, de toute évidence non accouplés, engageant ou essayant

d'engager des «salutations» avec plusieurs oiseaux successivement (mâle avec plusieurs femelles?). Paludan (1947: 30) note que les plongées de groupe sont fréquentes et que les oiseaux, à leur émergence, sont très excités. Aux îles Sainte-Marie, de telles plongées étaient rares, de même qu'une autre manifestation décrite par Conder (1950), la «*line-abreast-formation*». Au cours des «jeux sur l'eau», les caresses mutuelles et les «salutations», accompagnées de grognements audibles quand les oiseaux sont à portée convenable, sont observées continuellement. Darling (1938) observe une forme de position extatique chez les Godes en bande, tandis que Conder (1950) mentionne également des plongées collectives suivies d'un comportement extatique, ce que je n'ai malheureusement pas observé.

On a souvent noté le comportement suivant: un oiseau visiblement accouplé s'envole sur une courte distance—cinq ou six mètres—et se laisse tomber à l'eau; aussitôt posé, il se retourne vers la bande laissée derrière; soit qu'il attende alors, soit qu'il rejoigne immédiatement son partenaire laissé au sein de cette bande. Au moment de la rencontre, on exécute les «salutations». A l'occasion, les deux oiseaux font le vol simultanément; cette fois, les Godes se rejoignent à quelque distance de la bande, font les «salutations», puis nagent vers le groupe. Au cours de ce vol l'oiseau a la tête et la queue fortement abaissées et, d'après Paige (1948), la position adoptée est très stéréotypée. Seules des prises de vues cinématographiques pourraient nous révéler s'il existe ou non une différence entre la position adoptée pendant cette manifestation et la position habituelle au moment où l'oiseau quitte la surface de l'eau.

Ces «jeux sur l'eau» prennent parfois des formes spéciales:

> 1er juin 1963, 09.20 heures. Un groupe de 15 Godes s'approche du rivage. Un couple s'adonne à un excitant jeu de «plongée du bec» (*bill-dipping*), un des partenaires semblant entraîner l'autre; cet individu recueille un morceau de varech, l'agite violemment, le laisse et le reprend sous l'eau. L'autre partenaire l'imite, mais le bec vide. Les deux oiseaux se caressent un moment, pivotent, puis recommencent.

Il s'agit sans doute d'un mouvement symbolique de construction du nid qu'il est intéressant de rencontrer au cours de la pariade d'une espèce chez laquelle on a toujours nié l'existence d'un tel instinct.

Les querelles sont fréquentes au sein de ces groupes, surtout au début de la saison. L'oiseau assailli se dérobe souvent à la «ruée» en plongeant; l'assaillant peut parfois le suivre sous l'eau.

Les «jeux sur l'eau» durent jusqu'à la fin de la saison de reproduction, mais après la ponte, seuls les oiseaux inoccupés s'y livrent, puisque les reproducteurs ne quittent jamais l'œuf ou le poussin pour se joindre à ces ébats. C'est dans un groupe d'oiseaux inoccupés (qui n'inclut pas ici les partenaires des couveurs) que j'ai observé en fin de saison un comportement assez curieux:

> 7 août 1963, 14.40 heures. Cinq Godes plongent tout près de la rive. Plongées de surface sur un ou deux mètres de distance. Un oiseau plonge ainsi, sort partiellement la tête et le corps, plonge à nouveau, émerge partiellement pendant une fraction de seconde, plonge . . . L'oiseau répète le mouvement dix ou quinze fois de suite; il tourne, passe sous ses congénères, émerge près de l'un d'eux . . .

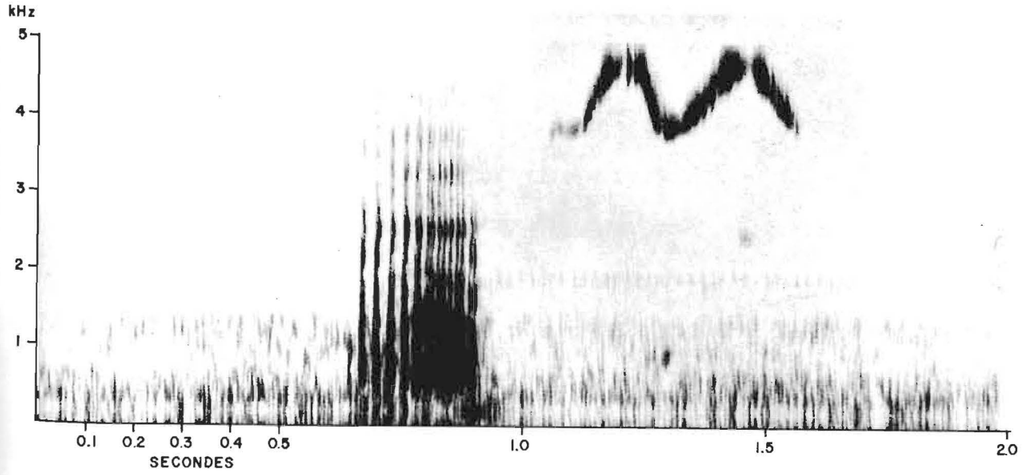


Figure 19 «Appel» de l'adulte (M-31B) et pépiement du jeune (M-31), 5 août 1963, 17 h 30.

La description d'un comportement semblable (?) a déjà été publiée (Gordon, 1951); il m'est impossible de donner une explication quant à son rôle ou à sa nature.

Les signaux sonores

Les signaux sonores sont liés de près aux comportements décrits dans les paragraphes précédents; néanmoins, je les traite isolément pour en faciliter l'analyse.

Près de 200 spécimens de cris émis par le Gode ont été recueillis. Certains exemples manquent cependant à la collection; entre autres, le cri émis par la femelle pendant la copulation. Les signaux sonores furent d'abord enregistrés à l'aide d'un magnétophone *Uher* 4000, puis analysés à l'aide d'un spectrographe de sons (*Missilyser; Audio and Subaudio Spectrograph*).

Les principales caractéristiques de la voix du Gode sont les suivantes: il s'agit d'une série de pulsations sonores (et non d'un son mélodique) à large variation de fréquence. La gamme de fréquences utilisées s'étend de 650 à 1,500 vibrations à la seconde. Les fréquences extrêmes utilisées et enregistrées étant d'environ 500 et 1,700 vibrations à la seconde. La fréquence principale se situe autour de 1,200 vibrations à la seconde. Enfin, des harmoniques se superposent à ces fréquences; il y en a ordinairement une dans le voisinage de 2,400 vibrations à la seconde et, parfois, une autre vers 3,500–4,000 vibrations à la seconde (fig. 19).

Le nombre de pulsations sonores à la seconde varie de 31 à 146 pour les enregistrements effectués. Cela explique d'ailleurs la qualité nettement vibratoire de la voix d'*Alca torda*.

Le cri du poussin a également été analysé par les mêmes moyens. Le pépiement d'un petit réclamant nourriture ou couvaison est un cri plaintif avec dépression centrale et d'une durée d'environ 0.5 seconde (fig. 19 et 20). Il se situe entre 3,900 et 4,800 vibrations à la seconde. Le cri de détresse émis par le poussin (quand, par exemple, il est manipulé par l'observateur) ne diffère pas sensiblement du pépiement; la fréquence en est légèrement inférieure, mais, surtout, la durée et l'intensité de ce cri sont considérablement augmentées (durée: 0.9 seconde).

Chez *Uria* sp., le poussin utilise au départ un pépiement différent du pépiement habituel: c'est le *leap-call* (Tschanz, 1959; Tuck, 1961; etc.) ou *water-call* (Greenwood, 1964). Le jeune *Alca torda* ne possède pas de cri semblable car l'analyse des pépiements qu'il émet à ce moment (fig. 20) montre qu'ils ne diffèrent en rien de ceux qu'il lance pendant la période d'élevage (comparer les fig. 19 et 20). Peut-être l'analyse du *leap-call* émis par la jeune Marmette montrerait-elle que rien ne distingue ce cri du pépiement habituel? Je n'en serais pas surpris.

L'analyse que je peux faire des signaux sonores récoltés reste cependant limitée puisque, dans presque tous les cas, j'ignorais le sexe de l'individu produisant le signal; aussi est-il impossible de montrer l'existence de variations reliées au sexe. Quant aux variations individuelles, elles ne sont guère sensibles à l'oreille, mais l'analyse sonore

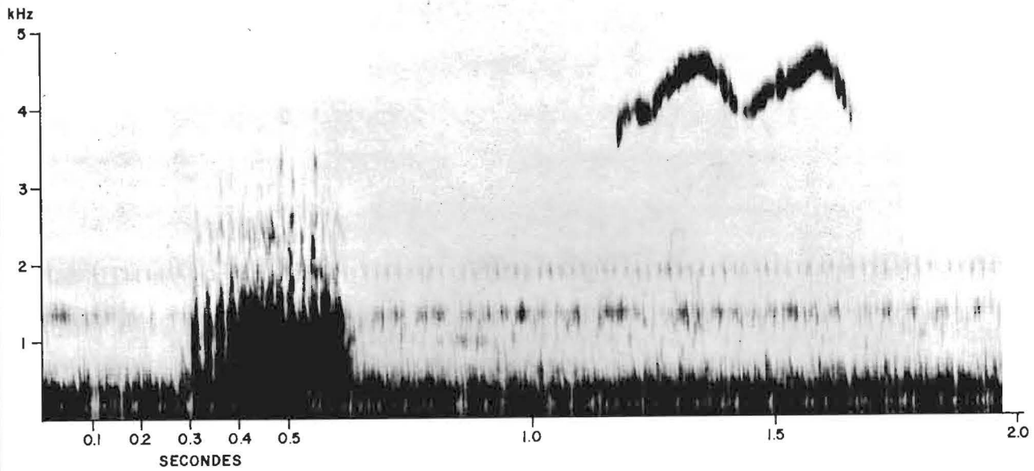


Figure 20 «Appel» de l'adulte (M-31B) et pépiement du jeune au départ de la colonie, 7 août 1963, 19 h 58.

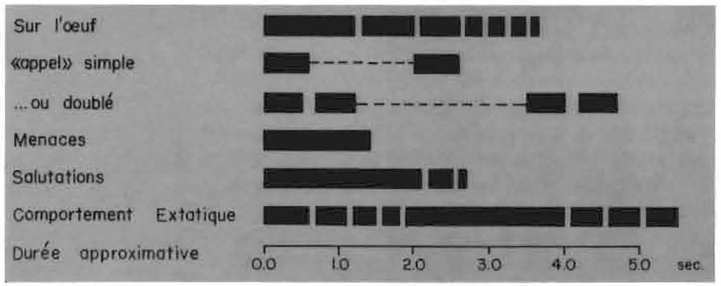
indique que le nombre de pulsations par seconde peut varier d'un oiseau à l'autre, ce qui n'a pu être prouvé statistiquement.

D'un signal à l'autre, la qualité vibratoire ou la sonorité varie clairement et ces différences sont perceptibles à l'oreille. Il semble cependant que l'ouverture plus ou moins grande du bec explique en partie ces variations sonores. Certaines d'entre elles sont néanmoins apparentes sur les sonographes. Par exemple, le grognement émis pendant les «salutations» est constitué, au début, de pulsations sonores rapides, dont le rythme diminue vers la fin (fig. 19). Un tel ralentissement des pulsations est décelable également au cours de la dernière phase du signal émis pendant le comportement extatique.

Le critère le plus sûr et le plus constant qui permette de distinguer les signaux sonores entre eux est leur distribution dans le temps; cette différence de phase est schématisée dans le diagramme ci-contre.

Paludan (1960: 212) reconnaît trois types de signaux sonores qui, d'après lui, varient en tonalité et en rythme: 1. le «knorrrr» utilisé pendant les «salutations», la copulation (par le mâle), l'installation sur l'œuf, pendant le «chant» (comportement extatique); 2. un «narrrrv» ou «mrrrrv» utilisé par les oiseaux solitaires, ce que je désigne ici par «l'appel» et, finalement, 3. le cri de copulation de la femelle.

Je ne crois pas que de telles distinctions soient judicieuses et je préfère grouper tous les signaux sonores d'*Alca torda* dans une même catégorie. La



variation entre les signaux tient surtout à des différences de distribution dans le temps et non à des différences de fréquence ou de tonalité.

Voici une liste des situations au cours desquelles le grognement est utilisé:

1. Pendant la copulation: la femelle, chaque fois qu'elle relève la tête émet un grognement simple auquel le mâle peut ne pas répondre.
2. Pendant les «salutations»: grognement qui s'étend parfois dans la phase suivante des caresses mutuelles. (Fig. 21.)
3. Au moment où le couveur s'installe sur l'œuf: grognement qui semble disparaître après l'éclosion.
4. Le grognement est utilisé pendant la «ruée» ou parfois (?) pendant le «bec entrouvert» (défensif).
5. Grognement dirigé vers le poussin pendant la période d'élevage et à son départ, pour l'inciter à quitter le nid.
6. Pendant «l'alerte»: un appel simple donné une fois, ou répété selon un rythme plus ou moins régulier. Un signal semblable est émis par un oiseau

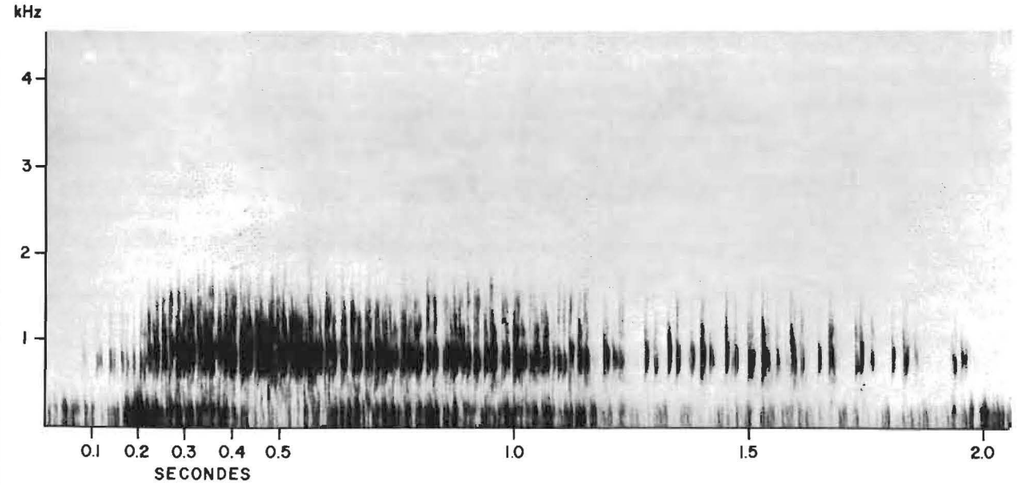


Figure 21 Les «salutations». Les signaux sonores des deux partenaires du couple M-31 sont superposés sur ce tracé, 5 août 1963, 17 h.

«terrifié». C'est le seul signal sonore que j'aie entendu chez un oiseau en plein vol.

7. Pendant le comportement extatique: grognement complexe, dont la séquence est la suivante (il peut suivre une série plus ou moins longue d'«appels»:

a) introduction: de deux à quatre grognements brefs de plus en plus rapprochés (tête vers l'avant);
b) long grognement continu pendant que la tête est relevée verticalement. Cette phase est la plus longue et peut durer de 2 à 3 secondes;
c) finale: quatre ou cinq grognements faiblement espacés; le signal «se désagrège»; la tête est sous la poitrine.

La durée moyenne de 12 de ces signaux sonores était de 5.3 secondes.

J'ai comparé les enregistrements obtenus chez le Gode à d'autres obtenus chez le Macareux et la Marmette. Chez le Macareux, il s'agit d'un grognement simple et sourd, bi-syllabique (Lockley, 1962: 61). Par contre, la caractéristique la plus frappante du cri chez la Marmette est la présence d'harmoniques fortes et multiples.

D'après mon expérience et d'après les descriptions publiées, je considère qu'*Alca torda* occupe une position intermédiaire entre *Uria aalge* et *Fratercula arctica* quant à la richesse des moyens d'intercommunication auditifs. Le son que le Gode émet est très simple, comme chez le Macareux arctique, mais les signaux sonores sont utilisés dans une plus grande variété de situations que chez ce dernier. Par contre, la Marmette commune possède des signaux sonores beaucoup plus variés en fréquence et en rythme, et la présence de certains signaux absents chez le Gode (signal d'alarme, cri du parent revenant avec une proie, etc.) semble indiquer que ses moyens de communication sont supérieurs à ceux du Gode.

Chapitre IV

Biologie de la reproduction

Phase pré-reproductrice

Retour des oiseaux aux colonies—Drent (1961) donne une définition précise de cette phase; c'est la période écoulée entre le retour du premier couple de reproducteurs aux colonies et la ponte d'un œuf par ce couple. Richdale (1951) la décrit comme étant la période entre le moment où les oiseaux commencent à rester sur la terre ferme et la ponte du dernier œuf. J'utiliserai ici une définition plus générale et plus utile: la phase pré-reproductrice est la période écoulée entre l'arrivée massive des oiseaux aux environs des colonies et la ponte du premier œuf.

Il sera souvent important de connaître avec précision les modalités de ce retour chez plusieurs espèces pour comprendre telle ou telle phase de la vie en colonies. Toutefois l'absence presque totale de telles données concernant nos populations d'oiseaux de mer illustre bien le peu d'intérêt que ce groupe suscite chez les ornithologues d'Amérique. Il faut cependant reconnaître que la plupart des côtes habitées par ces oiseaux sont difficiles d'accès, surtout au printemps; c'est d'ailleurs ce facteur qui m'a empêché d'obtenir ce genre d'informations, et les renseignements obtenus au cours d'une enquête menée auprès des gardiens de phare à travers le golfe Saint-Laurent sont trop peu nombreux pour être d'une grande utilité. Ainsi, d'après cette enquête, le Gode a été aperçu en abondance (1re apparition et arrivée massive coïncident d'après ces rapports) le 15 avril dans la baie de Bradore, le 15 avril aux îles Carousel et le 20 avril à Mingan (1963).

Bent (1919) dit tout simplement: «. . . *arrive on breeding grounds, Gulf of St. Lawrence about April 15*». Job (1902) donne les dates suivantes pour l'arrivée d'*Alca torda* au Rocher-aux-Oiseaux, îles de la Madeleine, pour le printemps de l'année 1900: premier oiseau aperçu, le 11 avril; oiseaux en abondance, le 18 avril.

Pour la colonie, si accessible soit-elle, des îles Pèlerins, comté de Kamouraska (Québec), je ne connais aucune observation publiée qui fasse état de la date d'arrivée du Gode à cet endroit, ni d'observateur qui puisse fournir des renseignements importants à ce sujet.

Malgré tout, les maigres données citées plus haut sont assez cohérentes et il semble que les Godes réintègrent la plupart des colonies du golfe Saint-Laurent vers la mi-avril, ce qui correspond avec la fragmentation de la banquise, tout au moins dans la partie nord-est du golfe. Quant aux colonies des îles Bird (N.-É.), de Grand-Manan (N.-B.) et de Matinicus Rock (Maine) le retour des oiseaux y est probablement plus hâtif. Au Groenland, le retour du Gode ne se produit que dans la dernière quinzaine d'avril (Salomonsen, 1951). Il n'existe aucune donnée sur cet événement pour les colonies du Labrador. Cependant, le cycle reproducteur du Gode est retardé d'une quinzaine de jours sur ces côtes, si on le compare à celui des colonies du golfe Saint-Laurent. En effet, Tuck (*in litt.*) et Austin (1932) y baguent des jeunes Godes au nid jusqu'à la fin d'août, alors qu'aux îles Sainte-Marie, les petits sont à la mer à cette date; sans doute l'arrivée aux colonies est-elle retardée de façon équivalente et ne se fait-elle qu'au début, et même au milieu, de mai.

J'ai rassemblé dans le tableau 3 les données dont on dispose sur les dates d'arrivée de la Marmette commune et du Gode dans diverses colonies de l'Atlantique-Nord. Ce tableau révèle un fait assez frappant: la Marmette commune précède régulièrement le Gode sur les terrains de reproduction. Ce décalage est particulièrement marqué sur la côte Mourmane et n'est certes pas étranger au problème de la compétition pour les sites de nidification entre les deux espèces; la Marmette commune possède ainsi un avantage certain.

