

425

EVALUATION DE LA DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE ET DE LA CONSOMMATION ALIMENTAIRE DU PÉTREL DE BULWER *BULWERIA BULWERII* D'APRÈS L'ÉTUDE DE LA DÉCROISSANCE PONDÉRALE AU COURS DU JEÛNE

Par J.-L. MOUGIN *

Avec 1 figure et 1 tableau

RESUMO. Avaliação da energia e alimento consumidos por *Bulweria bulwerii* da Selvagem Grande durante os jejuns da incubação eleva-se a cerca de 2,7 g/dia, para os machos, e 2,6 g/dia, para as fêmeas, isto é, cerca de 2,3% do peso inicial por dia. Esta perda não evolui de modo perceptível durante todo um período de incubação. No mar as aves ganham peso à razão de cerca de 2,0 g/dia para os machos e 1,9 g/dia para as fêmeas, ou seja, cerca de 2,0% do peso inicial por dia. Calculado com base na perda de peso, o metabolismo em repouso eleva-se a 14,8 kcal/dia e o metabolismo em actividade a 52,1 kcal/dia, o que corresponde a uma ingestão de alimento de 56 g por ave e por dia ou 500 toneladas para o conjunto da população durante o período de incubação. Esta quantidade de alimento está largamente presente nas águas da área de prospecção alimentar das aves, que cobre aproximadamente 2,10 milhões de quilómetros quadrados, na sua máxima extensão.

RÉSUMÉ. La perte de poids du Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) pendant les jeûnes de l'incubation s'élève à environ 2,7 g/j pour les mâles et à 2,6 g/j pour les femelles, c'est-à-dire à environ 2,3% du poids initial par jour — la perte de poids n'évoluant pas de façon perceptible pendant toute la durée d'une période d'incubation. En mer, les oiseaux prennent du poids à raison d'environ 2,0 g/j pour les mâles et 1,9 g/j pour les femelles, soit environ 2,0% du poids initial par jour. Calculé d'après la perte de poids, le métabolisme de repos s'élève à 14,8 kcal/j et le métabolisme d'activité à 52,1 kcal/j. ce qui correspond à un prélèvement de nourriture d'environ 56 g par oiseau et par jour et d'environ 500 t pour l'ensemble de la population pendant les 6 mois de la période de reproduction. Cette quantité de nourriture est largement présente dans les eaux de l'aire de prospection alimentaire des oiseaux qui couvre approximativement 2,10 millions de km² au moment de sa plus grande extension.

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

ABSTRACT. Evaluation of energy consumed and food consumption of Bulwer's Petrel *Bulweria bulwerii* based on a study of an estimated decrease in weight during the fast. — The loss of weight of Bulwer's Petrel *Bulweria bulwerii* of Selvagem Grande Island (30°09'N, 15°52'W) during the incubation fasts amounts to about 2.7 g/day in the males and 2.6 g/day in the females, that is to say about 2.3% of the initial weight per day — the loss of weight showing no perceptible in- or decrease during the whole length of time of an incubation shift. At sea, the birds gain weight at a rate of about 2.0 g/day in the males and 1.9 g/day in the females, in other words about 2.0% of the initial weight per day. Calculated from the loss of weight, the metabolism during rest amounts to about 14.8 kcal/day and during activity to 52.1 kcal/day, which corresponds to a food intake of about 56 g per bird and per day and about 500 t for the whole population during the 6 months of the breeding period. This amount of food is amply available in the waters of the foraging range of the birds which covers about 2.10 million km² at the time of its maximal extension.

La méthode consistant à évaluer la dépense énergétique d'un oiseau par la mesure de sa décroissance pondérale au cours des jeûnes de l'incubation a déjà fait ses preuves. D'utilisation aisée, elle n'implique pas la mise en oeuvre d'un matériel lourd, à l'inverse de celle qui est basée sur la mesure des échanges respiratoires, tout en donnant des résultats parfaitement satisfaisants.

Dans le cadre de notre travail sur les Procellariiformes de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W), une étude de ce type a déjà été consacrée au Puffin cendré *Calonectris diomedea* (DESPIN et MOUGIN 1988). Le sujet de la présente étude est le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*, probablement le plus abondant des petits Procellariiformes des îles Selvagens, oiseau de petit taille — il pèse un peu plus de 100 g — et cependant très grand jeûneur au cours de l'incubation. La durée de nos séjours à terre ne nous a jamais permis de suivre l'incubation entre la ponte (fin mai-début juin) et l'éclosion (mi-juillet), mais le regroupement de données partielles obtenues au cours de 9 années consécutives (1980 à 1988) nous a montré une durée moyenne des périodes d'incubation de 9,5 jours en juin et au début de juillet, diminuant significativement ($\chi^2 = 8,0$, $\nu = 1$, $P < 0,01$) à la mi-juillet, aux approches de l'éclosion (5,4 jours seulement). La mesure de l'amaigrissement des oiseaux au cours de ces jeûnes nous a permis d'évaluer leurs besoins énergétiques puis, à l'aide de quelques calculs, leurs besoins alimentaires. Nous avons également cherché à définir les zones d'eau de surface dans lesquelles ils vont les satisfaire.

