

L'ACQUISITION DU POIDS MAXIMUM PAR LES POUSSINS DU PUFFIN CENDRÉ *CALONECTRIS DIOMEDEA*

Par J.-L. MOUGIN¹

Avec 4 figures

RÉSUMÉ. Chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea* comme chez d'autres membres de l'ordre des Procellariiformes, l'acquisition par les poussins au cours de leur croissance d'un poids maximum supérieur au poids des adultes suivi par une décroissance pondérale semble pouvoir servir plusieurs fins. La constitution de réserves adipeuses importantes permet à la fois une alimentation irrégulière pendant la période d'accroissement pondéral et une désertion partielle des poussins par les adultes pendant la période de décroissance pondérale. Enfin, malgré une perte importante, la persistance de réserves favorise la survie en mer des jeunes immatures pendant les jours suivant l'envol.

SUMMARY. The attainment of a maximum weight by the chicks of Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea*. Among the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* as among other members of the Order Procellariiformes, chick weight reach a maximum greater than adult weight before decreasing until fledging. Such an accumulation of fat reserves seems to allow both an irregular food provisioning during the period of weight increase and a partial desertion of the chicks by their parents during the period of weight decrease. Moreover, notwithstanding an important loss, the persistence of reserves favours the survival at sea of the young immatures during the first days following fledging.

RESUMO. Aquisição do peso máximo pelos juvenis de Cagarra, *Calonectris diomedea*. Quer em *C. diomedea*, quer noutros membros da ordem Procellariiformes, o peso dos juvenis atinge um máximo superior ao dos adultos, durante o período em que lhes são alimentados no ninho. Tal acumulação de reservas vai permitir ao juvenil

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

resistir não só à irregularidade da alimentação, mas também ao período de jejum imposto pelo abandono dos progenitores, antes do primeiro voo. Apesar da perda importante de peso nesta fase, a persistência de reservas vai favorecer a sobrevivência dos juvenis no mar logo após o abandono do ninho.

La croissance pondérale des poussins des Procellariidés présente une particularité remarquable, quoique pas caractéristique de la famille. Au terme d'une période d'accroissement pondéral au cours de laquelle ils ont accumulé d'importantes réserves adipeuses, les poussins atteignent un poids maximum très supérieur à celui des adultes. Par la suite, ils s'amaigriront et, à l'envol, leur poids ne différera guère de celui de leurs parents.

Il en va bien ainsi chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea horealis* de Selvagem Grande (MOUGIN *et al.*, 1996). Les poussins atteignent un poids maximum de 1190 g, supérieur de 32,5% au poids de l'adulte, à l'âge de 65 jours, c'est-à-dire environ aux deux-tiers de leur croissance. Par la suite, ils sont alimentés moins fréquemment par leurs parents - mais la taille de leurs repas ne diminue pas - leur dernier repas étant pris en moyenne 7 jours avant l'envol. A l'envol, c'est-à-dire à l'âge de 97 jours, leur poids a considérablement décru - 860 g en moyenne, un peu moins que le poids des adultes.

Diverses théories ont été proposées concernant la raison d'être d'un tel mécanisme. Dans les pages qui suivent, nous chercherons à savoir s'il en est une qui s'impose ou si plusieurs explications sont possibles, en utilisant essentiellement les résultats fournis par le Puffin cendré de Selvagem Grande, mais également des données concernant d'autres espèces, collectées dans l'archipel Crozet et à Selvagem Grande et publiées partiellement et sous une autre forme par ailleurs (JOUVENTIN *et al.*, 1985; MOUGIN, 1988). Des emprunts à la littérature ont également été faits.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La croissance des poussins de Puffins cendrés a été étudiée à Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) pendant l'été 1993. 60 poussins ont été pesés quotidiennement entre juillet et octobre, à l'exception d'une période de 3 semaines à la fin août et au début septembre où les pesées étaient effectuées à intervalles de 5 jours - période qui n'a pas été prise en compte dans les calculs qui suivent. Pour déterminer la fréquence d'alimentation, nous avons estimé qu'une augmentation de poids en 24 h ou la stabilité pondérale indiquaient bien évidemment une prise de nourriture, mais qu'un repas de faible importance pouvait être suivi par une légère diminution de poids, les valeurs limites utilisées variant en fonction de l'âge des poussins. L'importance du repas a été calculée en additionnant l'augmentation de poids en 24 h quand le poussin est alimenté et la perte moyenne de poids en 24 h quand il ne l'est pas. D'autres auteurs emploient une autre