Les observations de Job (1902) montrent l'existence d'un décalage analogue entre l'arrivée de ces deux espèces au Rocher-aux-Oiseaux. Il serait imprudent de généraliser à partir d'observations recueillies au cours d'une seule saison puisque rien ne prouve que la situation soit la même ailleurs dans le golfe Saint-Laurent. A mon avis, la fragmentation des glaces au printemps dans ce bassin est un facteur puissant, qui peut retarder de façon uniforme l'arrivée de toutes les espèces d'oiseaux de mer; il se peut fort bien que Godes et Marmettes réintègrent simultanément leurs principales colonies de la Côte-Nord, par exemple; cependant, malgré la simultanéité du retour, la Marmette commune

Tableau 3 Durée de la phase pré-reproductrice chez *Alca torda* et *Uria aalge*[1]

Localité	Premiers arrivants	Arrivée massive	Durée approximative de la phase pré-reproductrice	Source
Uria aalge:				
Partie ouest de la côte Mourmane	10–20 mars	20–30 mars	80 jours	Belopol'skii, 1961
Cap St. Mary's (T.-N.)	20 mars	21 mars	50–60	Tuck, 1961
Île Lundy, Angleterre	23 décembre (1939)	?	100–140	Perry, 1940
Rocher-aux-Oiseaux, îles de la Madeleine	25 mars (1900)	3 avril (1900)	40–50	Job, 1902
Îles Sainte-Marie	10–18–21 avril (1934, 1935, 1938)	*id.*(?)	40–50	Johnson, 1940
Royaume-Uni[2]	21 janvier	11 février	90–100	Fisher, 1954a
Alca torda:				
Partie ouest de la côte Mourmane	20–30 avril	20–30 avril	30	Belopol'skii, 1961
Rocher-aux-Oiseaux, îles de la Madeleine	11 avril (1900)	18 avril (1900)	35–40	Job, 1902
Royaume-Uni[2]	31 janvier	28 février	50–80	Fisher, 1954a
Île Lundy, Angleterre	23 février (1940)	29 mars (1939)	80–90	Perry, 1940
Groenland	15–30 avril	15–30 avril	45–60	Salomonsen, 1951
Îles Sainte-Marie	15 avril	15 avril	40–50	Observations personnelles 1962 et 1963

[1]Le lecteur comprendra que la durée de la phase pré-reproductrice, telle qu'elle est donnée ici, reste approximative. Le plus souvent, les sources consultées ne fournissent que des renseignements imprécis et j'ai dû, en plusieurs cas, donner des approximations qui ne seront pas toujours de grande valeur.
[2]Les données de Fisher représentent les dates extrêmes enregistrées pour le Royaume-Uni et n'ont, de ce fait, qu'une valeur limitée.

possède un avantage certain sur le Gode en s'installant sur les sites de nidification et en pondant de cinq à dix jours avant lui (observations personnelles de 1962 et 1963; Job (1902) signale aussi que le premier œuf de la Marmette commune apparaît le 15 mai tandis que le premier œuf du Gode, le 24 mai).

Dans la colonie de Graesholm, Danemark, Salomonsen (1943) remarque ce décalage entre l'arrivée des deux espèces. Le Gode peut de plus être retardé de 12 à 20 jours dans sa reproduction au cours des années particulièrement froides, tandis que la Marmette commune ne subit qu'un retard de 3 à 4 jours; l'auteur y voit l'expression d'une différence dans le degré de résistance au froid entre les deux espèces.

Le Gode passe l'hiver en petites bandes (Kozlova, 1961) dans la zone du plateau continental. Quelle est l'importance de ces «bandes»? S'agit-il des groupes sociaux formés pendant l'été qui persistent pendant le reste de l'année? A quel moment les Godes commencent-ils à s'orienter vers les lieux de reproduction? Quelles sont les modalités du regroupement des oiseaux appartenant aux mêmes colonies? Une observation isolée de McKittrick (1929) indique que, dès février, le Gode des côtes américaines peut former des groupes considérables; McKittrick signale, en effet, avoir croisé au large de la côte orientale de Terre-Neuve, en moins de 30 minutes, plus de 3,000 Godes se déplaçant par groupes de 30 à 60 individus.

Quelle portion de la population est la première à réintégrer les colonies au printemps? Coulson et White (1958) montrent que chez la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) les reproducteurs sont de retour avant les oiseaux inoccupés et les reproducteurs expérimentés avant les jeunes reproducteurs. Il semble logique d'accepter un schéma analogue pour décrire le retour du Gode à ses colonies traditionnelles jusqu'à ce qu'on l'établisse définitivement.

Activités au cours de la phase pré-reproductrice—Le retour des Alcidés sur les sites de nidification est un phénomène complexe; c'est une lente réadaptation au début de laquelle les oiseaux alternent entre la haute mer et le voisinage des colonies selon un rythme que les conditions atmosphériques influencent fortement. En mars, le Gode apparaît en abondance autour de l'île Lundy, pour des périodes de deux ou trois jours, coïncidant avec le beau temps; ces périodes sont séparées par des intervalles de un ou de deux jours pendant lesquels les Godes sont à peu près absents (Perry, 1940: 145).

Wynne-Edwards (1962: 205) démontre l'importance de ces visites précoces pour les jeunes Alcidés, qui ont ainsi l'occasion de prendre possession d'une corniche, d'un nid, ou même d'entreprendre très tôt le creusage d'un terrier, augmentant ainsi leurs chances de se reproduire pendant la saison suivante.

La sélection des partenaires, la réunion des couples reproducteurs des années précédentes et la préparation, par ces couples, des nids occupés au cours des saisons antérieures, voilà autant d'activités qui prennent place au cours de la phase pré-reproductrice. Paludan (1947: 41) observe, au cours de cette période, que les Godes entreprennent la préparation du nid et y disposent des brindilles, des débris végétaux, etc. Chez *Cepphus columba*, Drent (1961) décrit le nettoyage des fissures servant de nid au cours de la phase pré-reproductrice.

La copulation est fréquente à cette époque. A Graesholm, Paludan (1947: 39) observe les premières copulations chez *Alca torda* peu de temps après que les oiseaux ont pris pied dans l'île et de deux à trois semaines avant la ponte du premier œuf. Il observe également deux sommets quotidiens de copulation, un premier entre 8 et 10 h et un second entre 16 et 18 h. Perry (1940) observe des copulations répétées le 29 mars, soit plus de 50 jours avant la ponte du premier œuf, ce qui semble une période exagérément longue. En effet, chez *Cepphus columba*, Drent (1961) montre que les premières copulations sont observées environ 25 jours avant la ponte et que le taux atteint un maximum environ 12 jours avant celle-ci. Aussi, il se peut que Perry ait raté la ponte des premiers œufs à Lundy; or cela expliquerait le chiffre un peu excessif de 50 jours, quand on compare cette situation à celle qui existe chez la même espèce au Danemark et au moins chez une autre espèce de la même famille. Malheureusement, je n'ai aucune observation sur ce comportement par suite de mon arrivée tardive aux îles Sainte-Marie.

Le 18 mai 1963, soit 12 jours avant la ponte du premier œuf, plus de la moitié des sites de nidification étaient encombrés par la neige et la glace à en juger par l'absence d'excréments dans leur voisinage; on peut en déduire que les visites des Godes aux sites de nidification n'ont pas encore commencé, ou qu'ils sont de faible durée. Cependant, le 21 mai, 90 p. 100 des nids en usage en 1962 étaient libérés de glace et la présence d'excréments constitue une preuve de la présence des oiseaux (je n'avais pas encore commencé mes séances d'observation dans les écrans à cette date). Ainsi, en 1963, les oiseaux n'ont disposé que de dix à quinze jours environ pour s'établir sur leur nid. Cette période est extrêmement courte si on la compare à celle dont disposent les Godes de l'île Lundy par exemple (*voir* le tableau III). Je doute même que dans les années les plus favorables, cette période puisse dépasser trois semaines aux îles Sainte-Marie. Les clubs étaient cependant utilisés à mon arrivée, le 18 mai, mais d'après les résidants de l'île, les oiseaux venaient à peine de prendre contact avec la terre ferme.

Fidélité à la colonie et division du territoire—La fidélité du Gode à sa colonie d'origine est bien marquée par la reprise, aux îles Sainte-Marie, de 32 oiseaux qui y avaient été bagués au cours des étés précédents. Aucun cas d'émigration vers un nouveau territoire de reproduction n'est connu chez cette espèce. Cet attachement à la colonie d'origine est d'ailleurs bien connu chez *Alca torda* (Kartaschew, 1960; Thomson, 1953) et chez les Alcidés en général (pour *Fratercula arctica*, *voir* Thomson, *loc.cit.;* pour *Cepphus grylle*, *voir* Storer, 1952).

Chez *Cepphus columba*, Drent (1961) décèle même chez des couples observés pendant deux années consécutives, un attachement prononcé non seulement pour le nid, mais aussi pour le même secteur de rivage servant de lieu de rencontre et de copulation pour les couples en question; ultérieurement, pendant la couvaison, le partenaire inoccupé se pose régulièrement dans ce «club privé».

Chez *Alca torda*, la situation ressemble davantage à ce qu'on observe chez *Uria aalge* et chez *Larus argentatus;* d'une année à l'autre, le même territoire, propice aux activités reproductrices, est occupé et divisé de la même façon, en club, en zone d'atterrissage et en zone commune d'activités (cette dernière est adjacente à la zone d'incubation; dans le cas où un seul couple occupe une fissure étroite, elle consiste ordinairement en une région bien délimitée à l'issue de cette fissure; dans le cas où plusieurs couples nichent à proximité l'un de l'autre dans une longue fissure, cette zone d'atterrissage peut s'étendre sur plusieurs mètres carrés). Les oiseaux sont rarement observés en dehors des zones décrites; ces zones ont été choisies à cause de leur position et de leur structure qui en font, d'une année à l'autre, des espaces plus convenables à ces activités. Ces zones sont partagées souvent par plusieurs couples (parfois 20 ou 30) et ce, sans aucune animosité apparente, par tous les Godes attachés au même site de nidification. Un Gode revenant à son nid atterrit sans distinction ni préférence dans la zone circonscrite par l'usage; les clubs sont partagés de la même façon.

Dans la zone de couvaison (i.e., la zone relativement étroite dans laquelle un ou plusieurs couples de Godes déposent et couvent leur œuf), la situation est légèrement différente. Le plus souvent, cette zone est limitée à un abri de petites dimensions ne pouvant recevoir plus d'un oiseau. Quand plusieurs couples déposent leur œuf de façon contiguë dans une fissure convenable, on observe une nette intolérance de la part des couveurs vis-à-vis des intrus et de la part des couveurs entre eux. La distance minimale en deçà de laquelle un intrus provoque une réaction («bec entrouvert», «ruée») chez un couveur, est difficile à établir, mais je l'évalue entre 20 et 30 centimètres. C'est ce qu'illustre assez clairement l'exemple suivant:

> 23 juin 1963, 10.45 heures. (Le couple M-14 a un œuf depuis ce matin; incubation très irrégulière, entrecoupée de caresses mutuelles et de trois copulations, ce qui m'a permis de déterminer temporairement le sexe de chacun des oiseaux). Le couple M-14 est à la «marge»; un oiseau non identifié se pose et descend dans la zone de couvaison où il se déplace; il s'approche de l'œuf M-14. La femelle M-14 suit de loin (la distance entre les deux oiseaux est d'environ 1.5 mètre), approche de l'intrus, et soudainement, se «rue» sur lui et le chasse.

Cet exemple montre en outre que la notion de «territoire», quand il s'agit de zone de couvaison, est différente de la notion de «frontière individuelle». Il s'agit vraisemblablement, dans le cas qui nous intéresse, de la défense d'une entité physique bien délimitée.

J'ai plusieurs fois observé une réaction de cette nature. De plus, il semble que les oiseaux couvant sur des nids adjacents, ne fassent pas la différence entre un intrus et un voisin. Par exemple, un Gode qui vient d'être relevé de la couvaison sera menacé («bec entrouvert») s'il emprunte, pour sortir de la zone de couvaison, une voie qui passe trop près d'un nid adjacent. Cette forme d'interaction sociale est importante et permet de mieux comprendre les habitudes de nidification de cette espèce. Par contre, chez *Uria* sp., même si l'emplacement réduit où l'œuf est placé est défendu (Tschanz, 1959), la proximité entre les couveurs est devenue un élément nécessaire dans la reproduction; chaque oiseau devient familier avec ses voisins et les accueille même cérémonieusement à leur retour (Pennycuick, 1956, chez *Uria lomvia*).

Sans doute, le mécanisme décrit plus haut pour *Alca torda* fonctionne-t-il durant la phase pré-reproductrice (à la fin de celle-ci surtout); cette «intolérance territoriale» dans la zone d'incubation permet alors au couple d'affirmer son attachement à un nid particulier.

Il serait intéressant de savoir jusqu'à quel degré cette réaction détermine l'espacement des nids chez le Gode. Chez la Marmette, comme je viens de le mentionner, cette réaction a été supprimée ou, en tout cas, fortement réduite, condition indispensable à la formation de groupes de nidificateurs denses et compacts. Il est bon de noter que l'une et l'autre formules sont des adaptations tendant à la même fin: la protection contre les prédateurs.

Cette intolérance semble diminuer chez le Gode après l'éclosion de l'œuf; je ne puis affirmer cependant qu'elle disparaît entièrement.

L'œuf

Avant d'entreprendre l'étude de cette première phase du cycle reproducteur proprement dit, il sera utile de jeter un coup d'œil sur la façon dont le territoire est réparti entre les diverses espèces d'oiseaux de mer des îles Sainte-Marie; ces notions permettront de comprendre comment le Gode s'intègre harmonieusement dans ce complexe animal et c'est pourquoi ce sous-chapitre commence par une description aussi complète que possible des sites de nidification en usage et par une analyse de leur répartition entre les divers Alcidés. Ensuite, j'aborderai le sujet de la reproduction chez le Gode.

Répartition des espèces dans l'habitat

1. *Méthodes*—D'après leur structure, on peut diviser les divers sites de nidification utilisés par les quatre espèces d'Alcidés occupant les îles Sainte-Marie et la côte avoisinante. Afin d'éviter autant que possible la subjectivité qui affaiblit souvent de semblables classifications, la technique suivante fut adoptée. Avec l'aide de M. Robert Sabourin, géologue à l'Université Laval, j'ai établi un catalogue des diverses structures géologiques de l'endroit. Au cours de la saison de reproduction (juin et juillet 1963), j'ai établi, par des comptages répétés, la population d'oiseaux présente dans un vaste échantillonnage de colonies localisées en ces structures, ou sites. Je notais avec précision l'espace occupé par les oiseaux et, à la fin d'août, après le départ de ceux-ci, tous les sites furent visités à nouveau pour être identifiés de façon aussi précise que possible et rattachés à l'un des principaux types établis. L'espace qu'occupaient les oiseaux était ensuite mesuré.

Huit types différents de sites de nidification furent ainsi établis. Il va de soi que cette classification a été faite avec l'intention de décrire la situation écologique dans le refuge des îles Sainte-Marie d'abord, mais elle décrit aussi les conditions qui existent sur la Côte-Nord entre l'île à la Brume et Saint-Augustin.

A cause de la nature du roc, ces sites ont une remarquable stabilité; l'érosion joue faiblement et les bouleversements dus au gel, à la glace, etc., ont une importance mineure.

Toute classification a ses faiblesses et il est douteux que celle-ci ne puisse être améliorée. J'ai dû éliminer des éléments importants comme l'élévation au-dessus du niveau de la mer, la proximité de l'eau, l'orientation, etc.

2. *Classification des sites de nidification*—Chacun des huit types est décrit ci-dessous d'après le schéma suivant: structure géologique, dimensions, densité des oiseaux qu'on y trouve. Des exemples sont cités et je donne la référence à des illustrations pour chacun des types décrits.

Type I

Plateau insulaire: dans ce cas, la structure gneissique est à peu près horizontale. Il s'agit ordinairement d'îlots exposés et bas, dont la surface est libre de débris et relativement uniforme. Il est superflu de donner les dimensions de ces sites qui s'étendent parfois jusqu'à couvrir entièrement une île ou un îlot. Ce type, absent de l'archipel Sainte-Marie, est présent aux îles Boat (île aux Goélands) et surtout à la baie des Loups ou à l'île du Large qui en sont de magnifiques exemples (Johnson, 1941, en donne en planche 6 une belle illustration). Ce type est favorable à l'établissement des groupes de Marmettes communes très denses, allant jusqu'à 15 couples par mètre carré. Des colonies de Laridés (*Larus marinus, L. argentatus, L. delawarensis, Sterna hirundo, S. paradisaea*) occupent aussi des plateaux insulaires, mais la présence de sol et de végétation semble alors un facteur déterminant.

Type II

Corniche maritime large: ces corniches résultent du plucking glaciaire. Le roc se brisant aux diaclases sous l'effet des pressions exercées par le glacier, engendre la formation de corniches multiples qui donnent souvent à la falaise une structure «en escalier» (fig. 22). Ces corniches ont ordinairement plus de 0.5 mètre de largeur et peuvent atteindre de 4 à 5 mètres. On en trouve de beaux exemples

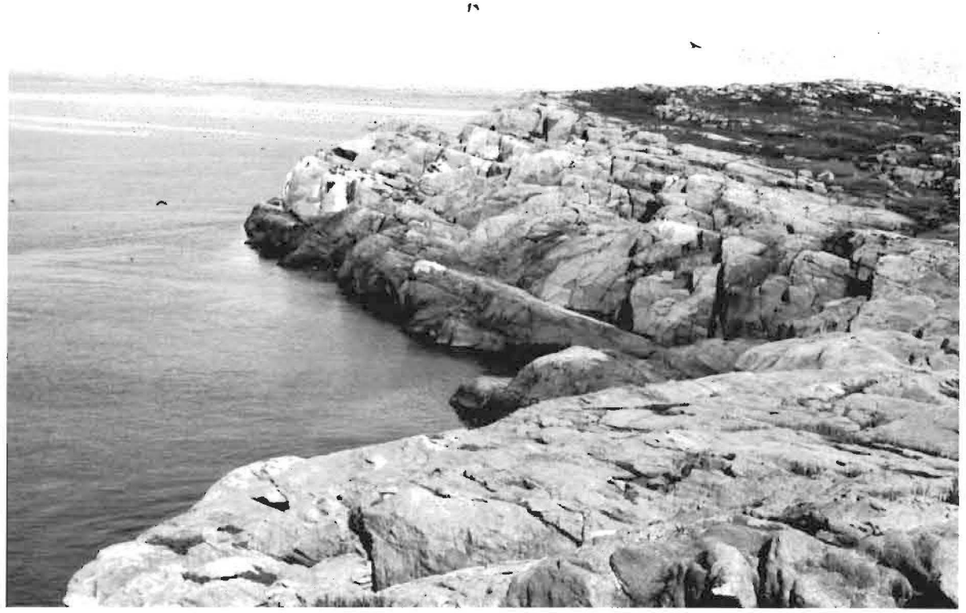


Figure 22 Falaise «en escalier», du côté sud-ouest de l'île Cliff.

