

# B O C A G I A N A

Museu Municipal do Funchal

---

Madeira

25.III.1982

No. 63

---

ESSAI DE DÉNOMBREMENT DES PUFFINS CENDRÉS  
CALONECTRIS DIOMEDEA BOREALIS DE L'ÎLE SELVAGEM GRANDE  
(30° 09' N, 15° 52' W) en 1980

par J. - L. Mougín \* et J. - C. Stahl \*\*

Avec 3 figures et 2 tableaux

**RÉSUMÉ** — Un séjour de trois semaines à Selvagem Grande en juillet 1980 nous a permis de procéder à la recherche systématique, couvrant toute l'île, des nids occupés par des *Calonectris diomedea borealis* couveurs.

Par ailleurs nous avons procédé au dénombrement des oiseaux observés au large autour de l'île dans la journée et nous avons étudié la variation de leur effectif d'une journée à l'autre et d'une heure à l'autre entre le lever et le coucher du soleil au cours de la même journée.

Parmi les oiseaux qui regagnent l'île à la nuit à cette époque il faut distinguer les conjoints de couveurs qui viennent relever leur partenaire un jour sur dix environ (appréciation fournie par le nombre des changements de couveurs observé dans une colonie-témoin suivie quotidiennement) et les jeunes non reproducteurs dont la moitié seulement vient à terre lors des soirées de grande abondance (estimation faite d'après le repérage d'individus marqués).

---

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

\*\* Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Laboratoire d'Evolution des Vertébrés, Place Eugène Bataillon, 34060 — Montpellier, France.

La population actuelle comprend de 12000 à 15000 individus reproducteurs et de 15000 à 20000 individus non reproducteurs. C'est une population résiduelle qui ne représente sans doute que le dixième de celle qui existait il y a un siècle.

La composition d'une population en équilibre, calculée d'après les formules classiques et les paramètres démographiques obtenus par des travaux antérieurs, est comparée aux résultats de nos dénombrements. La comparaison dénote une distorsion considérable en faveur de la proportion de jeunes individus non reproducteurs. L'explication en est cherchée dans les événements qui ont marqué l'histoire de la colonie de Selvagem Grande depuis une vingtaine d'années (cessation de la récolte des poussins en 1968, massacres d'adultes en 1975 et 1976). Nous concluons par un essai de prévisions sur son évolution prochaine: augmentation des adultes reproducteurs jusque vers 1984, puis stabilité sinon même décroissance ensuite. Il faudra un nombre considérable d'années pour revenir à la situation d'équilibre extrêmement favorable qui régnait autrefois.

RESUMO. — Uma estadia de três semanas na Selvagem Grande possibilitou-nos um estudo minucioso dos ninhos ocupados por *Calonectris diomedea borealis* em nidificação, na ilha toda.

Além disso, foi efectuada uma contagem das aves observadas fora e à volta da ilha, durante o dia e estudada a variação diária e horária, desde o nascer ao pôr do Sol.

Entre as aves que regressam à ilha, à noite, naquela altura do ano, é necessário distinguir entre os reprodutores, que vêm para substituir o seu par no ninho, à média de uma vez em cada dez dias (frequência calculada através do número de mudanças observadas numa colónia-testemunho verificada diariamente) e os jovens não reprodutores, a metade dos quais vêm a terra somente nas tardes de grande abundância de aves (estimativa calculada através da observação de aves marcadas).

A população actual compreende 12000 a 15000 aves reprodutoras e 15000 a 20000 aves não reprodutoras. É uma população residual que sem dúvida não representa senão a décima parte do efectivo existente há um século.

A composição de uma população em equilíbrio calculada através de fórmulas clássicas e com base em parâmetros demográficos obtidos em trabalhos anteriores, é comparada com os resultados das nossas contagens. A comparação denota uma distorção considerável em favor da proporção de jovens indivíduos não reprodutores.

Podemos procurar a resposta para este fenómeno nos factos que marcaram a história da colónia da Selvagem Grande nos últimos vinte anos (cessação da captura de filhotes em 1968 e os massacres de adultos em 1975-1976).

Concluimos com uma previsão sobre a evolução da colónia no futuro: aumento do número de adultos reprodutores até por volta de 1984, seguido de um período de estabilidade ou mesmo de um decréscimo. Será necessário um número considerável de anos para se atingir a situação de equilíbrio, extremamente favorável, que reinava outrora.

ABSTRACT. — A three weeks stay on Selvagem Grande in July 1980 enabled us to make a thorough study of the nests occupied by breeding *Calonectris diomedea borealis* on the whole island.

Moreover, a count of the birds observed off and around the island during day time was made and the variation in numbers from day to day and from hour to hour from sunrise to sunset was studied.

Among the birds that return to the island at night at that time of the year it is necessary to distinguish the breeders that come to relieve their partners on the nest about once every ten days (assessment determined by the number of changes of brooding birds observed daily in a sample colony) and the young non-breeding ones half of which come back to land only on those evenings when there is a great abundance of birds (estimate based on observation of marked birds).

The present population amounts to 12,000 to 15,000 breeding birds plus 15,000 to 20,000 non-breeding ones, a residual population which represents, probably, but one tenth of the population which existed a century ago.

The composition of a balanced population, based on classic formulae and demographic parameters of previous work, is compared with the results of our counts. This comparison indicates a considerable distortion in favour of a larger proportion of young non-breeding individuals. It is likely that the explanation of this fact lies in the events that took place during the past twenty years of history of Selvagem Grande (end of the taking of chicks in 1968, slaughter of adults in 1975 and 1976). We conclude with a tentative prediction: increase of reproductive adults up to about 1984, followed by stability, or even, possibly, a decrease in numbers. Many years will be necessary to return to the former extremely favourable state of equilibrium.