I — LA PERTE DE POIDS AU COURS DU JEÛNE

Nos mesures ont été effectuées pendant l'incubation — à l'exception de la période pendant laquelle se déroulent les éclosions — au cours de deux séjours de trois semaines, à la fin juin et au début juillet 1987 et 1988.

sur un total de 43 nids hébergeant 86 adultes reproducteurs. Environ 90% de ces oiseaux avaient été sexés par mensurations du bec selon une méthode décrite par ailleurs (MOUGIN sous presse) et, pour éviter des manipulations intempestives nuisibles au succès de l'incubation, un partenaire de chaque nid était différencié de son conjoint par marquage à la peinture blanche. Les nids étaient visités quotidiennement et les pesées effectuées à intervalles de 3 jours, et toujours dans la matinée suivant le retour à terre — nocturne — de l'oiseau dans les quelques cas où le début d'une phase d'incubation s'est produit pendant notre étude. Les départs ne s'effectuant que rarement dans la nuit suivant une pesée, le poids à l'envol était extrapolé à partir des résultats des deux dernières pesées. Les Pétrels de Bulwer de l'île Selvagem Grande étant étonnamment peu affectés par le dérangement et les manipulations, il ne semble pas que notre travail ait sensiblement augmenté la mortalité naturelle des oeufs. Les résultats de nos mesures sont exposés au tableau I.

Le poids moyen est faiblement quoique très significativement plus élevé chez les mâles que chez les femelles au début d'une période d'incubation (6,7 g, 5,9 % ; $t = 3,72$, $P < 0,01$), mais pas à la fin (2,3 g, 2,5% ; $t = 1,1$, NS) (1). Chez les deux sexes, l'amaigrissement est important au cours du jeûne, en moyenne 20,5% du poids initial. En fin de jeûne, les oiseaux sont significativement plus légers qu'en début de jeûne, les mâles ($t = 14,0$, $P < 0,01$) comme les femelles ($t = 10,4$, $P < 0,01$).

Pendant les jeûnes de l'incubation, la perte de poids quotidienne n'est pas significativement différente chez les mâles et chez les femelles, que ce soit en début ($t = 0,21$, NS) ou en fin de période ($t = 1,13$, NS). En pourcentage, les valeurs obtenues ne diffèrent pas beaucoup non plus — respectivement 2,3% du poids initial contre 2,5% et 2,5% contre 2,3%. Par ailleurs, pour les deux sexes, l'amaigrissement quotidien est le même en début et en fin de période, que ce soit en poids ($t = 0,70$, NS, pour les mâles et $t = 1,8$, NS, pour les femelles) ou en pourcentage du poids initial. Au total, pour l'ensemble de la période de jeûne, la perte de poids quotidienne est la même pour les deux sexes ($t = 1,0$, NS). Elle représente environ 2,3% du poids initial (de 1,2 à 4,0%, $n = 62$) (2).

En comparant ce qui est comparable, c'est-à-dire en travaillant uniquement sur les 15 oiseaux suivis pendant la totalité d'une phase d'incu-

(1) De façon générale, les mâles ne sont que très légèrement plus lourds que les femelles. 113 mâles étudiés tout au long de l'incubation pesaient en moyenne $105,3 \pm 12,0$ g (73 - 130 g) et 107 femelles $102,1 \pm 11,0$ g (77 - 129 g), deux valeurs peu significativement différentes ($t = 2,0$, $P < 0,05$).

(2) Les quelques valeurs publiées incidemment par ROBERTSON et JAMES (1988) pour des oiseaux de la même localité — une perte totale équivalente à 20% du poids initial et une perte quotidienne équivalente à 2,4% du poids initial — ne contredisent pas les nôtres.

	Mâles	Femelles	Total
Poids moyen (g)			
— début de période	119,4 ± 5,8 110 - 130 (24)	112,7 ± 6,5 99 - 129 (23)	116,0 ± 6,7 99 - 130 (53)
— fin de période	93,6 ± 6,3 85 - 108 (20)	91,3 ± 7,1 78 - 103 (21)	92,5 ± 6,4 78 - 108 (46)
Amaigrissement à terre			
— total (g)	22,5 ± 6,6 7 - 30 (10)	28,5 ± 4,0 24 - 33 (4)	23,9 ± 6,3 7 - 33 (15)
— quotidien (g/24 h)			
+ début de période	2,7 ± 0,6 1,3 - 4,0 (18)	2,8 ± 0,7 1,5 - 4,0 (14)	2,7 ± 0,6 1,3 - 4,0 (37)
+ fin de période	2,6 ± 0,6 1,7 - 3,7 (17)	2,4 ± 0,5 1,7 - 3,0 (19)	2,5 ± 0,5 1,7 - 3,7 (41)
+ total	2,7 ± 0,5 1,3 - 3,7 (28)	2,6 ± 0,6 1,5 - 4,0 (27)	2,6 ± 0,5 1,3 - 4,0 (62)
Augmentation de poids en mer			
— totale (g)	22,8 ± 12,8 4 - 33 (4)	19,0 ± 6,7 8 - 31 (10)	20,4 ± 8,3 4 - 33 (15)
— quotidienne (g/24 h)	2,0 ± 0,7 1,3 - 3,0 (4)	1,9 ± 0,4 1,2 - 2,6 (10)	1,9 ± 0,5 1,2 - 3,0 (15)

Tableau I. — Poids moyen, amaigrissement au cours des périodes d'incubation et augmentation pondérale pendant les séjours en mer chez le Pétrel de Bulwer de l'île Selvagem Grande.

