

# STRATÉGIES D'EXPLOITATION DES RESSOURCES EN FONCTION DU SEXE ET DE LA SAISON CHEZ UNE ESPÈCE GRÉGAIRE, LE CHOCARD À BEC JAUNE (*PYRRHOCORAX GRACULUS*)

Anne DELESTRADE

Centre de Biologie des Ecosystèmes d'Altitude,  
Université de Pau, 64000 PAU

Exploiter des ressources alimentaires en groupe procure des avantages individuels (diminution du risque de prédation et/ou maximisation de la prise de nourriture : Crook, 1965 ; Pulliam et Caraco, 1984), mais présente aussi des contraintes (compétition intraspécifique accrue : Gauthreaux, 1978 ; Theimer, 1987). Ces contraintes ne permettent pas à l'ensemble des individus du groupe d'accéder aux ressources, en particulier si celles-ci sont limitées (Milinski et Parker, 1991). L'apparition de hiérarchies de dominance telles qu'elles ont été décrites dans la nature (Balph *et al.*, 1979 ; Ekman et Askenmo, 1984 ; Hogstad, 1987) ou en captivité (Baker *et al.*, 1981 ; Drent, 1983 ; Theimer, 1987 ; Feare et Inglis, 1979) serait ainsi favorisée. Ces relations de dominance peuvent se matérialiser sous forme de ségrégations écologiques (spatiales, temporelles ou liées au sexe ou au statut social des individus). Ainsi, les membres du groupe adoptent des stratégies d'exploitation des ressources différentes selon leurs capacités à y accéder (Greig *et al.*, 1985) en fonction des coûts et bénéfices qui en résultent pour eux (Parker, 1974).

Dans ce contexte théorique, il est intéressant d'étudier les facteurs influençant l'accès aux ressources lorsque celles-ci sont particulièrement limitées dans l'espace et ceci chez une espèce qui recherche sa nourriture en groupes numériquement très importants et de forte densité. Nous nous proposons ici d'aborder plus spécifiquement l'exploitation d'une décharge d'ordures ménagères par le Chocard à bec jaune, *Pyrrhocorax graculus*. Nous nous intéresserons en particulier à deux aspects : (1) l'accès différentiel aux ressources en fonction de la saison et du sexe des individus ; (2) le degré de motivation des individus estimé au travers des interactions agonistiques.

## MÉTHODES

Le Chocard est un Corvidé de montagne fortement grégaire pouvant former des groupes composés de plus de mille individus. Il exploite naturellement les milieux ouverts d'altitude où il recherche des ressources dispersées dans l'espace : baies et invertébrés (Dendaletche et Saint-Lebe, 1988 ; Delestrade, 1989). Oppor-

Les capacités compétitives des individus ont déjà été considérées comme facteurs régissant l'accès aux ressources et l'efficacité dans la prise de nourriture (Pulliam et Caraco, 1984 ; Baker *et al.*, 1981 ; Hogstad 1988 ; Ficken *et al.*, 1990). Mais ces capacités peuvent également varier en fonction de la saison (Marzluff & Balda, 1992). Ainsi, les individus d'un groupe chez le Chocard exploitent les ressources différemment en fonction de leur sexe, de leurs caractéristiques physiques, mais aussi de la saison, indiquant qu'ils utilisent ainsi différentes stratégies d'exploitation.

#### SUMMARY

The frequentation of a clumped food resource by a foraging flock of a social corvid species, the Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus* was studied between November 1990 and May 1991 at a refuse tip according to sex and season. Site frequentation, interactions and success rates were shown to vary with sex and season. Females were less aggressive than males, their success rate was lower, and they principally used low bird density areas where interaction rates were low. Female attendance increased in spring in parallel to their interaction success rate. Among females, those whose weight exceeded the median value were most frequently seen, especially in the area where highest interaction rates were observed.

This suggests that alpine choughs use different foraging strategies in order to exploit clumped resources according to their social status (i.e. sex, physical characteristics) and season.

#### REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier vivement H. Richner pour la détermination du sexe des oiseaux par laparoscopie. G. Jarry, le CRBPO et toutes les personnes ayant participé aux opérations de capture et de baguage ont toute ma reconnaissance pour leur précieuse participation. Le comité scientifique des réserves naturelles de Haute-Savoie a participé financièrement à cette étude. Je tiens à exprimer ma reconnaissance à C. Dendaletche et N. Saint-Lebe pour l'intérêt constant qu'ils portent à mon travail. Je remercie V. Bretagnolle pour les discussions fructueuses sur le sujet, ainsi que pour les critiques apportées au manuscrit.

#### REFERENCES

- ALTMANN, J. (1974). — Observational study of behavior : Sampling methods. *Behaviour*, 56 : 227-266.
- BAKER, M.C., BELCHER, C.S., DEUTSCH, L.C., SHERMAN, G.L. & THOMPSON, D.B. (1981). — Foraging success in Junco flocks and the effects of social hierarchy. *Anim. Behav.*, 29 : 137-142.
- BALPH, M.P., BALPH, D.F. & ROMESBURG, H.C. (1979). — Social status signaling in winter flocking birds : an examination of a current hypothesis. *Auk*, 96 : 78-93.
- BÜCHEL, H.P. (1983). — Beitrag zum Sozialverhalten der Alpendohle (*Pyrrhocorax graculus*). *Orn. Beob.*, 80 : 1-28.
- CROOK, J.H. (1965). — The adaptive significance of avian social organizations. *Symp. Zool. Soc. London*, 14 : 181-218.
- DELESTRADE, A. (1989). — Quelques facteurs influençant la répartition des chocard dans la vallée de Chamonix. *Acta Biol. Mont.*, 9 : 93-102.

tuniste, il fréquente aussi les sites en rapport avec les activités humaines en altitude (stations de ski, décharges, refuges) où il utilise les ressources d'origine humaine (Delestrade, 1991).

Depuis 1988, 400 individus (343 adultes, 43 immatures de première année et 14 juvéniles) ont été capturés en Haute-Savoie à l'aide d'un *canon-net* ou d'un filet tombant. Ces individus ont été mesurés, pesés puis marqués avec des bagues de couleur (Darvic) permettant l'identification individuelle. Le Chocard ne présentant pas de dimorphisme sexuel (Büchel, 1983), 40 adultes ont été « sexés » par laparoscopie (Richner, 1989a), et 61 autres par leur comportement (le mâle nourrit la femelle avant et pendant la période de reproduction). Une Analyse Factorielle Discriminante Linéaire a ensuite permis de « sexer » tout individu adulte sur la base de 3 variables morphométriques (poids, longueur de l'aile, longueur de la queue) avec une fiabilité de 97,9 % (n = 101). Ainsi, nous avons pu déterminer le sexe de l'ensemble des 343 adultes (Delestrade *non publié*).

### ZONE D'ÉTUDE

Les observations ont été effectuées de novembre 1990 à mai 1991 sur la décharge d'ordures ménagères de la station de ski de Flaine (1 800 m, Haute-Savoie). Cette décharge était fréquentée de novembre 1990 à mai 1991 par 540 individus en moyenne ( $\pm 220$ , n = 34 jours). Deux zones de gagnage ont été différenciées en fonction de leur densité en oiseaux recherchant de la nourriture : la Zone Centrale (notée Zone C) dont les ressources concentrées sont exploitées par des groupes de chocards de forte densité ( $\geq 5$  individus par  $m^2$ ), et la Zone Périphérique (Zone P) où les ressources sont dispersées et la densité d'individus est faible ( $< 5/m^2$ ).

### PARAMÈTRES ÉTUDIÉS

Nous avons enregistré des paramètres destinés à décrire l'exploitation du site (fréquentation en fonction des zones, de la saison et du sexe des individus), et d'autres paramètres destinés à quantifier les interactions entre individus (taux d'interaction par minute et proportion d'interactions gagnées en fonction de la saison et du sexe). Une interaction agonistique correspond à tout mouvement effectué par un individu et provoquant le déplacement d'un autre individu. L'individu qui en repousse un autre est considéré comme gagnant, et l'individu déplacé comme perdant. Les observations ont été effectuées sur un total de 17 jours répartis en 9 jours avant mars et 8 jours à partir de mars.

