

LA MOUETTE MÉLANOCÉPHALE *Larus melanocephalus* COMME AIDE À LA MOUETTE RIEUSE *L. ridibundus* PENDANT SA REPRODUCTION

JACQUES VAN IMPE

In both 1995 and 1996 an unpaired male Mediterranean Gull was observed helping a pair of Black-headed Gulls during breeding, near Antwerpen (northern Belgium). Two different birds were involved as one was in adult plumage, the other second summer. In 1995, the helper assisted greatly; in nest construction, breeding, care and feeding of the two chicks, one of which survived at least to the fledging stage. In 1996 the co-operative trio broke up during nest-construction and breeding stage.

The early break-up in 1996 was probably caused by the arrival of three pairs of Mediterranean Gulls near the trio's nest. In 1995 the trio were surrounded only by Black-headed Gull nests (FIG. 1.). Due to the larger stature and especially the stronger territorial defence of the Mediterranean Gull, as compared to the Black-headed Gull, the former largely dominates on the breeding grounds.

It was difficult to know whether the Mediterranean Gull was paired with a Black-headed Gull or only held a helping function, until they were seen as a trio. All partners of the trio were only present at the site together for 5.3% of observation time (TAB. I.). Proof of there being a trio took three hours of observation in 1995 and eight in 1996.

Until now, interspecific helping behaviour hasn't been described for the Mediterranean Gull. Our observations may raise doubts as to whether true mixed *Larus melanocephalus*/*L. ridibundus* pairs exist. Within the *Laridae*, the Mediterranean Gull shows some unique courtship behaviour, the "Rocking Long Call Sequence" being the commonest. The complexity of this behaviour would suggest that hybridization between the two species would be very unlikely.

INTRODUCTION

Dans une colonie de Mouettes rieuses située au nord de la ville d'Anvers, nous avons aperçu en 1995 et en 1996 un mâle non apparié de Mouette mélanocéphale qui apportait son concours à un couple de Mouettes rieuses durant la reproduction. En 1995 c'était une Mouette mélanocéphale baguée en plumage adulte tandis qu'en 1996 le "helper" était non bagué et présentait un plumage de seconde année. Il s'agissait donc de deux "mâles" différents.

Chez les Laridés un comportement altruiste entre différentes espèces paraît très inhabituel. Dans son inventaire mondial des espèces adop-

tantes (22 familles, 65 espèces) et des espèces dont les jeunes sont nourris par d'autres espèces (22 familles, 71 espèces), SHY (1982) ne cite pas ce groupe. Les Laridés sont également absents dans une liste d'oiseaux d'Australie, chez lesquels une reproduction en commun est décrite (Dow, 1980).

Chez la Mouette mélanocéphale le comportement d'aide semble n'avoir jamais été signalé (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1982; CRAMP & SIMMONS, 1982; ZUBAKIN in IL'ICEV & ZUBAKIN, 1990; ARDAMATSKAYA, 1993). C'est la raison pour laquelle nous avons consacré une attention particulière à ce point étonnant et non éclairci de la biologie de reproduction de cette espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations ont été faites à partir d'un talus bordant une colonie de Mouettes rieuses, au sein de laquelle des nidifications de la Mouette mélanocéphale avaient été notées depuis plusieurs années. Du poste d'observation fixe, les emplacements des nids étaient bien visibles à une distance de 250 à 300 mètres. Ils étaient construits dans une végétation dominée par des orties (*Urtica sp.*), l'Épilobe à feuilles étroites (*Epilobium angustifolium*) et des tiges pérennes d'*Aster tripolium*. En 1995, la reproduction du trio a été suivie avec un appareil enregistreur pendant 41 heures environ (TAB. II et III) étalées sur 16 jours d'observation, et en 1996 pendant à peu près 19 heures sur 7 jours. Nous avons noté la durée de présence au nid de chacun des membres du trio, l'activité principale de l'aide-Mouette mélanocéphale et les participations individuelles à la couvaison. La trop grande distance empêchait une analyse précise des vocalisations. Le terrain étant quant à lui inaccessible, les nids n'ont pas été contrôlés. La détermination des sexes des conjoints de la Mouette rieuse ne fut pas possible.