Les effectifs innombrables de Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* qui hantaient l'île de Selvagem Grande au début du siècle — peut-être 150 ou 200.000 oiseaux (Jouanin et Roux 1980) — ne sont plus aujourd'hui qu'un souvenir. Une exploitation trop importante probablement, mais aussi des massacres inconsidérés les ont dramatiquement réduits. En juillet 1978 et en juin-juillet 1979, des séjours brefs, durant une semaine tout au plus, consacrés à un objectif principal, le contrôle des oiseaux bagués, avaient toutefois permis des décomptes incomplets qui permettaient de penser qu'il ne restait guère plus de quelques milliers de couples reproducteurs sur l'île. En juillet 1980, un séjour de trois semaines nous a laissé toute latitude pour effectuer la couverture complète de l'île et une recherche systématique de tous les nids occupés. Des dénombrements plus précis ont ainsi été obtenus: leurs résultats sont présentés dans les pages qui suivent.

#### I — LES EFFECTIFS OBSERVÉS A TERRE: LES COUVEURS

Dans la première quinzaine du mois de juillet 1980, peu de temps avant les premières éclosions <sup>(1)</sup>, une recherche systématique des nids a été effectuée sur toute la surface de l'île. Sur un total de 4018 nids occupés par des adultes, 3868 contenaient un oeuf couvé. Si l'on admet que un millier de nids a échappé à nos recherches — et c'est à l'évidence compter largement — on peut penser que 5000 poussins au maximum sont nés sur l'île en 1980.

Mais, à la date où notre décompte a été effectué, la mortalité avait déjà fait disparaître un certain nombre d'oeufs. La mortalité des oeufs au cours de l'incubation a été chiffrée par Zino (1971) à 28,6% du nombre des oeufs pondus à Selvagem Grande <sup>(2)</sup>. Dans notre cas, pour un peu moins de 5000 oeufs couvés au moment de l'éclosion, cela correspondrait à une perte d'environ 2000 oeufs durant l'incubation et, en comptant largement, à la ponte d'un peu moins de 7000 oeufs. La population des reproducteurs de l'île semblerait donc s'être élevée à 12-15000 oiseaux en 1980.

(1) — Les premières éclosions étaient observées le 18 juillet et, 3 jours plus tard, moins de 4% des oeufs étaient éclos. Les naissances semblent donc avoir été relativement tardives en 1980: elles se produisaient en effet dès le 15 juillet en 1978, du 17 au 29 juillet en 1969 (Zino 1971), et pas avant le 21 juillet en 1963 (Jouanin et Roux 1966), année également tardive. Il en allait d'ailleurs de même chez un autre oiseau de l'île, le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*, dont les premières éclosions étaient observées le 19 juillet, sensiblement plus tard que au cours des années précédentes — le 16 juillet 1963, le 15 juillet 1970, le 12 juillet 1972 et le 15 juillet 1978 (Jouanin, Mougin, Roux et Zino 1979).

(2) — Sur les îles marseillaises — île de Riou et îles du Frioul — la mortalité frappe 18 à 20% des oeufs pondus (Fernandez 1979).

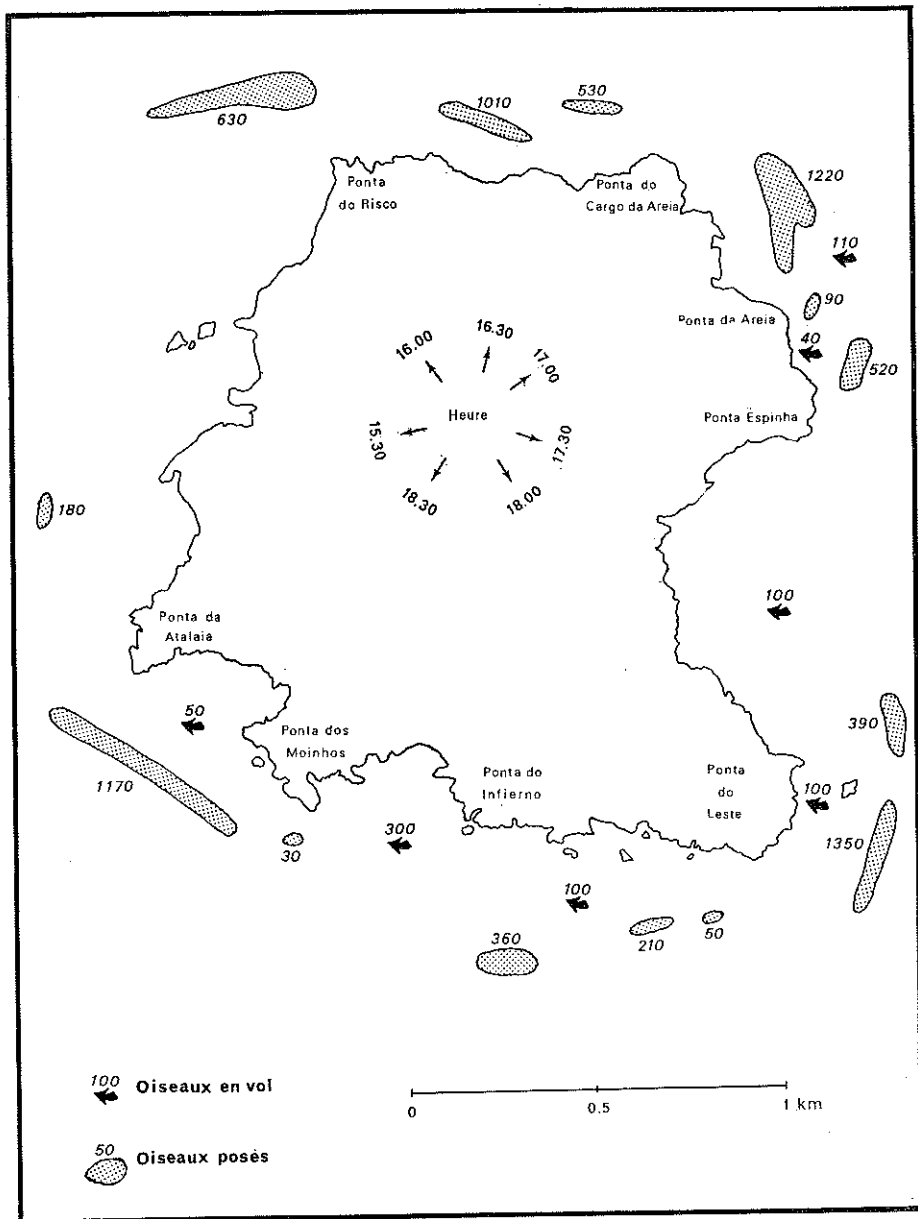


Fig. 1.— Les concentrations de Puffins cendrés observées au large des côtes de l'île Selva Grande dans l'après-midi du 8 juillet 1980.

