

**LE TAUX DE SURVIE ANNUEL DES ADULTES CHEZ LE
PUFFIN CENDRÉ *CALONECTRIS DIOMEDEA BOREALIS*
DE L'ÎLE SELVAGEM GRANDE
(30° 09'N, 15° 52'W)**

J.-L. MOUGIN*, Chr. JOUANIN* et F. ROUX*

(Annexes: 2 graphiques)

RÉSUMÉ. La collecte de données effectuée depuis 1978 dans 4 colonies de Puffins cendrés de l'île Selvagem Grande sur un peu plus de 2000 oiseaux bagués nous a permis de calculer le taux de survie annuel des adultes. Les différentes méthodes et les différents échantillons utilisés donnent des résultats variant entre 0,848 et 0,970. La valeur la plus satisfaisante semble être proche de 0,956, ce qui correspond à un taux de mortalité annuel de 4,4 % et à une espérance de vie à 1 an de 22,2 années.

ABSTRACT. The gathering of data since 1978 in 4 colonies of Cory's Shearwaters of the Selvagem Grande Island on slightly over 2000 ringed birds has enabled us to assess the annual survival rate of the adults. The various methods and various samples used give results varying between 0.848 and 0.970, the most satisfactory being near 0.956 corresponding to an annual mortality rate of 4.4 % and to an expectancy of a life-span of 22.2 years.

Chez les oiseaux de mer en général et chez les Procellariiformes en particulier, le calcul du taux de survie annuel des adultes est difficile car, chez ces espèces longévives, la collecte de données suffisantes implique la mise en oeuvre de protocoles stables pendant de longues années et, si cela a pu être réalisé, leur traitement impose un choix entre des méthodes de calcul et des échantillons qui ne sont pas tous également satisfaisants. C'est ainsi que chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea*, des valeurs ont été publiées qui s'échelonnent entre 0,794 à Malte (CACHIA ZAMMIT et BORG 1986-1987) et 0,9564 aux îles Selvagens (MOUGIN *et al.* 1987a), en passant par 0,83-0,90 en Crète (RISTOW *et al.* 1990, WINK *et al.* 1982). A l'évidence, elles ne traduisent pas toutes également la réalité.

Dans cette note, basée sur des données collectées chez la sous-espèce *borealis* de l'île

* Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Selvagem Grande, notre but n'est pas de discuter tout ce qui a été publié sur le sujet. Nous allons simplement chercher à connaître, parmi les nombreuses valeurs qui peuvent être calculées à partir des données collectées dans nos colonies d'étude, celle qui semble être la plus satisfaisante.

I - LA COLLECTE DES DONNÉES

A Selvagem Grande, les données sont collectées au cours de visites annuelles effectuées en juin-juillet, pendant l'incubation. 2 colonies ont été prises en compte en 1978, dans lesquelles les nids ont été marqués et les adultes bagués, et 2 de plus en 1980. Depuis 1979, chaque année, les nids marqués et les oiseaux bagués sont contrôlés, et les nouveaux nids et les nouveaux reproducteurs marqués - le sexe des oiseaux étant déterminé par des mensurations du bec depuis 1985 (MOUGIN *et al.* 1986). Au total, un peu plus de 500 nids ont été pris en compte dans nos 4 colonies, et un peu plus de 2100 adultes bagués. Compte-tenu de la mortalité, nous travaillons actuellement sur un volant d'environ 1100 oiseaux, qui ne viennent pas tous à terre chaque année - certains présentent des absences sabbatiques (MOUGIN *et al.* 1984a, 1985, 1987b) - et, pour ceux qui sont venus à terre, qui ne sont pas tous contrôlables pour une raison ou pour une autre (reproducteurs inefficaces, nids difficiles d'accès, oiseaux peureux, etc.). Ainsi, chaque année, plus d'oiseaux sont présents à terre qu'il n'est possible d'en contrôler, et moins qu'il n'en survit.

Les données ayant été collectées sur le terrain, elles doivent être interprétées, ce qui implique des choix : choix de la méthode de calcul et choix de l'échantillon utilisé.

II - CHOIX DE LA MÉTHODE DE CALCUL

Plusieurs méthodes sont disponibles, qui ne donnent pas toutes également satisfaction. La plus simple ne prend en compte que le nombre d'oiseaux bagués observé. On peut la traduire par la formule :

$$\frac{C_{n+x}}{B_n} = P^x$$

dans laquelle P^x représente la puissance x du taux de survie, B_n le nombre d'adultes bagués pendant l'année n et C_{n+x} le nombre d'oiseaux de ce groupe survivants pendant l'année $n+x$:

le rapport entre le nombre des survivants au cours de l'année $n+x$ du groupe d'oiseaux bagués pendant l'année n et l'effectif de ce groupe nous donne la puissance x du taux de survie.