Ces observations complètent des notes sur la biologie de reproduction de la Mouette mélanocéphale recueillies pendant les trois saisons de nidification précédentes.

RÉSULTATS

Aperçu des nidifications en 1995 et 1996

1995.— Le 9 avril une Mouette mélanocéphale bagueée et en plumage adulte défend en compagnie d'une Mouette rieuse un territoire bien défini. La Mouette mélanocéphale "appariée" est déterminée comme "mâle" au vu de sa grande taille (tête volumineuse, bec épais, posture érigée) et de son comportement (grande agressivité, cris fréquents). Les observations se répètent de façon identique, les 11 et 13 avril. Plus tard, la couvaison effectuée par des individus des deux espèces suggère l'existence d'un couple mixte. Mais le 19 avril la Mouette rieuse quitte précipitamment le nid pour aller mendier de la nourriture auprès d'un congénère nouvellement arrivé. En 20 minutes, trois échanges de nourriture sont observés, suivis d'un accouplement.

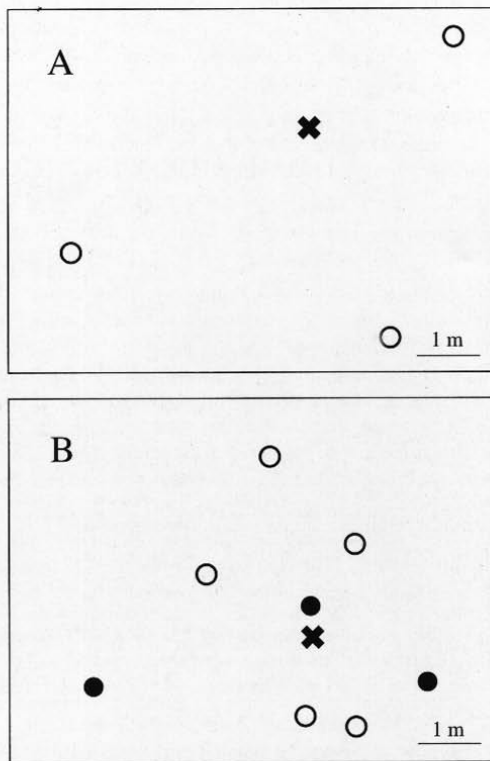


FIG. 1.— Esquisse de l'emplacement du nid du trio (aide-Mouette mélanocéphale + couple Mouette rieuse) parmi les nids environnants en 1995 (A) et 1996 (B).

Sketch of the trio's nest's position (helper Mediterranean Gull + Black-headed Gull pair) and surrounding nests in 1995 (A) and 1996 (B).

x : nid du trio - trio's nest

o : nid de *L. ridibundus* - Black-headed Gull nest

• : nid de *L. melanocephalus* - Mediterranean Gull nest

Entre le 19 avril et le 30 mai, des échanges de nourriture et des accouplements entre les deux conjoints du couple de Mouettes rieuses sont notés à plusieurs reprises, presque toujours sous la surveillance de l'aide-Mouette mélanocéphale. Nous n'avons jamais observé un comportement nuptial quelconque entre des individus des deux espèces.

Le 4 mai ($X \pm 1$ jour), deux poussins éclosent. À partir du 7 mai, nous n'observons plus qu'un seul poussin qui présente l'aspect d'un jeune de Mouette rieuse. La dernière observation se situe au 4 juin.