Average weight, loss of weight during incubation periods and estimated increase during periods spent at sea of Bulwer's Petrel of Selvagem Grande Island.

bation, entre retour à terre et envol, on note que le poids à l'envol — 93,0 ± 9,0 g — a une variance très supérieure à celle du poids au retour à terre — 116,9 ± 6,5 g — quoique de façon non significative ($v_f / v_i = 1,90$, NS). Nous y reviendrons. D'autre part, il existe chez ces oiseaux une forte corrélation positive entre l'amaigrissement total et la durée du jeûne ($r = 0,91$, $P < 0,01$) et une forte corrélation négative entre l'amaigrissement total et le poids à l'envol ($r = -0,69$, $P < 0,01$) de même que entre la durée totale

d'amaigrissement et le poids à l'envol ($r = -0,64$, $P < 0,01$) ce qui prouve l'évidence, à savoir que plus les oiseaux jeûnent et plus ils maigrissent et plus leur poids final est faible. Il existe également une très forte corrélation positive entre poids initial et poids final ($r = 0,71$, $P < 0,01$) : les oiseaux les plus gros au retour à terre sont également les plus gros au départ. En revanche, le poids initial n'est corrélé ni avec le poids perdu au cours du jeûne — quantité totale ($r = 0,02$, NS) ou perte quotidienne ($r = -0,05$, NS) — ni avec la durée du jeûne ($r = 0,005$, NS). Ce ne sont donc pas les oiseaux les plus gros au départ qui jeûnent obligatoirement le plus longtemps et perdent le plus de poids.

Pendant les séjours en mer des oiseaux, entre la fin d'une phase d'incubation et le début de la suivante, l'accroissement de poids quotidien ne diffère pas chez les mâles et chez les femelles ($t = 0,45$, NS). Il représente en moyenne 2,0% du poids initial (de 1,2 à 3,4%, $n = 15$). Pour l'ensemble du séjour en mer, il ne diffère pas non plus significativement chez les mâles et chez les femelles ($t = 0,56$, NS) et représente en moyenne 21,9% du poids initial (3,7 - 37,9%, $n = 15$). Au total donc, pendant leur séjour à terre, les oiseaux ont perdu $23,9 \pm 6,3$ g ; ils gagneront $20,4 \pm 8,3$ g au cours de leur séjour en mer — deux valeurs non significativement différentes ($t = 1,33$, NS). Autrement dit, pendant toute la durée de l'incubation, les oiseaux des deux sexes montrent de considérables variations successives de poids — des amaigrissements de 20,5% en moyenne mais pouvant atteindre 29,2% et des augmentations de poids de 21,9% en moyenne mais pouvant atteindre 37,9% — autour d'une valeur moyenne qui reste approximativement constante.

15 oiseaux contrôlés à leur départ, en fin de jeûne, et à leur retour à terre nous ont montré une corrélation inverse très significative entre le poids en fin de jeûne et la quantité totale de nourriture absorbée ($r = -0,85$, $P < 0,01$), une corrélation inverse également très significative entre le poids en fin de jeûne et la quantité de nourriture absorbée quotidiennement ($r = -0,78$, $P < 0,01$), une corrélation inverse peu significative entre le poids en fin de jeûne et la durée du séjour en mer ($r = -0,62$, $P < 0,05$) et pas de corrélation entre le poids en fin de jeûne et le poids en début de jeûne ($r = -0,12$, NS). Dans le même ordre d'idées, la variance sur le poids au départ de la colonie — $95,5 \pm 6,5$ g — est supérieure à celle existant sur le poids au retour à la colonie — $115,9 \pm 4,4$ g — quoique de façon non significative ($v_1 / v_2 = 2,19$, NS). Autrement dit, les oiseaux s'alimentent d'autant plus qu'ils sont plus amaigris en fin de jeûne, et ils obtiennent ce résultat beaucoup plus en augmentant leur consommation quotidienne qu'en allongeant la durée de leur séjour en mer. Nous n'avons pas pu vérifier s'il existait une corrélation entre la durée de séjour en mer d'un oiseau et celle de son partenaire, mais on voit que ce n'est pas indispensable. L'oiseau qui a beaucoup jeûné peut accumuler des réserves très rapidement sans obliger son partenaire à jeûner aussi longtemps que lui. Le Pétrel de Bulwer montre donc une tendance à l'autorégulation de la

durée des périodes de jeûne et non pas à une accumulation des retards, qui serait en définitive néfaste à la survie de la ponte. Par ailleurs, l'absence de corrélation entre poids en fin de jeûne et poids en fin de séjour en mer et l'importance de la variance sur le poids en fin de jeûne montrent que les oiseaux ne choisissent pas leur date de départ — ni leur poids de départ, dans les limites de leur résistance à l'amalgrissement — mais qu'elle leur est imposée par la date de retour de leur partenaire. En revanche, ils choisissent leur date de retour qui se produit dès qu'ils ont accumulé des réserves suffisantes pour supporter leur prochain jeûne, dès qu'ils ont donc atteint un certain poids, peu variable d'un individu à l'autre et indépendant de leur poids initial (3).