méthode, basée sur la multiplication des pesées au cours d'une même nuit, méthode qui nous paraît plus traumatisante pour les oiseaux - sans parler des chercheurs. Dans ces conditions, les comparaisons concernant le poids du repas sont peut-être moins fiables que celles relatives à l'accroissement pondéral quotidien, la méthode employée dans ce cas - une pesée quotidienne à heure fixe - étant toujours la même. Pour le poids du repas comme pour l'accroissement pondéral quotidien, des moyennes ont été effectuées pour chaque poussin et un coefficient de variation calculé, la moyenne des coefficients de variations individuels donnant le coefficient de variation de l'espèce. Les possibilités d'amaigrissement des poussins après l'acquisition du poids maximum ont été estimées par la différence entre poids maximum moyen des poussins et poids moyen des adultes ou par la différence entre poids maximum et poids à l'envol des poussins, ce qui nous paraît plus satisfaisant, le poids à l'envol des poussins différant toujours plus ou moins, dans un sens ou dans l'autre, de celui des adultes.

Le calcul statistique est basé sur des méthodes simples, test *t* de Student et régression.

RÉSULTATS

LE POIDS DU REPAS ET LA FRÉQUENCE D'ALIMENTATION CHEZ LE PUFFIN CENDRÉ DE SELVAGEM GRANDE

Chez les Puffins cendrés de Selvagem Grande, la fréquence d'alimentation observée avant l'acquisition du poids maximum n'est pas corrélée avec celle qui sera observée après ($F_{1,51} = 0,001$, $p = 0,973$, Fig. 1). En moyenne, la valeur fournie par la période d'accroissement pondéral - $0,657 \pm 0,089$ ($n = 53$) - est significativement plus élevée ($t = 14,3$, $p < 0,001$) que celle fournie par la période de décroissance pondérale - $0,382 \pm 0,108$ ($n = 54$).

La comparaison pour chaque poussin du poids moyen du repas avant et après l'acquisition du poids maximum ne montre qu'une certaine similitude (Fig. 1) mais pas de corrélation significative ($F_{1,51} = 3,57$, $p = 0,065$). En moyenne, la valeur fournie par la période d'accroissement pondéral - $106,9 \pm 22,0$ g ($n = 53$) - ne diffère pas de façon significative ($t = 0,006$, $p = 0,996$) de celle fournie par la période de décroissance pondérale - $107,6 \pm 23,1$ g ($n = 54$). L'amaigrissement des poussins suivant l'acquisition du poids maximum est donc dû à une réduction de la fréquence de l'alimentation et non pas à une diminution du poids des repas.

Pendant la période d'accroissement pondéral, il n'existe aucune corrélation entre le poids maximum du poussin d'une part et le coefficient de variation du poids du repas ($F_{1,51} = 0,009$, $p = 0,923$) ou celui de l'accroissement quotidien de poids d'autre part ($F_{1,51} = 0,054$, $p = 0,817$). Les poussins qui atteignent le poids maximum le plus élevé ne sont pas ceux qui sont alimentés le plus irrégulièrement.