1996.— Le 24 mars a lieu la première observation d'un "mâle" de Mouette mélanocéphale en plumage de seconde année défendant un territoire. Le 4 avril, ce célibataire paraît couvrir. Le 8 avril, il témoigne un grand intérêt à un couple de Mouettes rieuses installé dans le territoire qu'il défend. Les trois oiseaux échangent des coups de bec. Le 10 avril, le nid est occupé alternativement par les deux espèces et le 14 avril les conjoints du couple de Mouettes rieuses échangent de la nourriture à plusieurs reprises. L'existence d'une coopération à trois est confirmée le 19 avril, lorsqu'un accouplement entre les deux Mouettes rieuses est noté, en présence du "mâle" de Mouette mélanocéphale. À cette date et le 22 avril, la Mouette mélanocéphale et le couple de Mouettes rieuses renforcent la structure du nid et couvent. Contrairement au comportement harmonieux du trio de l'année précédente, les hostilités persistent entre les trois individus. De plus, les deux Mouettes rieuses sont agressées par trois couples de Mouettes mélanocéphales qui défendent leurs nids installés entre 0,5 et 4 m de

celui occupé par le trio (FIG. 1). Le 1^{er} mai, les membres du trio donnent l'impression d'avoir perdu toute relation et à partir du 4 mai, une identification du trio n'est plus possible.

Présence des membres du trio près du nid en 1995 (TAB. I)

Durant la moitié du temps d'observation l'aide-Mouette mélanocéphale couve ou se tient près du nid (52,9 %, $t = 2161$ minutes). La plupart du temps il est accompagné d'une ou deux Mouettes rieuses; il est rarement solitaire (3,9 % du temps). Le Tableau I montre que pour un observateur non averti, la probabilité de conclure à l'existence d'un couple mixte *L. ridibundus* x *L. melanocephalus* est très grande. Pendant huit des treize jours d'observation l'aide-Mouette mélanocéphale a été accompagnée d'un seul parent Mouette rieuse pendant au moins 40 % du temps. Le 24 avril, un couple apparemment "mixte" se laisse observer durant près de deux heures en continu. La chance de déceler les trois membres en

TABLEAU I.— Durée de la présence au nid des membres du trio (aide-Mouette mélanocéphale + couple Mouette rieuse) durant la reproduction. Anvers, 1995. Exprimé en % arrondi du temps d'observation.

The amount of time spent at the nest by each member of the trio (helper Mediterranean Gull and Black-headed Gull pair) during breeding, Antwerpen, 1995. As a rounded percentage of observed time.

DATE	T MINUTES	ABSENCE DE L'AIDE-M. m.	PRÉSENCE DE L'AIDE-M. m.		
			Présence de 1 ou 2 M. r.	Aide-M.m. non-accompagné	Aide-M.m. + 1 M. r.
19.4	102	27	4	58	11
21.4	190	79	0	18	3
24.4	113	0	0	100	0
28.4	190	69	1	16	14
1.5	136	1	15	84	0
4.5	163	53	4	43	0
7.5	177	57	22	20	1
15.5	165	48	2	49	1
18.5	169	46	0	54	0
22.5	150	65	1	9	25
25.5	184	54	0	41	5
28.5	230	62	1	35	2
30.5	192	13	4	74	9
Total (minutes)	2161	1018	85	944	114
%	100,0	47,1	3,9	43,7	5,3

coopération fut limitée à 5,3 % du temps total d'observation. Quatre jours d'observation (581 minutes) se sont déroulés sans une seule présence du trio au nid. Pendant les 13 jours d'observation pris dans leur ensemble, un "couple mixte" apparaît significativement plus fréquemment qu'un trio (test U de MANN - WHITNEY; $U = 6,5$; $P < 0,01$).

Activités principales de l'aide-Mouette mélanocéphale durant la couvaison en 1995 (TAB. II)

L'aide-Mouette mélanocéphale participe à la couvaison pendant 22,1 % du temps ($t = 948$ minutes). Les relèves avec un parent Mouette rieuse se sont toujours faites sans cérémonial ni conflit. Quelquefois un partenaire du couple Mouette rieuse touchait du bec le flanc de l'aide ou insérait son bec entre le nid et le corps du couveur pour le soulever. Une fois l'aide-Mouette pressé de couvrir s'est posé sur le dos de la Mouette rieuse en train de couvrir et la contraint à quitter le nid. Lorsque l'aide ne couve pas, il se tient en veille durant de longues périodes auprès du nid (36,6 % du temps d'observation). Le territoire est alors défendu avec acharnement et chaque intrus Mouette mélanocéphale ou Mouette rieuse est chassé.

