

**VARIATION DE LA DURÉE D'INCUBATION EN FONCTION DE LA
DATE DE PONTE CHEZ LE PUFFIN CENDRÉ
*CALONECTRIS DIOMEDEA***

Par J.-L. MOUGIN¹, Chr. JOUANIN¹, F. ROUX¹, P. A. ZINO² et F. ZINO²

Avec 3 figures

RÉSUMÉ. Chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W), l'incubation est d'autant plus courte que les œufs sont pondus plus tardivement. Cette réduction ne porte toutefois que sur quelques jours et il est peu probable, en l'absence d'importantes contraintes climatiques ou alimentaires, qu'elle soit d'une grande utilité pour la population.

SUMMARY. Variation of the incubation period as a function of the laying date in the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea*. In the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* of Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W), the later the laying the shorter the incubation period. In the absence of climatic or alimentary constraints, this seasonal decline of a few days only is unlikely to confer great advantages to the population.

RESUMO. Variação da duração da incubação em função da data de postura na Cagarra *Calonectris diomedea*. Na Cagarra da Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) quanto mais tarde é a postura, mais curto é o período de incubação. Na ausência de condicionantes climáticas ou alimentares, esta redução, que é apenas alguns dias, não é de grande utilidade para a população.

¹ Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55 rue Buffon, 75005 Paris, France.

² Rua do Dr. Pita, 7, 9000-089 Funchal, Madeira, Portugal.

Chez un certain nombre d'espèces aviennes – les Laridés (CHARDINE & MORRIS, 1983; RUNDE & BARRETT, 1981), les Sphéniscidés (St. CLAIR, 1996) et les Alcidés (HIPFNER *et al.*, 2001; MURPHY, 1995) chez les oiseaux de mer – durée d'incubation et date de ponte sont liées, l'incubation étant d'autant plus courte que la ponte a été plus tardive. Les mécanismes permettant une telle adaptation ne sont toutefois pas connus avec précision, pas plus que son utilité pour les oiseaux encore qu'elle ait toujours été tenue pour favorable.

Nous avons cherché à savoir si ce mécanisme existait chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) et si oui, dans quelle mesure il était favorable à la population.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le travail de terrain a été effectué au cours d'une saison de reproduction dans deux colonies de Selvagem Grande où tous les nids sont marqués et tous les adultes bagués ou contrôlés au cours de visites annuelles. Le baguage ayant lieu lors de la première reproduction, l'expérience des oiseaux est par la suite connue. Les dates de ponte, comme celles des éclosions et des envols des poussins en fin de croissance, ont été déterminées au cours de tournées quotidiennes, donc avec une précision de 24 heures. Analyse de variance, régression et corrélation de Pearson ont été utilisées pour le travail statistique. Dans les pages qui suivent, les moyennes sont accompagnées de l'écart-type.

RÉSULTATS

Au cours de notre étude, la période de ponte a duré 22 jours, du 25 mai au 15 juin. Toutefois, l'oeuf le plus tardif – pondu le 15 juin après 2 jours sans ponte – ayant été abandonné en cours d'incubation, la période «efficace», c'est-à-dire ayant produit des oeufs donnant naissance à des poussins, n'a duré que 19 jours, du 25 mai au 12 juin, en moyenne le 31,7 mai \pm 3,6 jours ($n = 182$) – près de 60% des oeufs ayant été pondus dans un intervalle de 5 jours, entre le 29 mai et le 2 juin (Fig. 1). Aucune différence significative n'existait pour l'expérience de la reproduction entre les oiseaux ayant pondu avant, pendant et après ce maximum ($F_{2, 502} = 1,44$, n. s.).

La Figure 2 montre une corrélation négative très significative entre la date de ponte et la durée d'incubation ($r_{104} = -0,397$, $p < 0,001$). L'équation de régression nous fournit une durée d'incubation moyenne de 56,2 jours pour les premières pontes et de 52,4 jours pour les dernières, soit une différence de 3,8 jours, 7,0% de la durée moyenne d'incubation, $54,5 \pm 2,0$ jours ($n = 104$). On notera également que la date de ponte n'explique que 15,8% de la variation de la durée d'incubation et que l'écart entre les extrêmes des durées d'incubation notées pour chaque jour de ponte atteint en moyenne $3,5 \pm 2,6$ jours (0-7 jours, $n = 15$).