Certains s'étonneront peut-être des considérables variations de poids que le Pétrel de Bulwer est capable de supporter — 30% et plus dans un sens ou dans l'autre — ceci étant lié à ses grandes capacités de jeûne qui peuvent aller jusqu'à 14 jours. En fait, le phénomène est relativement fréquent chez les Procellariidés et, pour en prendre un exemple, les Ptérodromes (*Pterodroma*) auprès desquels certains auteurs ont rangé le genre *Bulweria* (KURODA 1983), sont coutumiers des jeûnes de 10 jours et plus (BROOKE 1987, GARDNER *et al.* 1985, JOUVENTIN *et al.* 1985, PALMER 1962) et des amaigrissements de 20% et plus (DUNNET 1985, HARRIS 1970, IMBER 1976, SIMONS 1985, WARHAM *et al.* 1977) quelle que soit leur taille et le climat dans lequel ils nichent encore que, nous l'avons montré par ailleurs (DESPIN et MOUGIN 1988), l'amaigrissement quotidien moyen soit en moyenne plus élevé chez les oiseaux de climat froid que chez leurs congénères de climat chaud. En revanche, les Fulmars (*Macronectes*, *Fulmarus*, *Thalassoica*, *Daption* et *Pagodroma*) et les Prions (*Halo-baena* et *Pachyptila*) oiseaux de toutes tailles nichant en climat tempéré et froid, sont dans l'ensemble de médiocres jeûneurs. La situation est plus variable chez les Puffins (*Puffinus*, *Calonectris* et *Procellaria*), oiseaux de climat tempéré et chaud.

II — LA CONSOMMATION D'ÉNERGIE

Au cours des jeûnes de l'incubation, la perte de poids d'un oiseau de mer est due pour 55,6% à la consommation de lipides, pour 10,3% à la consommation de protides et pour 34,2% à la consommation d'eau (GROS-

(3) S'il existe un poids minimum qui déclenche le retour à terre, il existe également un poids minimum qui entraîne l'abandon de l'oeuf et le départ vers la mer, mais il semble être rarement atteint dans les conditions naturelles. Nous avons ainsi enregistré un poids de 73 g chez un mâle non-reproducteur apparemment en parfaite santé, poids inférieur de 20 g au poids moyen des mâles en fin de jeûne et inférieur de 12 g au poids minimum enregistré chez des mâles couveurs. Il en va de même pour les femelles. Ainsi, quand les oiseaux abandonnent l'oeuf à leur partenaire, ils possèdent encore habituellement les réserves nécessaires à un jeûne de plusieurs jours.

COLAS 1982). La consommation de 1 g de lipides produisant 9,5 kcal et celle de 1 g de protides 4,0 kcal, un amaigrissement de 1 g correspond donc à la production de 5,7 kcal. Ainsi, l'amaigrissement mesuré sur le terrain pendant l'incubation nous permet de calculer le métabolisme de repos, qui pourra être comparé au métabolisme basal estimé en utilisant par exemple la formule de LASIEWSKI et DAWSON (1967):

$$M = 0,534 P^{0,723}$$

où M est le métabolisme basal (kcal/j) et P le poids corporel (g). Chez le Pétrel de Bulwer de l'île Selvagem Grande, une perte de poids quotidienne de 2,6 g nous fournit un métabolisme de repos de 14,8 kcal/j - 15,4 kcal/j pour les mâles et 14,6 kcal/j pour les femelles — ce qui représente en moyenne 0,96% du métabolisme basal (15,5 kcal/j). Etudiant les Pétrels de Bulwer des îles Hawaï par la méthode de la consommation d'oxygène, PETTIT *et al.* (1985) avaient également trouvé une valeur inférieure à la valeur prévue par l'équation de LASIEWSKI et DAWSON (1967), mais également très inférieure à la nôtre — 10,5 kcal/j. Cette différence s'explique sans doute partiellement par la différence des méthodes utilisées et des températures ambiantes, mais probablement surtout par la différence de taille des oiseaux, ceux de l'échantillon étudié aux îles Hawaï étant de 20% moins lourds que leurs congénères de Macaronésie.

En dehors des périodes d'incubation, les oiseaux présentent un métabolisme d'activité très supérieur au métabolisme de repos, mais dans des proportions qui sont très mal connues chez les oiseaux de mer en général, sauf rares exceptions, et chez les Procellariidés en particulier. En fait, le coût métabolique du vol battu semble être de 4,8 à 11,1 fois supérieur au métabolisme basal (CASTRO et MYERS 1988, FLINT et NAGY 1984, TUCKER 1972), mais plus élevé encore — 14 fois — dans le cas du Pétrel de Bulwer si l'on applique la formule de HART et BERGER (1972):

$$V_{O_2} = 1,02 P^{0,73}$$

où V_{O_2} est la consommation d'oxygène en ml/min et P le poids corporel

en g. Par ailleurs, le vol plané représenterait environ 2 fois le métabolisme de repos (BAUDINETTE et SCHMIDT-NIELSEN 1974) ou 3,1 fois le métabolisme basal (ELLIS 1984). La nage sous l'eau a été assimilée au vol battu pour son coût métabolique et la nage en surface au vol plané (FURNESS et COOPER 1982). Enfin, le coût de la marche représenterait environ 4 fois le métabolisme basal (DEWASMES *et al.* 1980, PINSHOW *et al.* 1977).

Ceci étant, un bilan précis de l'activité du Pétrel de Bulwer n'a jamais été établi. On peut toutefois faire des hypothèses. Pendant ses périodes d'activité, le Pétrel de Bulwer ne marche pratiquement pas et ne

semble pas non plus nager en plongée. Lors de ses déplacements, il pratique le vol battu et le vol plané, mais nage assez peu à la surface. Dans ces conditions, et de façon quelque peu intuitive, nous serions assez tenté de donner raison à la formule de WALSBERG (1983):

$$\text{BEQ} = 13,05 P^{0,605}$$

où BEQ est le budget énergétique quotidien (kJ) et P le poids corporel (g), formule qui nous fournit une valeur de 52,1 kcal/j, 3,5 fois supérieure au métabolisme de repos.