Lors de son absence du nid (41,3 % du temps) l'aide-Mouette mélanocéphale visite régulièrement la périphérie de la colonie, où il cherche des matériaux pour parfaire la construction du

nid. En général, ces absences ne durent que quelques minutes. L'aide se comporte de la sorte jusqu'au 1^{er} mai, trois (± 1) jours avant l'éclosion des œufs. Après cette date et pour la dernière fois le 1^{er} juin, il cherche à apporter des brindilles au nid, mais les perd en cours de route. Ce comportement est habituel des partenaires de Mouette mélanocéphale après l'éclosion de leurs œufs.

Activités principales de l'aide-Mouette mélanocéphale durant l'élevage de la jeune Mouette rieuse en 1995 (TAB. III)

Pendant l'élevage de la jeune Mouette rieuse l'aide a été présent au nid durant la moitié du temps d'observation (49,2 %, $t = 1532$ minutes). Il n'y a pas de différence significative entre ce pourcentage et la proportion d'absences durant la couvaison (test U; $U = 21,5$; NS). L'aide donne 13 becquées à la jeune Mouette rieuse durant 754 minutes, soit 1,0 fois par heure. Le 25 mai, il régurgite de la nourriture à un autre poussin de Mouette rieuse âgé d'environ 5 jours, son "propre" jeune ayant déjà à ce moment 21 (± 1) jours.

Le 21 mai, les partenaires Mouette rieuse donnent des coups de bec hostiles à l'aide-Mouette mélanocéphale. Par la suite, ce comportement agressif est allé s'intensifiant, mais la végétation devenue trop haute n'autorisait plus des observations minutieuses. Malgré cette

TABLEAU II.— Activités principales de l'aide-Mouette mélanocéphale durant la période de couvaison. Anvers, 1995. Exprimé comme au TABLEAU I.

Principal activities of the helper Mediterranean Gull during the breeding period, Antwerpen, 1995. Represented as in Table I.

Date	T minutes	Couvaison (1)	Veille auprès d'une M. rieuse couvant (2)	Présence au nid (1)+(2)	Absence du nid
19 avril	102	43	30	73	27
21 avril	190	3	17	20	80
24 avril	113	18	82	100	0
26 avril	54	35	65	100	0
28 avril	190	23	12	35	65
1 ^{er} mai	136	39	60	99	1
4 mai	163	15	32	47	53
Total (minutes)	948	209	347	556	392
%	100,0	22,1	36,6	58,7	41,3

TABLEAU III.— Présence de l'aide-Mouette mélanocéphale près du poussin Mouette rieuse durant la période de son élevage. Anvers, 1995. Exprimé comme au Tableau I. *The presence of the helper Mediterranean Gull near the young Black-headed Gull during the fledging period, Antwerpen, 1995. Represented as in Table I.*

DATE	T MINUTES	PRÉSENCE
7.5	177	44
15.5	165	51
18.5	169	53
22.5	155	38
25.5	184	47
28.5	230	37
30.5	192	87
1.6	171	42
4.6	89	34
Total (minutes)	1532	754
%	100,0	49.2

hostilité l'aide est resté attaché au couple et s'est montré pour la dernière fois le 8 juin.

DISCUSSION

Le comportement d'aide

L'aide intra- et interspécifique chez les oiseaux a été très étudiée, mais l'évolution et la fonction de ce comportement remarquable sont loin d'être parfaitement connues (e.a. LIGON & STACEY, 1989; EMLÉN *et al.*, 1991; SÜDBECK & MEINECKE, 1992).