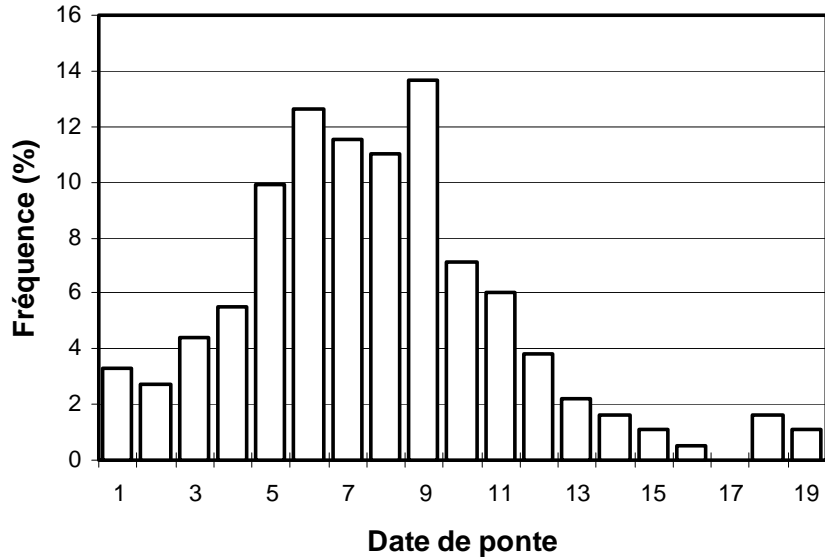


Fig. 1 - La chronologie des pontes. Le 25 mai est le jour 1.
 - Frequency distribution of laying dates. The 25th of May is day 1.

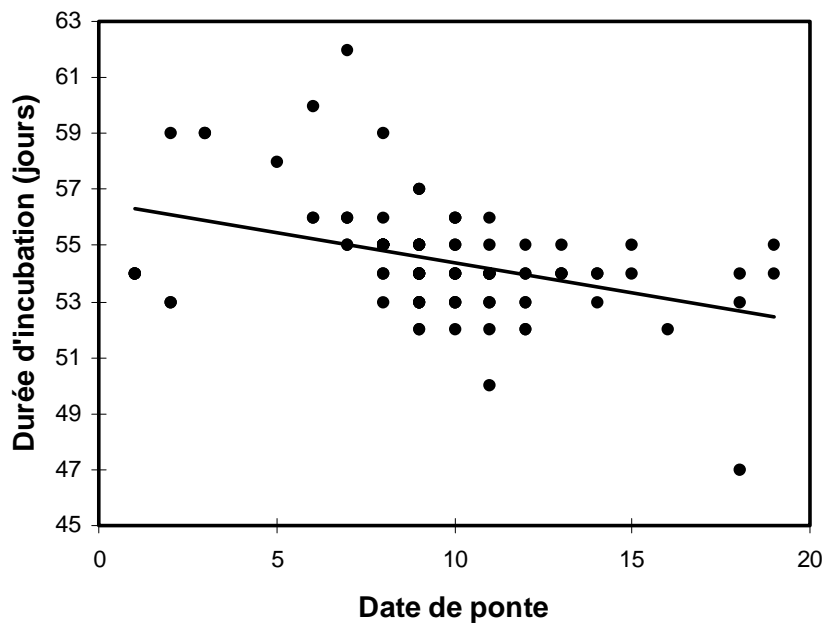


Fig. 2 - La durée d'incubation en fonction de la date de ponte. Certains points du graphique représentent plusieurs paires de données. Le 25 mai est le jour 1.
 - Incubation period as a function of laying date. Some of the points on the graph represent several pairs of data. The 25th of May is day 1.

La durée d'élevage des poussins n'est pas liée à la date de ponte de l'oeuf qui leur a donné naissance ($r_{81} = -0,180$, $p = 0,108$) - ni d'ailleurs à sa date d'éclosion ($r_{85} = -0,131$, $p = 0,232$) - et pas non plus à la durée d'incubation ($r_{80} = -0,133$, $p = 0,238$). Dans ces conditions, tout en étant négativement corrélé avec la date de ponte ($r_{151} = -0,369$, $p < 0,001$, Fig. 3), l'intervalle séparant la ponte de l'oeuf de l'envol du poussin en fin de croissance montre une diminution équivalente à 3,9% seulement de la durée moyenne - $151,6 \pm 2,8$ jours ($n = 151$) - entre les poussins provenant des premières pontes et ceux issus des dernières.