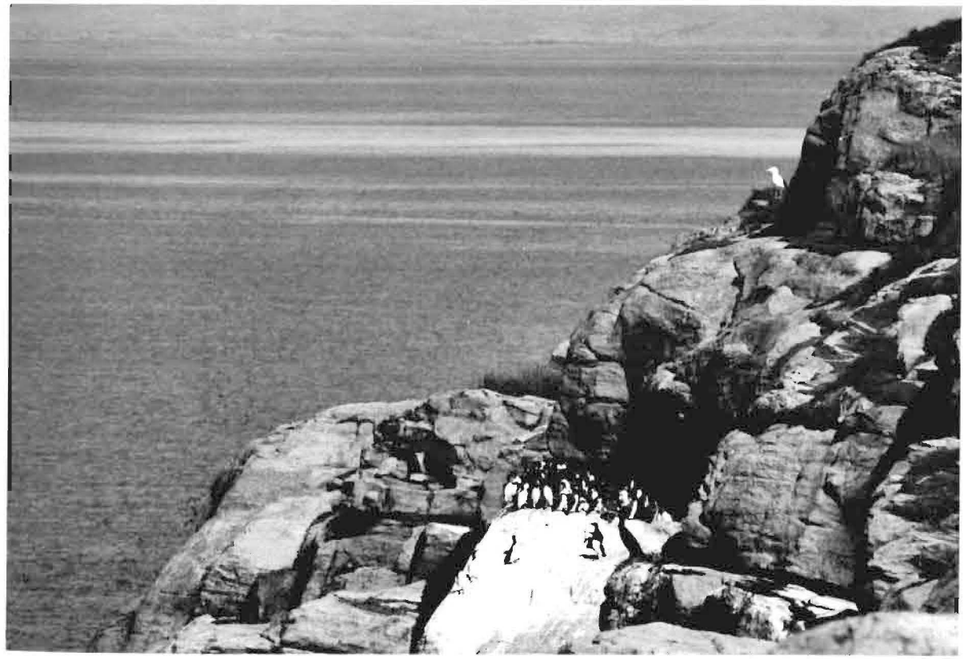


Figure 23 Corniche maritime «large» (type II), île Cliff.

dans l'île Cliff et dans l'île aux Outardes (archipel Boat) en particulier. Les Marmettes communes s'assemblent sur ces corniches en des densités allant jusqu'à 15 ou 16 couples par mètre carré (île Cliff) (fig. 23). Les Cormorans (*Phalacrocorax auritus*, *P. carbo*) y trouvent des sites convenables à la construction de leur énorme nid. Il n'est pas impossible d'ailleurs que ces espèces entrent en compétition en certains endroits (i.e. Cormorans et Marmettes).

Ces deux types (I et II) constituent théoriquement les zones, dont le potentiel productif est le plus élevé.

Type III

Corniche maritime étroite: dans ce cas, la structure résulte du plucking glaciaire, mais on peut aussi l'attribuer, dans bien des cas, à l'érosion différentielle d'inclusions de gneiss basiques (amphibolite?) qui coupent la paroi de la falaise selon un plan horizontal. Ces corniches ont ordinairement moins de 0.5 mètre de largeur; on en trouve une illustration à la figure 24. Les oiseaux occupant de pareils sites sont forcément répartis de façon linéaire. Je n'ai malheureusement pas de données quantitatives concernant la densité des oiseaux en de tels endroits. Ce type est le moins abondant de tous et il est occupé exclusivement par la Marmette commune.

Type IV

Fissures (*diaclases*) *profondes sans débris:* à cause de l'érosion différentielle de zones plus friables, dans certains cas, et de l'ouverture de diaclases par décompression ou par le gel, dans d'autres, des fissures apparaissent fréquemment au niveau des diaclases parallèles de la structure gneissique. Ces fissures, selon l'orientation de la structure gneissique, sont horizontales ou obliques, inclinaison atteignant en certains endroits plus de 45°. On trouve beaucoup de variation dans les dimensions de ces sites particulièrement abondants dans le secteur de la Côte-Nord délimité plus haut. La plupart ont entre 2 et 4 mètres de profondeur et leur hauteur est d'environ 0.5 mètre. Parfois, ces fissures atteignent les dimensions de véritables cavernes ayant plus de 10 mètres de profondeur et 2 mètres de hauteur (côte est de l'île Cliff).

Ce type, illustré aux figures 25 et 26, est utilisé de façon prédominante par *Uria aalge*. La densité la plus élevée observée dans ces sites est de 9.8 couples par mètre carré. Cependant, quand l'obliquité devient trop marquée, une limitation apparaît et les oiseaux qui tentent de couver leur œuf sur des planchers à pente trop raide, sont voués à des insuccès répétés. Il est évident que tout un

Figure 24 Corniche maritime «étroite» (type III), île Cliff.

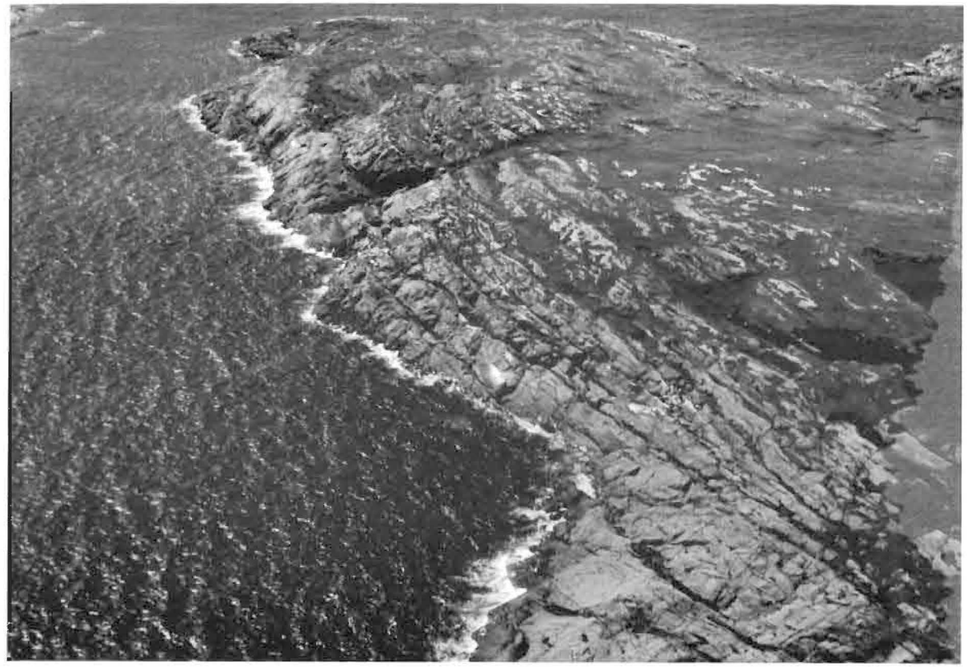


Figure 25 Vue aérienne de la côte sud de l'île de l'Est, îles Sainte-Marie. Les fissures profondes (type IV) coupent obliquement la surface tout le long de la falaise.

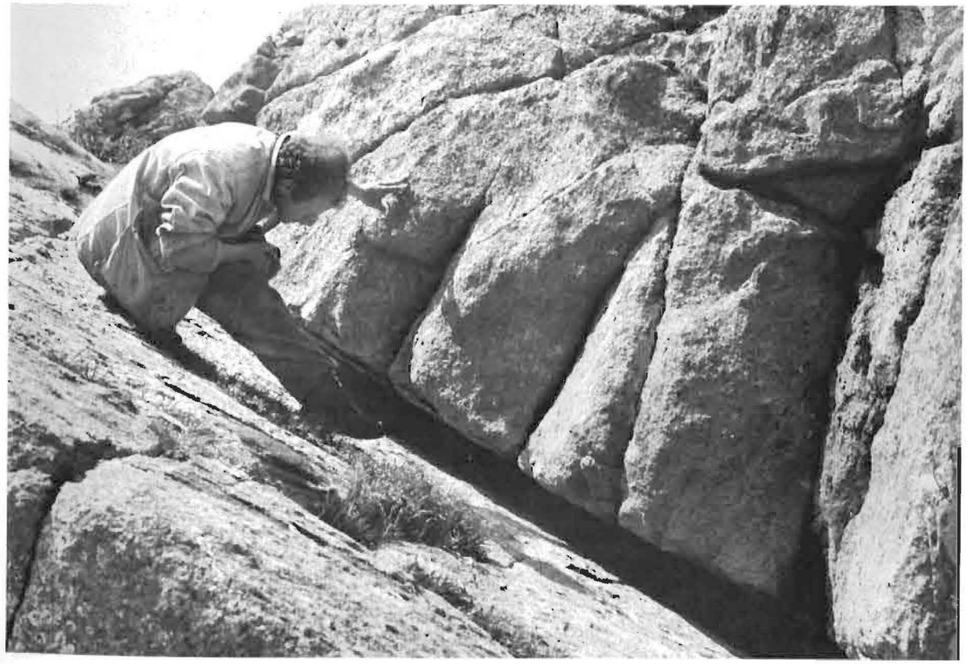


Figure 26 Fissure profonde sans débris (type IV). Vingt-trois couples de Marmettes communes nichaient dans cette fissure, île du Milieu.

ensemble de conditions (obliquité du plancher, drainage convenable, plafond suffisamment élevé, etc.) gouvernent l'abondance des oiseaux dans ces fissures.

Type V

Fissure profonde avec débris: cette fois des diaclases recoupent avec un angle, la structure gneissique; ces recoupes sont ordinairement verticales. Elles ont entre un et deux mètres de largeur et de deux à cinq mètres de profondeur. Elles sont remplies de débris grossiers de diamètre supérieur à 0.5 mètre; ces débris sont vraisemblablement des fragments de la roche mère brisée par le gel. Les Godes, qui trouvent là un habitat apparemment idéal, s'installent isolément dans les interstices des débris. La mesure de la densité des oiseaux dans un tel habitat pose un problème à cause de l'apparition d'une troisième dimension. Afin d'obtenir des données comparables à celles obtenues ailleurs, j'ai tout simplement ignoré cette dimension et mesuré l'abondance des oiseaux par unité de surface. Deux sites semblables occupés par *Uria aalge* abritaient 1.7 et 1.9 couples par mètre carré. Cinq autres sites occupés par *Alca torda* accompagné de quelques *Fratercula arctica* avaient les densités suivantes: 0.25, 0.8, 1.2, 3.0 et 4.0 couples par mètre carré.

Ce type est illustré à la figure 27.

Type VI

Appuiements rocheux: contre des «murs» créés par le plucking glaciaire (ou pour d'autres raisons) ont été déposés des débris rocheux grossiers (diamètre supérieur à 0.5 mètre). L'origine géologique de ce type est très semblable à celle du type précédent, mais la différence principale vient de ce que le plancher de ces appuiements est généralement voisin de l'horizontale; de plus, quand les débris rocheux sont suffisamment gros (plus de 1.0 mètre de diamètre), il apparaît dans ces sites des niches particulièrement vastes et qu'on ne rencontrait pas dans le type précédent. La Marmette commune, régulièrement présente dans ces sites, peut y atteindre des densités de 8 ou 10 couples par mètre carré. Cependant étant donné la structure de ces sites, l'abondance des Marmettes n'y dépasse pas 1.5 couple par mètre carré. Évidemment, il existe toujours entre les débris des interstices réduits qui permettent l'installation de Godes et de Macareux en petits nombres. J'ai mesuré dans deux de ces appuiements rocheux habités par des Godes et des Macareux, des densités de 1.1 et 2.1 couples par mètre carré.

Ce type est sans doute le plus généralisé dans le secteur étudié et certains d'entre eux ont une super-

Figure 27 Fissure profonde avec débris (type V), île du Milieu.

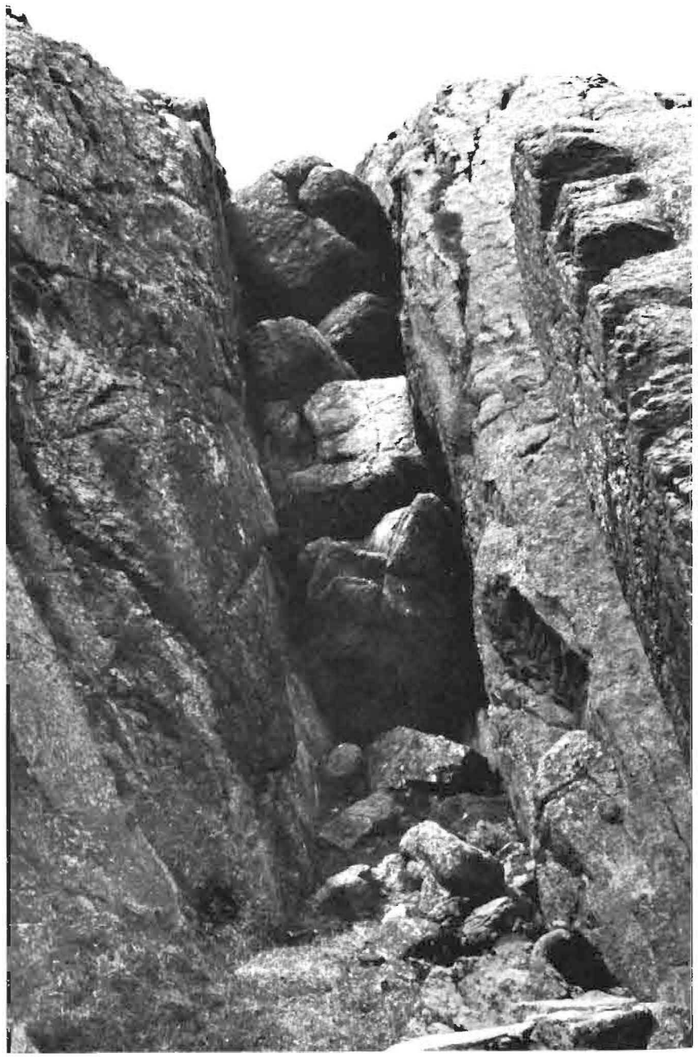


Figure 28 Appuiement rocheux (type VI), île de l'Ouest.

Figure 29 Fissure verticale peu profonde (type VII), île de l'Ouest.

Figure 30 Talus humique épais (type VIII). On trouvait 125 terriers de Macareux arctiques dans ce secteur. (Colonie 166, île de l'Ouest.)

ficie de 200 mètres carrés. Dans l'île aux Outardes (archipel Boat) une colonie de ce genre occupe 175 mètres carrés. Comme il y a là accumulation de gravier, cette colonie est occupée par une grande abondance de Macareux qui y trouvent des conditions favorables au creusage de leur terrier.

Ce type est illustré à la figure 28.

Type VII

Fissures verticales peu profondes: ce type réfère de nouveau aux diaclases coupant la structure gneissique à angle droit. Les différences avec le type V sont les suivantes: dimensions beaucoup plus réduites et absence de débris (ordinairement). Ces diaclases sont lentement élargies par les processus combinés de gel et de dégel. On les trouve le plus souvent groupées dans un même secteur de côte particulièrement bas et exempt de débris superficiels, comme c'est le cas, par exemple, autour de Brick Cove et de Mackerel Cove (île de l'Ouest; *voir* carte, en appendice). Ces structures sont typiquement utilisées par *Cepphus grylle*, mais on y rencontre également *Alca torda*. Une étude attentive montre cependant que chaque espèce utilise des fissures sensiblement différentes; on rencontre la première espèce dans des fissures ayant en moyenne 12.7 cm de largeur (11 données, limites 10 et 21 cm) sur 70 cm de profondeur; la seconde occupe des fissures ayant en moyenne 21.3 cm de largeur (8 données, limites 14 et 30 cm) sur 68 cm de profondeur. La différence entre la largeur des deux catégories de fissures est significativement différente ($p < 0.01$).

La densité des oiseaux dans de pareils sites est, il va de soi, très faible. Les fissures les plus longues (parfois 4 à 5 m) peuvent abriter deux, rarement trois couples de Guillemots noirs. Je donne une illustration de ce type à la figure 29.

Type VIII

Talus humique épais: l'exposition à la mer, au vent, ainsi que le rythme du processus de formation du sol sont autant de facteurs qui déterminent la présence et l'importance de ce dernier type. Il est occupé exclusivement par le Macareux arctique qui y creuse parfois son terrier de façon isolée, mais le plus souvent en des concentrations importantes (*Alca torda* occupe parfois l'entrée d'un de ces terriers: Coues, 1861; Lockley, 1962). Je n'ai pas mesuré l'abondance des oiseaux dans ces concentrations, mais d'après les données de Lockley (1962: 110) on peut calculer des densités de 2.1 couples (ou terriers) par mètre carré.

Ce type est illustré à la figure 30.

3. *Discussion*—Ces considérations peuvent paraître inutilement longues, mais elles sont néanmoins nécessaires pour préciser la répartition des divers Alcidés à travers le territoire disponible. Chaque espèce a adopté une niche qui lui est plus particulièrement convenable et ce fait est bien marqué à la figure 31. Cette figure illustre la situation qui existe dans le refuge des îles Sainte-Marie et dans les archipels voisins. Le diagramme a été construit d'après les notes compilées pendant deux étés et les données ont été prises dans un grand nombre d'endroits. Afin d'obtenir une image plus complète, j'ai ajouté, dans ce diagramme, les Laridés et les Phalacrocoracidés. Enfin, la répartition des Alcidés de l'île de l'Ouest et de l'île du Milieu par rapport à chacun de ces huit types de sites de nidification est donnée dans le tableau 4; il faut noter que dans ces deux îles, les types I, II et III ne sont présents qu'en petit nombre et ne sont pas occupés par *Uria aalge*.

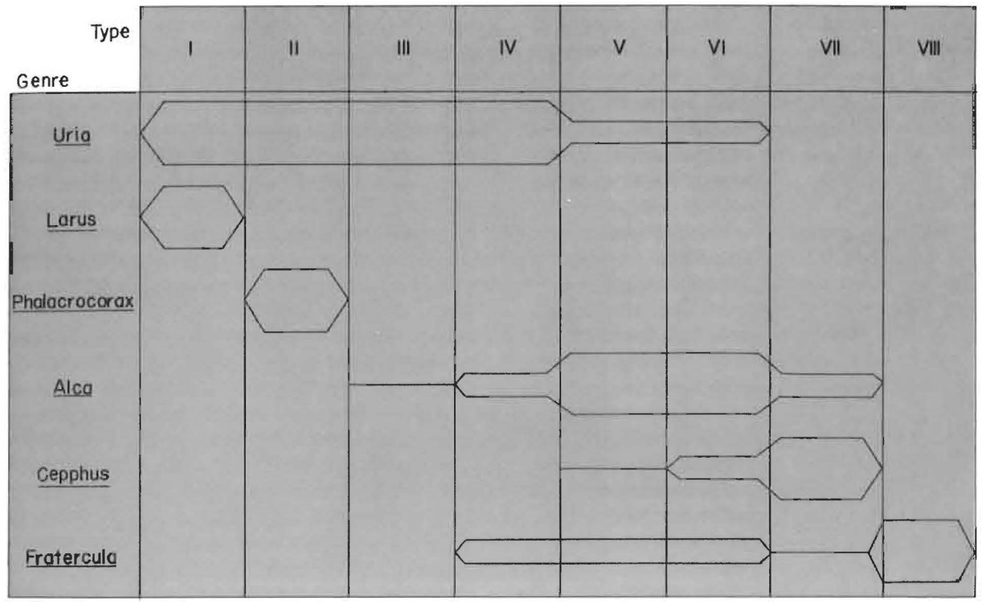


Figure 31 Répartition des espèces dans les sites de nidification. L'épaisseur du trait indique l'abondance relative (voir texte).

Le résultat général de telles différences dans la sélection d'une niche écologique par chaque espèce est une utilisation beaucoup plus efficace du territoire.

De prime abord, en regardant la figure 31, on pourrait penser que l'abondance plus grande d'une espèce dans un type plutôt que dans l'autre (l'épaisseur du trait indique l'abondance relative) suffit à établir que l'oiseau occupe alors un habitat offrant des conditions optimales. Cette division en zones optimales, sub-optimales, etc., est valide pour autant que l'on considère simultanément les autres

Tableau 4 Répartition des Alcidés dans les sites de nidification

Espèce	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Uria aalge	—	—	—	120(72%)	42(25%)	5(3%)	—	—
Alca torda	—	—	—	18(5%)	123(38%)	143(44%)	42(13%)	—
Fratercula arctica	—	—	—	19(6%)	53(16%)	63(19%)	6(2%)	183(56%)
Cepphus grylle	—	—	—	—	3(5%)	19(24%)	56(71%)	—

Nota: Chacun des huit types est décrit dans le texte (page 48 et suivantes). Ces données ne concernent que l'île de l'Ouest et l'île du Milieu et représentent les résultats de nombreux inventaires en 1962 et 1963.

conditions du milieu. Dans le cas d'*Uria aalge* en particulier, on pourrait conclure que l'espèce n'est pas très éclectique dans le choix de son site de nidification, puisqu'elle occupe plusieurs types (de I à VI). Il serait faux cependant d'affirmer que la Marmette trouve toujours dans chacun de ces types des conditions optimales pour se reproduire. Dans le territoire considéré, et au moment où les données ont été recueillies, il se peut qu'une telle conclusion soit juste. Cette situation est d'ailleurs explicable. Tous les auteurs s'accordent à dire qu'*Uria aalge* est un oiseau des sites découverts (Belopol'skii, 1961; Tuck, 1961). Cet Alcidé est en effet adapté aux sites les plus «primitifs» (plateaux rocheux, absence de protection) et a substitué à des facteurs physiques, comme l'abri contre les intempéries, la protection contre les prédateurs, etc., des facteurs sociaux équivalents. Toutefois, sur la côte nord du golfe Saint-Laurent, il est surprenant de constater que l'espèce respecte si peu ses habitudes et occupe en si grand nombre des sites de nidification fermés (types IV, V, VI), où les possibilités d'expansion et de groupement dense sont grandement réduites (bien que je n'en aie pas la preuve, je soupçonne une réduction sensible de la productivité chez les groupes de Marmettes communes nichant en pareils sites). D'ailleurs, Storer (1952: 156) considère que la Marmette en est arrivée à compter tellement sur la présence de partenaires ou de voisins à faible rayon pour prévenir la désertion du site, qu'il est douteux qu'un groupe de quelques couples puisse se reproduire avec succès; j'ai d'ailleurs vérifié cette hypothèse aux îles Sainte-Marie, où les groupes de Marmettes inférieurs à cinq couples rataient leur reproduction. Je résume ici brièvement les causes les plus probables qui expliquent la situation actuelle sur la Côte-Nord.