Un tel comportement a été constaté régulièrement dans des populations à faibles effectifs, nichant à la périphérie de leur aire de distribution habituelle, où elles trouvent difficilement un habitat propice ou un partenaire (e.a. BROWN, 1987; SÜDBECK & MEINECKE, 1992; WALTERS *et al.*, 1992; KOMDEUR, 1992; KOMDEUR *et al.*, 1995). De telles circonstances ne semblent pas pouvoir intervenir dans le cas décrit ici. Depuis les années soixante, les effectifs de la Mouette mélanocéphale ont augmenté dans toute l'Europe occidentale et centrale et ce, de façon remarquable (*cf.* GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1982; CRAMP & SIMMONS, 1982; MEININGER & BEKHUIS 1990; ARDAMATSKAYA, 1993). Cette espèce ne semble pas manquer de biotope approprié. Durant toute la

saison de reproduction, des Mouettes mélanocéphales adultes et de deuxième année non apparées se montrent d'ailleurs en bon nombre dans les colonies de Mouettes rieuses.

Le comportement dominant de la Mouette mélanocéphale envers la Mouette rieuse et la dissolution précoce du trio en 1996

En 1996, les liens entre les membres du trio nous sont apparus moins harmonieux que ceux de l'année précédente. La dislocation du trio avant terme est probablement liée au voisinage et au comportement dominant de plusieurs couples étrangers de Mouettes mélanocéphales. Par son comportement de défense très agressif, la Mouette mélanocéphale domine largement la Mouette rieuse. Dans des centaines de conflits inter-espèces, la Mouette mélanocéphale l'a emporté de façon incontestable. La Figure 1 montre l'emplacement du nid appartenant au trio par rapport à la distribution des nids environnants, les deux années consécutives. En 1995, il n'y avait aucun nid de Mouette mélanocéphale dans un rayon de 20 m autour de ce nid. En revanche, lors de la dissolution du trio l'année suivante (1^{er}-4 mai), trois nids de Mouette mélanocéphale l'entouraient. Les parents Mouette rieuse étaient attaqués continuellement par des Mouettes mélanocéphales.

Couples mixtes *L. melanocephalus* x *L. ridibundus* ou comportement d'aide?

La littérature mentionne plusieurs cas de nidification mixte entre les deux espèces (VIVBERG, 1935; TAVERNER, 1970A ET B; 1972; NEHLS, 1974; MILBLED & APCHAIN, 1978; KÖHLER *et al.*, 1983). Des photos d'hybrides présumés ont été publiées mais lors d'un examen approfondi le doute s'installe parfois. Un certain nombre de nidifications soi-disant mixtes semblent plutôt le fruit d'observations à caractère fortuit. Les investigations à Anvers-nord ont démontré que le comportement altruiste peut échapper longtemps à un observateur non averti (TAB. I). En 1995, le trio a pu être détecté pendant seulement 5,3 % du temps total d'observation et l'existence d'un couple mixte ne put être exclue qu'après trois heures d'observation en continu. Ce temps d'incertitude fut encore plus long en 1996. Il a fallu cette fois, huit heures pour être certain que l'on avait bien affaire à un trio.

MAUERSBERGER (1970) a démontré que d'un point de vue éthologique, la Mouette mélanocéphale ne semble pas apparentée aux mouettes "à masque", mais se situe plutôt près des goélands. La parade nuptiale et plus particulièrement le "balancement" (en allemand : *Wiegen*; en anglais : *Rocking Long Call Sequence*), la manifestation la plus fréquente de toute la parade nuptiale de la Mouette mélanocéphale, est propre à cette espèce et unique en son genre (MAUERSBERGER, 1970; ZUBAKIN in IL'ICEV & ZUBAKIN, 1990).

Il est difficile de concevoir que la Mouette rieuse puisse répondre à un tel comportement extrêmement complexe. Malgré des centaines d'heures d'observation sur les lieux de nidification les années précédentes, nous n'avons jamais repéré un signe de comportement hétérosexuel entre une Mouette mélanocéphale et une Mouette rieuse. Ceci nous conduit à penser que certaines descriptions de couples mixtes *L. melanocephalus* x *L. ridibundus* pourraient en réalité se rapporter à des comportements d'aide de la Mouette mélanocéphale.