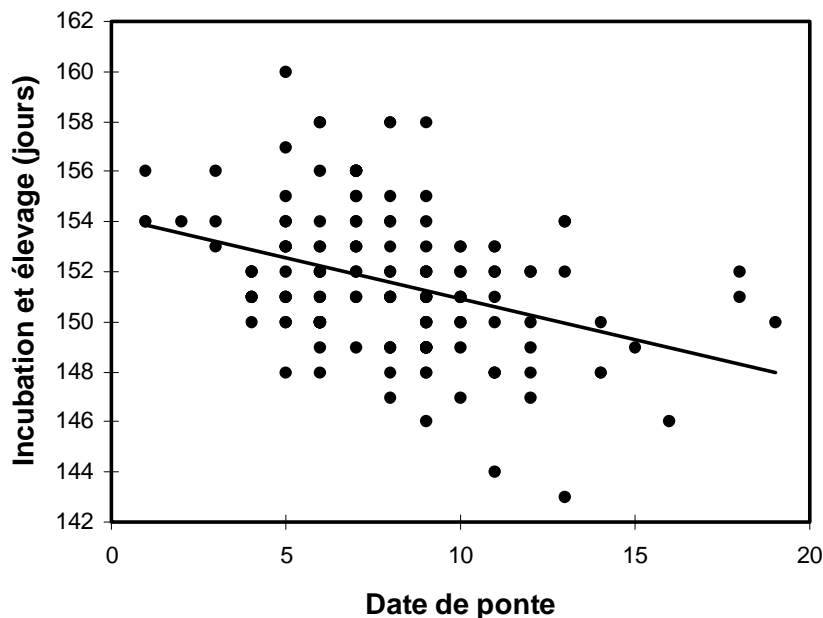


Fig. 3 - L'intervalle séparant la ponte de l'envol du poussin en fin de croissance en fonction de la date de ponte. Certains points du graphique représentent plusieurs paires de données. Le 25 mai est le jour 1.

- The interval between laying and chick fledging as a function of laying date. Some of the points on the graph represent several pairs of data. The 25th of May is day 1.

DISCUSSION

Ainsi, chez le Puffin cendré de Selvagem Grande, la date de ponte joue un rôle, assez faible toutefois, sur la durée d'incubation de l'oeuf, les oeufs étant couvés d'autant plus rapidement qu'ils sont pondus plus tardivement. La durée d'élevage des poussins étant indépendante de la date de ponte de l'oeuf qui leur a donné naissance et de sa durée d'incubation, le temps gagné pendant l'incubation peut être ou ne pas être perdu

pendant l'élevage des poussins, et au total l'intervalle entre ponte et envol est à peine plus court chez les poussins issus des pontes tardives que chez leurs congénères provenant des pontes précoces.

Nous ne chercherons pas à savoir quelle méthode emploient les oiseaux pour parvenir à un tel résultat. Plusieurs hypothèses ont été proposées: des températures ambiantes plus élevées entraîneraient un développement plus rapide de l'embryon chez les oeufs pondus plus tardivement; les oiseaux qui pondent tardivement couvreraient avec plus d'assiduité et/ou avec des températures d'incubation plus élevées que leurs congénères qui pondent plus tôt; les pontes tardives, de plus petite taille, viendraient à éclosion plus rapidement que les pontes précoces, plus volumineuses; etc. (MACROBERTS & MACROBERTS, 1972; MURPHY, 1995; PARSONS, 1972; St. CLAIR, 1998). Ces diverses théories peuvent s'appliquer ponctuellement, dans certains cas particuliers, mais elles ne sont aucunement généralisables (HIPFNER *et al.*, 2001). Par ailleurs, nous avons vu que l'expérience des oiseaux n'était pas concernée dans ce phénomène chez le Puffin cendré.