Une seconde méthode prend en compte non plus les oiseaux contrôlés, mais les oiseaux survivants, ce qui n'est possible que si l'on possède plusieurs années de contrôles. Le taux annuel de survie est alors fourni par le rapport entre le nombre d'oiseaux survivants pendant l'année $n+1$ et le nombre d'oiseaux survivants (ou bagués) pendant l'année n .

Enfin, il existe des méthodes de calcul plus élaborées, dont celle utilisée par DUNNET *et al.* (1963) chez le Fulmar atlantique *Fulmarus glacialis* et, sous des formes légèrement modifiées, par bien d'autres auteurs, est un bon exemple. Elle se traduit par la formule:

$$P_i = \frac{(a_i + b_i - c_i)[v_i(a_{i+1} + b_{i+1}) - a_{i+1}c_{i+1}]}{v_i(a_i + b_i)(a_{i+1} + b_{i+1} - c_{i+1})}$$

où P_i représente le taux de survie des oiseaux, a_i le nombre d'oiseaux antérieurement bagués observés pendant l'année i , b_i le nombre d'oiseaux bagués au cours de l'année i , et c_i le nombre d'oiseaux bagués observés pour la dernière fois pendant l'année i . v_i représente alors le nombre total d'oiseaux bagués survivants pendant l'année i , soit :

$$v_i = \sum_{j=1}^i (b_j - c_j)$$

Nos données traitées successivement par les 3 méthodes de calcul, nous fournissent des valeurs assez dissemblables pour le taux annuel de survie des adultes: respectivement $0,848 \pm 0,087$, $0,880 \pm 0,086$ et $0,929 \pm 0,034$; ce qui correspond à des taux annuels de décès de 15,2, 12,0 et 7,1 % respectivement, et à une espérance de vie à 1 an:

$$l = \frac{2 - m}{2m}$$

de 6,1, 7,9 et 13,6 années respectivement. Si ces résultats ne sont généralement pas significativement différents les uns des autres - à l'exception de ceux fournis par la première et la troisième méthode ($t=3,14$, $P < 0,01$) - les 2 premiers sont peu satisfaisants dans la mesure où l'espérance de vie à 1 an qui en découle est inférieure à l'âge moyen de la première reproduction, 9 ans (JOUANIN *et al.* 1980 *a* et *b*, MOUGIN *et al.* 1984b, 1986 et 1992). En revanche, le troisième, qui autorise la ponte de 7 oeufs pour chaque couple au cours de son

existence⁽¹⁾, est satisfaisant. Ceci étant, nombre d'auteurs (BUCKLAND 1982, HUDSON 1966, WEIMERSKIRCH 1982) conseillent de faire abstraction de la première année de contrôle - pour des causes mal élucidées, on constate souvent une perte considérable d'oiseaux bagués entre l'année de baguage et la première année de contrôle - ainsi que des dernières car les occasions de contrôles de rattrapage ont été alors trop peu nombreuses pour des oiseaux absents ou omis mais non pas décédés. Dans ces conditions, si la première méthode de calcul ne montre aucune diminution importante du taux de survie des adultes avec le passage des années, si donc elle n'impose pas de telles corrections, la deuxième donne des résultats bien meilleurs si on les lui applique: $0,899 \pm 0,040$ si on fait abstraction de la première année, et $0,933 \pm 0,016$ si on fait abstraction de la première et des 3 dernières années (Fig. 1) - ce qui correspond à des taux annuels de mortalité de 10,0 et 6,7 % respectivement, et à des espérances de vie à 1 an de 9,5 et 14,3 années.

III - CHOIX DE L'ÉCHANTILLON

A. CHOIX DE LA COLONIE

L'une de nos 4 colonies d'étude, la colonie du Mur, utilisée également pour d'autres travaux qui impliquent des contrôles fréquents des couveurs, est visitée chaque jour, alors que les 3 autres - les quadrats - ne le sont qu'environ une fois par semaine. En outre, les oiseaux y nichent au fond de cavités profondes, alors que la tendance à la nidification épigée est plus affirmée dans les quadrats où les oiseaux sont plus susceptibles de désertir leur oeuf. Dans ces conditions, les contrôles y portent en moyenne sur 97,2 % des oiseaux présents (de 94,8 à 100 % selon les années) et sur 92,5 % seulement dans les quadrats (de 89,1 à 95,7 % selon les années). Ce qui n'est pas sans influencer sur les valeurs calculées du taux de survie annuel des adultes.