Les proportions relatives de mâles et de femelles présents parmi les individus recherchant de la nourriture dans chaque zone ont été obtenues par observation des oiseaux bagués lors de balayages visuels des deux zones toutes les 15 minutes (*scan sampling*, Altmann, 1974). Les taux d'interactions agonistiques ont été obtenus par suivis d'un individu marqué pendant une période minimum d'une minute et jusqu'à sa disparition de la vue de l'observateur (*focal animal sampling*, Altmann, 1974). Le nombre d'interactions par observation est ensuite ramené à un taux d'interactions par minute.

## ANALYSE STATISTIQUE

Dans le cas de normalité des Distributions (test de Kolmogorov-Smirnov), nous avons utilisé le test de Student. Dans le cas contraire, ou en cas d'inégalité des variances, nous avons utilisé des tests non paramétriques (test G) ou le test t « approché », noté t' : Scherrer, 1984.

## RÉSULTATS

### FRÉQUENTATION DES ZONES

Une ségrégation en fonction du sexe est apparue dans la fréquentation des zones de la décharge (Tab. I). En effet, quelque soit la saison, les femelles fréquentaient préférentiellement la zone à faible densité, contrairement aux mâles (Tab. I).

TABLEAU I

*Proportion (en %) de femelles présentes parmi les individus recherchant de la nourriture en fonction de la saison et des zones.*

n = nombre d'individus bagués observés et totalisés sur l'ensemble des comptages. T = nombre de jours de comptages. N = nombre de balayages effectués.

	Zone C	Zone P	Test des proportions
Avant mars (T = 9, N = 173)	28 % (n = 449)	34 % (n = 373)	$\chi^2 = 1,86$ p < 0,05
A partir de mars (T = 8, N = 136)	42 % (n = 504)	51 % (n = 551)	$\chi^2 = 2,90$ p < 0,01

De plus, au cours de la saison, la proportion de femelles présentes parmi les individus recherchant de la nourriture augmentait en Zone C comme en Zone P, pour égaler au printemps la proportion de femelles de la population baguée, soit 48 % (Fig. 1). En Zone P, cette proportion devenait même supérieure à celle de la population baguée (Fig. 1b).

### TAUX D'INTERACTIONS

Le taux d'interactions était significativement plus élevé dans la zone à forte densité en oiseaux pour les deux sexes (Fig. 2) (mâles : t = 3,33, ddl = 173,

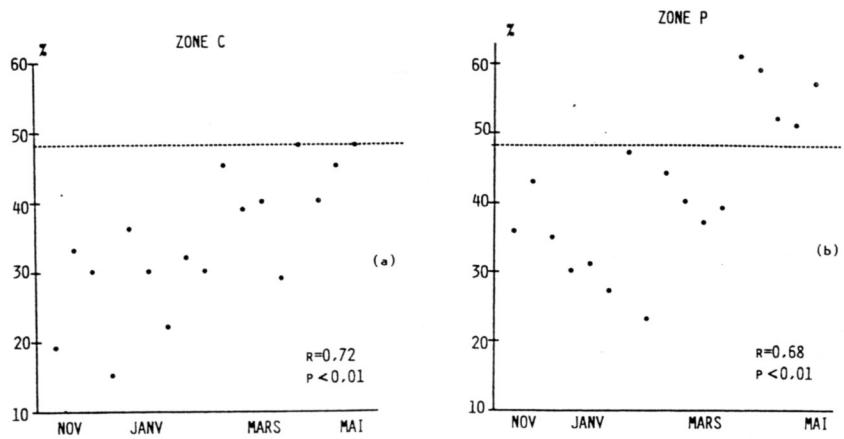


Figure 1. — Proportions (en %) de femelles présentes parmi les individus recherchant de la nourriture en fonction de la saison. (a) : en Zone C, (b) : en Zone P. La droite en pointillé représente la proportion de femelles dans la population baguée. R = coefficient de Spearman.