II — LES EFFECTIFS OBSERVÉS EN MER: LES REPRODUCTEURS  
MALCHANCEUX, LES CONJOINTS DE COUVEURS ET LES  
NON-REPRODUCTEURS

Lors de notre séjour à Selvagem Grande, l'après-midi du 8 juillet a été tout entier consacré à un dénombrement des oiseaux observés au large tout autour de l'île. Précisons ici que leur abondance est extrêmement variable d'un jour à l'autre, mais que le 8 juillet, ils étaient particulièrement nombreux.

Les résultats de nos décomptes sont donnés à la figure 1 et au tableau I. Au total, entre 15.30 et 18.30 heures, 8540 oiseaux ont été

TABLEAU I

L'effectif des Puffins cendrés venus à la côte dans la soirée du 8 juillet

Heure d'observation	Effectif observé	Pourcentage par rapport à l'effectif maximum	Effectif maximum
15.30	180	0,424	425
16.00	630	0,572	1100
16.30	1540	0,608	2530
17.00	1980	0,645	3070
17.30	100	0,733	135
18.00	2560	0,821	3120
18.30	1550	0,866	1790
Total	8540		12170

comptés, dont 800 en vol et 7740 posés en mer, formant des «rafts» dont l'importance variait entre 30 et 1350 oiseaux et atteignait en moyenne  $553 \pm 442$  oiseaux.

Si les effectifs observés au large sont variables à la même heure d'un jour à l'autre, ils le sont également le même jour, d'une heure à l'autre. La figure 2 — basée sur le décompte, pendant 5 minutes toutes les heures, entre le lever et le coucher du soleil, des oiseaux observés en mer au large de l'Enseada das Cagarras, toujours depuis

le même poste d'observation — nous montre que l'effectif total, faible au lever du jour — l'essentiel des déplacements des oiseaux quittant la terre s'est effectué en fin de nuit — s'élève légèrement jusqu'à 9 heures — mais la valeur obtenue à 9 heures n'est pas significativement différente de celle de 7 heures — puis décroît. Les valeurs les plus faibles sont obtenues entre 12 et 14 heures. L'accroissement des effectifs est ensuite rapide. Les valeurs maximales sont atteintes à 20 heures, alors que la nuit est déjà presque complète.

La courbe fournie par les seuls oiseaux en vol (fig. 3) est très analogue à la précédente, avec des valeurs faibles et pratiquement constantes dans la matinée et le début de l'après-midi, une augmentation des effectifs dès 16 heures et un maximum à la nuit. En revanche, l'importance des «rafts» (fig. 3) montre une variation sinusoïdale au cours de la journée, avec des minimums au lever du jour (7 heures), en début d'après-midi (14 heures) et à la nuit (20 heures), et des maximums au milieu de la matinée et de l'après-midi (9 et 17 heures).

La variabilité de l'effectif est considérable d'un jour à l'autre, nous l'avons déjà vu: le coefficient de variation moyen, pour l'effectif total, atteint  $110,7 \pm 36,0$  sur la journée; certaines heures, 8 heures par exemple, nous fournissent des valeurs s'étageant entre 2 et 2308 oiseaux.

Ainsi, le 8 juillet, jour de forte abondance des oiseaux, nos premiers dénombrements ont été effectués alors que maints individus qui devaient revenir à terre dans la soirée n'étaient pas encore proches des côtes et susceptibles d'être pris en compte. Les derniers, quoique plus proches de la réalité, lui étaient encore inférieurs. Ainsi, les valeurs observées doivent être corrigées en fonction de l'heure à laquelle elles ont été obtenues (tableau I): de fait, le nombre maximum d'oiseaux venus à terre dans la soirée du 8 juillet semble s'être élevé à 12000 individus environ.

Ces 12000 oiseaux forment un ensemble hétérogène, composé à la fois de reproducteurs et de non-reproducteurs.

Les reproducteurs malchanceux n'y sont probablement que peu représentés. On sait en effet (Mougin 1975) que chez la plupart des *Procellariidae* la mue et la migration suivent immédiatement la fin de la reproduction, c'est-à-dire l'envol du poussin chez les reproducteurs efficaces et la perte de l'oeuf ou du poussin chez les reproducteurs malchanceux. Dans ces conditions il est peu probable que, chez le Puffin cendré, les reproducteurs malchanceux continuent à venir à terre longtemps après la perte de leur oeuf. Plus vraisemblablement, ils commencent immédiatement une migration qui va les conduire en majorité, on peut le penser, vers le Nouveau Monde (Jouanin, Roux et Zino 1977). Ainsi, si l'effectif total des reproducteurs malchanceux était en juillet 1980 de 4000 oiseaux environ — 2000 oeufs avaient probablement été perdus en cours d'incubation — il est peu probable que plus de quelques centaines d'entre eux étaient encore présents au large des côtes à cette date.

L'effectif des conjoints de couveurs revenant chaque soir à terre pour relever leur partenaire est aisé à calculer si l'on connaît le rythme d'alternance des couveurs au nid pendant l'incubation.

Sur une colonie de 29 nids suivie quotidiennement pendant 21 jours, on notait au total 59 changements de couveurs soit en moyenne  $3,0 \pm 1,7$  relèves par jour (de 0 à 5) ou encore  $0,1030 \pm 0,0577$  relèves par jour et par nid (de 0 à 0,1720). C'est à dire que chaque soir, environ 10% des couveurs sont relayés par leur partenaire<sup>(3)</sup>.

Dans ces conditions, comme environ 5000 oeufs étaient couvés au début de juillet, on peut penser que en moyenne 500 conjoints revenaient chaque soir à terre pour remplacer leur partenaire couveur. 500 seulement des 12000 oiseaux venus à terre dans la nuit du 8 juillet étaient donc des conjoints de couveurs.