A cause de la prédation excessive par l'homme au cours du siècle passé, les oiseaux ont dû passer à des sites de nidification fermés et inaccessibles à ce prédateur (Johnson, 1940, donne un aperçu historique satisfaisant de ces prédations). Cependant, il faut se rendre à l'évidence: l'activité de l'homme persiste malgré l'instauration de mesures de protection et les Marmettes communes sont ainsi maintenues en ces sites défavorables (ou moins favorables . . .) et sont menacées de périr si elles en sortent. Quoique moins bien connue historiquement, la situation est sans doute la même sur la côte du Labrador où la Marmette commune occupe aussi de pareils sites de nidification (Tuck, 1961: 64 et suivantes).

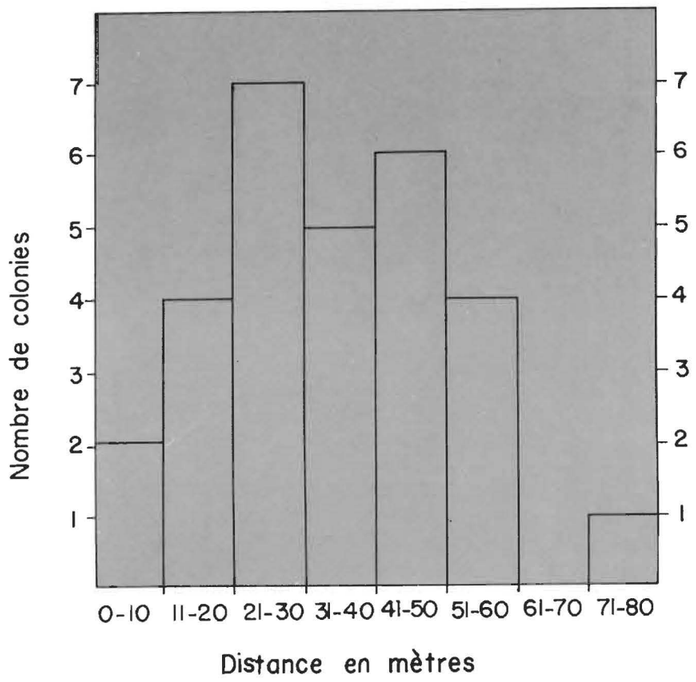


Figure 32 Distance entre les colonies de Godes et la mer.

On peut donc conclure que la Marmette commune est en effet relativement indifférente dans le choix de son site de nidification, mais que son existence est sérieusement compromise dans plusieurs de ces sites à cause de l'impossibilité d'expansion. Les populations de Marmettes, maintenues à un bas niveau depuis plus de 25 ans, ne trouvent certainement pas, de façon générale, des conditions optimales.

L'activité de l'homme a beaucoup moins affecté les autres espèces d'Alcidés et leur répartition est sans doute beaucoup plus près de la «normale».

Un autre fait intéressant à considérer est le choix, au sein de plusieurs sites, d'un micro-habitat particulier à chaque espèce. J'ai donné un exemple de ce fait en décrivant le type VII et en montrant qu'*Alca torda* y utilise des diaclases sensiblement plus larges que celles qu'occupe *Cepphus grylle*. De même, lorsque *Fratercula arctica* et *Alca torda* occupent le même site de nidification (V, VI, VII), chaque espèce sélectionne une niche écologique différente; *Fratercula arctica* s'installe dans des espaces très réduits, généralement beaucoup trop réduits pour accueillir *Alca torda*.

Entre *Alca torda* et *Uria aalge*, on observe cependant une compétition réelle pour cet élément nécessaire à la reproduction, et le conflit, dans tous les cas observés, s'achève à l'avantage de la deuxième espèce. Ce problème a d'ailleurs déjà été signalé au chapitre premier.

Ce processus a été observé très nettement à quelques reprises aux îles Sainte-Marie. Dans tous les cas, il s'agissait d'un site de nidification de type VI limité à la périphérie par un appuiement rocheux de type IV. Une fois la fissure profonde (type VI) peuplée au maximum par *Uria aalge*, les jeunes (?) reproducteurs constituant le recrutement de la colonie, débordent dans le site marginal de type IV; ils y occupent d'abord les interstices les plus vastes, à plancher nu et horizontal. Si ces couples réussissent à se reproduire, le noyau ainsi formé grossira éventuellement par l'addition d'éléments nouveaux à sa périphérie et chassera alors les Godes établis dans les interstices plus petits et adjacents. Au cours de ce processus, schématisé à la figure 31, il faut mentionner qu'*Uria aalge* n'accapare pas, dès le début, les niches plus convenables à *Alca torda*. Belopol'skii (1961: 280) donne la description d'un processus analogue observé dans l'île Kuvshin et au cours duquel *Uria aalge* déloge systématiquement *Uria lomvia*, *Alca torda* et même *Fratercula arctica* en détruisant la couche d'humus, dont ce dernier a besoin pour le creusage de son terrier.

Les colonies de Godes—Dans le cas des deux îles étudiées, les sites de nidification utilisés par les oiseaux constituent un anneau continu, parallèle au rivage (*voir* carte, en appendice); il va de soi que cette situation est idéale. Souvent, des facteurs d'exposition et de structure limiteront l'abondance et la répartition des sites de nidification dans un secteur donné d'une île.

La distance entre la mer et les sites de nidification utilisés par *Alca torda* est donnée à la figure 32. L'arrondissement de la surface insulaire et l'absence de faces verticales expliquent, qu'en certains cas, les sites de nidification soient situés jusqu'à 80 mètres de la berge.

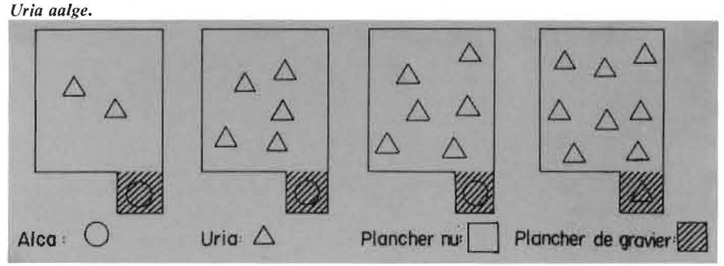
Chaque colonie possède, de façon générale, un club. Celui-ci est ordinairement situé à la perpendiculaire joignant la rive et la colonie. En certains cas, les Godes associés dans deux ou trois colonies, ou dispersés sur une distance de 200 à 300 mètres de côte, n'utilisent qu'un ou deux clubs de façon prédominante. Cependant, il faut souvent dissocier ces nidificateurs en des groupes distincts pour faciliter leur localisation et la classification des divers types de sites de nidification. Aussi, l'emploi du terme «colonie» dans ce texte n'est-il pas entièrement satisfaisant. Sans doute pourrait-on parler de la colonie des îles Sainte-Marie. Il serait plus exact de grouper, dans la même colonie, les nidificateurs réunis socialement, partageant le même club ou s'associant au cours des jeux sur l'eau bien que cela ne soit pas toujours facile à déterminer.

Les clubs ont été décrits par Johnson (1941) comme une partie du *loitering ground*. Ils consistent ordinairement en des rochers arrondis, d'où les oiseaux peuvent plonger directement à la mer. Certains sont parfois situés tout en haut des falaises, comme c'est le cas sur le côté sud-ouest de l'île Cliff. Comme je l'ai déjà mentionné, une partie importante de la vie sociale du Gode se passe sur ces clubs (fig. 34).

Dans les deux îles étudiées, l'abondance des oiseaux aux sites occupés est relativement faible; 38 sites de nidification sont utilisés par *Alca torda* et son abondance varie alors de un à 37 couples par site (moyenne 9.7 ± 6.5). Dans 11 cas seulement (29 p. 100), les Godes forment des groupes homogènes; l'abondance varie alors de un à 18 couples (moyenne 6.5 ± 4.9). Dans tous les autres cas (71 p. 100), il est accompagné soit d'*Uria aalge* soit de *Fratercula arctica;* les 24 colonies mixtes ont une population moyenne de 28.5 couples d'oiseaux (de quatre à 97 couples). La nature souvent hétérogène des colonies d'Alcidés est trop bien connue et trop générale pour qu'il soit nécessaire de comparer cette situation à celles qu'on trouve ailleurs.

Dans les îles voisines, j'ai observé quelques colonies groupant jusqu'à 50 couples de Godes, mais cela n'est pas la règle générale. A cause de l'espacement des couples, l'abondance des Godes ne dépasse jamais, même dans les colonies les plus populeuses, le chiffre de 4.0 couples par mètre carré (colonie mixte: *Alca torda* et *Fratercula arctica*).

Figure 33 Graphique illustrant l'expulsion d'*Alca torda* par *Uria aalge*.

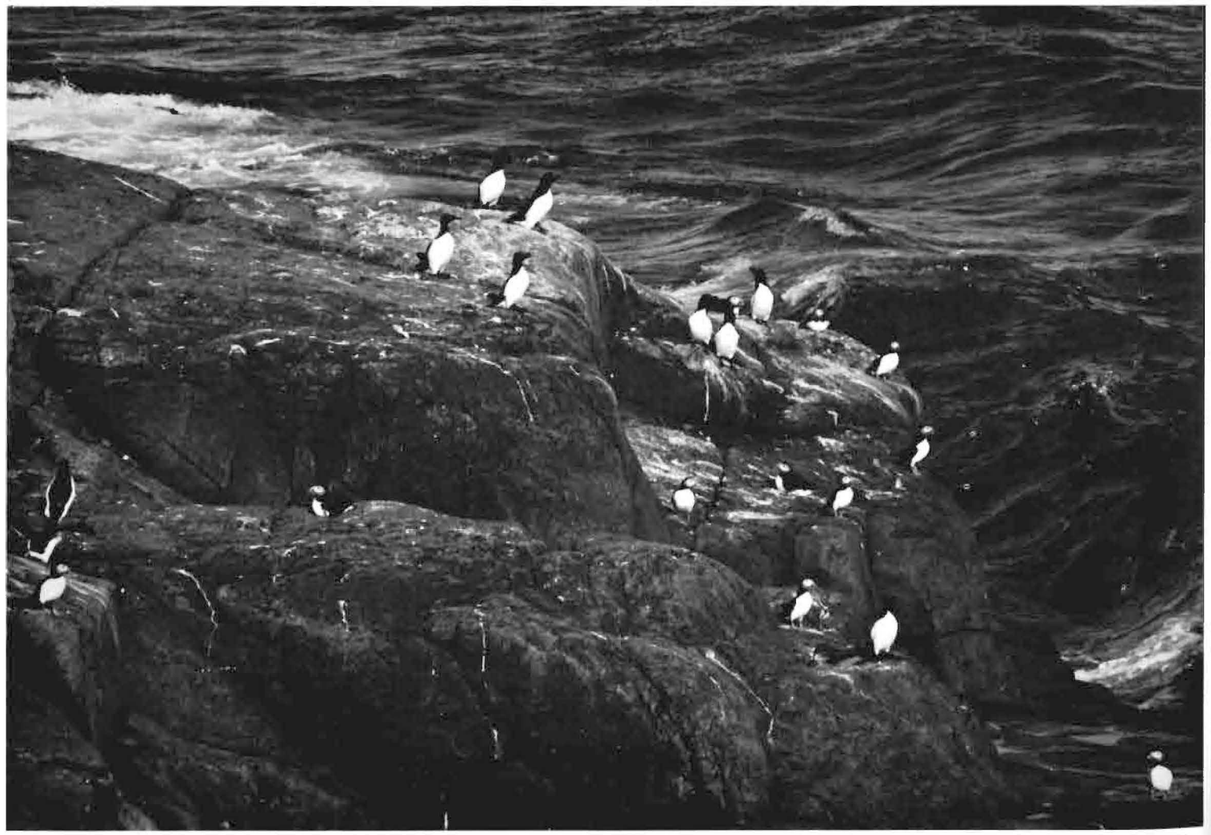


Nature du nid—On s'accorde généralement à dire que le Gode possédait à l'origine l'habitude de nidifier en des endroits exposés (Belopol'skii, 1961; Fisher et Lockley, 1954). Plusieurs indices le prouvent d'ailleurs; la forte pigmentation et l'aspect piriforme de l'œuf sont des adaptations à la nidification sur des corniches exposées; la durée relativement courte du séjour au nid (*voir* plus bas) chez le jeune Gode en est un autre indice. A cause de la compétition qu'elle provoque, la Marmette commune serait cause de l'abandon par le Gode des lieux exposés (Belopol'skii, *loc.cit.*).

Or, les ouvrages consultés donnent, à ce sujet, nombre d'affirmations contradictoires. Les auteurs anglais, d'un côté, présentent le Gode comme un oiseau nidifiant sur les corniches découvertes (*open-ledge-building bird*). Darling (1938), observant les Godes de l'île Priest, dit ceci: «*The Razorbill will serve as an example of the ledge-building birds which nest in more or less proximity* . . .» Perry (1940) laisse entendre qu'une forte proportion des Godes déposent leur œuf à découvert: «. . . *and the next day, there was many hundreds of eggs dotted about the cliff ledges all round the island, and under the boulders of the Puffin Slope*». Fisher et Lockley écrivent: «. . . *the majority of Razorbills lay their eggs in more exposed situations (than the Black Guillemot) where they are more subject to the depredation of Gulls; only a minority nesting under stones or out of sight in holes*».

Les auteurs américains et russes décrivent par contre des habitudes de nidification bien différentes. Bent (1919) dit du Gode: « . . . *occasionally a razorbill's egg could be found on the open ledges with the Murres, or in the entrance to a puffin burrow, but as a rule, they were more or less concealed or under stones*». Salomonsen (1951) écrit à propos de la même espèce: «*The egg is placed under boulders near the shore, in rough talus and scree, in crannies or fissures in the firm rock* (. . .) *but always hidden and sheltered, never on open ledges like that of Brunnich's Guillemot*». Enfin, Belopol'skii (1961) dit: «. . . *these include the eggs of puffins, black guillemots, dovekies and of most razorbill auks which occupy mainly covered or half-covered nests*».

Figure 34 «Club mixte», pointe Squaw, île de l'Ouest.



A quoi tiennent ces différences? Je veux me garder de spéculations trop osées, mais il faut noter que les deux groupes d'auteurs cités traitent de sous-espèces différentes; les premiers de la sous-espèce *islandica*, les seconds de la sous-espèce *torda*. Peut-être ces différences dans les habitudes de nidification s'ajoutent-elles aux différences infraspécifiques entre les deux groupes! Il se peut aussi que le passage de la nidification depuis des sites exposés vers des sites abrités soit un processus s'effectuant à un rythme différent dans les deux cas.

Aux îles Sainte-Marie, la présence de couvert semble une condition indispensable pour l'installation d'un nid de Gode. Dans un faible pourcentage des cas—10 p. 100 peut-être—la situation se décrirait mieux par le terme de «semi-abritée».

Le fait de choisir des fissures et des interstices isole les couples de Godes les uns des autres et le contact visuel entre les différents couveurs d'une même colonie est généralement nul. Chez *Uria* sp., le contact visuel entre plusieurs couveurs est, d'après Storer (1952: 146), un élément si important que l'auteur le considère comme essentiel au succès de la reproduction.

Quand deux couples d'*Alca torda*, ou plus, occupent une même zone de couvaison, les œufs sont placés à une distance moyenne de 0.75 mètre les uns des autres; la distance minimale mesurée entre deux œufs est de 23 centimètres.

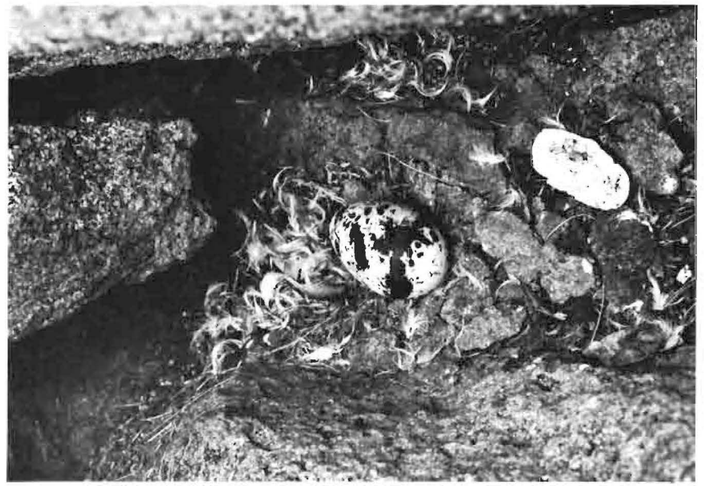
Selon certains auteurs (Fisher et Lockley, 1954), l'œuf est déposé sur le roc nu. D'autres (Audubon, 1840, cité dans Bent, 1919; Nordberg, 1950) ont observé que l'oiseau dépose son œuf sur un amas de gravier pour le protéger de l'eau. La situation chez le Gode des îles Sainte-Marie ressemble beaucoup à celle qui existe chez le Guillemot noir de l'île Kent (N.-B.), et décrite par Winn (1950): «*On Kent Island, the eggs are regularly laid on a cup of small pebbles in a darkened crevice, although a few have been found on bare rock* . . .» Sur 67 nids de Godes, aux îles Sainte-Marie, j'ai remarqué que l'œuf était déposé sur du gravier dans 55, sur de l'humus dans 6 et sur le roc nu dans 6 autres. Il faut spécifier que, souvent, l'assemblage de ce lit de gravier est manifestement l'œuvre des adultes au cours de la construction du nid. Dans 22 cas sur 55, ce travail consistait en l'aménagement d'une coupe d'où l'œuf pouvait difficilement rouler (fig. 35). Au total, 91 p. 100 des œufs sont déposés sur un substrat mou (gravier, humus), ce qui leur assure une stabilité suffisante. Cette habitude de déposer l'œuf sur un amas de petites pierres a une valeur de protection certaine; les fissures ou amas de rochers dans lesquels les Godes s'installent reçoivent souvent le drainage d'une assez grande superficie de terrain et l'œuf se trouve ainsi à l'abri de refroidissements funestes lors de pluies violentes.

Sur 67 nids (1962), 41 (64 p. 100) étaient marqués par la présence de matériel accumulé et disposé de façon prédominante à un seul pôle. Parmi les types de matériaux accumulés, on note, par ordre de fréquence décroissante: des tiges sèches de graminées, des tiges de *Rumex* sp., des ramilles et des racines d'origines diverses, des plumes, des ossements, des fragments de coquillages, du varech, etc.

Paludan (1947) considérait la présence de ce matériel comme tellement caractéristique qu'il s'en servait comme indice, avant la ponte, pour repérer les nids.

Comme Drent (1961) et Winn (1950) l'ont noté, *Cepphus* sp. assemble aussi avant et pendant l'incubation divers matériaux autour de ses œufs, mais dans tous les cas, ces matériaux proviennent de la crevasse même et ne sont pas transportés par les

Figure 35 Nid de Gode.



adultes. Mes observations chez *Alca torda* m'amènent à la même conclusion. Cependant, dans un nid, j'ai trouvé autour de l'œuf une couronne complète de petites touffes de Muscinées. Ce matériel ne pouvait provenir en la circonstance que de l'extérieur de la crevasse.