Si les méthodes utilisées par les oiseaux sont pour l'instant inconnues, l'utilité d'une telle adaptation est-elle plus aisément démontrable? Ce n'est pas si évident. Il a été dit que, en avançant l'envol des derniers poussins, elle pourrait leur éviter d'avoir à affronter des conditions climatiques ou alimentaires de fin de saison en cours de détérioration (EICHHOLZ & SEDINGER, 1998; HEDGREN & LINNMAN, 1979). Ceci pourrait être valable si le gain de temps était important. Mais il ne l'est pas et les conditions climatiques et alimentaires de Selvagem Grande ne sont pas telles qu'un gain de quelques jours, qui ne permet même pas aux oiseaux tardifs de rattraper le temps perdu au moment de la ponte, revête une importance vitale pour la survie des poussins. Malgré une certaine détérioration, la température ambiante est toujours élevée – elle, est en moyenne supérieure à 18°C en novembre – et, la nourriture est toujours abondante le long des côtes marocaines où est prélevée l'alimentation des poussins. D'ailleurs, on voit mal en quoi une synchronisation parfaite entre les différents couples pourrait être favorable à la population. Bien au contraire, regroupant les envols des poussins en fin de croissance dans un minimum de temps, elle augmenterait la concurrence entre eux et donc la mortalité. Dans la situation actuelle, les dates d'envol ne conditionnent en rien la survie en mer des immatures, à la différence du poids à l'envol qui joue un rôle primordial (MOUGIN *et al.*, 2000), et la tendance semblerait plutôt être à la dispersion qu'au regroupement puisque les oeufs pondus le même jour montrent des différences dans leurs durées d'incubation pouvant atteindre une semaine et donc un assez large éventail de dates d'éclosion.

Dans ces conditions et dans la mesure où, chez certaines espèces, le Guillemot de Troil *Uria aalge* par exemple (HATCHWELL, 1991; MURPHY, 1995; WANLESS & HARRIS, 1988), quelques populations la présentent et d'autres pas, on peut peut-être penser qu'il ne convient pas d'accorder trop d'importance à une telle réduction de la

durée d'incubation avec l'avancement de la ponte. Elle est probablement plus ou moins fortuite et ne présente aucune utilité pour les oiseaux.

RÉFÉRENCES

CHARDINE, J. W. & MORRIS, R. D.:

1983. Nocturnal desertion patterns: influence on hatching synchrony in Ring-billed Gulls *Larus delawarensis*. *Ibis*, **125**: 389-396.

EICHHOLZ, M. W. & SEDINGER, J. S.:

1998. Factors affecting duration of incubation in Black Brant. *Condor*, **100**: 164-168.

HATCHWELL, B. J.:

1991. An experimental study of the effects of timing of breeding on the reproductive success of Common Guillemots *Uria aalge*. *J. Anim. Ecol.*, **60**: 721-736.

HEDGREN, S. & LINNMAN, A.:

1979. Growth of Guillemot *Uria aalge* chicks in relation to time of hatching. *Orn. Scand.*, **10**: 29-36.

HIPFNER, J. M., GASTON, A. J., MARTIN, D. L. & JONES, I. L.:

2001. Seasonal declines in incubation periods of Brunnich's Guillemots *Uria lomvia*: testing proximate causes. *Ibis*, **143**: 92-98.

MACROBERTS, M. H. & MACROBERTS, B. R.:

1972. The relationship between laying date and incubation period in Herring and Lesser Black-backed Gulls. *Ibis*, **114**: 93-97.

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

2000. Fledging weight and juvenile survival of Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea* on Selvagem Grande. *Ringing & Migration*, **20**: 107-110.

MURPHY, E. C.:

1995. Seasonal declines in duration of incubation and chick periods of Common Murres at Bluff, Alaska in 1987-1991. *Auk*, **112**: 982-993.

PARSONS, J.:

1972. Egg size, laying date, and incubation period in the Herring Gull. *Ibis*, **114**: 536-541.

RUNDE, O. J. & BARRETT, R. T.:

1981. Variations in egg size and incubation period of the Kittiwake *Rissa tridactyla* in Norway. *Orn. Scand.*, **12**: 80-86.

St. CLAIR, C. C.:

1996. Multiple mechanisms of reversed hatching asynchrony in Rockhopper Penguins. *J. Anim. Ecol.*, **65**: 485-494.
1998. What is the function of first eggs in Crested Penguins. *Auk*, **115**: 478-482.

WANLESS, S. & HARRIS, M. P.:

1988. The importance of relative laying date on breeding success in the Guillemot *Uria aalge*. *Orn. Scand.*, **19**: 205-211.