Passons rapidement sur le coût énergétique de la ponte, qui est assez insignifiant. Il nous est fourni par la formule:

$$\text{EC} = \text{EW} \cdot \text{CS} \cdot 1,23 \cdot 1,37$$

où EC est le coût de la production de la ponte (kcal), EW le poids de l'oeuf (g), CS l'importance de la ponte, 1,23 la valeur calorifique d'un gramme d'oeuf, et 1,37 un ajustement permettant de tenir compte de l'efficacité de la production de l'oeuf — 73% (WIENS et SCOTT 1975). Pour l'oeuf de 21,5 g du Pétrel de Bulwer (JOUANIN *et al.* 1979), il représente donc 36,2 kcal, soit 2,4 jours de métabolisme de repos.

Il nous reste à estimer le coût énergétique de l'élevage du poussin. L'extrapolation de données obtenues sur l'île Selvagem Grande au cours des 20 premiers jours de la croissance permettrait de penser que les poussins sont alimentés pendant 71,2% des nuits, et que chaque repas représente environ 8,5 kcal, soit un coût énergétique quotidien de 6.0 kcal. La deuxième valeur est probablement inférieure à la réalité dans la mesure où l'importance des repas — mais non pas leur fréquence — doit augmenter avec la taille des poussins. Une formule publiée par WALSBERG (1983):

$$E_n = 14,05 P^{0,440}$$

qui donne la dépense énergétique quotidienne moyenne par poussin (E_n en kJ) en fonction du poids corporel de l'adulte (P en g) nous fournit une valeur de 26,0 kcal/j, 4,3 fois supérieure à la nôtre, dont on peut penser qu'elle est fortement surestimée. Utilisons une valeur moyenne : dans les calculs qui vont suivre, nous admettrons que la consommation énergétique moyenne des poussins de Pétrels de Bulwer est d'environ 15 kcal/j, soit environ 930 kcal pour les 62 jours de la croissance.

III — LA CONSOMMATION D'ALIMENTS

Le régime alimentaire du Pétrel de Bulwer n'est connu avec précision dans aucune de ses localités de nidification et le passage de la

consommation d'énergie à la consommation d'aliments pose donc quelques problèmes. Toutefois, une étude basée sur la fréquence d'occurrence des proies chez 11 oiseaux des îles Selvagens et de l'archipel de Madère (ZONFRILLO 1986), jointe à nos propres observations, permet de penser que l'oiseau est essentiellement un consommateur de poissons — pour peut-être 50% de son régime alimentaire. C'est également un gros consommateur de céphalopodes — un peu moins que de poissons toutefois, peut-être 45% de son régime alimentaire. Enfin, les crustacés ne jouent qu'un rôle anecdotique dans son alimentation — 5% peut-être — et d'ailleurs rien ne prouve qu'ils soient absorbés intentionnellement. Les données publiées montrent également une prépondérance des poissons et des céphalopodes dans l'alimentation du Pétrel de Bulwer de Polynésie (HARRISON *et al.* 1983).

On sait que, en moyenne, la consommation de 1 g de poids frais produit approximativement 1,35 kcal pour les poissons, 0,98 kcal pour les céphalopodes et 1,03 kcal pour les crustacés (BROWN *et al.* 1981, CLARKE et PRINCE 1980, CROXALL et PRINCE 1982, GRANTHAM 1977, VOSS 1973, WIENS et SCOTT 1975). C'est dire que la consommation de 1 g de nourriture pourrait fournir approximativement 1,17 kcal à nos pétrels. En fait, compte tenu de l'efficacité digestive, qui n'est que de 75% (PRINCE *et al.* 1981, WIENS et SCOTT 1975), elle n'en fournira que 0,88.

Dans ces conditions, un oiseau dont le métabolisme de repos est de 14,8 kcal/j devra prélever 16,8 g/j de nourriture pour couvrir ses besoins en période de repos (16% de son poids corporel) et 59,2 g/j en période d'activité (56% de son poids corporel). La formation de l'oeuf nécessitera environ 41,1 g de nourriture, et l'élevage du poussin environ 17,0 g/j, c'est-à-dire, dans la mesure où cette nourriture est fournie à parts égales par les deux parents, environ 14,4% de ce qu'un adulte prélève pour lui-même lors de ses séjours en mer.

Si la population de Pétrels de Bulwer occupe l'île Selvagem Grande pendant environ 6 mois chaque année, du début d'avril au début d'octobre (JOUANIN *et al.* 1979), passant les 6 autres mois dans l'Atlantique tropical, les séjours individuels sont un peu plus brefs : environ 157 jours, dont 50 pour la parade, 45 pour l'incubation et 62 pour l'élevage des poussins (AMERSON et SHELTON 1976). Dans ces conditions, un oiseau reproducteur présentera un métabolisme de repos pendant 24 jours — la moitié des 45 jours de l'incubation et la moitié des 3 jours de la première période d'élevage des poussins, celle qui précède l'émancipation, l'autre moitié étant à la charge du partenaire — et un métabolisme d'activité pendant 133 jours. Il consommera donc environ 8,3 kg de nourriture pendant sa période de reproduction, et son partenaire tout autant. La synthèse de l'oeuf aura nécessité 41 g de nourriture. Quant au poussin, il aura absorbé en moyenne 17,0 g/j pendant 62 jours, soit au total 1,1 kg. Ainsi, pendant leur période de reproduction, un couple reproducteur et son poussin auront absorbé environ 17,7 kg de nourriture. En revanche, un oiseau non-reproducteur

aura présenté un métabolisme d'activité pendant toute la durée de son séjour à terre. Il aura donc consommé environ 9,3 kg de nourriture. Enfin, un reproducteur inefficace aura prélevé entre 8,3 et 9,3 kg de nourriture, en fonction de la date de la perte de son oeuf ou de son poussin. On voit que, pendant leur séjour dans les eaux macaronésiennes, la quantité de nourriture prélevée par les oiseaux est à peu près la même, qu'ils soient ou ne soient pas engagés dans une reproduction.