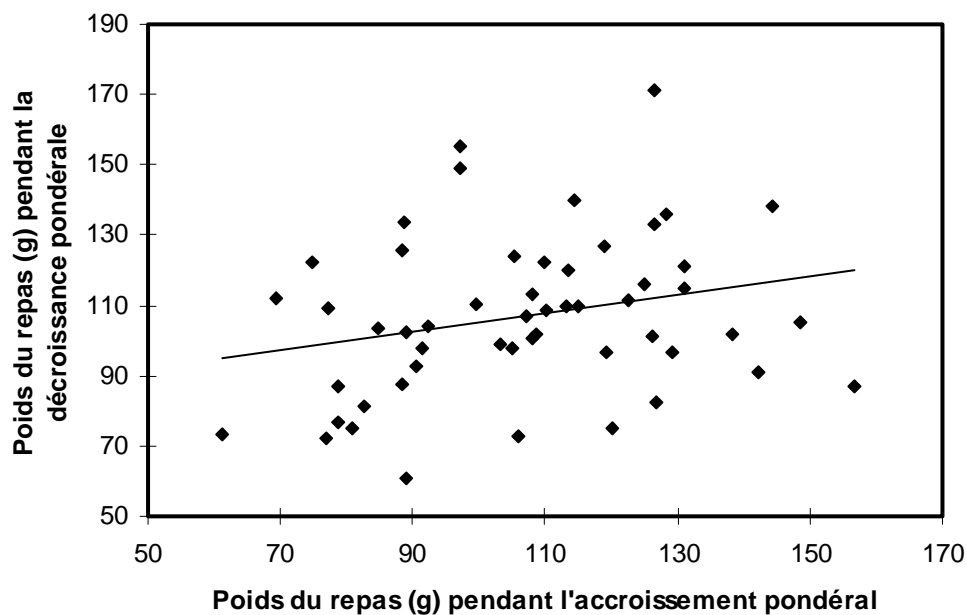


Fig. 1 - Fréquences d'alimentation (en haut) et poids du repas (en bas) avant et après l'acquisition du poids maximum chez les poussins du Puffin cendré de Selvagem Grande.

- Feeding frequencies (top) and meal sizes (bottom) before and after the maximum weight is reached by the chicks of the Cory's Shearwater of Selvagem Grande.

LE POIDS DU REPAS ET LE TAUX D'ACCROISSEMENT PONDÉRAL CHEZ LES PROCELLARIIFORMES

La Figure 2 montre les rapports entre d'une part les coefficients de variation, pour le poids du repas pendant la période d'accroissement pondéral et pour l'accroissement quotidien de poids du poussin, et d'autre part la différence entre poids maximum et poids de l'adulte chez 11 espèces de Procellariiformes (Procellariidés et Hydrobatidés). La régression ne fournit pas de résultats significatifs - respectivement $F_{1,6} = 0,87$, $p = 0,386$ et $F_{1,6} = 2,23$, $p = 0,186$ pour les Procellariidés et $F_{1,9} = 0,12$, $p = 0,735$ et $F_{1,9} = 0,33$, $p = 0,578$ pour l'ensemble de l'échantillon. Cependant, on note dans les deux cas une tendance à l'accroissement conjoint de la variabilité et des possibilités de jeûne - les espèces qui sont alimentées le plus irrégulièrement seraient donc également celles qui atteignent le poids maximum le plus élevé par rapport au poids de l'adulte.