Au sujet du nid du Gode on trouve dans les ouvrages une observation au ton assez anecdotique faite par Bayley (1925); cet auteur affirme que le Gode des îles Bird (N.-É.), se creuse un nid à même la paroi de la falaise (de roc tendre . . .) grâce à un *diligent pecking and scratching*.

En 1962, 70 nids de Godes ont été marqués et en 1963, 63 d'entre eux étaient utilisés à nouveau. Dans deux cas, une chute de pierres avait obstrué l'espace disponible; dans deux autres cas, il s'agissait de sites exposés où les œufs avaient été dérobés l'année précédente, et ceux-ci n'étaient visiblement pas favorables. Dans les trois autres cas, il était impossible de justifier l'absence des oiseaux.

L'œuf, ses caractéristiques et ses dimensions—J'ai mentionné plus haut que la forme et la pigmentation de l'œuf de Gode pouvaient avoir une valeur adaptative. La forme conique d'un œuf est une protection contre le roulement, tandis que la forme ellipsoïdale est caractéristique des œufs déposés à des endroits, où ils ne risquent guère de se déplacer. Les œufs de Godes appartiennent pour la plupart à la dernière catégorie. Cependant, d'après Kaftanovski (1941), les quelques couples ayant conservé l'habitude de nicher sur les corniches exposées produisent des œufs nettement piriformes.

Le tableau 5 donne les dimensions de l'œuf chez *Alca torda* dans divers secteurs de son aire de reproduction. Comme il fallait s'y attendre, c'est la plus petite des deux formes, *A. t. islandica*, qui produit le plus petit œuf; toutes les populations de l'autre forme produisent des œufs de dimensions comparables.

Le poids des œufs prélevés dans les colonies de la Côte-Nord est de 85.4 grammes (Johnson, 1944. 38 mensurations; limites, 73.5 et 100.0 grammes). Dans sa monographie sur le Gode du Danemark, Paludan (1947) donne un poids moyen de 95.6 grammes pour dix œufs de première ponte (on sait qu'un œuf de remplacement est sensiblement plus petit qu'un œuf de première ponte). Ni l'un ni l'autre de ces auteurs ne tient compte de l'état d'incubation de l'œuf au moment où la mensuration est prise; la diminution de poids au cours de la période d'incubation représente environ 20 p. 100 du poids initial de l'œuf. Cette valeur est estimée d'après la réduction du poids de l'œuf d'*Uria aalge* (Belopol'skii, 1961).

Tableau 5 Dimensions de l'œuf d'*Alca torda*

Localité	Nombre d'œufs mesurés	Dimensions extrêmes (mm)*	Moyenne (mm)	Source
«Côtes nord-américaines»	80	83.5 x 48.0		
		78.5 x 51.9	75.9 x 47.9	Bent, 1919
		69.0 x 48.5		
		75.0 x 42.0		
Côte Mourmane (partie occidentale)	?	60–36 x 44–59	—	Kartaschew, 1960
Danemark	15	82.0 x 49.9		
		78.2 x 51.6	75.0 x 48.1	Paludan, 1947
		65.2 x 48.3		
		77.2 x 44.3		
Îles Sainte-Marie	100	84.4 x 50.4		
		69.4 x 44.8	74.5 x 48.5	Le présent ouvrage
		76.9 x 52.0		
Royaume-Uni	100	82.4 x 44.1		
		75.6 x 51.4	73.1 x 46.8	Witherby et coll., 1941
		63.5 x 44.7		
		73.5 x 42.6		
Scandinavie (?)	82	80.7 x 49.0		
		78.5 x 51.9	75.2 x 47.5	Witherby et coll., 1941
		68.1 x 44.0		

*Les chiffres soulignés sont les extrêmes pour chacun des axes, longueur et largeur.

Nombre d'œufs—Le Gode possède deux plaques incubatrices bien développées à l'époque de la reproduction; celles-ci mesurent en moyenne 43 sur 22.5 millimètres, chez quatre adultes. Ainsi, à une époque récente, cette espèce pondait deux œufs; Fisher et Lockley (1954) avancent, pour expliquer cette réduction de la couvée, une hypothèse assez invraisemblable: en passant des corniches aux fissures étroites, le Gode a dû supprimer la moitié de sa ponte à cause de la réduction de l'espace disponible. Wynne-Edwards (1955, 1962) suggère une explication plus acceptable en disant que l'abaissement du taux de reproduction chez les oiseaux de mer est un phénomène généralisé qui a pour effet d'abaisser le taux de recrutement des adultes chez des espèces à vie prolongée. Ce n'est pas, en tout cas, une condition primitive, mais plutôt une condition apparue par adaptation. Cet abaissement du taux de recrutement à travers l'abaissement du taux de reproduction est un des paramètres de l'équation émise par Wynne-Edwards pour exprimer l'équilibre autonome (*homeostatic*) dans ces populations.

Des cas de double ponte chez le Gode sont fréquemment cités dans les ouvrages (Witherby et coll., 1941; etc.). En 1962, j'ai pu observer quatre de ces cas et suivre deux d'entre eux pendant toute la saison. Je ne pouvais en aucun cas affirmer que la même femelle avait pondu deux œufs bien que dans deux cas au moins, des caractères de taille et de coloration semblaient l'indiquer. Dans les deux cas suivis assidûment, un des deux œufs—toujours le même—était froid; si j'intervertissais la position des œufs, l'adulte replaçait infailliblement les œufs dans leur position initiale. Dans le premier nid, l'œuf non couvé a été repoussé quelque trois jours avant l'abandon de l'autre; il ne contenait pas de bouton embryonnaire. Dans le deuxième nid, l'œuf non couvé a été trouvé à 30 centimètres du nid le matin de l'éclosion du premier œuf; il contenait un bouton embryonnaire de 4 sur 5 millimètres. Revus au début d'août, les deux autres paires d'œufs n'avaient pas éclos et avaient été abandonnés. Ainsi, de huit œufs, un seul a éclos.

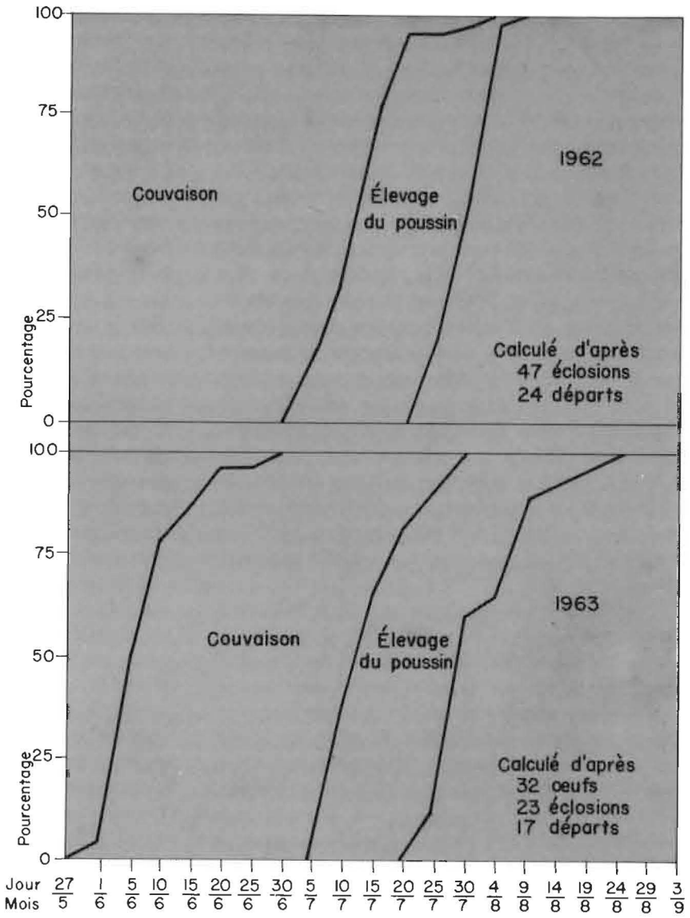


Figure 36 Phénologie de la reproduction. Île du Milieu et île de l'Ouest.

En 1963, j'ai observé trois cas semblables, dont deux ont été observés sur les mêmes nids qu'au cours de l'année précédente. Puisqu'on admet que la fidélité au nid est prononcée chez *Alca torda*, il apparaît donc que ce phénomène de double ponte, rare dans la population, soit individuel et, à cause de sa répétition, déterminé génétiquement. En 1963, aucun des six œufs observés n'a éclos. Puisque ce trait ne profite aucunement à l'espèce (faible survie évidente: une éclosion sur 14 œufs de double ponte), il tendrait à être éliminé de la population.

Ponte—La figure 36 illustre la phénologie de la reproduction de l'espèce aux îles Sainte-Marie pendant deux saisons consécutives. Je ne possède pas de données suffisantes pour tracer la courbe montrant le taux de la ponte en 1962. On voit cependant à cette figure que la saison de reproduction de 1963 est légèrement en retard sur celle de 1962. La date moyenne de l'éclosion était le 11 juillet (11.4 ± 6.13 jours) en 1962 alors qu'elle était le 13 juillet (13.4 ± 6.77 jours) en 1963. La différence n'est cependant pas significative au point de vue statistique.

Les cas extrêmes (i.e., premier et dernier œuf pondu, premier et dernier œuf éclos, . . . etc.) pour les deux îles étudiées sont inclus dans ces compilations. Et pourtant, la pente de ces courbes est relativement abrupte et indique un synchronisme bien marqué dans ces deux îles. En 1963, la période du départ des poussins est de 30 jours environ, alors qu'en 1962, elle est réduite à 20 jours seulement. En 1962, les quelques petits encore présents dans les colonies, les 7 et 8 août, sont abandonnés, alors qu'à ma connaissance, en 1963, tous les jeunes avaient réussi à prendre la mer en compagnie des parents, ce qui retarde la fin de cette période jusqu'au 17 août. Pourquoi ce départ précipité en 1962?

A la figure 36, on voit également qu'en 1963, 78 p. 100 des œufs ont été pondus dans un intervalle de dix jours seulement, soit entre le 1er et le 10 juin. Perry (1940) signale un fait semblable: « . . . *great numbers, unlike the Guillemot, laying all at once* . . . ». Cependant, le problème est beaucoup plus compliqué que ne le laisse entendre Perry.

La synchronisation du cycle reproducteur est effectuée par les facteurs climatiques généraux, mais il se peut qu'un synchronisme plus délicat soit le résultat des activités sociales des oiseaux au cours de la phase pré-reproductrice. Cette idée de l'importance de la stimulation sociale et d'un seuil d'abondance minimale dans le groupe pour assurer une reproduction harmonieuse a d'abord été émise par Darling (1938). D'autre part, Richdale (1949) et Fisher (1954) ont jeté des doutes sérieux sur cette théorie et, dans un travail récent, Coulson et White (1956) ont établi que chez *Rissa tridactyla*, la variation dans l'intervalle de ponte et le retour des oiseaux dépendaient bien plus de l'âge des individus composant la colonie que de la stimulation sociale. Aussi, ne faut-il pas exagérer son importance. Il semble plutôt que l'âge des reproducteurs soit le facteur principal qui détermine la date de la ponte. Les colonies populeuses, au lieu de pondre en une période plus brève, comme le pensait Darling, prennent en réalité plus de temps que les petites colonies. En effet, les grosses agrégations sont composées d'oiseaux d'âge plus varié que les petites, ce qui tend à prolonger davantage la période de reproduction. Coulson et White (*loc.cit.*) montrent que *Rissa tridactyla*, se reproduisant pour la première fois, pond environ 7.5 jours plus tard que ses congénères se reproduisant au moins pour la deuxième fois.

Une synchronisation marquée a pour effet de réduire la durée totale de la période de reproduction proprement dite (c'est-à-dire la période entre la ponte du premier œuf et le départ du dernier poussin): cette période était de 69 jours en 1962 et de 78 jours en 1963. Les dates données par Paludan (1947) permettent de calculer un nombre de 81 jours pour la même période. D'après des dates données par Fisher (1954) cette période durerait plus de 100 jours, tandis que sur la côte Mourmane, elle ne serait que de 67 jours (Belopol'skii, 1961). Je pense que la durée de cette période est en grande partie fonction de la sévérité des conditions climatiques; Belopol'skii (*loc.cit.*) a déjà mentionné cette hypothèse. De plus, Tuck et Squires (1955) constatent que dans l'immense colonie d'*Uria lomvia* de l'île Akpatok (T. N.-O.), la grande majorité des œufs sont pondus en une courte période; nul doute, dans un tel cas, la brièveté de l'été arctique est responsable de l'adoption d'un cycle reproducteur «comprimé» chez ces oiseaux.

Lack (1954) a émis l'hypothèse que la synchronisation du cycle reproducteur est telle que les parents puissent, dès l'éclosion, disposer d'un maximum de nourriture pour le jeune. Je n'ai pu vérifier de façon satisfaisante cette hypothèse.

Œuf de remplacement—Je n'ai fait aucune expérience dans le but de déterminer le temps exigé pour le remplacement d'un œuf perdu au cours de la couvaison chez *Alca torda*. Dans un cas, un œuf de

Gode dérobé par un Goéland à manteau noir le jour même de la ponte, a été remplacé 19 jours après; je n'ai pu déterminer avec certitude s'il s'agissait de la même femelle dans les deux cas.

Paludan (1947) signale deux cas de remplacement; un s'est fait après 14 ou 15 jours, l'autre après 17 jours. Kartaschew (1960) donne 12 à 18 jours comme période nécessaire à la maturation d'un nouvel ovule. D'après Sleptsov (cité par Belopol'skii, 1961: 145), environ 35 p. 100 des femelles de cette espèce remplacent un œuf perdu.

Durée de l'incubation—Quelques jours avant le début de la ponte en 1963, j'ai commencé à examiner quotidiennement un certain nombre de nids utilisés l'année précédente. Toutes ces visites étaient faites entre 13 et 15 h. Elles ont été interrompues le 15 juin, pour éviter tout dérangement inutile, et ne furent reprises que le 2 juillet, soit trois jours avant la première éclosion. Je considérais qu'un œuf découvert au cours d'une de ces visites avait été pondu le matin même. Cette façon de procéder introduit une erreur de ±24 heures puisqu'il se peut très bien que l'œuf ait été pondu quelques minutes après ma visite du jour précédent ou quelques minutes avant qu'il ne soit découvert.

Pendant la période d'éclosion, les mêmes nids étaient visités quotidiennement. Dans quatre cas sur 11, l'état du poussin au moment de la découverte me permettait de préciser le moment de l'éclosion. Dans les sept autres cas cependant, l'émergence remontait à une période indéterminable et je considérais le moment de l'émergence complète comme 00.00 heure, le matin de sa découverte. Cette façon de procéder introduit également une légère erreur. Ces deux erreurs tendent cependant à s'annuler lors du calcul de la moyenne.

La durée moyenne d'incubation de neuf œufs de Godes (1963) a été de 36.9 ± 1.59 jours (limites 36 et 39). La période d'incubation de deux œufs placés en face de l'écran de la colonie 260 a duré 41 jours dans les deux cas. Ces deux valeurs n'ont pas été utilisées dans le calcul de la moyenne puisque les oiseaux de cette colonie étaient régulièrement dérangés par mes activités dans le secteur.

Cette valeur est légèrement supérieure aux mesures faites par Keighley et Lockley (1948) (34.3 jours, 18 mesures, limites 33 et 36) et par Paludan (1947) (35.5 jours, 6 mesures, limites 35 et 36).

Rôle des parents dans l'incubation—Paludan (1947) considère que les deux adultes se partagent assez également la couvaison. Mes propres observations sont trop peu nombreuses pour qu'il me soit possible de tirer des conclusions précises sur ce sujet. Le partage de l'incubation ne semble cependant pas absolument égal entre les deux partenaires; les résultats obtenus au cours de multiples périodes d'observation dans deux nids peuvent se donner comme suit (période totale d'observation: 3,816 minutes):

M-30: A passe 1,830 minutes sur le nid (60.8 p. 100)
B passe 1,178 minutes sur le nid (39.2 p. 100)
M-31: A passe 2,431 minutes sur le nid (73.3 p. 100)
B passe 886 minutes sur le nid (26.7 p. 100)

Pour les deux nids, le partenaire (B) que j'ai reconnu comme étant le mâle au cours de la saison (taille et fréquence du comportement extatique) a un rôle secondaire dans la couvaison. Chez *Fratercula arctica*, Lockley (1962), avec peu de données, conclut aussi que le mâle joue un rôle secondaire dans l'incubation. Il faudrait toutefois se garder de conclure, à partir de ces faits, que la femelle occupe un rôle prédominant au cours de l'incubation chez ces deux espèces avant d'avoir amassé des données beaucoup plus abondantes. Chez *Larus glaucescens*, Vermeer (1963) établit qu'il y a ordinairement, au sein d'un couple, prédominance d'un partenaire sur l'autre, mais cet accroissement des activités au cours de la couvaison n'est en rien lié au sexe puisque le sexe dominant varie d'un couple à l'autre.

Myrberget (1962) présente des données sur quatre nids de Macareux: dans l'ensemble, la femelle joue un rôle légèrement prépondérant, mais dans un des quatre nids, c'est au mâle qu'échoue le rôle principal.

L'intervalle passé sur l'œuf par un adulte varie entre 30 minutes et plus de dix heures. Puisque la durée de mes séances d'observation n'a jamais dépassé 13 heures, les valeurs qui suivent ont une importance limitée; la durée moyenne de huit intervalles complets de couvaison était de 291 minutes (limites 30 et 628 minutes).

J'ai mentionné plus haut l'absence d'oiseaux inoccupés dans les colonies pendant la nuit. Selon toute probabilité, le couveur en devoir à la fin du jour passera la nuit sur le nid et ne sera relevé que le matin suivant. Voici un exemple: le premier août, j'arrive à l'écran à 14 h 30; M-30A est en charge du poussin; il est visité à deux reprises par son partenaire au cours des quatre heures suivantes et ces deux visites totalisent 20 minutes. A mon départ à 20 h (obscurité presque complète), M-30A est encore auprès du poussin et ne sera pas relevé avant le jour suivant, c'est-à-dire pas avant 3 h 30. Ce qui fait une période d'au moins douze heures.

Kartaschew (1960) cite le cas d'un Gode couvant pendant 23 heures consécutives.

Le tableau 6 donne une idée du moment où s'effectue la relève du partenaire au début et à la fin du jour. On ne décèle aucun rythme particulier dans ces observations.

Assiduité à la couvaison—Drent (1961) comparant l'assiduité à la couvaison chez *Alca torda*, *Uria aalge* et *Cepphus grylle* conclut que le Gode est le moins attentif. Mes résultats n'appuient pas cette conclusion.

Paludan (1947: 48) constate que de façon générale, la couvaison assidue ne débute que 24 heures environ après la ponte; ce délai serait attribuable, selon lui, au fait que les reproducteurs subissent un changement trop brusque dans leurs habitudes. Ce point de vue est un assez faible argument quand on sait que chez *Uria* sp. l'incubation assidue débute dès la ponte de l'œuf unique (Tuck 1961: 148). Fisher et Lockley (1954) interprètent ce retard en rappelant qu'à une époque récente, *Alca torda* pondait deux œufs et que l'incubation alors ne devait commencer qu'après la ponte du second. Même s'il ne pond plus qu'un seul œuf, ce retard persiste.

J'ai pu observer le couple M-14 au cours des quelques heures qui ont suivi la ponte. Ce couple, particulièrement «irrésolu» et davantage préoccupé, pendant le reste de la saison, de caresses et de jeux mutuels que de couvaison assidue, ne constitue peut-être pas un exemple idéal de ce qui se passe généralement. Voici cependant les notes prises à cette occasion et qui illustrent le rythme discontinue de la couvaison.

(M-14, 23 juin; œuf pondu le matin même: trois copulations pendant la période d'observation me permettent d'identifier le sexe des partenaires; les minuscules m et f indiquent le sexe.)

3 h 25 M-14f sur l'œuf.
7 h 15 M-14m se pose à la «marge», revient de la mer.
7 h 35 Les deux oiseaux se caressent dans la zone d'activité commune («marge»).
8 h 25 Copulation.
8 h 30 Les deux sont sur le nid; la femelle couve.
9 h 10 Ils sortent à nouveau dans la zone commune: copulation.
9 h 40 M-14f redescend sur l'œuf. M-14m reste inactif à la «marge».
9 h 57 M-14f rejoint son partenaire.
10 h 45 Copulation.
10 h 54 M-14f retourne sur le nid.
11 h M-14m s'en va.
11 h 20 M-14m revient; caresses mutuelles dans la zone d'incubation.
11 h 34 Les deux oiseaux sortent dans la zone commune et s'envolent; retour après une minute environ.
14 h Les oiseaux ne se quittent pas et alternent entre de brèves périodes sur l'œuf et dans la zone d'incubation.

