

# L'INFLUENCE DES COLONIES SUR QUELQUES PARAMÈTRES DE LA REPRODUCTION CHEZ LE PETREL DE BULWER *BULWERIA BULWERII*

Par J.-L. MOUGIN<sup>1</sup>

Avec 4 figures et 1 tableau

*RESUMÉ.* Chez le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W), quelques paramètres reproducteurs étudiés dans deux colonies proches ont montré des différences significatives. Les nouveaux reproducteurs ne diffèrent ni par leur taille ni apparemment par leur âge. La structure des populations diffère, les oiseaux d'une des colonies étant en moyenne moins expérimentés que ceux de l'autre, moins fidèles à leur colonie, à leur nid et à leur partenaire. En revanche, aucune différence n'est apparente ni pour la fréquence de la reproduction ni pour la réussite de l'incubation. La plus grande mobilité des oiseaux d'une des colonies est à l'évidence liée à la nature de cette colonie, installée dans des éboulis instables où la survie des nids est très inférieure à celle des oiseaux. Mais la mobilité des oiseaux est également importante dans l'autre colonie où la survie des nids est considérable. Il est probable que les Pétrels de Bulwer sont adaptés à la nidification dans des milieux instables et changeants, nécessitant des déplacements fréquents ne nuisant pas à la survie des oeufs, une telle mobilité étant conservée, au moins partiellement, même quand la situation ne l'exige pas.

*SUMMARY.* Among the Bulwer's Petrels *Bulweria bulwerii* of Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W), some breeding parameters studied in two adjacent colonies have shown significant differences. The new breeders are not different, either in their size or apparently in their age. The population structure differs, the birds of a colony being on average less experienced than those of the other, less faithful to their colony, to their nest-site and to their mate. On the other hand, no difference is apparent either for breeding frequency or hatching success. The highest mobility of the birds of a colony is evidently colony dependant, the nests being settled in unstable scree where

---

<sup>1</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle; Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux); 55 rue Buffon; 75005 - Paris, France.

their survival is far lower than adult survival. But mobility is also important in the other colony where nest survival is high. Bulwer's Petrels are obviously adapted for breeding in unstable and changing surroundings, necessitating frequent shiftings without harming egg survival, such a mobility being kept, at least partially, even when it is not necessary.

*RESUMO.* Foram encontradas diferenças significativas nalguns parâmetros da reprodução da Alma-negra, *Bulweria bulwerii* na Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) em duas colónias adjacentes. Os novos reprodutores não diferem nem no tamanho nem, aparentemente, na idade. Contudo, a estrutura das populações é diferente. As aves de uma das colónias eram, em média, menos experientes que as da outra, menos fiéis à sua colónia, ao seu ninho e ao seu par. Em contrapartida, não foi encontrada nenhuma diferença aparente na frequência da reprodução nem no sucesso da incubação. A maior mobilidade das aves de uma das colónias está ligada à natureza dessa colónia, instalada em terreno muito instável, onde a sobrevivência dos ninhos é muito inferior à das aves. Mas a mobilidade das aves é igualmente importante na outra colónia, onde a taxa de sobrevivência dos ninhos é muito maior. É provável que as Almas-negras estejam bem adaptadas à nidificação em terrenos instáveis e alteráveis, necessitando de se moverem regularmente sem contudo por em risco a sobrevivência do ovo. Esta mobilidade parece ter-se pelo menos em parte conservado, mesmo quando as situações não a exigiam.

L'étude d'un certain nombre d'oiseaux de mer a montré que les caractéristiques des colonies pouvaient affecter de nombreux paramètres de la vie reproductrice - essentiellement la réussite de la reproduction, mais bien d'autres paramètres encore sur lesquels nous reviendrons par la suite - mais leur action est variable et les mêmes causes ne produisent pas obligatoirement les mêmes effets. Dans cette note, nous avons cherché à savoir si le choix d'une colonie influençait - et de quelle manière - la reproduction d'un Procellariidé, le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*.