Les effectifs des Pétrels de Bulwer de l'île Selvagem Grande n'ont jamais été dénombrés avec rigueur. Considérant leur mode de nidification, un dénombrement précis semble d'ailleurs relever du domaine de l'utopie. C'est que, en effet, ces oiseaux nichent partout sur l'île, dans la moindre cavité, fissures dans les rochers, éboulis rocheux ou vieux murs, mais également dans des terriers creusés dans le sol du plateau, et de ce fait il semble bien improbable que leurs effectifs puissent être inférieurs à 20.000 couples reproducteurs auxquels un calcul, dans le détail duquel nous n'entrerons pas ici, nous montre qu'il faut ajouter environ 15.000 oiseaux non-reproducteurs. Environ 54% des reproducteurs réussissent à mener leur nidification à son terme sur l'île Selvagem Grande. Dans ces conditions, pendant les 6 mois de la reproduction — que tous les oiseaux, quelle que soit leur classe d'âge, semblent passer dans les eaux proches des localités de nidification, les aires d'hivernage semblant être très largement désertées pendant l'été — les 22.000 reproducteurs efficaces — et leurs poussins — auront consommé environ 195 t de nourriture, les 18.000 reproducteurs inefficaces 158 t et les 15.000 oiseaux non-reproducteurs 140 t, soit au total un peu moins de 500 t - 250 t de poissons, 225 t de céphalopodes et 25 t de crustacés — ou encore 3,1 t/j - 3,2 t/j pendant la pariade, 2,6 t/j pendant l'incubation et 3,6 t/j pendant l'élevage des poussins.

IV — DISCUSSION

Les besoins alimentaires des Pétrels de Bulwer étant estimés, il nous reste à savoir où ils vont les satisfaire ce qui, faute de données d'observation, est calculable en utilisant les durées d'absence des partenaires des couveurs pendant l'incubation et la durée des voyages alimentaires pendant l'élevage des poussins. Nous avons exposé par ailleurs la méthode de calcul en l'appliquant au Puffin cendré (DESPIN et MOUGIN 1988). Disons ici que, pendant leurs absences, les oiseaux se déplacent entre leurs colonies et leurs lieux de nourrissage et pêchent ou se reposent en mer, consacrant, admettons-le, un temps égal à ces deux activités. Leur temps de vol, égal donc à la moitié de leur temps d'absence, est consacré à aller vers les lieux de nourrissage et à en revenir, ce qui peut s'écrire:

$$T_v = 2r/V$$

où T_v est le temps de vol (h), V la vitesse de vol (km/h) et r le rayon de prospection alimentaire (km). Une formule permettant de calculer la vites-

se moyenne de vol en fonction du poids corporel et de l'envergure des oiseaux a été proposée par PENNYCUICK (1969) et des facteurs de correction par PENNYCUICK *et al.* (1984).

Le Pétrel de Bulwer de l'île Selvagem Grande possède une envergure moyenne de 65,3 cm pour un poids moyen de 105 g. Dans ces conditions, sa vitesse moyenne de vol, corrections effectuées pour tenir compte de son erratisme, s'élève à 15,9 km/h. Pendant l'incubation, ses absences