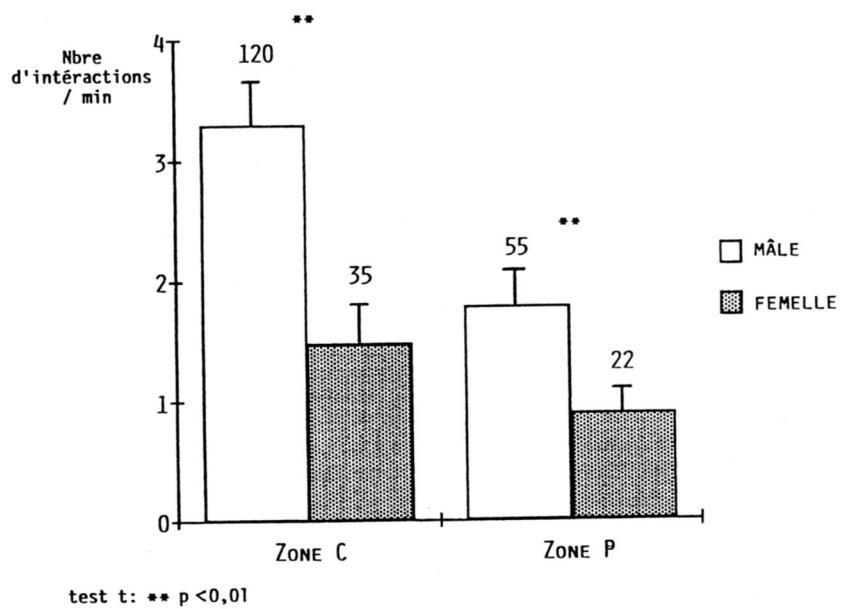


Figure 2. — Taux moyen d'interactions ( $\pm$  erreur standard) des individus des deux sexes en fonction de la zone fréquentée.

$p < 0,01$  ; femelles :  $t' = 1,87$ ,  $ddl = 55$ ,  $p = 0,03$ ). Le taux d'interactions chez les femelles était significativement inférieur à celui des mâles, ceci sur les deux zones (Zone C :  $t' = 4,55$ ,  $ddl = 104$ ,  $p < 0,01$  ; Zone P :  $t' = 2,35$ ,  $ddl = 75$ ,

$p = 0,01$ ), suggérant que les femelles montrent moins d'agressivité que les mâles dans ce contexte.

### TAUX DE SUCCÈS LORS DES INTERACTIONS

Le taux de succès des femelles observé uniquement lors des interactions intersexes était de 22 % ( $n = 23$ ) toutes saisons confondues, les femelles sont donc dominées par les mâles. Le taux de succès lors des interactions chez les femelles a évolué au cours de la saison (Fig. 3). Ainsi, il était significativement inférieur à celui des mâles en hiver sur les deux zones (Zone C :  $G = 5,8$ ,  $p = 0,02$  ; Zone P :  $G = 32,9$ ,  $p < 0,01$ ), mais égalait celui des mâles au printemps, en Zone C comme en Zone P (Zone C :  $G = 0,47$  N.S. ; Zone P :  $G = 0,33$  N.S.). Chez les mâles, le taux de succès lors des interactions était supérieur en Zone P en hiver ( $G = 13,8$ ,  $p < 0,01$ ) contrairement aux femelles qui gagnaient plus d'interactions en Zone C à cette période ( $G = 4,3$ ,  $p > 0,04$ ). Au printemps, il n'apparaissait pas de différence dans le succès des interactions entre les deux zones, pour les deux sexes (mâle :  $G = 0,47$  N.S. ; femelle :  $G = 0,33$  N.S.).