#### MATERIELE ET METHODES

Ce travail a été effectué à Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) où la population de Pétrels de Bulwer, abondante et prospère, se compte probablement en dizaines de milliers de reproducteurs (MOUGIN, 1989a; ZINO et BISCOITO, 1994). La comparaison porte sur deux colonies proches - elles sont distantes l'une de l'autre de quelques centaines de mètres seulement - mais présentant des caractéristiques assez différentes. La première (colonie A), suivie depuis 1982, est installée dans un ancien mur de pierre extrêmement solide où la durée de survie des cavités, considérable, dépasse de beaucoup celle des oiseaux. La seconde (colonie B), suivie depuis 1985, est en revanche située dans des murs en ruines et dans des éboulis rocheux instables où la survie des cavités est extrêmement limitée. Pour le reste,

les deux colonies diffèrent assez peu. Toutes deux ouvertes au sud, elles sont protégées des vents dominants de secteur nord-est et bénéficient d'un maximum d'insolation. Les cavités où nichent les oiseaux montrent des profondeurs variées mais apparemment pas différentes en moyenne d'une colonie à l'autre.

Les colonies sont visitées chaque année en juin-juillet, pendant l'incubation. Tous les nids et tous les adultes sont alors marqués ou contrôlés. Ainsi l'année de la première reproduction et, par la suite, la fréquence de la reproduction et le nombre d'années de reproduction des oiseaux sont connus, de même que la fidélité à la colonie, au nid et au partenaire. Au cours de certaines années, les poussins sont bagués peu avant leur envol. Quelques uns d'entre eux sont déjà revenus à terre pour nicher. Leur âge est donc connu. Le nombre d'oeufs pondus est déterminé peu après la première ponte, celui des poussins éclos au moment des éclosions et celui des poussins en fin de croissance peu avant les premiers envols. Ces dernières données étant rares, nous avons pris en compte la réussite de l'incubation plutôt que celle de la reproduction.

Au total, le travail a porté sur 186 nids (28 à la colonie A et 158 à la colonie B) et 473 oiseaux (respectivement 107 et 366). Le sexe des adultes est déterminé par l'indice du bec, qui est le produit de la longueur par la hauteur (MOUGIN, 1989b). Le taux de retour aux colonies d'une année à l'autre est un indice mixte, qui prend en compte à la fois la survie des adultes - environ 95,4 % dans la localité (MOUGIN, 1997) - et la fidélité à la colonie. Comme les oiseaux sont très mobiles, nous parlerons de leur durée de séjour dans une même colonie plutôt que de leur expérience. Pour les calculs statistiques, nous avons utilisé le test  $t$  de Student et le  $X^2$ .

## RESULTATS

Le Tableau I et les figures 1 à 4 comparent les valeurs de quelques paramètres de la reproduction du Pétrel de Bulwer fournies par les deux colonies de Selvagem Grande étudiées.

Si l'on en juge par l'indice du bec, la taille des oiseaux ne diffère en rien d'une colonie à l'autre -  $t = 0,46$ , n.s. pour les mâles, et  $t = 0,21$ , n.s. pour les femelles. L'âge auquel s'effectue la première reproduction ne semble pas non plus différer, mais nous possédons encore trop peu de données pour pouvoir l'affirmer.

Le taux de retour à la colonie à la fin de la période internuptiale est toujours très faible. Il augmente avec l'ancienneté de l'installation des oiseaux, dans une colonie comme dans l'autre - respectivement  $X^2_2 = 17,7$ ,  $p < 0,01$  dans la colonie A et  $X^2_2 = 35,0$ ,  $p < 0,01$  dans la colonie B - mais, quelle que soit cette ancienneté, il est toujours inférieur dans la colonie B à ce qu'il est dans la colonie A (Fig. 1). Au total, il atteint 0,650 dans la colonie B contre 0,746 dans la colonie A ( $X^2_1 = 10,3$ ,  $p < 0,01$ ).