Pour des périodes comparables, c'est-à-dire pour les années 1980-1991, il atteint en effet $0,946 \pm 0,037$ à la colonie du Mur et $0,929 \pm 0,040$ dans les quadrats⁽²⁾, 2 valeurs qui, certes, ne sont pas significativement différentes ($t = 0,99$, N.S.), mais qui correspondent toutefois à des différences importantes dans les taux de mortalité - respectivement 5,4 et 7,1% - dans l'espérance de vie à 1 an - 17,9 et 13,5 années - et dans l'importance de la ponte - 10,9 et 6,5 oeufs par couple pendant l'existence reproductrice. A la colonie du Mur, les chiffres obtenus nous fournissent donc un taux de mortalité égal aux trois-quarts de celui noté dans,

(1) Abstraction faite des années sabbatiques pendant lesquelles les oiseaux interrompent temporairement leur reproduction. Ce mécanisme concerne chaque année environ 7 % de l'effectif reproducteur (MOUGIN *et al.* 1987b).

(2) Calculs effectués par la méthode de DUNNET *et al.* (1963)

les quadrats, une espérance de vie supérieure d'un tiers et une ponte supérieure des deux tiers.

B. CHOIX DES OISEAUX

La méthode utilisée depuis 1985 pour la détermination du sexe des oiseaux - mesure de la longueur et de la hauteur du bec (MOUGIN *et al.* 1986) - permet le sexage des deux-tiers des individus solitaires et de 90 % des oiseaux appariés. Dans ces conditions, les oiseaux dont le sexe n'est pas déterminé sont en partie des individus dont les dimensions sont incluses dans la zone commune aux 2 sexes, mais surtout des oiseaux qui ont disparu avant 1985. On peut donc s'attendre à ce que le taux annuel de survie soit supérieur chez les oiseaux sexés à ce qu'il est dans l'ensemble de la population.

Et c'est bien le cas. Dans les quadrats, pour la période 1978-1991, les oiseaux sexés nous fournissent une valeur moyenne de $0,950 \pm 0,035$ contre $0,925 \pm 0,038$ pour l'ensemble de la population ($t = 1,63$, N.S.), ce qui correspond à des taux de mortalité annuels de 5,0 et 7,5 % respectivement, à des espérances de vie à 1 an de 19,3 et 12,9 années, et à des pontes de 12 et de 6 oeufs. Les différences sont moins marquées dans la colonie du Mur où, en raison du début plus tardif de notre étude, un nombre moindre d'oiseaux a disparu avant 1985 - le sexe de 94,8 % des oiseaux bagués est connu dans cette colonie contre 88,5 % seulement dans les 3 autres. Pour les années 1980-1991, les oiseaux sexés nous fournissent en effet une moyenne de $0,951 \pm 0,039$ contre $0,946 \pm 0,037$ pour l'ensemble de la population ($t = 0,34$, N.S.), soit des taux annuels de décès de 4,9 et 5,4 % respectivement, des espérances de vie à 1 an de 20,1 et 17,9 années et des pontes de 13 et de 11 oeufs.

Il existe également des différences entre les sexes. Pour les années 1980-1991, la colonie du Mur nous fournit une valeur moyenne de $0,937 \pm 0,060$ pour les mâles et de $0,966 \pm 0,023$ pour les femelles ($t = 1,38$, N.S.), soit une espérance de vie à 1 an de 15,5 années pour les mâles et de 28,5 années pour les femelles. Si on fait abstraction de l'année 1988, où la disparition des mâles a été anormalement importante, les valeurs fournies par les 2 sexes sont plus proches l'une de l'autre - $0,955 \pm 0,024$ pour les mâles et $0,970 \pm 0,019$ pour les femelles ($t = 1,42$, N.S.) - mais encore plus faible chez les premiers que chez les secondes - correspondant à des espérances de vie à 1 an de 22 et de 33 ans respectivement.

C. CHOIX DES ANNÉES

Pendant la période 1980-1991, le taux de survie annuel des adultes a varié d'une année à l'autre entre 0,923 et 0,985 à la colonie du Mur. L'année 1988 toutefois - 0,852 (Fig. 2) - était marquée par une disparition anormalement importante des reproducteurs, et surtout des mâles. Si on supprime les résultats de cette année 1988 dans le calcul de la moyenne, on obtient une valeur plus élevée - $0,956 \pm 0,017$ contre $0,946 \pm 0,037$ pour l'ensemble de la période

($t = 0,80$, N.S.).