Le couple M-35 pond, le 17 juin, un œuf qui sera couvé de façon irrégulière pendant une période de 8 ou 9 jours. Ainsi, le 23 juin, soit sept jours après la ponte, cet œuf ne sera couvé que pendant une période de deux heures quarante minutes sur un total de 13 heures, et ce, en huit brèves apparitions,

Tableau 6 Heure de relève du couveur

Première relève au début du jour			Dernière relève avant la nuit		
Numéro du nid	Jours d'incubation	Heure	Numéro du nid	Jours d'incubation	Heure
M-30	15	06.20	M-30	18	18.40
M-31	14	06.10	M-31	17	19.10
M-30	31	04.30	M-30	26	17.25
M-31	32	08.00*	M-31	27	18.00
P-36	22	10.25	P-36	27	15.50
M-30	(43)	06.25	M-30	(48)	15.25
M-31	(44)	12.00*	M-31	(49)	14.45†
			M-30	(54)	14.40
			M-31	(55)	15.40
			M-31	(61)	15.12†

*L'échange n'a pas encore eu lieu: fin de la période d'observation.
()Indique que l'adulte est en charge d'un poussin.
†L'incubation était en cours par ce couveur à mon arrivée.

dont la durée variait de dix à 45 minutes. Le couple M-35 était, selon toutes apparences, constitué de jeunes individus âgés de deux ans seulement, l'un et l'autre n'ayant que 1.2 et 1.8 sillons distaux en travers du bec (*voir* Salomonsen, 1944; Witherby et coll., 1941).

Cependant, à l'observation de couples plus «normaux» comme M-30 ou M-31, j'en suis arrivé à la conclusion que le Gode est remarquablement assidu à la couvaison. En aucune circonstance (à l'exception, certes, des paniques causées par mon arrivée ou par les cris d'alarme lancés par les Goélands et à l'exception probablement des premières 24 heures suivant la ponte), l'œuf ou le jeune ne sont pas abandonnés, ne fut-ce que pour une très brève période. Très rarement, un couveur quittera-t-il la zone d'incubation pour sortir un instant à la «marge». Quand la chose s'observe, il s'agit ordinairement d'un couveur chez lequel l'impulsion à couver est considérablement affaiblie par plusieurs heures d'assiduité. A l'arrivée de son partenaire, il sortira le rejoindre dans la zone d'atterrissage, mais, plus souvent, il attendra que celui-ci l'ait rejoint dans la zone de couvaison pour échanger cérémonialement la garde de l'œuf.

Il faut rattacher cette attitude aux antécédents d'*Alca torda*. Il a conservé l'habitude de la couvaison assidue, seul facteur de succès chez un oiseau de mer nidifiant en des lieux exposés. Par contre, *Fratercula arctica*, jouissant de la sécurité pour sa progéniture, se permet de longues interruptions dans la couvaison, surtout en fin d'après-midi, alors qu'il se joint aux pittoresques réunions sociales qui ont lieu sur le talus voisin (Lockley, 1962; Kartaschew, 1960). *Cepphus columba*, nidifiant aussi en des sites abrités, laisse fréquemment l'œuf pour des périodes de 10 à 15 minutes (Drent, 1961).

Cependant, le couveur peut s'interrompre irrégulièrement pour des intervalles allant de quelques secondes à deux minutes. L'oiseau s'éloigne alors très peu de l'œuf, sans jamais quitter la zone de couvaison, et consacre ordinairement ces intervalles à des soins de toilette, à la défécation, au changement de position de l'œuf, à la collection de matériel pour le nid, etc. A mon avis, on peut difficilement considérer ces moments d'inattention comme de l'inconstance.

Kartaschew (1960) observe les faits suivants: un couple, surveillé pendant 24 heures consécutives, au 28e jour d'incubation, couve un total de 16 heures 20 minutes en trois séquences divisées elles-mêmes par 26 interruptions. Dans un autre cas, un couveur reste sur le nid pendant 23 heures, puis ne revient pas pendant la dernière heure d'observation. A mon avis, ces données n'ont qu'une valeur relative et ne représentent pas les conditions habituelles de la couvaison chez le Gode.

Je soupçonne également Perry (1940, 1949) de n'avoir observé que des couples constitués de jeunes oiseaux inexpérimentés lorsqu'il écrit: «*Unlike guillemots, some razorbills are very careless with their eggs, leaving them unattended for considerable periods.*» Fisher et Lockley (1954) utilisent ces observations pour conclure que le Gode, au point de vue de l'assiduité à la couvaison, est intermédiaire entre *Uria aalge* et *Fratercula arctica*.

Je ne suis pas d'accord avec cette dernière constatation; d'ailleurs, la présence d'un cérémonial caractéristique au moment de la relève du couveur constitue une preuve assez nette que l'œuf est gardé de façon constante.

Le jeune

Éclosion—Le temps écoulé entre l'apparition du premier fendillement de la coquille et l'émergence complète du poussin était, dans les quatre cas suivants:

48 heures ± 6	60 heures ± 12
48 " ± 12	70 " ± 6

Paludan (1947: 52) a mesuré des périodes légèrement plus longues puisque quatre des œufs qu'il observait ont mis 72 heures à éclore et un autre, 96 heures. Il faut mentionner cependant que l'erreur dans chacune de ses mesures est de ±24 heures.

Au cours de cette période, le jeune émet des pépiements qui ont probablement une influence déterminante sur les adultes en les incitant à rapporter pour la première fois de la nourriture au nid.

J'ai assisté, en une occasion, à l'émergence du poussin (M-31); l'adulte en garde du nid, à ce moment, n'a apporté aucune aide au petit au cours de ce processus et a continué de couver le poussin même à demi éclos, d'une façon tout à fait «normale».

Couvaison du jeune—Puisque la thermorégulation ne s'établit de façon définitive qu'après 3 ou 4 jours (Belopol'skii, 1961: 216), le jeune Gode a besoin d'être abrité par les parents. Paludan (1947) signale à plusieurs reprises la part active que prend le poussin pour réclamer la couvaison; il s'introduit le plus souvent lui-même sous l'une ou l'autre des ailes du couveur.

Comme dans le cas de l'œuf, les deux adultes se

partagent la tâche d'après un rythme irrégulier; le rôle de chacun a été discuté antérieurement.

A mesure que le petit vieillit, l'assiduité de la couvaison décroît sensiblement. Après les 3 ou 4 premiers jours, au cours desquels la couvaison s'effectue à un rythme presque continu, le couveur en devoir commence à négliger le poussin pendant des intervalles de plus en plus longs, soit qu'il s'accroupisse alors à quelque distance du nid dans la zone de couvaison, soit encore qu'il aille se poser dans la zone d'activité commune. Il va de soi que l'assiduité est en partie fonction des conditions climatiques, et le poussin reçoit visiblement plus d'attention par mauvais temps que par une journée chaude; mais là encore, le jeune n'est jamais abandonné, contrairement à ce qu'affirme Perry (1940). Un des adultes est toujours présent à la colonie même si le contact visuel entre le jeune et l'adulte est rompu. Perry ne mentionne pas clairement si les adultes quittent complètement la colonie, ou s'ils laissent tout simplement le poussin pépier dans la zone de couvaison pendant qu'ils s'accroupissent à l'issue de la fissure. Cet auteur prétend cependant reconnaître deux types de parents: les oiseaux nichant sur les corniches exposées qui n'abandonnent jamais leur poussin, et ceux nichant sous les pierres qui le quittent pour de longues périodes. Perry n'apporte cependant pas de données quantitatives pour appuyer cette hypothèse et il semble judicieux de l'écarter.

Le tableau 7 illustre la décroissance du temps consacré à la couvaison pendant l'élevage du poussin. On remarque que celui-ci peut être couvé à peine quelques heures avant son départ. On note également que des poussins âgés de 16 jours peuvent être couvés de façon très assidue (les observations du 16e jour ont été recueillies par journée ensoleillée, le facteur climatique n'était donc pas en cause).

Ces observations ne sont valides que pour la période diurne. Je n'ai pas observé la couvaison pendant la nuit, mais à mon départ de l'écran, une fois la nuit tombée, les poussins étaient abrités et il n'y a pas raison de croire qu'il en soit autrement pendant cette période.

Durée du séjour au nid—Cette période a été mesurée avec assez de précision. Les résultats apparaissent dans le tableau 8. Dans tous les cas, j'ai supposé que le départ du poussin se faisait à la fin de la journée (entre 20 et 24 h) précédant celle où sa disparition était constatée. Cette supposition s'est avérée exacte par la suite. L'erreur provient donc du décalage entre le moment réel de l'éclosion et celui où elle a été constatée. Cette erreur ne peut dépasser 24 heures; et, dans six cas, elle a pu être annulée parce que l'émergence du poussin avait lieu peu avant, ou après mon passage (le séchage du duvet requiert environ deux heures); je croyais alors que ces oiseaux avaient éclos à 12 h le jour de leur découverte.

La différence entre ces périodes pour deux années consécutives n'est pas significative ($p < .01$). Pourtant nous verrons plus loin que la différence de taille des poussins à la fin de ces périodes était statistiquement différente.

Belopol'skii (1961: 221) énonce la loi suivante: dans la partie méridionale de son aire de reproduction, le poussin d'une espèce donnée passe plus de temps dans la colonie que dans la partie septentrionale de cette même aire. Cet auteur donne des données assez convaincantes en ce qui concerne *Cepphus grylle* et *Fratercula arctica*, mais dans le cas d'*Alca torda*, les observations publiées et les résultats obtenus aux îles Sainte-Marie constituent une image tout à fait opposée à celle qu'elle devrait être d'après cette loi. J'ai groupé ces valeurs dans le tableau IX en suivant, pour les localités mentionnées, un ordre croissant de sévérité des conditions climatiques. Un examen sommaire de la question montre qu'*Uria aalge* constitue également une exception à cette «loi».

Tableau 7 Temps consacré à la couvaison du poussin

Date	Période d'observation	Durée (minutes)	Âge du poussin	Pourcentage de la période d'observation consacré à la couvaison	
				M-30	M-31
21 juin	03.25–12.00	515	0	—	100
" "	"	"	1	98	—
26 juin	14.40–20.06	326	5	—	92
" "	"	"	6	93	—
1er juillet	14.30–20.00	330	11	—	78
" "	"	"	12	79	—
5 juillet	10.30–16.58	388	15	—	57
" "	"	"	16	86	—
6 juillet	14.50–19.17	267	16	—	87
" "	"	"	17	0*	—
7 juillet	14.00–20.30	360	17		24*

*Le poussin est parti à la mer en compagnie d'un parent à la fin de la période d'observation.

Croissance du poussin—Malgré de sensibles variations individuelles on peut grouper les observations générales sur le développement du jeune Gode, pendant son séjour au nid, de la façon suivante:

Éclosion

Jour 0. Duvet blanchâtre sur les ptérylies céphalique et ventrales, très dense et laineux sur ces dernières. Le duvet des autres ptérylies varie du brun pâle au noir sombre. L'aile est dans une zone de transition entre les régions pâles et les régions foncées. Le duvet est plus ou moins parsemé de plumes néoptiles aux extrémités brunes. Bec et pattes noirs; iris brun foncé; intérieur de la cavité buccale, gris uniforme; diamant de 4 mm de diamètre. Narines percées et, chez la plupart des oiseaux on peut voir d'un côté à l'autre par cet orifice. Les mensurations d'un certain nombre d'individus, à ce stade de développement, sont données dans le tableau 10.

Jour 2. La pointe de la gaine du téléoptile des tectrices supérieures de l'aile émerge (gaine = cylindre matriciel = «*periderm*»). Les néoptiles sont disposés symétriquement en quatre ou cinq bandes sur la ptérylie alaire.

Jour 4. Apparition de la gaine téléoptile sur les ptérylies ventrales, spinale, fémorales, etc. Chez les individus qui la possèdent (*voir* description du plumage mésoptile), la ligne blanche reliant l'œil au culmen est confusément tracée sous le duvet.

Tableau 8 Durée du séjour au nid

Durée en jours	1962	1963	1962 et 1963
16	2	1	3
16.5	1	0	1
17	2	1	3
17.5	1	2	3
18	4	5	9
18.5	1	0	1
19	3	1	4
19.5	1	0	1
20	2	1	3
20.5	0	0	0
21	1	0	1
21.5	0	0	0
22	0	1	1
Moyenne et déviation standard	18.2 ± 1.41	18.1 ± 1.47	18.17 ± 1.46

Jour 6. La pointe de la plus longue tectrice des primaires, la septième, dépasse la pointe de l'aile repliée. Le téléoptile a percé l'extrémité de la gaine sur ces mêmes tectrices. Presque tous les oiseaux ont une faible coloration jaune de la cavité buccale.

Jour 11. La chute des néoptiles forme des plaques découvrant le plumage mésoptile à l'arrière de la tête et sur le dos.

Jour 14. Chute des néoptiles encore plus avancée. Une ligne blanche se dessine sur les secondaires proximales de l'aile; diamant altéré, mais sensible au toucher et visible de profil (fig. 37).

Jour 17. Quelques néoptiles persistent autour du cou; le plumage mésoptile est ordinairement complet (fig. 38).

Description du plumage mésoptile (fig. 38)—Ce plumage, assez semblable à celui de l'adulte, sera remplacé peu de temps après l'arrivée à la mer par un plumage juvénile. Au moment du départ de la colonie, la surface alaire est constituée par les tectrices des primaires et des secondaires; les rémiges n'apparaîtront que dans le plumage juvénile. Le

Tableau 9 Durée comparative du séjour au nid

Localité	Durée du séjour au nid	Poids au départ (grammes)	Poids en pourcentage de l'adulte	Source
Royaume-Uni	15.7	—	—	Keighley et Lockley, 1948
Danemark	17.2	*circa* 200	*circa* 30	Paludan, 1947
Îles Sainte-Marie	18.2	140.3	20	Le présent ouvrage
Côte Mourmane	19–20	*circa* 250	*circa* 35	Kartaschew, 1960

Nota: Les localités sont groupées par ordre croissant de sévérité des conditions climatiques.

Tableau 10 Poids et mensurations du jeune Gode à l'éclosion et au départ

	A l'éclosion	A la fin du séjour au nid	Chez l'adulte
Poids (en grammes)	62.7(9:55–69)	140.3(8:96–183.5)	686(7:608–740)*
Aile repliée (en millimètres)	25.2(14:23–27)	67.6(17:58–75)	202(4:187–204)
Aile étirée (en millimètres)	49.5(9:46–53)	133.1(11:119–159)	—
Tarse (en millimètres)	23.2(9:22–24.5)	28.3(16:24.5–33.5)	37(4:33–39)
Bec (longueur, en millimètres)	14.2(14:13.5–15)	18.3(16:16.5–19.5)	34.3(4:33–36)

*Poids d'après Johnson (1944).
Nota: Îles Sainte-Marie, mensurations de 1962 et 1963 combinées. Le premier chiffre qui suit la parenthèse représente le nombre d'individus mesurés; les chiffres suivants représentent les valeurs extrêmes. Pour fin de comparaison, le poids et les mensurations d'un certain nombre d'adultes sont donnés.

jeune a l'aspect suivant: la cavité buccale est jaune. La séparation entre les parties inférieures (blanches) et supérieures (noires) est très bien tranchée. Le diamant laisse encore une trace blanche à l'extrémité du bec. La ligne blanche entre l'œil et la base du culmen n'est pas toujours présente dans le plumage mésoptile; chez 65 jeunes Godes, 32 (49 p. 100) possédaient ce caractère, 26 (40 p. 100) n'en avaient aucune trace, tandis que sept individus (11 p. 100) possédaient une ligne blanche incomplète ou faiblement tracée. J'ignore à quoi on pourrait attribuer cette variation. La couleur des téléoptiles sur les ptérylies fémorales (cuisse externe) semble varier également. Chez l'adulte, l'extérieur de la cuisse est blanc et s'intègre aux régions ventrales. Chez les jeunes en plumage mésoptile, on rencontre beaucoup de variation et les situations extrêmes sont les suivantes: extérieur de la cuisse tout à fait noir ou tout à fait blanc. Sur un petit groupe d'individus étudiés en fonction de ce caractère, 12 (40 p. 100) avaient cette ptérylie très noire, 12 (40 p. 100) occupaient une situation intermédiaire, alors que les six autres (20 p. 100) avaient des téléoptiles blancs sur cette ptérylie. La taille du jeune Gode à son départ des colonies après une période moyenne de 18.2 jours est donnée dans le tableau 10.

En outre, une série de jeunes Godes étaient pesés et mesurés quotidiennement. De dix qu'ils étaient au début, ce nombre est malheureusement passé à six au cours du travail. Cet échantillonnage est trop faible pour être analysé par des méthodes statistiques. Il eut certes été intéressant d'apporter des faits nouveaux pour vérifier certaines lois émises récemment par Belopol'skii (1961). Comme corollaire du principe énoncé plus haut, il ajoute que le développement d'un jeune Alcidé, éclos tôt dans la saison, est plus lent et que cet oiseau quitte la colonie à un poids supérieur si on le compare à un poussin éclos en fin de saison. Il appuie cet énoncé sur très peu de données; la figure 103 de son ouvrage, qu'il utilise pour l'illustrer, est, à mon avis, sans aucune valeur scientifique. Pour vérifier un point de ce corollaire, j'ai mesuré la corrélation entre la durée du séjour au nid et la date du départ chez les jeunes Godes des îles Sainte-Marie; cette corrélation[1] est très faible ($r = -0.342$) et ne peut, en tout cas, servir d'appui à la règle émise par Belopol'skii.

A la figure 39, il est intéressant de noter une réduction sensible du poids (exprimée à la figure 40 par une réduction du taux d'accroissement pondéral) pendant les trois jours qui précèdent l'abandon des colonies. Un tel phénomène n'est pas tout à fait nouveau, puisque Tuck (1961: 157) et Johnson (1944) ont signalé un fait analogue chez *Uria aalge*. Tuck (1961: 156) interprète cette diminution de poids de la façon suivante: les poussins sont plus actifs à la veille du départ et requièrent un surplus d'énergie, lequel servira aussi à la stabilisation définitive des mécanismes physiologiques de la thermorégulation. On ne peut évidemment attribuer cette réduction à la cessation de l'apport de nourriture par les parents (*voir* plus bas) comme c'est le cas chez *Fratercula arctica* (Lockley, 1962; Myrberget, 1962). On pourrait suggérer que la croissance finale du plumage nécessite à cette époque une quantité additionnelle d'énergie que le poussin doit emprunter à ses réserves. Il est difficile de préciser la cause réelle de ce fait, pour le moment. Seul un travail expérimental permettrait de jeter un peu de lumière sur cet intéressant phénomène.

Peut-être est-il significatif que le jeune *Alca torda* des colonies de la côte Mourmane n'exhibe pas cette décroissance pondérale à la fin de la période d'élevage (*voir* Belopol'skii, 1961, fig. 101 et 102).

[1]J'ai groupé, pour calculer cette corrélation, les observations des deux saisons car j'ai montré plus haut qu'il n'y avait pas de différence significative entre la phénologie et la durée de séjour au nid au cours de ces deux saisons.

Figure 37 Jeune Gode âgé de 13 à 15 jours.

Figure 38 Jeune Gode à la veille de quitter la colonie; jours 17 à 19; plumage mésoptile complet.