REMERCIEMENTS

Je remercie P. ISENMANN pour la lecture critique du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ARDAMATSKAYA (T.B.) 1993.— The difference in breeding habitats of the Mediterranean Gull (*Larus melanocephalus*) in the Black Sea and the Baltic Region. *The Ring*, 15 : 378-381.
- BROWN (J.L.) 1987.— *Helping and communal breeding in birds : ecology and evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- CRAMP (S.) & SIMMONS (K.E.L.) (eds.) 1982.— *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 3. Oxford University Press, Oxford, 913 p.
- DOW (D.D.) 1980.— Communally breeding Australian birds with an analysis of distributional and environmental factors. *Emu*, 80 : 121-140.
- EMLEN (S.T.), REEVE (H.K.), SHERMAN (P.W.) *et al.* 1991.— Adaptive versus nonadaptive explanations of behavior : the case of alloparental helping. *Am. Nat.*, 138: 259-270.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM (U.N.) & BAUER (K.M.) 1982.— *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 8/1. Charadriiformes (3. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 699 p.
- IL'ICEV (V.D.) & ZUBAKIN (V.A.) 1990.— *Handbuch der Vögel der Sowjetunion*. Band 6/1. Charadriiformes (Lari). A. Ziemsens Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 367 p.
- KÖHLER (D.), KNEIS (P.) & MAUERSBERGER (G.) 1983.— Gestalt und Verhalten zweier Bastarde *Larus melanocephalus* x *L. ridibundus*. *Mitt. zool. Mus. Berlin*, 59 : 27-46.
- KOMDEUR (J.) 1992.— Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles Warbler. *Nature*, 358 : 493-495.
- KOMDEUR (J.), HUFFSTADT (A.), PRAST (W.) *et al.* 1995.— Transfer experiments of Seychelles Warblers to new islands : change in dispersal and helping behaviour. *Animal Behaviour*, 49 : 695-708.
- LIGON (J.D.) & STACEY (P.B.) 1989.— On the significance of helping behavior in birds. *Auk*, 106 : 700-705.
- MAUERSBERGER (G.) 1970.— Verhalten und taxonomische Stellung der Schwarzkopfmöwe (*Larus melanocephalus* Temminck). *Beitr. Vogelkd.*, 15 : 209-319.
- MEININGER (P.L.) & BEKHUIS (J.F.) 1990.— De Zwartkopmeeuw *Larus melanocephalus* als broedvogel in Nederland en Europa. *Limosa*, 63 : 121-134.
- MILBLED (T.) & APCHAIN (C.) 1978.— Nidification et migrations de la Mouette mélanocéphale *Larus melanocephalus* sur le littoral du nord de la France. *Alauda*, 46 : 235-256.
- NEHLS (H.-W.) 1974.— Die Seevogelinsel Langenwerder 1968/69. *Falke*, 21 : 52-59 et 90-94.
- SHY (M.M.) 1982.— Interspecific feeding among birds : a review. *J. Field Ornithol.*, 53 : 370-393.
- SÜDBECK (P.) & MEINECKE (H.) 1992.— Grauspecht-Weibchen *Picus canus* als Helfer an der Bruthöhle. *J. Orn.*, 133 : 443-446.
- TAVERNER (J.H.) 1970a.— Mediterranean Gulls nesting in Hampshire. *Brit. Birds*, 63 : 67-79.
- TAVERNER (J.H.) 1970b.— A presumed Mediterranean x Black-headed Gull in Hampshire. *Brit. Birds*, 63 : 380-382.
- TAVERNER (J.H.) 1972.— Mediterranean Gulls in Hampshire in 1970-71. *Brit. Birds*, 65 : 185-186.
- VIJVERBERG (J.) 1935.— *Larus melanocephalus* (Temm.), broedvogel in Nederland. *Ardea*, 24 : 260-261.
- WALTERS (J. R.), COPEYON (C.K.) & CARTER III (J. H.) 1992.— Test of the ecological basis of cooperative breeding in Red-cockaded Woodpeckers. *Auk*, 109 : 90-97.