Pour les oiseaux qui restent fidèles à la même colonie d'une année à l'autre, la fidélité au partenaire et la fidélité au nid sont élevées, mais toujours plus élevées dans la

colonie A que dans la colonie B - respectivement  $X^2_1 = 10,9$ ,  $p < 0,01$  et  $X^2_1 = 36,4$ ,  $p < 0,01$ . En revanche, la fréquence de la reproduction est pratiquement la même dans les deux colonies ( $X^2_1 = 2,5$ , n.s.), ainsi que la réussite de l'incubation ( $X^2_1 = 0,35$ , n.s.).

**TABLEAU I** - Valeurs de quelques paramètres reproducteurs fournies par deux colonies de Pétrels de Bulwer de Selvagem Grande. Moyenne  $\pm$  écart-type (effectif). ns: non significatif.  
- Some parameters related to breeding in two colonies of Bulwer's Petrels of Selvagem Grande. Mean  $\pm$  SD (sample size). ns: non significant.

	Colonie A	Colonie B	t	X <sup>2</sup>
Age à la première reproduction	7,5 (2)	7,4 $\pm$ 4,3 (5)	-	-
Indice du bec				
- mâles	172,8 $\pm$ 10,8 (7)	174,8 $\pm$ 10,1 (46)	ns	-
- femelles	155,6 $\pm$ 5,1 (11)	155,2 $\pm$ 7,7 (42)	ns	-
Taux de retour à la colonie	0,746 (338)	0,650 (771)	-	p < 0,01
Fidélité au partenaire	0,939 (213)	0,836 (226)	-	p < 0,01
Fidélité au nid	0,991 (231)	0,840 (294)	-	p < 0,01
Fréquence de la reproduction	0,942 (359)	0,962 (713)	-	ns
Réussite de l'incubation	0,704 (335)	0,724 (685)	-	ns

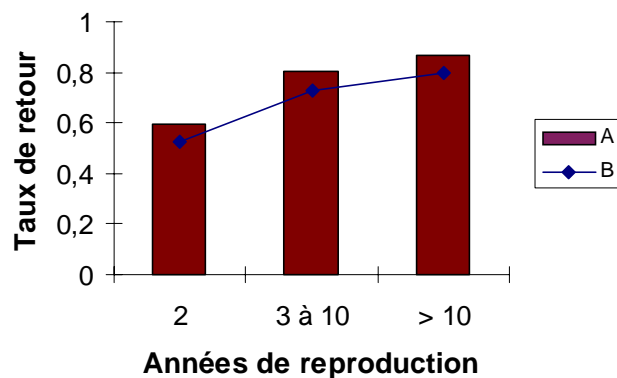


Fig. 1 - Le taux de retour à la colonie en fonction du nombre d'années de reproduction dans deux colonies de Pétrels de Bulwer de Selvagem Grande.

- Rate of return to the colony as a function of the number of breeding years in two colonies of Bulwer's Petrels of Selvagem Grande.

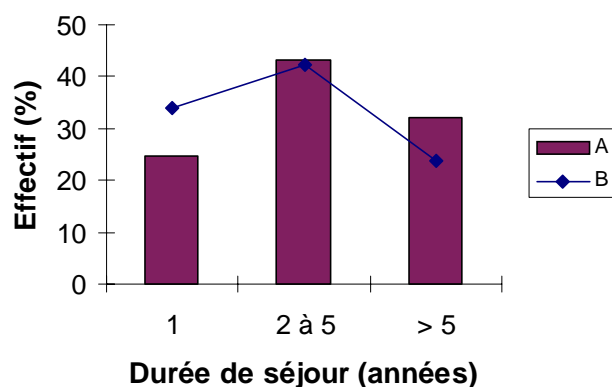


Fig. 2 - Structure de la population reproductrice en fonction du nombre d'années de reproduction dans deux colonies de Pétrels de Bulwer de Selvagem Grande.