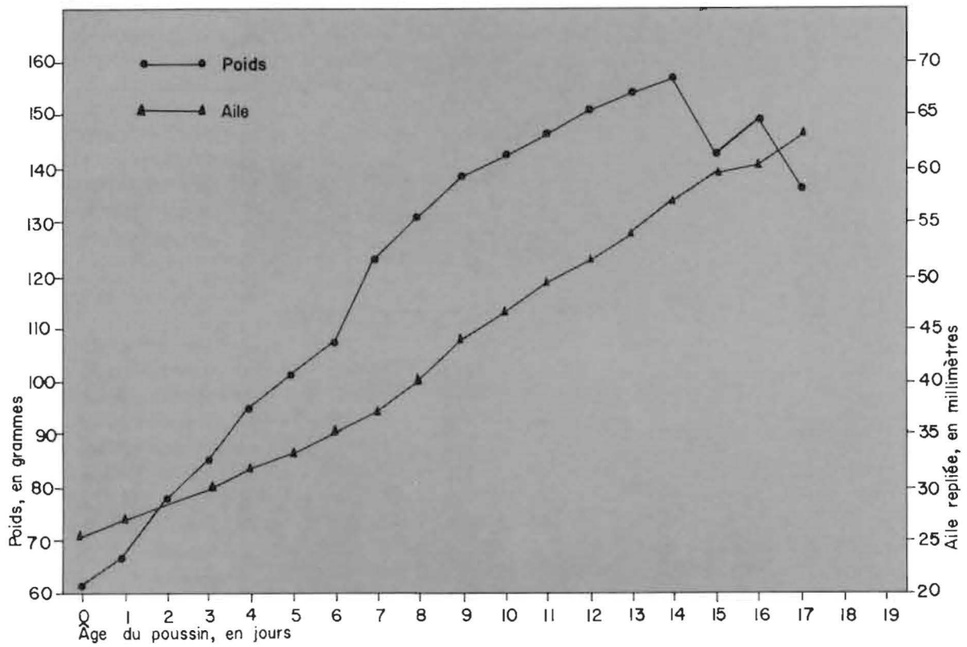


Figure 39 Accroissement pondéral et croissance de l'aile (repliée) de six jeunes Godes pendant la période d'élevage, îles Sainte-Marie, 1963.

Paludan (1947: 68) donne une courbe illustrant l'accroissement pondéral et une autre montrant la variation du taux de cet accroissement au cours du développement d'un seul oiseau; malgré le peu de valeur de ces courbes, il est néanmoins intéressant de constater dans ce cas aussi une légère réduction de poids à la veille du départ. Cependant le taux de croissance de ce jeune est remarquablement semblable au taux de croissance mesuré aux îles Sainte-Marie (fig. 40): accroissement pendant les sept ou huit premiers jours, puis réduction, lente d'abord puis rapide, de ce taux dans la dernière partie du séjour au nid.

Je n'ai pu mesurer l'accroissement pondéral en 1962, mais en comparant la longueur moyenne de l'aile du poussin au départ entre ces deux années, une différence nettement significative apparaît ($p < 0.01$); en 1962, cette valeur était de 71.7 millimètres (12 mensurations) alors qu'en 1963, elle était de 63.2 millimètres (9 mensurations). Un examen attentif des conditions climatiques qui ont prévalu au cours de ces deux saisons ne m'a pas permis de déceler une différence importante. De plus, mes données ne me permettent pas d'interpréter cette différence de taille entre les poussins pendant les deux années, d'autant plus qu'ils sont restés dans les colonies pour un séjour de même durée.

Si l'on se sert de la croissance de l'aile repliée comme indice du développement du plumage, on peut faire quelques comparaisons intéressantes (fig. 40). On voit d'abord que les variations du taux d'accroissement du poids et de croissance du plumage se suivent de très près; presque tous les sommets de la courbe du taux d'accroissement pondéral sont reproduits sur l'autre courbe avec un décalage d'une journée environ; ce qui suggère qu'un développement accru du plumage à la fin du séjour au nid ne serait pas le facteur expliquant la diminution de poids à ce même moment comme je l'ai suggéré plus haut. S'il en était ainsi, les deux courbes divergeraient de façon sensible alors qu'au contraire elles s'épousent très bien.

Les différences en poids des jeunes Marmettes de diverses colonies au moment du départ à la mer sont parfois considérables. Tuck (1961: 158) attribue ces divergences aux différences de climat

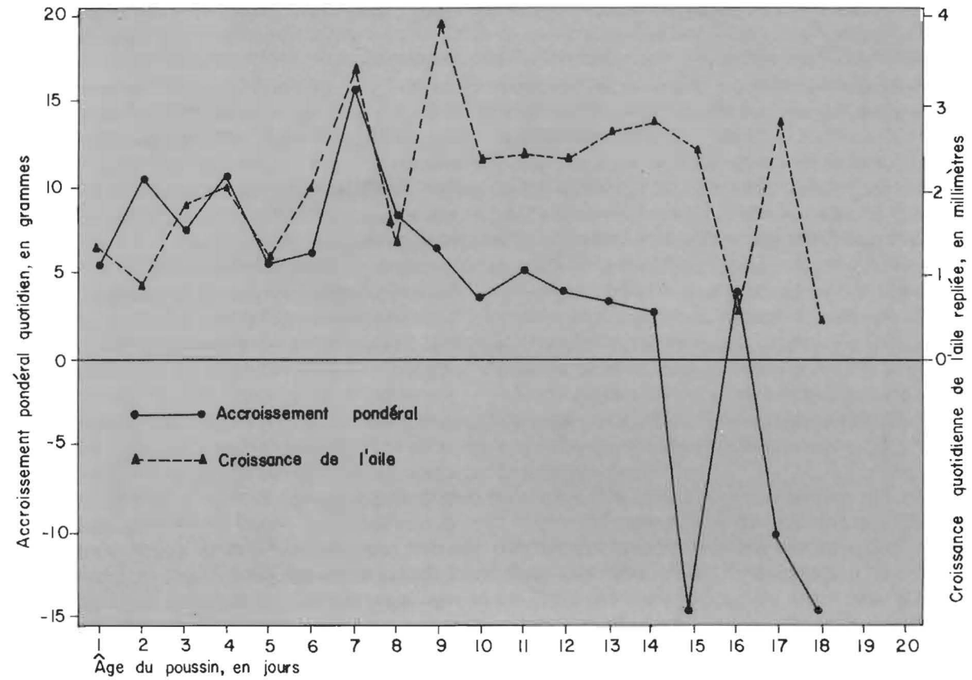


Figure 40 Taux d'accroissement du poids et de croissance de l'aile (repliée) chez six jeunes Godes pendant la période d'élevage, îles Sainte-Marie, 1963.

entre les diverses localités. Un phénomène semblable s'observe chez *Alca torda*. Le poids des jeunes Godes des îles Sainte-Marie (1963) ne représentait que 20 p. 100 du poids des adultes à leur départ des colonies (*voir* tableau 9), alors que dans les colonies de la côte Mourmane ils ont atteint environ 35 p. 100 du poids de l'adulte à ce stade de développement (Belopol'skii, 1961).

Peut-être, le régime alimentaire différent aux deux localités a-t-il une influence qui s'ajoute à celle du climat! Ce problème constitue un sujet de recherche en soi. J'espère que des données additionnelles viendront bientôt confirmer l'un ou l'autre aspect de cette discussion.

Nourrissage des poussins—Le mâle et la femelle prennent une part égale au nourrissage du poussin; chez deux couples observés pendant 41 heures, chacun des partenaires a fait un nombre égal de voyages avec du poisson (M-30 A et B font chacun six voyages; M-31 A et B font chacun quatre voyages).

Le nourrissage commence le jour de l'éclosion et j'ai même observé un poussin, dont le duvet n'était pas encore sec, essayer d'avaler un Lançon de 13 centimètres de longueur.

Le tableau 11 résume les observations recueillies sur cet aspect de la reproduction. Mes observations ont été faites surtout dans l'après-midi et je peux difficilement généraliser sur la nature du rythme quotidien, s'il en existe un. Ce tableau montre que la nourriture peut être apportée à n'importe quel moment de la journée. Le voyage le plus matinal fut observé à 05.15 heures, le plus tardif à 17.48 heures. Perry (1940) estime que chaque poussin reçoit en moyenne deux repas par jour jusqu'à l'âge de 12 ou 13 jours, avec un intervalle moyen de quatre heures entre les repas. Par la suite, le taux de nourrissage s'accélère et les adultes apportent leur charge de nourriture «*in a desperate hurry*» (Perry 1949). On pourrait croire à un fait analogue à l'examen du tableau 11, au 5 août: le poussin M-30 recevant un total de cinq repas en un peu moins de 90 minutes. Cependant, je ne crois pas que ce fait soit déterminé par l'âge du jeune ou par la «hâte d'en finir» des adultes comme le suggère Perry, mais plutôt par la distribution spatio-temporelle

du poisson. Le 5 août, le Lançon semblait très abondant tout près de la rive, en face de la colonie 260, et plusieurs autres espèces d'oiseaux (*Uria aalge*, *Gavia stellata*, *Phalacrocorax auritus* en plus d'*Alca torda*), dont la présence dans les environs était assez inhabituelle, y étaient assemblés.

La nourriture apportée consistait exclusivement de poisson. Contrairement à ce qui se produit chez *Uria aalge*, il est très rare qu'on trouve du poisson dans la zone de couvaison du Gode. Aussi, mes observations sur la diète du jeune Gode ont-elles presque toutes été obtenues par observation directe. J'ai observé: *Ammodytes hexapterus*, 29 individus, en 18 voyages; *Mallotus villosus*, 2 individus, en 2 voyages; indéterminés, 4 individus.

Le nombre de poissons apportés par l'adulte en un voyage variait de un à quatre.

Productivité de la colonie

Il est très difficile de dire à quel point mes activités régulières à travers ces îles ont affecté la productivité de la colonie. Dans certains cas, comme par exemple, après avoir manipulé un des couveurs au tout début de l'incubation, il était assez clair que mon intervention avait provoqué l'abandon de l'œuf. En 1962, j'ai considéré que cette influence négative avait joué dans neuf cas sur 70 et en 1963, dans dix cas sur 45; ces nids n'ont pas été inclus dans les calculs donnés plus bas.

Cette appréciation est, reconnaissons-le, assez subjective, mais toutes les études de ce genre sont entachées de la même erreur et les résultats présentés plus bas ont une importance relative plutôt qu'absolue. Les résultats sont les suivants:

Causes de la mortalité (1962 et 1963):

Œufs	
brisés pour diverses raisons	7
pris par les goélands	6
retrouvés dans l'eau	2
non incubés	8
Jeunes	
morts par exposition (froid)	4
coincés entre les roches	2
causes indéterminées	3

Discussion—Le taux de survie est remarquablement élevé; cependant, j'ai la nette impression qu'il est encore sous-estimé. J'ai la certitude que, dans les autres îles du refuge où les dérangements étaient réduits à un minimum, cette valeur est supérieure à 80 p. 100.

On note également que le taux de survie du poussin est plus élevé que celui de l'œuf. Ce fait est d'ailleurs assez général: chez les Alcidés, Drent (1961) et Tuck (1961) font des constatations analogues.

Quant aux facteurs affectant la productivité, on note que huit œufs marqués au cours des deux saisons n'ont pas été couvés. A mon avis, c'est là que mon intervention s'est fait le moins sentir. Je pense que ces œufs sont pondus par des jeunes oiseaux qui n'ont ni la motivation ni l'expérience nécessaire pour se reproduire avec succès, et ces œufs auraient vraisemblablement été abandonnés de toute façon.

Il est malheureusement impossible de calculer le taux de mortalité chez les adultes; seulement 21 reprises d'oiseaux bagués se prêtent à cette analyse, ce qui est nettement insuffisant. On n'a jamais établi

	Œufs pondus	Œufs éclos	Survie (%)
1962	61	46	75.4
1963	35	27	77.1
Total	96	73	76.0

	Nombre de poussins	Nombre de départs	Survie (%)
1962	46	41	89.1
1963	27	23	85.1
Total	73	64	87.6

	Œufs pondus	Productivité totale, nombre de jeunes au départ	Survie (%)
1962	61	41	67.2
1963	35	23	65.7
Total	96	64	66.6

avec certitude l'âge auquel cette espèce commençait à se reproduire. On a toujours considéré qu'elle le faisait à trois ans seulement, mais certains indices apportés dans ce travail (*voir* chapitre II) laissent croire que la maturité sexuelle peut se produire plus tôt, à deux ans peut-être. Il devient donc inutile d'analyser davantage ces valeurs avant d'obtenir des données additionnelles par baguage.

Avant de terminer, je voudrais rapprocher les résultats obtenus d'une hypothèse formulée récemment par Wynne-Edwards (1955, 1962). D'après cet auteur, l'abaissement du taux de reproduction, phénomène généralisé chez les oiseaux de mer, est une des façons d'abaisser le taux de recrutement des adultes chez des espèces à vie prolongée. L'auteur défend ensuite l'idée que non seulement l'abaissement du taux de reproduction, mais aussi la mortalité excessive entre la ponte et l'envol du poussin contribue largement à régler l'abondance de la population. Pour appuyer cette hypothèse, il cite Keighley et Lockley (1948) qui observent à Skomer une mortalité de 64 p. 100 chez *Alca torda* (œuf et jeune) au cours d'une saison. Il ne mentionne pas cependant que ces auteurs sélectionnaient, de préférence, les œufs bien en vue, donc très vulnérables, afin de les observer à distance. Il rapporte ensuite (1962: 511) une observation personnelle selon laquelle il aurait noté dans une colonie d'Irlande, une corniche occupée par 99 *Uria aalge* où on ne voyait que deux poussins . . .

Bon nombre de travaux récents montrent que des taux de survie de 60 à 70 p. 100 et même 90 p. 100 sont fréquents pendant la reproduction chez les Alcidés (Tuck, 1961; Drent, 1961; Myrberget, 1962; le présent travail; etc.).

Si l'hypothèse ainsi formulée était vraie, une correction s'impose: l'abaissement du taux de recrutement des adultes ne se réalise pas au cours des premiers stades de vie de la progéniture, mais au cours d'un stade ultérieur, encore imprécis, sous l'effet d'un facteur encore indéterminé. On a d'assez bonnes preuves qu'un tel mécanisme puisse opérer chez les Laridés, mais les exemples donnés plus haut montrent qu'il n'en est pas de même chez les Alcidés.

Tableau 11 Taux de nourrissage du jeune Gode

		M-30		M-31	
Date	Durée de la période d'observation	Âge du jeune	Heure	Âge du jeune	Heure
21 juillet	03.25–12.00	1	06.45B	0	—
26 juillet	14.40–20.06	6	15.20B	5	—
31 juillet	04.45–08.15	11	05.15B	10	—
			05.30B		
1er août	14.30–20.00	12	14.35B	11	15.32A
5 août	10.30–16.58	16		15	11.05A
					12.07B
					12.47B
					14.52B
			15.15B		15.10A
			15.26A		
			15.43A		
			16.00A		
			16.48A		
					16.45B
6 août	14.50–19.17	17	15.12A	16	—
			16.30A		
7 août	14.00–20.30	—	—	17	17.48A

Nota: La lettre qui suit l'heure indique lequel des partenaires a fait le nourrissage.

Résumé

1 Ce travail a été entrepris dans le but de recueillir des renseignements sur l'histoire naturelle du Gode (*Alca torda* L.) des côtes nord-américaines. Dans ce but, j'ai passé les étés de 1962 et 1963 aux îles Sainte-Marie sur la côte nord du golfe Saint-Laurent.

2 Le climat, la physiographie, la flore et la végétation de cette région sont décrits en détail.

3 Le Gode occupe aujourd'hui, probablement sous l'effet d'une protection accrue, une aire de reproduction qu'il occupait il y a 150 ans. Sa distribution géographique et son abondance sont analysées.

Le fait le plus intéressant, révélé par les reprises d'oiseaux bagués, est sans doute le retour auprès des colonies d'immatures âgés d'une année.

Seuls les oiseaux de la côte occidentale du Groenland effectuent une réelle migration; les oiseaux des autres colonies se dispersent de façon plus ou moins irrégulière dans la zone du plateau continental atlantique et leur zone d'hivernage atteint Long Island (N.Y.).

4 L'étude du rythme saisonnier démontre l'existence d'un nombre maximal d'oiseaux inoccupés autour des colonies au tout début de juillet. Le nombre d'oiseaux inoccupés par rapport au nombre de reproducteurs est alors exceptionnellement élevé et ce problème est discuté.

Le rythme quotidien est marqué surtout par une période d'abondance et d'activité en fin d'après-midi.

5 Les principales manifestations éthologiques sont décrites. Une distinction est faite entre deux formes d'activités agonistiques: le «bec entrouvert» et la «ruée». Les deux types principaux de la parade sexuelle sont les «salutations» et les caresses mutuelles. Une distinction entre ces deux manifestations est proposée.

Ce travail apporte des observations sur l'activité reproductrice (construction du nid), le comportement épimélétique et le comportement allomimétique. Je fais une brève analyse des signaux sonores et des moyens d'inter-communication auditifs chez cette espèce.

6 Si l'on compare la situation sur les côtes nord-américaines à celle qui existe dans plusieurs colonies européennes, on dénote un abrégement de la phase pré-reproductrice dans nos colonies, dû vraisemblablement à la sévérité des conditions climatiques.

7 Je dresse un catalogue des sites de nidification utilisés par les diverses espèces d'oiseaux de mer des îles Sainte-Marie et montre l'utilisation différentielle qu'elles en font. Cependant, la Marmette commune et le Gode entrent en compétition vis-à-vis ce facteur, ce qui influe certainement sur l'abondance du Gode dans les colonies où les deux oiseaux sont sympatriques.

8 Mâles et femelles se partagent l'incubation et le nourrissage. La femelle semble jouer un rôle prédominant (dans l'incubation), mais mes observations ne permettent aucune conclusion. Le Gode est très assidu à la couvaison, ce qui ne corrobore pas les observations répandues dans la littérature.

9 L'accroissement pondéral du poussin montre une diminution marquée à la fin de la période d'élevage.

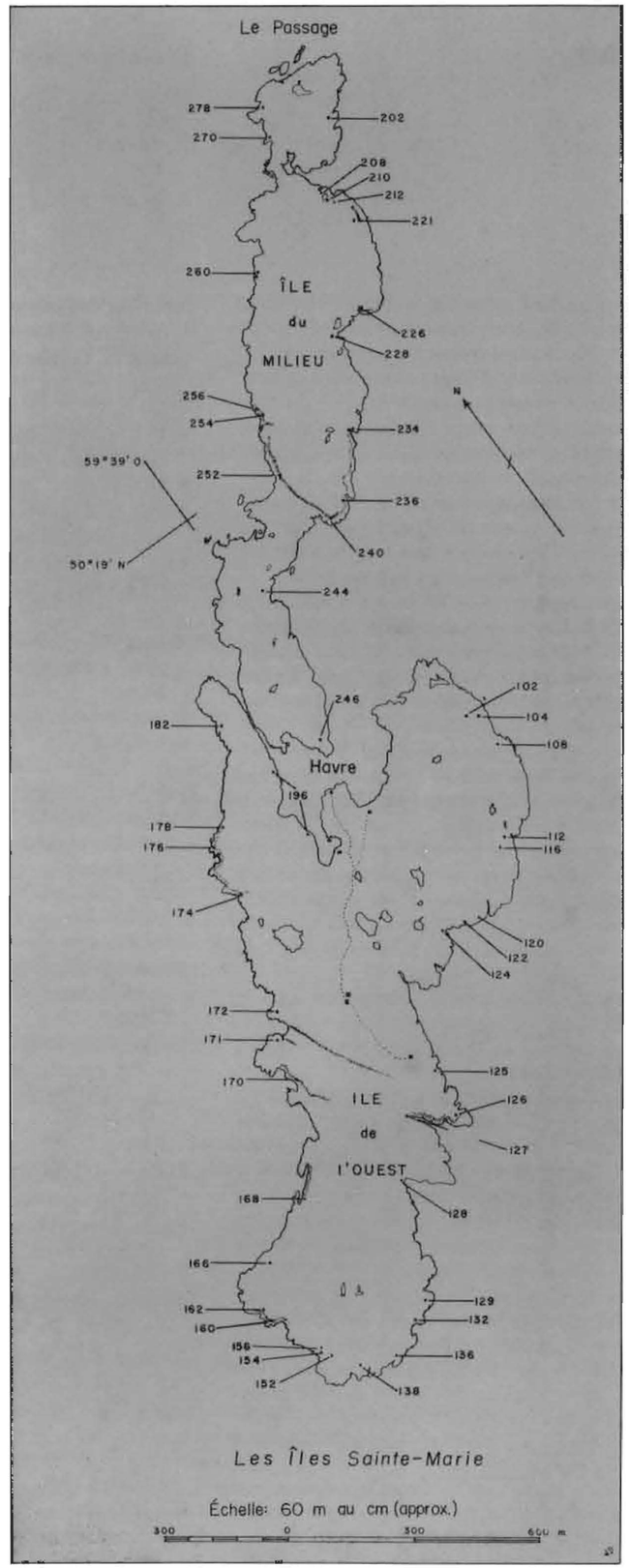
10 Le taux de survie (œufs et jeunes) est de 66 p. 100. Cette valeur est très probablement sous-estimée.