Ainsi, si on ajoute les 500 conjoints de couveurs aux quelques hypothétiques centaines de reproducteurs malchanceux, on constate que plus de 90% des oiseaux venus à terre dans cette soirée du 8 juillet étaient de jeunes oiseaux non reproducteurs. Et cependant, pour important qu'ait été leur effectif — environ 11000 oiseaux pour un total de 14000 reproducteurs — on peut penser que tous n'étaient pas alors présents à terre.

(3) — La formule  $\frac{c}{n} = \frac{j}{p}$  où c est le nombre de changements de couveurs observé (59),

n le nombre de nids étudiés (29), et j le nombre de jours où des changements de couveurs ont pu être observés (20), nous donne une durée moyenne des périodes d'incubation (p) de 9,8 jours en fin d'incubation. Dans d'autres colonies suivies moins assidument que la colonie d'étude, les résultats variaient entre 7,1 (sur 81 nids) et 10,4 (sur 59 nids) jours. Rappelons ici que, en 1969, Zino (1971) avait trouvé dans la même localité, entre la ponte et l'éclosion, une période d'incubation moyenne d'environ 6 jours. On voit que les résultats sont susceptibles de varier de façon assez considérable d'une année à l'autre, et également la même année, d'une colonie à l'autre.

Cette méthode de calcul présente toutefois l'inconvénient de prendre en compte les périodes d'incubation incomplètes, commencées avant le début de l'observation ou achevées après sa fin. La durée moyenne des périodes d'incubation complètes atteignait, dans la colonie d'étude,  $10,3 \pm 1,6$  jours et variait entre 8 et 13 jours pour 30 périodes d'incubation.

Le sexe des oiseaux étudiés n'étant pas connu, on ne peut en toute certitude déterminer la part des mâles et celle des femelles dans cette partie terminale de l'incubation. Si cependant on pense que dans chaque couple l'oiseau dont le bec est le plus fort est le mâle, on obtient une durée moyenne des périodes d'incubation de  $10,1 \pm 1,8$  jours (de 8 à 13 jours) pour 8 mâles présumés, et de  $10,3 \pm 1,5$  jours (de 8 à 13 jours également) pour 22 femelles présumées — deux valeurs qui ne sont pas significativement différentes. Les dimensions du culmen atteignent  $58,3 \pm 1,7$  mm (de 54,7 à 61,5 mm) pour 29 mâles présumés, et  $54,2 \pm 1,8$  mm (de 50,8 à 56,8 mm) pour 29 femelles présumées, soit  $56,3 \pm 2,7$  mm (de 50,8 à 61,5 mm) pour 56 oiseaux des deux sexes.

A titre de comparaison, chez le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* à la même période, on notait en moyenne  $0,19 \pm 0,05$  relèves par jour et par nid (de 0,1 à 0,27). La durée moyenne des périodes d'incubation était de  $5,1 \pm 3,9$  jours (de 1 à 12 jours). La rotation des partenaires est donc sensiblement plus rapide chez le Pétrel de Bulwer que chez le Puffin cendré.



Le 6 juillet, 4 oiseaux non reproducteurs ont été marqués à la peinture sous les ailes et le corps de façon à pouvoir être identifiés individuellement en vol. Pendant les deux semaines qui ont suivi, lors d'observations quotidiennes effectuées dans la soirée, ces 4 oiseaux ont été repérés à 3,3 reprises en moyenne (de 2 à 4 fois selon les individus), soit environ 1 jour sur 4. Les périodes pendant lesquelles ces oiseaux étaient notés quotidiennement duraient en moyenne 1,5 jours (de 1 à 3 jours). Elles étaient séparées les unes des autres par des intervalles de 5,6 jours (de 1 à 10 jours) pendant lesquels ils étaient totalement absents (<sup>4</sup>). On voit que les durées de séjour comme celles des absences sont significativement plus courtes chez les non reproducteurs que chez les reproducteurs chez qui elles atteignent, nous l'avons vu, quelques 9,8 jours. Enfin, chaque soir, on observait à terre de 0 à 4 des oiseaux marqués, soit en moyenne 23,2% de l'effectif. Si on ne prend en compte que les soirées où les visites étaient abondantes, c'est en moyenne 54,2% des oiseaux marqués qui étaient alors présents à terre (<sup>5</sup>).

Il serait évidemment présomptueux de chercher à tirer des conclusions définitives d'un si petit effectif d'oiseaux identifiables. Tout au plus pouvons-nous penser que même lors des soirées où ils sont très nombreux à venir à terre, les oiseaux non reproducteurs n'y sont jamais tous présents en même temps. Dans ces conditions, les 11000 visiteurs de la soirée du 8 juillet, soirée de très grande abondance, ne représentaient peut-être que la moitié d'un effectif total qui s'établirait aux alentours de 20000 non reproducteurs.

Les Puffins cendrés ont été régulièrement observés au cours des deux traversées effectuées en juillet 1980 entre Madère et Selvagem Grande. Au total, près de 400 oiseaux ont été notés. Les résultats de ces décomptes sont donnés au tableau II.

On voit que la très grande majorité des observations (89%) a été effectuée à moins de 10 km de la côte, et que les oiseaux les plus éloignés de l'île n'en sont distants que de 110 km seulement (<sup>6</sup>). Cette concentration n'est pas un artefact dû au fait que la zone située à moins de 10 km de la côte couvre une superficie moins importante que celle située entre 10 et 20 km de la côte, et que donc le même effectif d'oiseaux y serait plus concentré et d'une densité plus élevée.

(4) — Les oiseaux non reproducteurs, dans leur quasi-totalité, ne sont présents à terre que pendant la nuit, même s'ils passent la journée en mer, à courte distance des côtes. Ainsi, à terre, dans la journée, on observe presque exclusivement des couveurs (68 inemployés pour 3868 couveurs en juillet 1980).