- Structure of the breeding population as a function of the number of breeding years in two colonies of Bulwer's Petrels of Selvagem Grande.

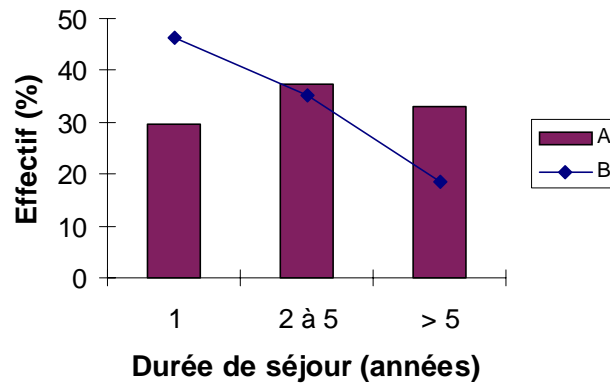


Fig. 3 - Structure de la population de reproducteurs en fonction du nombre d'années de reproduction dans deux colonies de Pétrels de Bulwer de Selvagem Grande.  
- Structure of the population of breeders as a function of the number of breeding years in two colonies of Bulwer's Petrels of Selvagem Grande.

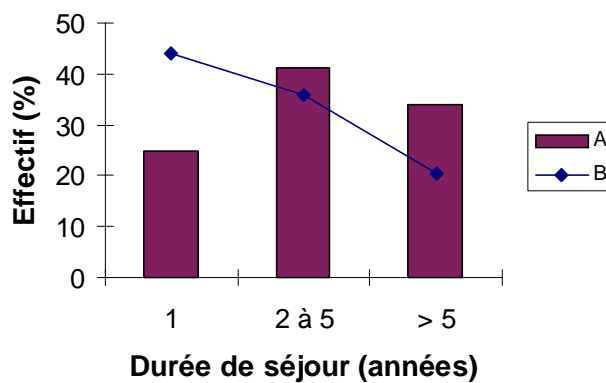


Fig. 4 - Structure de la population de reproducteurs efficaces en fonction du nombre d'années de reproduction dans deux colonies de Pétrels de Bulwer de Selvagem Grande.  
- Structure of the population of successful breeders as a function of the number of breeding years in two colonies of Bulwer's Petrels of Selvagem Grande.

Enfin, la structure des deux populations reproductrices diffère très significativement en ce qui concerne, sinon l'expérience de la reproduction des oiseaux *sensu stricto*, du moins la durée de leur séjour dans la même colonie. La proportion d'oiseaux ayant séjourné 6 ans ou plus dans la même colonie est significativement plus forte dans la colonie A que dans la colonie B - 32,1 contre 23,7% ( $X^2_1 = 6,44$ ,  $p < 0,05$ ) - et celle des oiseaux y séjournant depuis 1 an seulement significativement plus faible - 24,8 contre 34,0% ( $X^2_1 = 6,73$ ,  $p < 0,01$ ). Aucune différence n'est apparente pour les séjours de 2-5 années - respectivement 43,1 contre 42,3% ( $X^2_1 = 0,02$ , n.s., Fig. 2). On obtient des résultats analogues en ne prenant en compte que les oiseaux ayant réellement niché au cours des années considérées, c'est-à-dire en faisant abstraction des oiseaux sabbatiques - respectivement 33,1 contre 18,4% ( $X^2_1 = 17,2$ ,  $p < 0,01$ ), 29,5 contre 46,4% ( $X^2_1 = 17,0$ ,  $p < 0,01$ ) et 37,4 contre 35,2% ( $X^2_1 = 0,28$ , n.s., Fig. 3) - ou que les reproducteurs efficaces, c'est-à-dire les oiseaux ayant réussi l'élevage de leur poussin - respectivement 34,0 contre 20,3% ( $X^2_1 = 10,0$ ,  $p < 0,01$ ), 24,8 contre 44,0% ( $X^2_1 = 15,4$ ,  $p < 0,01$ ) et 41,2 contre 35,7% ( $X^2_1 = 1,3$ , n.s., Fig. 4).