La forte mortalité de 1988 est également apparente dans les quadrats, mais à un moindre degré. Le taux de survie annuel des adultes est, cette année-là, de 0,885. Sa suppression dans le calcul de la moyenne pour les années 1980-1991 modifie peu les résultats - $0,933 \pm 0,039$ contre $0,929 \pm 0,040$ ($t = 0,26$, N.S.).

IV - DISCUSSION

Selon la méthode de calcul et l'échantillon choisis, les données collectées chez le Puffin cendré de l'île Selvagem Grande de 1978 à 1991 nous procurent des résultats très variés pour le taux de survie annuel des adultes. Le minimum, fourni par l'ensemble des données traitées par une méthode de calcul simple, basée sur le nombre d'oiseaux contrôlés chaque année, est de $0,848 \pm 0,087$. Il correspond à un taux de mortalité annuel de 15,2% et à une espérance de vie à 1 an de 6,1 années. Le maximum, fourni par les seules femelles de la colonie du mur entre 1980 et 1991 - exception faite de l'année 1988, exceptionnellement meurtrière - est de $0,970 \pm 0,019$, une valeur très significativement différente de la précédente ($t=4,91$, $P<0,01$), correspondant à un taux de mortalité annuel de 3,0 %, à une espérance de vie à 1 an de 32,9 années et à la ponte de 26 oeufs environ pendant l'existence reproductrice. Ces résultats sont bien différents - la mortalité annuelle est 5 fois plus faible et l'espérance de vie 5 fois plus forte dans le second cas que dans le premier - et il nous faut donc choisir entre les différentes possibilités.

Le choix d'une méthode de calcul n'est pas difficile. Les méthodes simples donnent en effet des résultats qui, dans notre cas, ne sont pas compatibles avec ce que l'on sait par ailleurs de la démographie de la population. Les corrections proposées - suppression de la première et des dernières années d'étude - les améliorent, mais elles sont très subjectives et ne recueillent pas l'approbation de tous. D'ailleurs, il n'est pas toujours aisé de savoir quelles valeurs il convient de supprimer. Ainsi, dans les quadrats, la suppression des résultats des 3 dernières années nous donne une moyenne de 0,933, et celle des 4 dernières années une moyenne de 0,936, ce qui est à peine plus mais correspond toutefois à une augmentation de près de 1 an de l'espérance de vie, qui passe de 14,3 à 15,1 années. Laquelle de ces valeurs est la meilleure? Il est bien difficile de le savoir et, dans ces conditions, l'utilisation de méthodes plus élaborées est certainement plus satisfaisante.

Reste à définir avec précision l'échantillon utilisé. La colonie du Mur étant mieux suivie que les quadrats, c'est elle qui doit nous le fournir de préférence aux quadrats et à l'ensemble des colonies qui introduisent des biais vers les valeurs faibles. Les oiseaux dont le sexe a été déterminé créant au contraire un biais en faveur des valeurs élevées, c'est l'ensemble de la population de la colonie que nous devons traiter. Se pose enfin le problème

des années à taux de survie exceptionnellement bas. Il nous semble qu'il ne convient pas de les conserver dans le calcul des moyennes, bien que la suppression subjective de certaines données ne soit généralement pas souhaitable, nous l'avons vu. Ceci étant, la valeur obtenue en 1988 à la colonie du Mur est trop anormalement faible pour ne pas être exceptionnelle dans notre population, et cela d'autant plus qu'elle est particulière non seulement à une année mais également à une colonie.

Ainsi, on peut penser que dans la population adulte de Selvagem Grande, le taux annuel de survie est d'environ 95,6%, peu différent chez les mâles et chez les femelles quoique probablement un peu plus faible chez les premiers que chez les secondes, ce qui correspond à un taux de mortalité annuel de 4,4%, à une espérance de vie à 1 an de 22,2 années, et à la ponte de 15 oeufs pour chaque couple au cours de son existence reproductrice - abstraction faite des années sabbatiques. Les valeurs obtenues dans les autres localités sont très inférieures (CACHIA ZAMMIT et BORG 1986-1987, RISTOW *et al.* 1990), ce qui correspond à l'évidence non pas à une réalité, mais à une insuffisance de données ou à des biais causés par la méthode de calcul.