(5) — Il n'existe pas de corrélation significative entre le nombre de conjoints de couveurs et le nombre d'oiseaux non reproducteurs venus à terre chaque soir ( $n = 13$ ;  $r = 0,03$ ).

(6) — La tombée de la nuit n'a pas permis que nous poursuivions nos observations à plus de 170 km de Selvagem Grande.

Un test de  $\chi^2$  appliqué à la comparaison entre nos valeurs et celles qui nous sont fournies par un effectif constant d'oiseaux établi dans chaque couronne de 10 km de rayon, entre 0 et 10, 10 et 20, etc.. km de la côte, nous montre que nos oiseaux sont significativement plus abondants à moins de 10 km de la terre, et sensiblement plus rares à plus de 10 km de la terre.

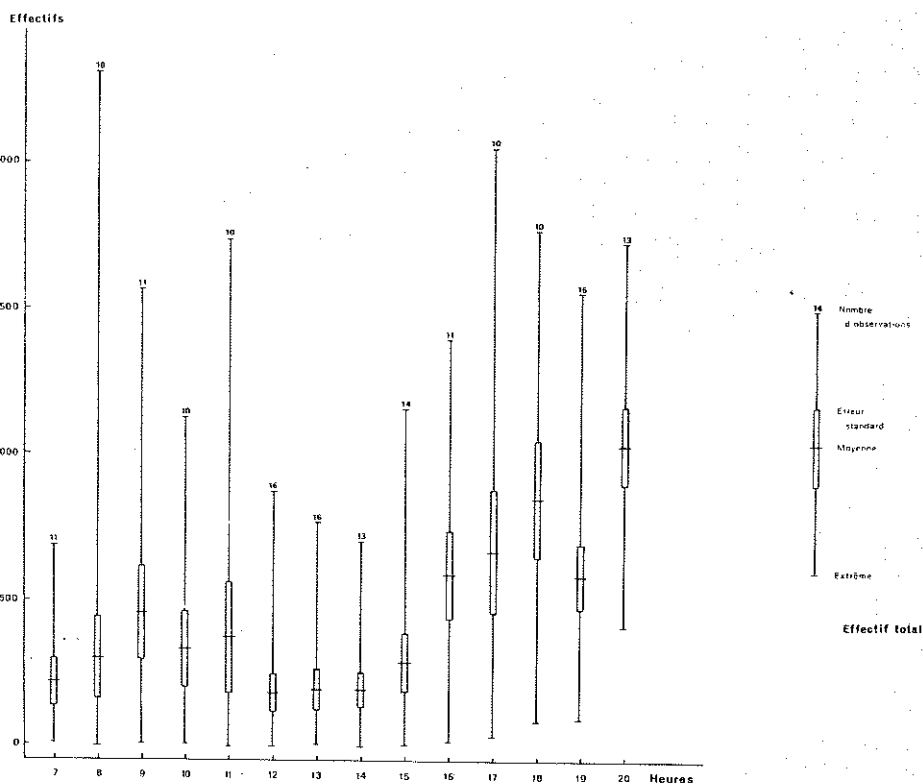


Fig. 2. — L'évolution au cours de la journée des effectifs totaux de Puffins cendrés observés au large de l'Enseada das Cagarras (île Selvagem Grande).

En fait, un retour à la figure 1 donne à penser que le pourcentage d'oiseaux observés à moins de 10 km de la côte aurait encore été plus élevé si nos observations avaient été plus tardives. Les formules établies par Pennycuik (1969) nous permettent de calculer, pour le Puffin cendré de Selvagem Grande, une vitesse «économique» de vol — la vitesse pour laquelle la consommation d'énergie est au minimum — de 8,52 m/s soit environ 30 km/h, et une vitesse rapide de

11,21 m/s soit environ 40 km/h. Dans ces conditions, on peut croire que tous les oiseaux observés au cours de nos traversées pouvaient parfaitement regagner la terre en fin de soirée — après 4 heures de vol à vitesse économique et moins de 3 heures à vitesse rapide tout au plus. Ainsi, nous n'avons probablement pas observé la plupart des conjoints de couveurs — 1 sur 10 seulement revient à terre chaque soir — et une grande partie des inemployés — la moitié d'entre eux au maximum vient à terre lors des soirées de grande abondance. Ceux

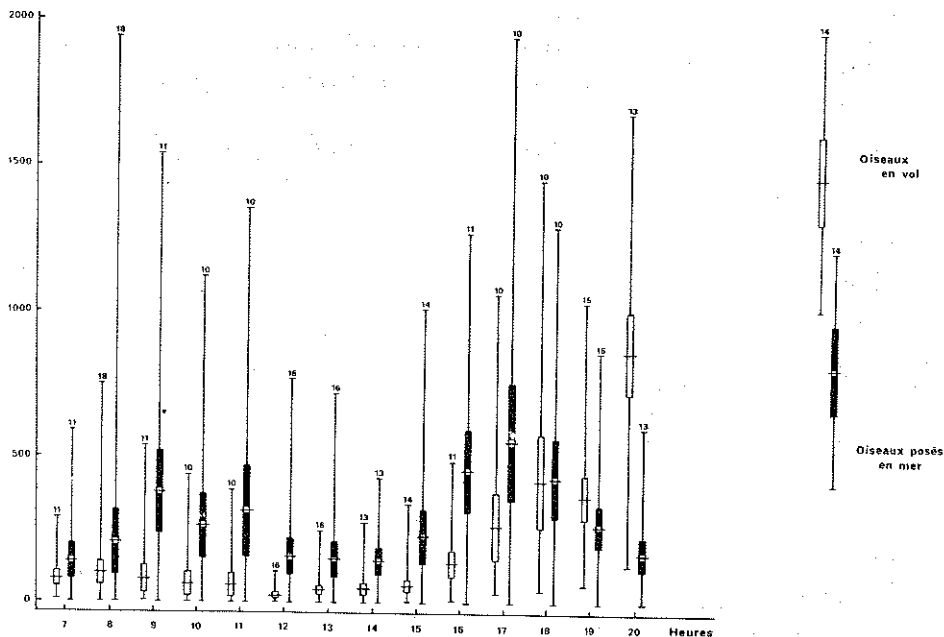


Fig. 3. — L'évolution au cours de la journée des effectifs de Puffins cendrés observés au large de l'Enseada das Cagarras (île Selvagem Grande) en distinguant les oiseaux en vol et les oiseaux posés sur la mer.