## DISCUSSION

Chez les oiseaux de mer, le choix d'une colonie peut avoir des répercussions notables sur un nombre important de paramètres de la vie reproductrice: réussite de la reproduction, en rapport avec la présence ou l'absence de prédateurs, autochtones ou introduits (FERNANDEZ, 1985; THIBAUT, 1995; EMSLIE *et al.*, 1995) ou avec des facteurs climatiques (BROWN, 1966; SERVENTY et CURRY, 1984); aire de prospection alimentaire et caractéristiques de la plongée (WANLESS et HARRIS, 1993); taille et coloration des adultes et chronologie de la reproduction (BOST, 1991; BOST *et al.*, 1992); mobilité des oiseaux et structure des populations (MOUGIN en prép.). Mais les résultats de ce choix sont variables, imprévisibles et souvent contradictoires. Ainsi la réussite de la reproduction est influencée par les caractéristiques des colonies chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (MOUGIN en prép.), mais apparemment pas chez le Cormoran à pieds noirs *Phalacrocrax atriceps* de Géorgie du Sud (WANLESS et HARRIS, 1993) ou chez le Manchot papou *Pygoscelis papua* de Kerguelen (BOST, 1991). De même, la taille du Manchot papou de Kerguelen dépend de la colonie choisie (BOST, 1991) mais pas celle du Puffin cendré de Selvagem Grande (MOUGIN en prép.).

Il en va chez le Pétrel de Bulwer de Selvagem Grande comme chez le Puffin cendré: aucune différence morphologique n'est apparente entre les populations des colonies étudiées. On note en revanche un certain nombre de différences dans les paramètres de la reproduction - taux de retour aux colonies, fidélité au partenaire, fidélité au nid, mais rien concernant la fréquence de la reproduction ou la réussite de l'incubation - différences qui, de fait, se ramènent à une seule: les oiseaux de la colonie B sont plus mobiles que ceux de la colonie A. En conséquence, leur taux de retour à la colonie d'une année à l'autre étant

toujours plus faible - bien que s'améliorant au cours des années - de même que leur fidélité à leur partenaire et à leur nid, la structure des deux populations diffère, les oiseaux anciennement installés étant plus nombreux dans la colonie A et les oiseaux récemment installés dans la colonie B. Ceci s'explique aisément. La colonie B étant située dans des éboulis rocheux instables, la survie des nids est très inférieure à celle des oiseaux, ce qui oblige ceux-ci à se déplacer d'une cavité à l'autre.

Mais l'explication n'est que partielle. Ce n'est pas toujours la disparition du nid qui entraîne le déplacement des oiseaux. En particulier, les nids de la colonie A, installés dans un mur épais et très stable, défient les siècles. Ce qui n'empêche pas les oiseaux qui les ont colonisés de montrer une mobilité importante, inférieure certes à celle des oiseaux de la colonie B, mais de très loin supérieure à celle d'un autre Procellariidé de Selvagem Grande, le Puffin cendré. Chez ce dernier en effet, le taux de retour annuel à la colonie, 0,896, est très significativement supérieur aux 0,746 des Pétrels de Bulwer de la colonie A ( $X^2_1 = 76,2$ ,  $p < 0,01$ ).