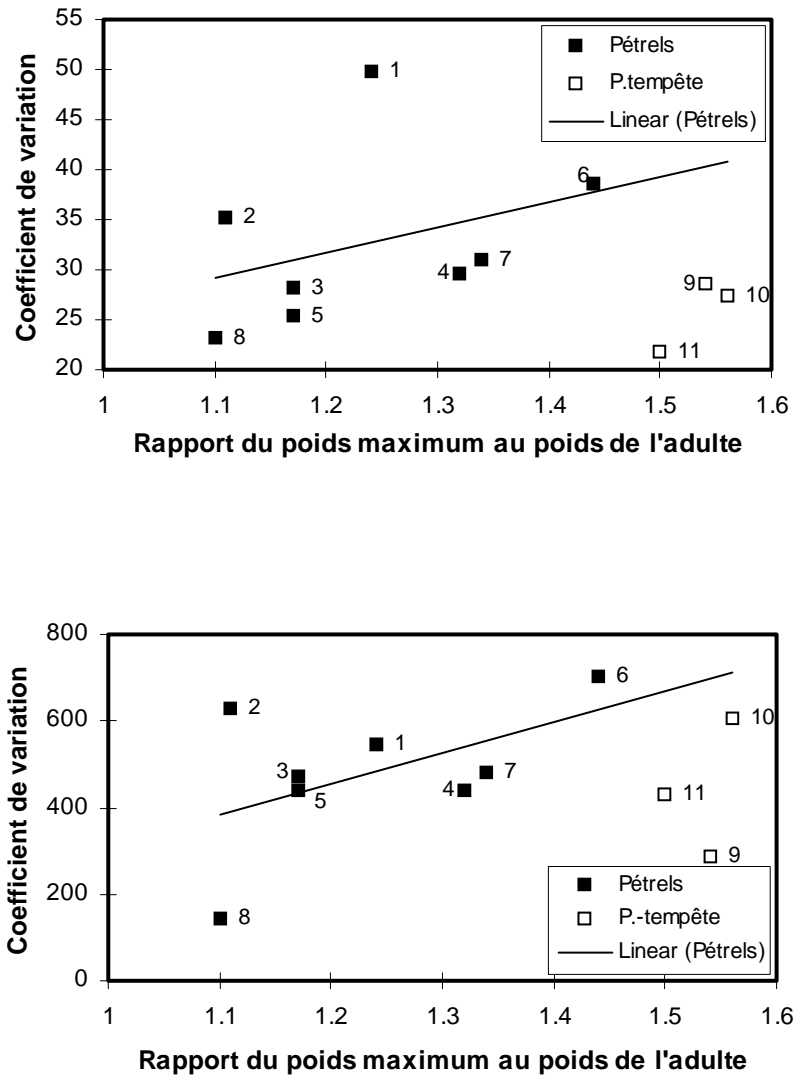


Fig. 2 - Le coefficient de variation moyen pour le poids du repas du poussin (en haut) et pour son accroissement pondéral quotidien (en bas) en fonction de la différence entre son poids maximum et le poids de l'adulte chez 11 espèces de Procellariidés et d'Hydrobatidés. 1. *Pterodroma brevirostris*; 2. *Pterodroma mollis*; 3. *Pachyptila salvini*; 4. *Calonectris diomedea*; 5. *Procellaria aequinoctialis*; 6. *Puffinus tenuirostris*; 7. *Puffinus puffinus*; 8. *Puffinus assimilis*; 9. *Oceanites oceanicus*; 10. *Fregetta tropica*; 11. *Pelagodroma marina*. Partiellement d'après HAMER *et al.*, (2000); JOUVENTIN *et al.*, (1985); MOUGIN, (1988); MOUGIN *et al.*, (1996).

- Mean coefficient of variation for chick meal size (top) and for daily growth rate (bottom) as a function of the difference between maximum chick weight and adult weight among 11 species of Procellariids and Hydrobatids.

LES FRÉQUENCES D'ALIMENTATION CHEZ LES PROCELLARIIFORMES

Chez les 11 espèces de Procellariiformes prises en compte, on note une diminution significative de la fréquence d'alimentation après l'acquisition du poids maximum ($t^3 2,9$, $p < 0,01$). Le rapport entre les valeurs postérieure et antérieure à cette acquisition fourni par chaque espèce décroît significativement avec l'augmentation de la différence entre poids maximum et poids à l'envol ($F_{1,9} = 7,50$, $p = 0,023$, Fig. 3) - les oiseaux qui peuvent maigrir le plus sont également ceux dont la fréquence d'alimentation diminue le plus après l'acquisition du poids maximum, le poids du repas restant pour sa part constant pendant toute la croissance chez les espèces considérées ($t \leq 0,49$, n.s.).