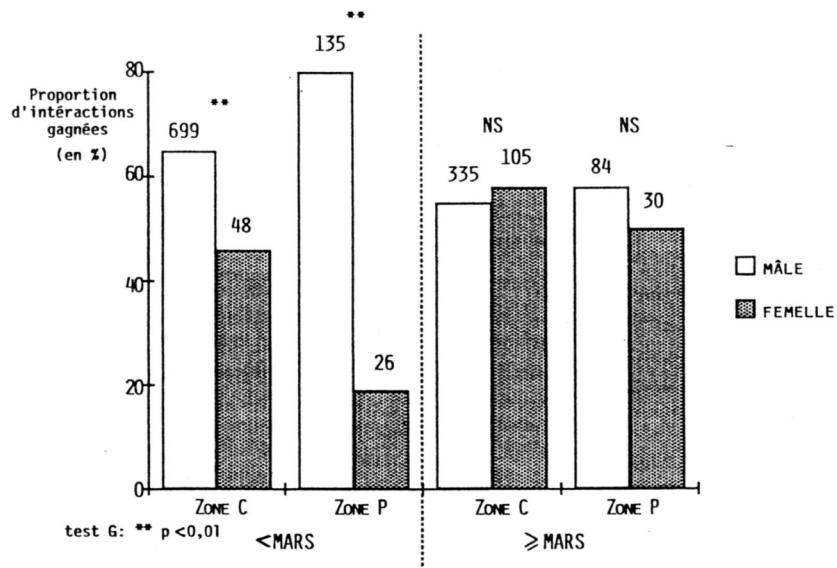


Figure 3. — Proportion d'interactions gagnées par les individus en fonction de leur sexe, de la zone fréquentée et de la saison.

### STATUT ET BIOMÉTRIE DES INDIVIDUS ACCÉDANT AUX RESSOURCES

Le poids médian chez les femelles (210 g) est inférieur à celui des mâles (235 g). Parmi les femelles recherchant de la nourriture, celles ayant un poids

supérieur au poids médian de leur sexe étaient majoritairement représentés (Tab. II), indépendamment de la saison (test des proportions entre les deux périodes :  $\chi^2 = 1,4$  N.S.). De plus, la proportion de « grosses » femelles était supérieure en Zone C (Tab. II). Par contre, chez les mâles, il n'apparaissait pas d'influence du poids sur la fréquentation de la décharge, ni en fonction de la saison, ni en fonction de la zone (Tab. II).

TABLEAU II

*Proportion (en %) d'individus ayant un poids supérieur au poids médian de leur sexe.*

Les poids pris en compte ont tous été obtenus en janvier. Le  $\chi^2$  teste les différences entre les proportions observées et la proportion théorique (50 %).

	Femelles $\geq$ 210 g	Mâle > 235 g
Zone C	69 % (n = 381) $\chi^2 = 7,4$ p < 0,01	49 % (n = 496) $\chi^2 = 0,40$ N.S.
Zone P	61 % (n = 444) $\chi^2 = 4,6$ p < 0,01	53 % (n = 458) $\chi^2 = 1,30$ N.S.

Note : Test des proportions entre Zones : Femelles :  $\chi^2 = 2,4$  p < 0,01 ; Mâles :  $\chi^2 = 1,2$  N.S.

## DISCUSSION

Des capacités compétitives différentes entre les mâles et les femelles apparaissent chez le Chocard lorsque celui-ci se trouve en situation de forte compétition due à l'exploitation en groupe de ressources ponctuelles dans l'espace. Le taux d'interactions agonistiques varie à la fois en fonction de la densité en oiseaux et du sexe des individus. En moyenne, les femelles se montrent moins agressives que les mâles quelque soit la zone fréquentée (à faible ou forte densité) et sont dominées par les mâles. Les femelles semblent donc éviter les interactions agonistiques en fréquentant préférentiellement la zone à faible densité en oiseaux (à faible taux d'interactions). Une ségrégation spatiale apparaît donc en fonction du sexe des individus.