En fait, la réussite de l'incubation est la même dans les colonies de Pétrels de Bulwer où les oiseaux sont très mobiles et dans celles où ils le sont moins, ce qui diffère des résultats fournis par le Puffin cendré dont la réussite est inversement liée à la mobilité des oiseaux (MOUGIN en prép.). On peut donc penser que les Pétrels de Bulwer sont adaptés à la nidification dans des milieux instables et changeants, nécessitant des déplacements fréquents, une telle mobilité étant conservée, au moins partiellement, quand la situation ne l'exige pas. Autrement dit, à la différence de ce qui est le cas chez le Puffin cendré où c'est le choix de la colonie qui conditionne apparemment la mobilité des oiseaux et donc la réussite de la reproduction, il semblerait que, chez le Pétrel de Bulwer, la mobilité soit une adaptation préexistante au choix de la colonie, et qu'elle s'exerce donc toujours, mais plus ou moins en fonction du choix effectué, sans jamais nuire à la survie de l'oeuf. Dans un cas, les oiseaux sont fondamentalement fidèles à leur colonie et à leur nid, et leurs rares déplacements sont néfastes à la réussite de la reproduction. Dans l'autre, les oiseaux sont fondamentalement infidèles à leur colonie et à leur nid; leurs nombreux déplacements sont souvent effectués sans raison bien apparente, mais leur reproduction n'en souffre nullement. Cela est assez exceptionnel chez les Procellariidés chez qui la fidélité à la colonie et la fidélité au nid sont habituelles. Chez les Pétrels géants antarctique *Macronectes giganteus* et subantarctique *M. halli* toutefois, comme chez le Pétrel de Bulwer, la mobilité est de règle même quand les conditions de nidification ne sembleraient pas l'exiger, et la réussite de la reproduction n'en est apparemment pas affectée (MOUGIN, 1975; VOISIN, 1988).



## REFERENCES

BOST, C.-A.:

1991. *Variation spatio-temporelle des ressources marines et stratégies adaptatives des oiseaux côtiers: le cas du Manchot papou (Pygoscelis papua)*. Thèse de doctorat non publiée, Université de Paris XI, France.

BOST, C.-A., JOUVENTIN, P. et PINCSON DU SEL, N.:

1992. Morphometric variability on a microgeographic scale in two inshore seabirds. *J. Zool., Lond.*, **226**: 135-149.

BROWN, D. A.:

1966. Breeding biology of the Snow Petrel *Pagodroma nivea* (Forster). *ANARE Sc. Rep.*, B, **89**, 63 p.

EMSLIE, S. D., KARNOVSKY, N. et TRIVELPIECE, W.:

1995. Avian predation at penguin colonies on King George Island, Antarctica. *Wilson Bull.*, **107**: 317-327.

FERNANDEZ, O.:

1985. La reproduction du Puffin cendré *Calonectris diomedea* dans les îles de Marseille. In *Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse*, Ann. C.R.O.P., **2**: 56-57.

MOUGIN, J.-L.:

1975. Ecologie comparée des *Procellariidae* antarctiques et subantarctiques. *CNFRA*, **36**, 195 p.
- 1989a. Données préliminaires sur la structure et la dynamique de la population de Pétrels de Bulwer *Bulweria bulwerii* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **308**, 3: 103-106.
- 1989b. La détermination du sexe par mensuration du bec chez le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*. *Cyanopica*, **4**, 3: 353-360.
1997. Aperçus sur la démographie du Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* de Selvagem Grande. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, **49** (277): 107-127.

SERVENTY, D. L. et CURRY, P. J.:

1984. Observations on colony size, breeding success, recruitment and inter-colony dispersal in a Tasmanian colony of Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris* over a 30-year period. *Emu*, **84**: 71-79.

THIBAUT, J.-C.:

1995. Effect of predation by the Black Rat *Rattus rattus* on the breeding success of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* in Corsica. *Mar. Orn.*, **23**: 1-10.

VOISIN, J.-F.:

1988. Breeding biology of the Northern Giant Petrel *Macronectes halli* and the Southern Giant Petrel *M. giganteus* at île de la Possession, îles Crozet, 1966-1980. *Cormorant*, **16**: 65-97.

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

1993. Use of mutually exclusive foraging areas by adjacent colonies of Blue-eyed Shags (*Phalacrocorax atriceps*) at South Georgia. *Col. Waterbds.*, **16**: 176-182.

ZINO, F. et BISCOITO, M.:

1994. Breeding seabirds in the Madeira archipelago. In *Seabirds on islands. Threats, case studies and action plans*. Birdlife Conserv. Ser., **1**: 172-185.