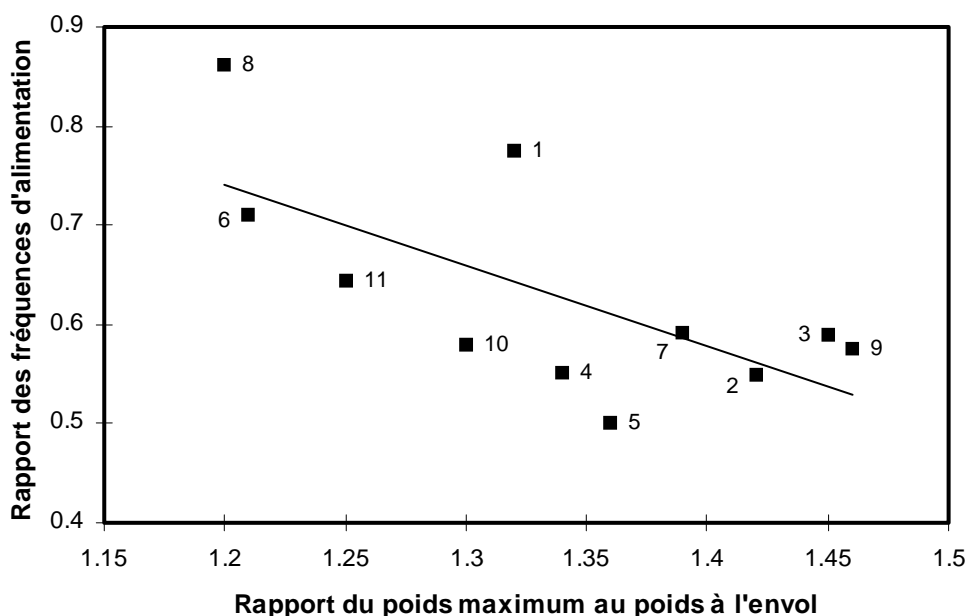


Fig. 3 - La réduction de la fréquence d'alimentation des poussins après l'acquisition du poids maximum en fonction de leurs capacités de jeûne (mesurées par la différence entre le poids maximum et le poids à l'envol) chez 11 espèces de Procellariiformes. 1. *Macronectes giganteus*; 2. *Pterodroma macroptera*; 3. *Pterodroma arminjoniana*; 4. *Pterodroma phaeopygia*; 5. *Pterodroma brevirostris*; 6. *Pachyptila salvini*; 7. *Calonectris diomedea*; 8. *Procellaria cinerea*; 9. *Pelecanoides georgicus*; 10. *Pelecanoides urinator*; 11. *Pelagodroma marina*. Partiellement d'après CONROY, (1972); CRUZ et CRUZ, (1990); GARDNER *et al.*, (1985); HARRIS, (1970); HUNTER, (1983, 1984); HUNTER et BROOKE, (1992); IMBER, (1976), IMBER *et al.*, (1992); JOUVENTIN *et al.*, (1985); MOUGIN, (1988); MOUGIN *et al.*, (1996); WARHAM, (1956).

- The decrease of the feeding frequency after the maximum weight is reached by the chicks as a function of their fasting capabilities (estimated by the difference between maximum and fledging weights) among 11 species of Procellariiformes.

DISCUSSION

La recherche d'explications à l'acquisition d'un poids maximum suivie d'une décroissance pondérale par les poussins de Procellariiformes se heurte à des difficultés dont une, et non la moindre, réside dans le calcul de valeurs moyennes acceptables pour les différents paramètres pris en compte. Pour ne citer qu'un exemple, des poids maximum supérieurs de 32 à 52% au poids moyen des adultes ont été signalés chez le Puffin cendré (FERNANDEZ, 1984; GRANADEIRO, 1991; ROUND et SWANN, 1977) et, dans l'archipel Crozet, le poids maximum des poussins de Pétrels de Kerguelen *Pterodroma brevirostris* était supérieur respectivement de 24 et de 33% au poids des adultes au cours de deux années (JOUVENTIN *et al.*, 1985), mais il était égal au poids des adultes sur l'île Marion proche (SCHRAMM, 1983). De fait, au terme de cette étude, on constate que les résultats obtenus, toujours à la limite du significatif, en deçà ou au delà, sont assez peu satisfaisants.