Taux de survie annuel

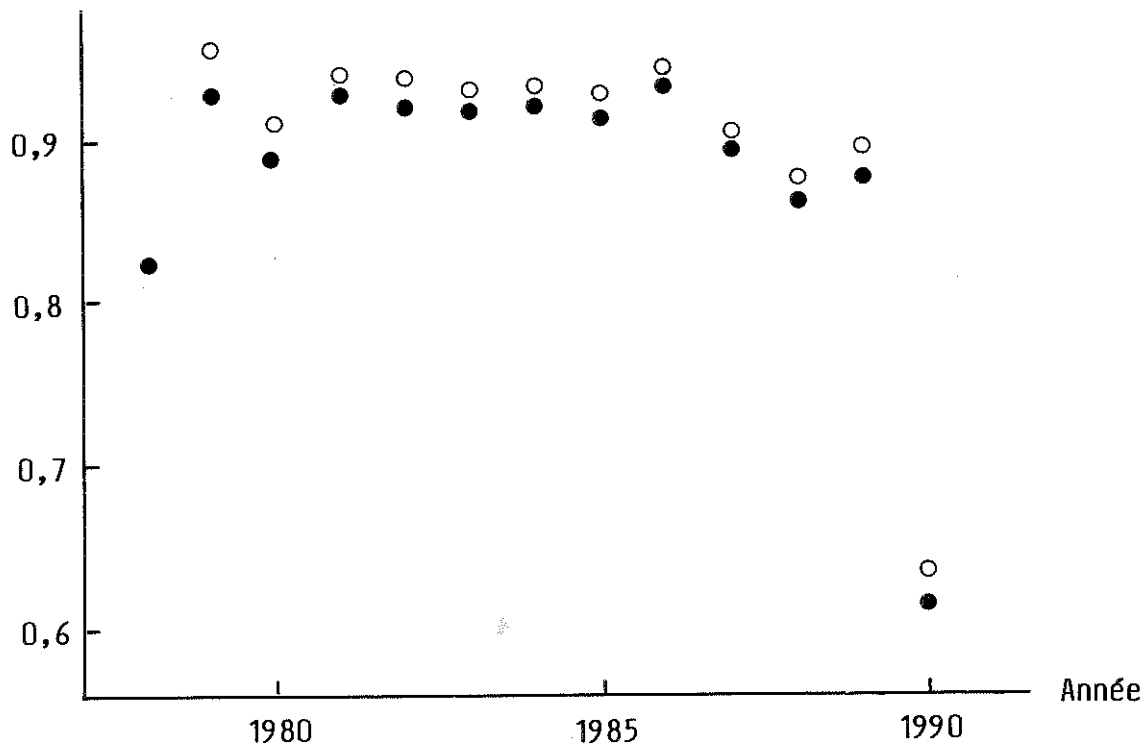


Fig.1.- Le taux de survie annuel des adultes calculé en prenant en compte les oiseaux survivants. Cercles noirs: sans correction; cercles blancs: avec suppression de la première année de contrôle. *The annual survival rate of adults computed by taking into account the surviving birds. Blacks circles: no correction; open circles: cancelling of the first year of control.*