là se nourrissent probablement à plusieurs centaines de kilomètres de Selvagem Grande, et pas obligatoirement au nord de l'île — la direction que nous avons suivie pour nous rendre à Madère — mais peut-être vers l'est ou le sud-est où les ressources alimentaires sont considérables du fait de la présence du courant des Canaries et de l'upwelling du Sénégal. On peut remarquer également que, si ces quelques milliers d'oiseaux ne se concentrent pas dans des zones d'upwelling, leur dispersion régulière sur des superficies marines de plusieurs milliers de

kilomètres carrés, à quelques centaines de kilomètres de Selvagem Grande, ne permettra plus que des observations rarissimes du fait de leur très faible densité.

TABLEAU II

Oiseaux observés en mer au large des côtes de Selvagem Grande

Distance à la côte (km)	Superficie de la zone (km <sup>2</sup> )	Oiseaux observés pendant 10 minutes (effectif moyen)	Oiseaux observés pendant 10 minutes (en pourcentage du total)	Pourcentage théorique observé si l'effectif est constant dans chaque zone
0-10	314	88,9	86,9	41,7
10-20	943	6,9	6,7	13,9
20-30	1570	0,4	0,4	8,4
30-40	2200	1,9	1,9	5,9
40-50	2830	0,3	0,3	4,6
50-60	3460	3,3	3,2	3,8
60-70	4080	0,3	0,3	3,3
70-80	4710	—	—	2,8
80-90	5340	—	—	2,5
90-100	5970	—	—	2,2
100-110	6600	0,3	0,3	2,0
110-120	7225	—	—	1,8
120-130	7854	—	—	1,7
130-140	8482	—	—	1,6
140-150	9111	—	—	1,4
150-160	9739	—	—	1,3
160-170	10367	—	—	1,2

### III — DISCUSSION

Les dénombrements et les calculs que nous venons d'exposer nous ont montré que la population de Puffins cendrés *Calonectris dio-*

*medea borealis* de l'île Selvagem Grande compte actuellement de 12 à 15000 reproducteurs âgés de 9 ans ou plus, peut-être 20000 non-reproducteurs âgés de 4 à 8 ans, et un effectif inconnu de non-reproducteurs âgés de 3 ans ou moins. On sait en effet que chez cette espèce et dans cette localité, la reproduction s'établit progressivement entre 6 et 11 ans (Jouanin, Hémary, Mougin et Roux 1980), en moyenne, on peut le penser, aux alentours de 9 ans. On sait également (Jouanin, Roux et Zino 1977) que les premiers retours à terre d'oiseaux non-reproducteurs débutent à l'âge de 4 ans, mais surtout à l'âge de 5 ans. Pour la clarté de l'exposé, nous dirons que tous les oiseaux observés en vol dans la soirée sont âgés de 4 ans ou plus, et de moins de 4 ans ceux qui ne sont pas encore revenus à terre.

Les formules classiques:  $k = \frac{2(1-b)}{ab n-1}$  et  $P = \frac{Eka}{1-b}$  où a est le

taux de survie au nid des oeufs et des poussins, b le taux de survie annuel des adultes, n l'âge moyen d'établissement de la première reproduction, E le nombre d'oeufs pondus dans l'année par la population considérée, k le taux de survie en mer des immatures de première année, entre le moment où ils quittent leur nid en fin de croissance et la fin de leur première année de vie, et P l'effectif total de la population, vont nous permettre de calculer l'effectif total d'une population en équilibre, possédant les mêmes caractéristiques que celle de Selvagem Grande et dont la ponte serait également de 7000 oeufs. On connaît en effet les valeurs de a — 0,54 (Zino 1971, Fernandez 1979) — de n — 9 ans — et de E — 7000 oeufs. Celle de b n'a pas encore été déterminée mais, par analogie avec les résultats fournis par le Fulmar atlantique *Fulmarus glacialis* (Dunnet et Ollason 1978), nous supposons qu'elle atteint 0,97. Dans ces conditions,  $k = 0,1418$  et  $P = 17862$  oiseaux, soit 14000 reproducteurs et un peu moins de 4000 non reproducteurs âgés de 1 à 8 ans, dont 1560 âgés de 1 à 3 ans et 2300 âgés de 4 à 8 ans. Dans la pratique, avec environ 20000 non-reproducteurs âgés de 4 à 8 ans, on observe donc à Selvagem Grande environ 10 fois plus de jeunes oiseaux non-reproducteurs qu'on ne le devrait si l'on avait à faire à une population en équilibre. La disproportion est considérable (7). Il est probable qu'elle est due et aux prélèvements de poussins en fin de croissance qui se sont succédés jusqu'en 1967, et aux massacres d'adultes qui ont eu lieu en 1975 et en 1976. En fait

(7) — On peut penser que la valeur de b utilisée — 0,97 — fournie par une population en accroissement, est trop élevée pour convenir au Puffin cendré. Si l'on refait les calculs avec  $b = 0,95$ , valeur qui nous est donnée par une population en équilibre de Fulmar antarctique *Fulmarus glacialis* (Roux 1977), la valeur de k atteint 0,2791 et celle de P 21100 oiseaux dont 3000 non-reproducteurs âgés de 3 ans ou moins et 4100 non-reproducteurs âgés de 4 à 8 ans. Les résultats ne sont pas fondamentalement différents, on le voit, et la discordance entre valeurs calculées et valeurs observées est presque aussi considérable.

la population de Selvagem Grande n'est pas du tout en équilibre, et ce sont ses variations récentes et futures que nous allons maintenant tenter de suivre et de prévoir.