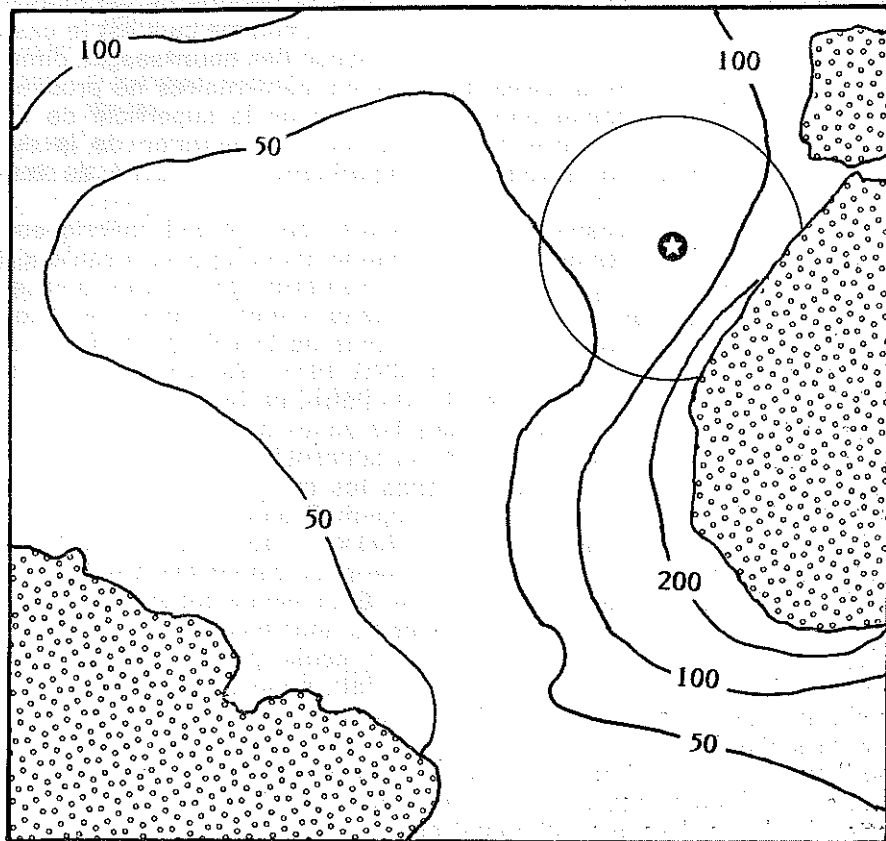


Fig. 1. — La production primaire (en gC/m²/an) dans le secteur de l'océan Atlantique accessible aux Pétrels de Bulwer de l'île Selvagem Grande (d'après JACQUES et TREGUER 1986). L'étoile indique l'île Selvagem Grande et le cercle les limites de l'aire de prospection alimentaire des Pétrels de Bulwer pendant l'incubation.

Primary production (in gC/m²/year) in the sector of the Atlantic ocean within the reach of Bulwer's Petrel of Selvagem Grande Island (from JACQUES and TREGUER 1986). The star indicates Selvagem Grande Island and the circle the limits of the foraging range of Bulwer's Petrel during the incubation period.

durent en moyenne 9,5 jours. Il prospecte donc une aire d'environ 900 km de rayon et d'environ 2,10 millions de km² de superficie, abstraction faite des terres émergées (Fig. 1). En fin d'incubation, la durée de ses absences n'est plus que de 5,4 jours et son aire de prospection alimentaire s'est réduite, avec un rayon de 515 km environ et une superficie de 0,80 millions de km². Pendant la période d'accroissement pondéral des poussins, la durée des absences diminue encore pour s'établir à 2,3 jours. L'aire prospectée n'a donc plus qu'un rayon de 220 km et une superficie de 0,15 millions de km². Nous ne possédons pas de données pour la période de décroissance pondérale des poussins. Il est toutefois probable, comme cela est le cas général chez les Procellariiformes, que la fréquence des nourrissages diminue alors. L'augmentation de la durée des voyages alimentaires ne prouve cependant pas obligatoirement une augmentation de la superficie de l'aire de prospection mais peut-être seulement une augmentation de la durée des séjours en mer, qui serait alors supérieure à la moitié du temps d'absence.

Cette aire de prospection alimentaire, qui s'étend théoriquement jusqu'aux côtes africaines pendant l'incubation, mais à peine jusqu'aux îles Canaries pendant l'élevage des poussins, renferme des zones d'eaux de surface à productivités extrêmement variées — entre moins de 4 kg de poids frais/km²/an en zone océanique et plus de 24 t de poids frais/km²/an dans le courant des Canaries (CUSHING 1971, JACQUES et TREGUER 1986). Les besoins relativement réduits du Pétrel de Bulwer pourraient ainsi être satisfaits sur quelques km² dans les zones à très forte productivité et sur moins de 130.000 km² — 6% de la superficie théorique de l'aire de prospection alimentaire — dans les zones les moins productives. En fait, la totalité de la population de l'île Selvagem Grande pourrait s'alimenter pendant toute l'année dans le rayon de 200 km autour de l'île qu'elle fréquente en début d'élevage du poussin sans pour autant épuiser la production de la région, pourtant assez réduite. Bien évidemment, ce n'est pas le cas et d'ailleurs les Pétrels de Bulwer ne sont pas les seuls oiseaux à exploiter ces eaux de surface — les autres espèces nidificatrices de l'île Selvagem Grande en font tout autant. En fait, pendant la nidification, les Pétrels de Bulwer ratissent leur aire de prospection alimentaire de l'extérieur vers l'intérieur, se rapprochant progressivement de leurs colonies avec l'avancement de leur reproduction. Entre deux périodes de reproduction, ils abandonnent totalement la zone pendant six mois environ. La modestie de leurs besoins alimentaires explique d'ailleurs pourquoi ils peuvent hiverner alors dans les eaux à productivité remarquablement faible de l'océan Atlantique tropical.

RÉFÉRENCES

AMERSON, A. B. Jr., et SHELTON, P. C.:

1976. The natural history of Johnston atoll, central Pacific ocean. *Atoll Res. Bull.*, 192, 479 pp.

BAUDINETTE, R. V., et SCHMIDT-NIELSEN, K.:

1974. Energy cost of gliding flight in Herring Gulls. *Nature*, 248:83-84.

BROOKE, M. DE L.:

1987. Population estimates and breeding biology of the petrels *Pterodroma externa* and *P. longirostris* on isla Alejandro Selkirk, Juan Fernandez archipelago. *Condor*, 89: 581-586.

BROWN, R. G. B., BARKER, S. P., GASKIN, D. E., et SANDEMAN, M. R.:

1981. The foods of Great and Sooty Shearwaters *Puffinus gravis* and *P. griseus* in eastern Canadian waters. *Ibis*, 123:19-30.

CASTRO, G., et MYERS, J. P.:

1988. A statistical method to estimate the cost of flight in birds. *J. Field Ornithol.*, 59: 369-380.

CLARKE, A., et PRINCE, P. A.:

1980. Chemical composition and calorific value of food fed to mollymauk chicks *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis*, 122: 488-494.

CROXALL, J. P., et PRINCE, P. A.:

1982. Calorific content of squid (mollusca : cephalopoda). *Br. Antarct. Surv. Bull.*, 55: 27-31.

CUSHING, D. H.:

1971. Upwelling and the production of fish. *Adv. mar. Biol.*, 9:255-334.

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

1988. Evaluation de la dépense énergétique et de la consommation alimentaire du Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* d'après l'étude de la décroissance pondérale au cours du jeûne. *L'Oiseau et R.F.O.*, 58:28-43.