Appendice

Liste des occupants (en paires) des sites de nidification localisés sur la carte donnée à la fin de ce travail. Quelques sites diffus ou difficiles à localiser ont été négligés. C'est pourquoi le total des oiseaux d'une espèce sera inférieur d'après cette liste à l'estimé de la population de cette espèce donnée dans le texte. Les symboles utilisés sont les suivants:

G — Gode
M — Marmette commune
Mc — Macareux arctique
Gn — Guillemot noir
S — Sterne commune

Nº du site de nidification	Nº du site de nidification
102 — 5 Mc	172 — 10 Gn
104 — 3 G	174 — 2 Mc
108 — 4 G, 1 Mc	176 — 7 G
112 — 13 G, 35 Mc	178 — 11 G, 3 Mc
116 — 4 G, 20 Mc	182 — 13 G, 8 M, 2 Mc
120 — 3 G, 4 Mc	196 — 20 Gn
122 — 6 G, 9 Mc	202 — 50 M, 37 G, 10 Mc
124 — 5 Gn	208 — 4 G, 1 Mc
125 — 11 Mc	210 — 3 G, 1 Mc
126 — 8 G, 2 Mc	212 — 5 G
127 — 5 Gn	221 — 33 G, 6 Mc
128 — 3 G, 2 Mc	226 — 6 G, 5 Mc
129 — 20 G, 20 Mc	228 — 8 Gn
132 — 10 G, 5 M, 3 Mc	234 — 4 Mc
136 — 6 G, 1 Mc	236 — 13 G
138 — 6 G	240 — 4 G
152 — 10 G, 2 Mc	244 — 11 Gn
154 — 6 M, 4 G, 2 Mc	246 — 40 S
156 — 3 Mc, 5 G	252 — 25 Mc, 16 G, 8 M
160 — 6 Mc, 2 G	254 — 70 M, 15 Mc, 7 G
162 — 5 G	256 — 4 G, 7 Mc
166 — 125 Mc, 14 G	260 — 17 G
168 — 8 G	270 — 1 G
170 — 6 G, 5 Mc	278 — 2 G
171 — 8 Gn	



Summary

The breeding biology of the razorbill (*Alca torda* Linnaeus) on St. Mary Islands in the Gulf of St. Lawrence was studied during the summers of 1962 and 1963. Summer and winter distribution patterns were analysed from the available data.

The northern limit of the summer distribution of the razorbill in the western Atlantic is found to correspond closely to the August 4°C surface isotherm. After the breeding season, the birds disperse over the limits of the continental shelf, only the most northerly populations dispersing in a predictable pattern that can be called migration.

A marked compression of the pre-nesting stage in the study area is attributed to the late departure of ice in the surrounding waters. Maximum attendance at the colony occurs in early July: a small proportion of the birds present then are of the first-year age group. Daily attendance at the colony reaches a maximum around mid-day or soon after. However, the daily peak of activity, as expressed by the amount of courtship, prospecting for nest-sites, social encounters, etc., occurs in late afternoon, during the four hours preceding darkness.

The main patterns of social behaviour are described. An interpretation of the sound signals, which seem to vary much more in their duration and intensity than in their acoustic qualities, is proposed.

The birds were found to be very assiduous during incubation; this is related to a history of open-ledge nesting and to the existence of a complex nest-relief ceremony.

The incubation period for a sample of nine eggs lasted 36.9 ± 1.59 days. Thirty chicks stayed in the nest for 18.17 ± 1.46 days before leaving for the sea. Departure of the chick accompanied by one of the parents was witnessed on two occasions.

Growth and survival of the chicks were followed over the two years; a marked decrease in weight occurs in the last two or three days of the stay at the nest. Survival rate for both the egg and chick stage was relatively high at 66 per cent (both years combined). There are indications that this value is much higher in undisturbed parts of the study area.

Bibliographie

American Ornithologists' Union. 1957. Check-list of North American Birds. 5e éd., Baltimore.

Austin, O. L., fils. 1932. The birds of Newfoundland Labrador. Mem. Nuttall Orn. Club, nº 7, 229 p.

Ball, S. C. 1938. Summer birds of the Forillon, Gaspé County, Quebec. Can. Field Nat. 52(7):95–103.

Bayley, I. A. 1925. The birds of Bird Islands, Nova Scotia. Can. Field Nat. 39:183–187.

Bent, A. C. 1919. Life histories of North American Diving birds. Order Pygopodes. Bull. U.S. Nat. Mus. nº 107, 237 p.

Belopol'skii, L. O. 1961. Ecology of sea colony birds of the Barents Sea. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. (Traduction anglaise de l'ouvrage russe: Ekologiya Morskikh Kolonial'nykh Ptits Barentsova morya, publié en 1957 par: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskva-Leningrad.)

Bertelsen, A. 1932. Meddelelser om nogle af de i Vest-Grønland distrikter mellem 60° og 77° N. Br. almindeligere . . . . (Distribution, breeding and migration of birds of West Greenland.) Meddelelser om Grønland 91(4):1–73. (En danois, avec résumé anglais.)

Braund, F. W., et E. P. McCullagh. 1940. The birds of Anticosti Island, Quebec. Wilson Bull. 52(2):96–123.

Conder, P. J. 1950. Courtship and social displays of three species of auks. Brit. Birds 43:65–69.

Connor, A. J. 1938. The climates of North America: Canada. Handb. d. Klimatologie, Bd. II, Teil J, lief 2, Berlin.

Cott, H. B. 1954. The exploitation of wild birds for their eggs. Ibis 96:129–149.

Coues, E. 1861. Notes on the ornithology of Labrador. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 13:215–257.

Coues, E. 1868. A monograph of the Alcidae. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 20:2–81.

Coulson, J. C. 1959. The plumage and leg colour of the Kittiwake and comments on the non-breeding populations. Brit. Birds 52:189–196.

Coulson, J. C., et E. White. 1956. A study of colonies of the Kittiwake *Rissa tridactyla* (L.). Ibis 98:63–79.

Coulson, J. C., et E. White. 1958. The effects of age on the breeding biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 100:40–51.

Cullen, J. M. 1954. The diurnal rhythm of birds in the arctic summer. Ibis 96:31–46.

Darling, F. F. 1938. Bird flocks and the breeding cycle, a contribution to the study of avian sociality. Cambridge, University Press.

Davie, O. 1898. Nest and eggs of North American birds. Columbus.

Dawson, W. B. 1913. The currents in the Gulf of St. Lawrence. Dept. Naval Service, Ottawa, 46 p.

Dawson, W. L. 1920. An oological revision of the Alciformes. Jour. Mus. Compar. Oology 7–14.

Dice, L. R. 1952. Natural communities. Univ. Michigan Press.

Drent, R. 1961. Breeding biology of the Pigeon Guillemot (Aves: Cepphus). Unpubl. M.A. Thesis, University of British Columbia. (Cette étude a depuis été publiée en partie dans Ardea, 1965, pp. 99–160, sous le titre: Breeding Biology of the Pigeon Guillemot (*Cepphus columba*).)

Dunbar, M. J. 1951. Eastern arctic waters. Fish. Res. Bd. Canada, Bull. 88, 131 p.

Dunbar, M. J. 1954. Arctic and subarctic marine ecology: immediate problems. Arctic 7(3 et 4):213–228.

Ellis, D. V. 1955. Some observations on the shore fauna of Baffin Island. Arctic 8:224–236.

Fay, F. H., et T. J. Cade. 1959. An ecological analysis of the avifauna of St. Lawrence Island, Alaska. Univ. California Publ. Zool. 63(2):73–150.

Fernald, M. L. 1950. Gray's manual of botany. 8e éd., New York.

Fisher, J. 1952. The fulmar. London, Collins.

Fisher, J. 1954. Evolution and bird sociality. Dans Evolution as a process, édité par J. Huxley, A. C. Hardy et E. B. Ford. London, Allen and Unwin.

Fisher, J. 1954a. Bird recognition. Éd. revue. Vol. I. London, Penguin.

Fisher, J., et R. M. Lockley. 1954. Sea-birds. London, Collins.

Goode, J. Paul, et E. B. Espenshade, fils. 1950. Goode's school atlas. Rand McNally and Company, New York, xvi-272 p.

Gordon, S. 1951. Display of Razorbills. Brit. Birds 54:70.

Greenwood, J. 1964. The fledging of the Guillemot *Uria aalge* with notes on the Razorbill *Alca torda*. Ibis 106(4):469–481.

Gudmundsson, F. 1958. The effects of the recent climatic changes on the bird life in Iceland. Proc. 10th Intern. Ornith. Congr., Uppsala: 502–514.

Gysels, H., et M. Rabaey. 1964. Taxonomic relationships of *Alca torda*, *Fratercula arctica* and *Uria aalge* as revealed by biochemical methods. Ibis 106(4):536–540.

Hewitt, O. L. 1950. Fifth census of non-passerine birds in the bird sanctuaries of the North Shore of the Gulf of St. Lawrence. Can. Field Nat. 64:73–76.

Huntsman, A. G., W. B. Bailey et H. B. Hachey. 1954. The general oceanography of the Strait of Belle Isle. Jour. Fish. Res. Bd. Canada 11(3):198-260.

Jespersen, P. 1930. Ornithological observations in the North Atlantic Ocean. Oceanogr. Rep. Danish «Dana» Exp. 1920–22, 7:1–36.

Job, H. K. 1902. Among the waterfowl. Toronto, The Musson Book.

Johnson, R. A. 1940. Present range, migration and abundance of the Atlantic Murre in North America. Bird-Banding 11:1–17.

Johnson, R. A. 1941. Nesting behaviour of the Atlantic Murre. Auk 58:153–163.

Johnson, R. A. 1944. Weight records for some Atlantic Alcidae. Wilson Bull. 56:161–168.

Kaftanovskii, Y. M. 1941. Opyt sravnitel'noi kharakteristiki biologii razmnozheniya nekotorykh chistikovykh. (Étude comparée des caractères de la reproduction de quelques Alcidés.) Trudy Gosudarstvennogo Zapovednika «Sem' Ostrovov'». Glavnoe Upravlenie po zapovednikam pri SNK RSF SR. (En russe; cité par Belopol'skii, 1961.)

Kartaschew, N. N. 1960. Die Alkenvögel des Nordatlantiks. Wittenberg, Neue Brehm Bücherei, Nr. 257, 154 p.

Keighley, J., et R. M. Lockley. 1948. The incubation and fledging-period of the Razorbill. Brit. Birds 41(4):113–114.

Koskimies, J. 1949. Some methodological notes concerning the waterfowl census in the Archipelago. Pap. Game Res. (Helsinki), 3, 18 p.

Kozlova, E. V. 1961. Fauna of U.S.S.R.: Birds, vol. II, nº 3, Charadriiformes, Suborder Alcae. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. (Traduction anglaise de l'ouvrage russe: Fauna SSSR, Ptitsy, Tom II, Vyp. 3, publié en 1957 par: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskva-Leningrad.)

Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford, Clarendon Press.

Lauzier, L., R. W. Trites et H. B. Hachey. 1957. Some features of the surface layer of the Gulf of

St. Lawrence. Fish. Res. Bd. Canada, Bull. 111: 195–212.

Leim, A. H. 1957. Résumé des travaux du comité des recherches sur le Hareng de l'Atlantique. Fish. Res. Bd. Canada, Bull. 111: 17–33.

Lemieux, L. 1956. Seventh census of non-passerine birds in the bird sanctuaries of the North Shore of the Gulf of St. Lawrence. Can. Field Nat. 70:183–185.

Lewis, H. F. 1925. The new bird sanctuaries in the Gulf of St. Lawrence. Can. Field Nat. 39:170–177.

Lewis, H. F. 1925a. Notes on birds of the Labrador Peninsula in 1923. Auk 42(1):74–80.

Lewis, H. F. 1931. Five years progress in the bird sanctuaries of the North Shore of the Gulf of St. Lawrence. Can. Field Nat. 45:73–78.

Lewis, H. F. 1931–1932. An annotated list of plants collected on the North Shore of the Gulf of St. Lawrence, 1927–1930. Can. Field Nat. 45:129–135, 174–179, 199–204, 225–228; 46:12–18, 64–66, 36–40, 89–95.

Lewis, H. F. 1937. A decade of progress in the bird sanctuaries of the North Shore of the Gulf of St. Lawrence. Can. Field Nat. 51:51.

Lewis, H. F. 1942. Fourth census of non-passerine birds in the bird sanctuaries of the North Shore of the Gulf of St. Lawrence. Can. Field Nat. 56:5–8.

Lockley, R. M. 1962. Puffins. New York, Doubleday.

Lonnberg, E. 1938. Notes on the migration of Swedish birds. Proc. 8th Intern. Ornith. Congr., Oxford, 1934:602–619.

Løppenthin, B. 1963. Immigration and distribution of the Alcidae in the Baltic area. Proc. XIII Intern. Ornith. Congr., vol. 2:1128–1133.

McKittrick, T. H., fils. 1929. Auk flights at sea. Auk 46:529–532.

Moisan, G. 1962. Eighth census of non-passerine birds in the bird sanctuaries of the North Shore of the Gulf of St. Lawrence. Can. Field Nat. 76(2):78–82.

Moynihan, M. 1955. Types of hostile displays. Auk 72:247–259.

Myrberget, S. 1959. (Rhythms in numbers of puffins, *Fratercula arctica* (L.) attending a colony at Lovunden, North Norway (66°20′ lat. N., 12°20′ long. E.). Sterna 3:239–248. (En norvégien, avec résumé anglais.)

Myrberget, S. 1962. Undersøkelser over forplantningsbiologien til lunde (*Fratercula arctica* (L.)). Egg, ruging og unger. (Contribution to the breeding biology of the Puffin, *Fratercula arctica* (L.). Eggs, incubation and young.) Meddelelser fra Statens Viltunderskelser, 2. serie, Nr. 11, 51 p. (En norvégien, avec résumé anglais.)

Myrberget, S. 1962a. Lundefuglens vandringer. Fauna 15(3):157–164. (En norvégien, avec résumé anglais.)

Myrberget, S. 1962b. Lundens seksuelle og sosiale adferd. Fauna 15(1):1–10. (En norvégien, avec résumé anglais.)

Nordberg, S. 1950. Researches on the bird fauna of the marine zone in the Aland Archipelago. Acta Zool. Fennica 63:1–62.

Nørrevang, A. 1958. On the breeding biology of the Guillemot (*Uria aalge* (Pont.)). Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. 52:48–74.

Paige, J. P. 1948. Behaviour of Razorbill. Brit. Birds 41:127.

Palmgren, P. 1949. On the diurnal rhythm of activity and rest in birds. Ibis 91:561–576.

Paludan, K. 1947. Alken. Dens ynglebiologi og dens forekomst i Danmerk. København, Munksgaard.

Paludan, K. 1951. Contribution to the breeding biology of *Larus argentatus* and *L. fuscus*. København, 142 p.

Paludan, K. 1960. Alkefugle. Nordens Fugle i Farver 3:207–251.

Pennycuick, J. F. 1956. Observations on a colony of Brunnich's Murre (*Uria lomvia*) in Spitsbergen. Ibis 98:80–99.

Peters, H. S., et T. D. Burleigh. 1951. The birds of Newfoundland. St. John's.

Pettingill, O. S., fils. 1939. The bird life on the Grand Manan Archipelago. Proc. Nova Scotia Inst. Sci. 19(4):293–372.

Perry, R. 1940. Lundy, Isle of Puffins. London.

Perry, R. 1949. Nesting habits of the razorbill. Country Life, June 17:1434–1435.

Richdale, L. E. 1949. A study of a group of penguins of known age. Dunedin, Biol. Monogr., n° 1, 88 p.

Richdale, L. E. 1951. Sexual behaviour in penguins. Lawrence, Univ. of Kansas Press, 316 p.

Richdale, L. E. 1963. Biology of the Sooty Shearwater, *Puffinus griseus*. Proc. Zool. Soc. London, 141:1–117.

Rousseau, J. 1952. Les zones biologiques de la péninsule Québec-Labrador et l'hémiarctique. Mém. Jar. Bot. Montréal, 27:469–479.

Salomonsen, F. 1943. Fugletaellinger 1936–1942 paa Hirsholmene og Christianø. Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. 37(3):151–181. (En danois, avec résumé anglais.)

Salomonsen, F. 1944. The Atlantic Alcidae. Sjatte Följder, Sr. B., vol. 3, n° 5. Goteborg.

Salomonsen, F. 1948. The distribution of birds and the recent climatic change in the North Atlantic area. Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. 42(2):85–99.

Salomonsen, F. 1951. The birds of Greenland. Vol. III. København.

Salomonsen, F. 1963. Systematisk Oversigt over Nordens Fugle. København, Munksgaard. (En danois.)

Scoggan, H. J. 1950. The flora of Bic and the Gaspé Peninsula, Quebec. Nat. Mus. Canada, Bull. 115, 399 p.

Southern, H. N. 1940. The ecology and population dynamics of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Ann. Appl. Biol. 27:509–526.

St. John, H. 1922. A botanical exploration of the North Shore of the Gulf of St. Lawrence including an annotated list of the species of vascular plants. Canada, Dept. Mines, Mem. 126, Biol. Ser. 4, 130 p.

Storer, R. W. 1945. Structural modifications in the hind limb in the Alcidae. Ibis 87(3):433–455.

Storer, R. W. 1952. A comparison of variation, behaviour and evolution in the sea bird genera *Uria* and *Cepphus*. Univ. California Publ. Zool. 52(2):121–220.

Tanner, V. 1944. Outlines of the geography, life and customs of Newfoundland-Labrador. Acta Geogr. 8(1). 2 vols. Helsinki.

Tener, J. S. 1951. Sixth census of non-passerine birds in the bird sanctuaries of the North Shore of the Gulf of St. Lawrence. Can. Field Nat. 65:65–68.

van Tets, G. F. 1963. A comparative study of some of the social communication patterns of cormorants and related birds in the Pelecaniformes. Unpubl. Ph.D. Thesis, University of British Columbia.

Thomson, A. Landsborough. 1953. The migrations of British auks (Alcidae) as shown by the results of marking. Brit. Birds 46:3–15.

Ticehurst, C. B. 1936. A note on Razorbills (*Alca torda* L.). Ibis, 13 series, vol. VI: 381–383.

Tinbergen, N. 1953. L'étude de l'instinct. Paris, Payot.

Tinbergen, N. 1960. The Herring Gull's world. New York, Basic Books.

Tschanz, B. 1959. Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria aalge aalge* (Pont.)). Behaviour 14:1–100.

Tuck, L. M. 1961. The murres: their distribution, populations and biology. Canadian Wildlife Series, n° 1, Ottawa.

Tuck, L. M., et H. J. Squires. 1955. Food and feeding habits of Brunnich's Murre (*Uria lomvia lomvia*) on Akpatok Island. Jour. Fish. Res. Bd. Canada 12(5):781–792.

Verheyen, R. 1958. Contribution à la systématique des Alciformes. Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique 34(15):1–15.

Vermeer, K. 1963. The breeding ecology of the Glaucous-winged Gull (*Larus glaucescens*) on Mandarte Island, B.C. British Columbia Prov. Mus. Occ. Pap. N° 13.

Voous, K. H. 1960. Atlas of European birds. London, Nelson.

Winn, H. E. 1950. The black guillemot of Kent Island, Bay of Fundy. Auk 67:477–485.

Witherby, H. F., F. C. R. Jourdain, N. F. Tucker et B. W. Tucker. 1941. The handbook of British birds. Vol. 5. London, Witherby.

Wynne-Edwards, V. C. 1955. Low reproductive rates in birds, especially sea-birds. Acta XI Congr. Intern. Ornith. Basel: 540–547.

Wynne-Edwards, V. C. 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh-London, Oliver and Boyd.

Service canadien de la faune
Ministère des Affaires indiennes et du Nord canadien