Cependant, le taux de succès lors des interactions varie aussi en fonction de la saison. Ainsi, en hiver, les femelles montrent un faible taux de succès lors des interactions par rapport aux mâles, limitant leur accès à ce type de ressources ; de ce fait, les mâles fréquentent majoritairement les deux zones (Tab. I). Par contre au printemps, les femelles atteignent des taux de succès lors des interactions identiques à ceux des mâles et accèdent à ce type de ressources dans les mêmes proportions que ces derniers. Cela suggère que la ségrégation spatiale observée varie au cours de la saison en même temps que les capacités compétitives des individus. Or, celles-ci sont connues comme étant influencées par l'âge, le sexe ou des caractéristiques physiques des individus (telles que le poids : Richner, 1989b, ou la grandeur d'un motif dans le plumage : Pöysä, 1988). Chez le Chocard, le poids joue un rôle important pour l'accès des femelles à ce type de ressources contrairement aux mâles, lors de l'exploitation en groupe.

- DELESTRADE, A. (1991). — The foraging behaviour of Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus* on different habitats. In D.J. Curtis, E.M. Bignal & M.A. Curtis (eds.) *Birds and Pastoral Agriculture in Europe*. Scottish Chough Study Group, pp. 72-75.
- DENDALETCHÉ, C. & SAINT-LEBE, N. (1988). — Le Chocard à bec jaune : un Corvidé de haute altitude. *Acta Biol. Mont.*, 8 : 147-170.
- DRENT, P.J. (1983). — *The functional ethology of territoriality in the Great tit* (*Parus major*). Unpublished Thesis, University of Groningen.
- EKMAN, J. & ASKENMO, C.E.H. (1984). — Social rank and habitat use in Willow tit groups. *Anim. Behav.*, 32 : 508-514.
- FEARE, C.J. & INGLIS, I.R. (1979). — The effects of reduction of feeding space on the behaviour of captive Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ornis Scand.*, 10 : 42-47.
- FICKEN, M.S., WEISE, C.M. & POPP, J.W. (1990). — Dominance rank and resource access in winter flocks of Black-capped chickadees. *Wilson Bull.*, 102 : 623-633.
- GAUTHREAUX, S.A. (1978). — The ecological significance of behavioral dominance. In P.H. Klopfer & P.P.G. Bateson (eds.) *Perspectives in Ethology*. Plenum Press, New York, pp. 17-54.
- GREIG, S.A., COULSON, J.C. & MONAGHAN, P. (1985). — Feeding strategies of male and female adult Herring gulls (*Larus argentatus*). *Behaviour*, 94 : 41-59.
- HOGSTAD, O. (1987). — It is expensive to be dominant. *Auk*, 104 : 333-336.
- HOGSTAD, O. (1988). — Rank-related resource access in winter flocks of Willow tit *Parus montanus*. *Ornis Scand.*, 19 : 169-174.
- MARZLUFF, J.M. & BALDA, R.P. (1992). — *The Pinyon Jay*. T. & A.D. Poyser, London.
- MILINSKI, M. & PARKER, G.A. (1991). — Competition for resources. In J.R. Krebs & N.B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology*. Blackwell, Oxford, pp. 137-168.
- PARKER, G.A. (1974). — Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.*, 47 : 223-243.
- PÖYSÄ, H. (1988). — Feeding consequences of the dominance status in Great tit *Parus major* groups. *Ornis Fennica*, 65 : 69-75.
- PULLIAM, H.R. & CARACO, T. (1984). — Living in groups: is there an optimal group size? In J.R. Krebs & N.B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, pp. 122-147.
- RICHNER, H. (1989a). — Avian laparoscopy as a field technique for sexing birds and an assessment of its effects on wild birds. *J. Field Ornithol.*, 60 : 137-142.
- RICHNER, H. (1989b). — Phenotypic correlates of dominance in Carrion crows and their effects on access to food. *Anim. Behav.*, 38 : 606-612.
- SCHERRER, B. (1984). — *Biostatistique*. Gaëtan Morin Ed., Québec.
- THEIMER, T.C. (1987). — The effect of seed dispersion on the foraging success of dominant and subordinate Dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Anim. Behav.*, 35 : 1883-1890.