DEWASMES, G., LE MAHO, Y., CORNET, A., et GROSCOLAS, R.:

1980. Resting metabolic rate and cost of locomotion in long-term fasting Emperor Penguins. *J. Appl. Phys.*, 49:888-896.

DUNNET, G. M.:

1985. Pycroft's Petrel in the breeding season at Hen and Chickens islands. *Notornis*, 32:5-21.

ELLIS, H. I.:

1984. Energetics of free-ranging seabirds. In *Seabird energetics*, WHITTOW, G. C., et RAHN, H. (ed.), New York, Plenum Press.

FLINT, E. N., et NAGY, K. A.:

1984. Flight energetics of free-living Sooty Terns. *Auk*, 101:288-294.

FURNESS, R. W., et COOPER, J.:

1982. Interactions between breeding seabird and pelagic fish populations in the southern Benguela region. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 8:243-250.

GARDNER, S. A., DUCK, C. D., et GREIG, S.:

1985. Breeding of the Trindade Petrel *Pterodroma arminjoniana* on Round Island, Mauritius. *Ibis*, 127:517-522.

GRANTHAM, G. J.:

1977. *The utilization of krill*. FAO, Rome.

GROSCOLAS, R.:

1982. *Modifications métaboliques et hormonales en relation avec le jeûne prolongé, la reproduction et la mue chez le Manchot empereur (Aptenodytes forsteri)*. Thèse de Doctoral d'Etat, non publiée.

HARRIS, M. P.:

1970. The biology of an endangered species, the Dark-rumped Petrel (*Pterodroma phaeopygia*) in the Galapagos Islands. *Condor*, 72:76-84.

HARRISON, C. S., HIDA, T. S., et SEKI, M. P.:

1983. Hawaiian seabird feeding ecology. *Wildl. Monogr.*, 85, 71 pp.

HART, J. S., et BERGER, M.:

1972. Energetics, water economy and temperature regulation during flight. *Proc. XVth Intern. Orn. Congr.*, Leiden, E. J. Brill : 189-199.

IMBER, M. J.:

1976. Breeding biology of the Grey-faced Petrel *Pterodroma macroptera gouldi*. *Ibis*, 118:51-64.

JACQUES, G., et TREGUER, P.:

1986. *Ecosystèmes pélagiques marins*. Paris, Masson.

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

1979. Le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* dans l'archipel de Madère et aux îles Selvagens. *L'Oiseau et R. F. O.*, 49:165-184.

JOUVENTIN, P., MOUGIN, J.-L., STAHL, J.-C., et WEIMERSKIRCH, H.:

1985. Comparative biology of the burrowing petrels of the Crozet Islands. *Notornis*, 32:157-220.

KURODA, N.:

1983. Some osteological notes on Procellariiformes. *Tori*, 32:41-61.

LASIEWSKI, R. C., et DAWSON, W. R.:

1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69:13-23.

MOUGIN, J.-L.:

sous presse. La détermination du sexe par mensuration du bec chez le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*.

PALMER, R. S.:

1962. *Handbook of north american birds. I. Loons through Flamingos*. Yale University Press.

PENNYCUICK, C. J.:

1969. The mechanics of bird migration. *Ibis*, 111:525-556.

PENNYCUICK, C. J., CROXALL, J. P., et PRINCE, P. A.:

1984. Scaling of foraging radius and growth rate in petrels and albatrosses (Procellariiformes). *Orn. Scand.*, 15:145-154.

PETTIT, T. N., ELLIS, H. I., et WHITTOW, G. C.:

1985. Basal metabolic rate in tropical seabirds. *Auk*, 102:172-174.

PINSHOW, B., FEDAK, M. A., et SCHMIDT-NIELSEN, K.:

1977. Terrestrial locomotion in penguins : it cost more to waddle. *Science*, 195:592-594.

PRINCE, P. A., RICKETTS, C., et THOMAS, G.:

1981. Weight loss in incubating aibatrosses and its implications for their energy and food requirements. *Condor*, 83:238-242

ROBERTSON, H. A., et JAMES, P. C.:

1988. Morphology and egg measurements of seabirds breeding on Great Salvage Island, North Atlantic. *Bull. B. O. C.*, 108:79-87.

SIMONS, T. R.:

1985. Biology and behavior of the endangered Hawaiian Dark-rumped Petrel. *Condor*, 87:229:245.

TUCKER, V. A.:

1972. Metabolism during flight in the Laughing Gull (*Larus atricilla*). *Amer. J. Phys.*, 222:237-245.

VOSS, G. L.:

1973. Cephalopod resources of the world. *F. A. O. fisheries circular*, 149.

WALSBERG, G. E.:

1983. Avian ecological energetics. In *Avian Biology*, FARNER, D. S., KING, J. R., et PARKS, K. C. (ed.), vol. 7, New York, Academic Press : 161-220.

WARHAM, J., KEELEY, B. R., et WILSON, G. J.:

1977. Breeding of the Mottled Petrel. *Auk*, 94:1-17.

WIENS, J. A., et SCOTT, J. M.:

1975. Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird populations. *Condor*, 77:439-452.

ZONFRILLO, B.:

1986. Diet of Bulwer's Petrel *Bulweria bulwerii* in the Madeiran archipelago. *Ibis*, 128: 570-572.

Reçu le 17 janvier 1989