Quelques possibilités d'explication semblent toutefois s'imposer. En amont du poids maximum, l'accumulation de réserves adipeuses est certainement liée à l'irrégularité de l'alimentation puisque les espèces qui nourrissent le plus irrégulièrement semblent être également celles dont les réserves adipeuses sont les plus importantes - les espèces mais apparemment pas les individus, au moins chez le Puffin cendré. L'ancienne théorie (LACK, 1968; ASHMOLE, 1971) selon laquelle des conditions océanographiques détestables pourraient empêcher les adultes d'alimenter leur poussin pendant de longues périodes a été rejetée par HAMER *et al.*, (2000) sous le prétexte que les périodes de jeûne n'étaient pas assez longues pour justifier de telles accumulations de réserves. C'était peut-être aller un peu vite en besogne, des jeûnes de plus de 3 semaines aboutissant à la perte de 60% du poids initial ayant été signalés chez certaines espèces (LACAN, 1971; ROBERTS, 1940) - ce qui n'est bien évidemment possible que dans le cas d'un poids initial très élevé. Sans aller jusqu'à de telles extrémités, la présence de réserves abondantes peut permettre une alimentation habituellement très irrégulière, la réussite de la prospection alimentaire pouvant varier de façon imprévisible (RICKLEFS et SCHEW, 1994; HAMER *et al.*, 2000).

En aval du poids maximum, la présence de réserves est certainement liée à la réduction de la fréquence de l'alimentation, d'autant plus importante qu'elles sont plus abondantes. Un tel mécanisme permet aux adultes de délaissé quelque peu - mais pas complètement - leur poussin et de commencer à préparer leur mue et une éventuelle migration avant d'avoir terminé l'élevage, et ainsi de gagner du temps en réduisant la durée de leur période de reproduction, ce qui est important essentiellement pour les espèces de haute latitude qui doivent quitter la terre avant la détérioration hivernale des conditions climatiques.

D'autres possibilités peuvent être évoquées. L'acquisition d'un poids maximum, malgré l'amaigrissement ultérieur, peut permettre aux poussins de terminer leur croissance et de quitter la terre avec un poids encore bien supérieur à celui des adultes, ce qui est favorable à leur survie en mer, les oiseaux dont le poids à l'envol est le plus élevé étant

ceux qui survivent le mieux chez le Puffin cendré comme chez d'autres Procellariiformes (ELLIOTT, 1970; PERRINS *et al.*, 1973; SAGAR et HORNING, 1998). Il semble d'ailleurs exister là une certaine contradiction entre les intérêts des adultes, qui tendent à désertier la terre le plus possible, et ceux de leurs poussins, qui doivent préserver leurs réserves autant que faire se peut - la prospection alimentaire dans les jours suivant l'envol pouvant présenter des difficultés pour des jeunes oiseaux totalement inexpérimentés.

Ainsi, l'acquisition d'un poids maximum par les poussins de Procellariiformes ne semble pas relever d'une explication unique. Elle sert plusieurs fins et favorise à la fois les poussins et leurs parents. Elle existe également dans d'autres groupes aviens. Chez le Manchot royal *Aptenodytes patagonicus* (CHÉREL *et al.*, 1987), les poussins sont pratiquement abandonnés par leurs parents pendant plusieurs mois d'hiver - ils sont alimentés alors à intervalles de 40 jours en moyenne, mais peuvent jeûner pendant 100 et même 150 jours d'affilée. Ils perdent alors plus de 70% de leur poids initial, puis alimentés à nouveau au printemps et jusqu'à leur mue et leur départ en mer, ils regagnent une bonne partie du poids perdu. La forte productivité estivale des mers australes permet dès la naissance un accroissement de poids rapide et l'acquisition d'un poids maximum par les poussins. Ainsi, pendant la période hivernale où la productivité de l'océan va considérablement décroître, les adultes pourront cesser plus ou moins totalement de les alimenter.

RÉFÉRENCES

ASHMOLE, N. P.:

1971. Seabird ecology and the marine environment. In *Avian Biology*, D. S. Farner et J. R. King (éds.), Londres, Academic Press, **1**: 223-286.

CHÉREL, Y., STAHL, J.-C. et LE MAHO, Y.:

1987. Ecology and physiology of fasting in King Penguin chicks. *Auk*, **104**: 254-262.

CONROY, J. W. H.:

1972. Ecological aspects of the biology of the Giant Petrel, *Macronectes giganteus* (Gmelin), in the maritime Antarctic. *B.A.S. Sc. Rep.*, **75**, 74 p.