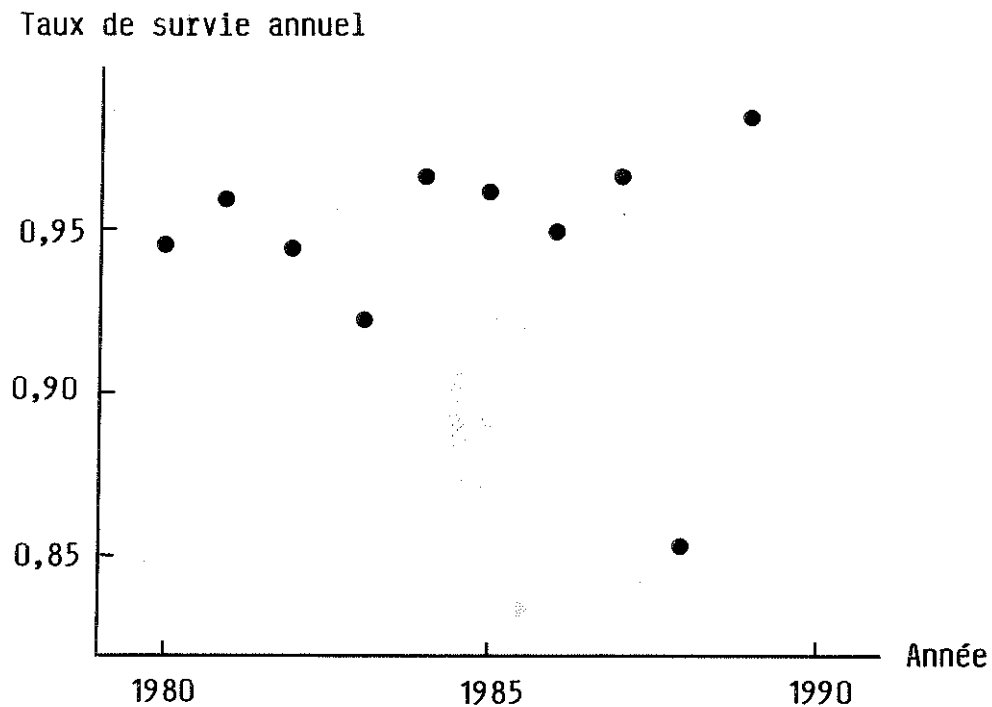


Fig. 2.- Le taux de survie annuel des adultes calculé d'après DUNNET *et al.* (1963). *The annual survival rate of the adults computed after DUNNET et al. (1963).*

RÉFÉRENCES

BUCKLAND, S. T. :

1982. A mark-recapture survival analysis. *J. Anim. Ecol.*, **51**: 833-847.

CACHIA ZAMMIT, R., et J. BORG:

1986-1987. Notes on the breeding biology of the Cory's Shearwater in the Maltese Islands. *Il-Merill*, **24**: 1-9.

DUNNET, G. M., A. ANDERSON, et R. M. CORMACK:

1963. A study of survival of adult Fulmars with observations on the pre-laying exodus. *Brit. Bds.*, **56**: 2-18.

HUDSON, R. :

1966. Adult survival estimates for two antarctic petrels. *Br. Antarct. Surv. Bull.*, **8**: 63-73.

JOUANIN, Chr., G. HÉMERY, J.-L. MOUGIN, et F. ROUX:

1980a. Sur l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez le Puffin cendré. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **290**, D: 995-998.

1980b. Nouvelles précisions sur l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis*. *L'Oiseau et R.F.O.*, **50**: 205-215.

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

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

MOUGIN, J.-L., Chr. JOUANIN, B. DESPIN et F. ROUX:

1986. The age of first breeding of Cory's Shearwater on Selvagem Grande and problems of ring loss. *Ringing and Migration*, **7**: 130-134.

MOUGIN, J.-L., Chr. JOUANIN et F. ROUX:

1985. Données complémentaires sur les années sabbatiques du Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30° 09'N, 15° 52'W). *Bocagiana*, **86**, 12 pp.

1987a. Structure et dynamique de la population de Puffins cendrés *Calonectris*

diomedea borealis de l'île Selvagem Grande (30° 09'N, 15° 52'W). *L'Oiseau et R.F.O.*, **57**: 201-225.

1987b. Les années sabbatiques des Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30° 09'N, 15° 52'W). Influence du sexe et de l'âge. *L'Oiseau et R.F.O.*, **57**: 368-381.

1992. L'âge d'établissement de la reproduction chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30° 09'N, 15° 52'W). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **315**,3: 27-30.

MOUGIN, J.-L., Chr. JOUANIN, F. ROUX et J.-C. STAHL:

1984a. Les années sabbatiques des Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* reproducteurs de l'île Selvagem Grande, océan Atlantique nord-oriental (30° 09'N, 15° 52'W). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **299**, 3, 6: 147-150.

MOUGIN, J.-L., F. ROUX, Chr. JOUANIN, et J.-C. STAHL:

1984b. Quelques aspects de la biologie de reproduction du Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* des îles Selvagens (30° 09'N, 15° 52'W). *L'Oiseau et R.F.O.*, **54**: 229-246.

RISTOW, D., F. FELDMANN, W. SCHARLAU et M. WINK:

1990. Population structure, philopatry and mortality of Cory's Shearwater *Calonectris d. diomedea*. *Die Vogelwelt*, **111**: 172-181.

WEIMERSKIRCH, H. :

1982. La stratégie de reproduction de l'Albatros fuligineux à dos sombre. *C.N.F.R.A.*, **51**: 437-447.

WINK, M., C. WINK et D. RISTOW:

1982. Brutbiologie mediterraner Gelbschnabelsturmtaucher (*Calonectris diomedea diomedea*). *Scevoegel*, suppl.: 127-135.