L'effectif des Puffins cendrés de Selvagem Grande était certainement considérable au siècle dernier — il a été estimé à 150-200 000 oiseaux (Jouanin et Roux 1980) — puisque le prélèvement annuel de 20-22 000 poussins en fin de croissance (Pickering 1959, Schmitz 1907) ne semblait lui faire aucun tort<sup>(8)</sup>. Tout au moins pendant un siècle et demi car, au milieu des années soixante, le niveau de la récolte marquait un fléchissement qui amenait à penser que l'effectif des adultes diminuait rapidement<sup>(9)</sup> et entraînait dès 1968 la cessation de la chasse. La chasse n'a jamais repris depuis, mais des massacres répétés d'adultes ont eu lieu en 1975 et en 1976.

L'effectif des reproducteurs, en 1967, au cours de la dernière saison de chasse, n'est pas connu. Mais il «défiait l'imagination» en 1963 (Jouanin et Roux 1966), ce qui permet de croire qu'il était encore très considérable quatre ans plus tard — quelques dizaines de milliers de reproducteurs probablement<sup>(10)</sup>.

Jusqu'en 1974, il va rester important, probablement toutefois en décroissance, comme avant 1967, car les nouveaux reproducteurs — âgés, nous l'avons vu, de 9 ans — sont relativement rares, étant nés avant 1967 et donc provenant de populations soumises à l'exploitation. La situation est la même en 1975 et en 1976 en ce qui concerne le remplacement des adultes naturellement décédés, les jeunes reproducteurs provenant toujours de populations décimées par la chasse. Mais par ailleurs, la population d'adultes reproducteurs étant ravagée au cours de ces deux années, ses effectifs sont probablement les plus faibles jamais atteints (quelques milliers d'oiseaux peut-être).

(8) — Le prélèvement de 20000 poussins en fin de croissance n'entraîne, 9 ans plus tard, qu'un déficit d'environ 2200 jeunes reproducteurs. Il est cependant considérable puisqu'une population de 200000 reproducteurs pond 100000 oeufs chaque année qui produiront 50-60000 poussins à l'envol. C'est dire que le prélèvement frappait apparemment le tiers des poussins survivants en fin de croissance.

(9) — La décroissance des effectifs des adultes n'était peut-être pas aussi alarmante qu'on l'a pensé à cette époque. Les prélèvements de 1964 et de 1966 — respectivement 18000 et 17000 poussins — étaient, quoique faibles, dans les normes des 100 dernières années. Aux 13380 poussins prélevés «légalement» en 1965, il faut en ajouter quelques milliers d'autres, prélevés illégalement par des braconniers, soit un effectif total analogue à celui des années précédentes. Enfin, les 13000 poussins prélevés en 1967, la dernière année de chasse, correspondent à une diminution volontaire des captures et non à un effondrement des effectifs. Le fait grave toutefois, dès cette époque, n'était pas tellement le prélèvement de quelques poussins — dont la mortalité naturelle avant l'acquisition de la maturité sexuelle est considérable — par les braconniers que celui d'adultes qui entraîne, non seulement la perte de la ponte de l'année mais une diminution du nombre des pontes dans les années suivantes.

(10) — Au moins 25000 couples pour un taux de survie au nid de 0,54 et un effectif d'environ 13000 poussins à l'envol — l'effectif minimum pour 1967 — et probablement infiniment plus.

A partir de 1977, et probablement jusqu'en 1983, la reconstitution de la population va être rapide. Les adultes reproducteurs sont encore peu nombreux certes, mais chaque année leurs effectifs doivent augmenter considérablement puisque s'y ajoutent les jeunes oiseaux qui nichent pour la première fois. Et ceux-ci sont nés entre 1969 (pour les nouveaux reproducteurs de 1977) et 1974 (pour ceux de 1983). Ils proviennent donc de la population relativement abondante antérieure aux massacres de 1975-1976 et également exempte, depuis 1968, des dommages de la chasse<sup>(11)</sup>.

C'est ainsi que l'on peut aisément expliquer le nombre disproportionné d'immatures par rapport aux adultes reproducteurs observé en 1980. Les immatures, âgés de 4 à 8 ans nous l'avons vu, sont nés entre 1972 et 1976: les plus âgés d'entre eux sont donc venus au monde entre la fin des opérations de chasse et les massacres d'adultes de 1975-1976. Ils proviennent donc d'une population déjà indemne de prélèvements et pas encore massacrée, où les adultes se comptaient probablement par dizaines de milliers<sup>(12)</sup>. Quand aux adultes, leur rareté tient au fait qu'ils ne sont que les survivants des massacres de 1975-1976, augmentés des jeunes reproducteurs venus à terre pour leur première nidification de 1977 à 1980.

Remarquons également que dans cette population du début des années quatre-vingt, les jeunes reproducteurs forment un pourcentage disproportionné: la mortalité au nid devrait donc être plus élevée qu'il n'est normal. D'un autre côté, sur le plan de l'alimentation<sup>(13)</sup> comme sur celui de la prédation, les conditions sont actuellement extrêmement favorables pour les Puffins cendrés. La faiblesse de leurs effectifs leur permet de bénéficier de conditions alimentaires optimales<sup>(14)</sup>. Quand à la prédation, avec la réduction volontaire de la population du seul prédateur existant sur l'île, le Goéland argenté *Larus argentatus atlantis* — l'île n'hébergeait plus que 16 adultes pendant l'été 1980, et

(11) — 903 couples reproducteurs ont été comptés en 1978, 1415 en 1979 (Jouania, Hémary, Mougin et Roux 1980) et 3868 en 1980. Cette croissance ne prouve malheureusement pas une augmentation des effectifs car l'effort de collecte a été perfectionné au cours de ces trois années et notamment, par suite des circonstances, il a pu être beaucoup plus soutenu en 1980 qu'au cours des deux années précédentes.

(12) — Si nos 20000 immatures représentent approximativement trois classes d'âge — les oiseaux nés en 1975 et en 1976 d'une population plus que décimée étant probablement en nombres insignifiants — il faut admettre que la population qui leur a donné naissance comptait environ 100000 couples (pour  $a = 0,54$ ,  $b = 0,97$  et  $k = 0,1418$ ), donc que les effectifs étaient pratiquement les mêmes qu'un siècle et demi plus tôt. Pour autant que les effectifs du siècle dernier n'aient pas dépassé 100000 couples.