CRUZ, F. et CRUZ, J. B.:

1990. Breeding, morphology, and growth of the endangered Dark-rumped Petrel. *Auk*, **107**: 317-326.

ELLIOTT, C. C. H.:

1970. Ecological considerations and the possible significance of weight variations in the chicks of the Great Shearwater at Gough Island. *Ostrich*, suppl. **8**: 385-396.

FERNANDEZ, O.:

1984. *Synthèse des observations relatives à l'étude de la biologie de reproduction des Puffins cendrés nicheurs dans les îles de Marseille*. Manuscrit non publié.

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

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

GRANADEIRO, J. P.:

1991. The breeding biology of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* on Berlenga Island, Portugal. *Seabird*, **13**: 30-39.

HAMER, K. C., HILL, J. K., BRADLEY, J. S. et WOOLLER, R. D.:

2000. Contrasting patterns of nestling obesity and food provisioning in three species of *Puffinus* Shearwaters: the role of predictability. *Ibis*, **142**: 146-150.

HARRIS, M. P.:

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

HUNTER, S.:

1983. The food and feeding ecology of the Giant Petrels *Macronectes halli* and *M. giganteus* at South Georgia. *J. Zool., Lond.*, **200**: 521-538.
1984. Breeding biology and population dynamics of Giant Petrels *Macronectes* at South Georgia (Aves: Procellariiformes). *J. Zool., Lond.*, **203**: 441-460.

HUNTER, S. et BROOKE, M. DE L.:

1992. The diet of Giant Petrels *Macronectes* spp. at Marion Island, Southern Indian Ocean. *Colonial Waterbirds*, **15**: 56-65.

IMBER, M. J.:

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

IMBER, M. J., CRUZ, J. B., GROVE, J. S., LAVENBERG, R. J., SWIFT, C. C. et CRUZ, F.:

1992. Feeding ecology of the Dark-rumped Petrel in the Galapagos Islands. *Condor*, **94**: 437-447.

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.

LACAN, F.:

1971. Observations écologiques sur le Pétrel de Wilson (*Oceanites oceanicus*) en Terre Adélie. *L'Oiseau et R.F.O.*, **41** (n° spécial): 65-89.

LACK, D.:

1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Londres, Methuen.

MOUGIN, J.-L.:

1988. Sur la nidification et l'élevage du poussin chez le Pétrel-frégate *Pelagodroma marina hypoleuca* de l'île Selvagem Grande. *Cyanopica*, **4** (2): 167-184.

MOUGIN, J.-L., DEFOS DU RAU, P., JOUANIN, Chr., MOUGIN, M.-C., ROUX, F. et SÉGONZAC, M.:

1996. Croissance et alimentation chez le poussin du Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W). *Bol. Mus. Mun. Funchal*, **48** (270): 176-196.

PERRINS, C. M., HARRIS, M. P. et BRITTON, C. K.:

1973. Survival in Manx Shearwaters *Puffinus puffinus*. *Ibis*, **115**: 535-548.

RICKLEFS, R. E. et SCHEW, W. A.:

1994. Foraging stochasticity and lipid accumulation by nestling petrels. *Funct. Ecol.*, **8**: 159-170.

ROBERTS, B.:

1940. The life cycle of Wilson's Petrel *Oceanites oceanicus* (Kuhl). *Brit. Graham Land Exp. 1934-37 Sc. Rep.*, **1** (2): 141 - 194.

ROUND, P. D. et SWANN, R. L.:

1977. Aspects of the breeding of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* in Crete. *Ibis*, **119**: 350-353.

SAGAR, P. M. et HORNING, D. S.:

1998. Mass-related survival of fledging Sooty Shearwaters *Puffinus griseus* at The Snares, New Zealand. *Ibis*, **140**: 329-331.

SCHRAMM, M.:

1983. The breeding biologies of the petrels *Pterodroma macroptera*, *P. brevirostris* and *P.*

mollis at Marion Island. *Emu*, **83**: 75-81.

WARHAM, J.:

1956. The breeding of the Great-winged Petrel *Pterodroma macroptera*. *Ibis*, **98**: 171-185.