(13) — Pour autant que l'alimentation ait jamais été un facteur limitant pour les Puffins cendrés du début du siècle, ce qui n'est pas évident.

(14) — En admettant que la faiblesse des effectifs actuelle ne soit pas pour une part conditionnée par une éventuelle diminution des ressources alimentaires de l'espèce.

un unique poussin a terminé sa croissance — elle est tout-à-fait insignifiante: 8,5% des 117 restes de repas étudiés en 1980 étaient composés de débris d'oeufs de *Calonectris diomedea*. Quand on sait que les Goélands ne s'attaquent qu'à des oeufs désertés par des couveurs inexpérimentés — oiseaux dont la capacité à mener à terme l'incubation de l'oeuf, sans parler de l'élevage d'un éventuel poussin, est douteuse — on voit que leur rôle est assez négligeable<sup>(15)</sup>. La situation semble donc être bonne actuellement pour les Puffins cendrés.

Poursuivons nos hypothèses. A partir de 1984, il n'en ira probablement pas de même. L'effectif des adultes sera relativement important, mais il ne s'accroîtra plus guère. Il est même possible qu'il aille en décroissant car les nouveaux reproducteurs seront rares chaque année, étant les enfants de la population très réduite d'adultes ayant survécu aux massacres de 1975-1976. La situation sera alors tout aussi déséquilibrée qu'elle l'est maintenant, mais en sens inverse, défavorable, avec un effectif anormalement bas d'immatures par rapport à celui des adultes. On voit qu'il faudra encore bien des années avant qu'on en revienne à la situation extrêmement favorable décrite par les auteurs du début du siècle.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions Mme Dra. Margarida Borges de Carvalho, Secrétaire d'Etat à l'environnement, le Serviço Nacional de Parques, Reservas e Património paisagístico et son président, le Centro de Estudos de Migrações et Protecção de Aves (CEMPA) et son directeur le Dr. Francisco Ribeiro Teles, qui ont bien voulu nous accorder les autorisations indispensables à la poursuite des recherches entreprises sur la dynamique de population des Puffins cendrés des îles Selvagens. Nous remercions aussi les autorités maritimes chargées de la surveillance des îles, qui ont assuré notre transport. Toute notre gratitude va également

---

(15) — Les Goélands argentés de Selvagem Grande ont un régime alimentaire extrêmement varié dans lequel les oiseaux jouent un rôle prépondérant — près de 65% des contenus stomacaux contiennent des restes d'oiseaux contre plus de 33% des restes de vertébrés ou d'invertébrés marins, surtout des Anatifes (20,5%) — mais les Pétrels de Bulwer *Bulweria bulwerii* souffrent particulièrement de leurs attaques — ils sont en effet présents dans 35,9% des 117 restes de repas étudiés. En fait, par suite de la réduction de leurs effectifs, les Goélands argentés de Selvagem Grande semblent avoir à leur disposition beaucoup plus de nourriture qu'ils n'en peuvent consommer, et il est fréquent de trouver sur le sol des cadavres d'oiseaux intacts, et en particulier des cadavres de Puffins cendrés. Malgré la réduction de leurs effectifs, les Puffins cendrés semblent encore se livrer de sanglants combats au cours de la parade.

Il existe sur l'île un autre prédateur d'oiseaux, le Faucon crécerelle *Falco tinnunculus canariensis*, mais ses effectifs sont insignifiants — 2 couples pendant l'été 1980 ayant élevé respectivement 4 et 3 jeunes — et il semble ne s'attaquer qu'au Pétrel de Castro *Oceanodroma castro* et au Pétrel de Bulwer, et en aucun cas au Puffin cendré, beaucoup trop volumineux pour lui.



à MM P. A., F. et M. Zino pour la part qu'ils ont prise, une fois de plus, à l'organisation de cette campagne et à Mr. G. E. Maul pour le soin avec lequel il a édité cette publication.

## RÉFÉRENCES

- DUNNET, G. M., et OLLASON, J. C. :  
 1978. The estimation of survival rate in the Fulmar, *Fulmarus glacialis*. *Journ. Anim. Ecol.*, 47: 507-520.
- FERNANDEZ, O. :  
 1979. Observations sur le Puffin cendré *Calonectris diomedea* nicheur sur les îles marseillaises. *Alauda*, 47, 2: 65-72.
- JOUANIN, Chr., HEMERY, G., MOUGIN, J. - L., et ROUX, F. :  
 1980. Sur l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez le Puffin cendré. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 290, D: 995-998.
- 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, 3: 165-184.
- JOUANIN, Chr., et ROUX, F. :  
 1966. La colonie de Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* (Cory) de Selvagem Grande. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, 20, 89: 14-28.  
 1980. Un archipel en péril: les Salvages. In «Museum National d'Histoire Naturelle — Récits et découvertes», F. Nathan, Paris, pp. 155-165.
- JOUANIN, Chr., ROUX, F., et ZINO, A. :  
 1977. Sur les premiers résultats du baguage des Puffins cendrés aux îles Selvagens. *L'Oiseau et R. F. O.*, 47, 4: 351-358.
- MOUGIN, J. - L. :  
 1975. Ecologie comparée des *Procellariidae* antarctiques et subantarctiques. *CNFR*, 36, 195 pp.
- PENNYCUICK, C. J. :  
 1969. The mechanics of bird migration. *Ibis*, 111: 525-556.
- PICKERING, C. H. C. :  
 1959. Note sur le Puffin cendré aux îles Salvages. *L'Oiseau et R. F. O.*, 29: 1-3.
- ROUX, Ph. :  
 1977. Ecologie du Fulmar antarctique. Biologie et dynamique des populations. Thèse DEA, Poitiers, non publiée.
- SCHMITZ, E. :  
 1907. On the birds of Madeira. *Proc. IV Int. Orn. Congr.*, London 1905: 449-453
- ZINO, P. A. :  
 1971. The breeding of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* on the Salvage Islands. *Ibis*, 113: 212-217.