

# LE RÔLE DE L'ÂGE ET DE L'EXPERIENCE DANS LA FREQUENCE ET LA REUSSITE DE LA REPRODUCTION CHEZ LE PUFFIN CENDRE *CALONECTRIS DIOMEDEA BOREALIS* DE SELVAGEM GRANDE (30° 09' N, 15° 52' W)

Par J.-L. MOUGIN<sup>1</sup> et J.-X. LUFBERY<sup>1</sup>

Avec 5 figures

*RESUMÉ.* Chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W), la réussite de la reproduction augmente avec l'âge chez les jeunes oiseaux, mais plus chez les oiseaux plus âgés. Elle augmente avec l'expérience chez les oiseaux peu expérimentés, mais plus chez les oiseaux très expérimentés. Les deux facteurs considérés conjointement, à chaque niveau d'expérience, elle augmente avec l'âge, atteint un maximum, puis décroît. A chaque niveau d'âge, l'accroissement de l'expérience abaisse la réussite des jeunes oiseaux mais augmente celle des oiseaux plus âgés. L'expérience conjointe des partenaires joue également un rôle, les nouveaux couples réussissant moins bien que les couples établis et, parmi eux, ceux formés par deux oiseaux expérimentés réussissent mieux que les couples «mixtes» ou que les couples formés de deux oiseaux inexpérimentés. La fréquence de la reproduction est également contrôlée par l'âge - augmentation chez les jeunes oiseaux puis stagnation - et par l'expérience - diminution dans les 2-3 premières années, puis augmentation et stagnation. Les deux paramètres pris ensemble, pour chaque niveau d'expérience, la fréquence augmente avec l'âge, atteint un maximum, puis décroît. Quant à l'expérience, elle contrôle le niveau maximum atteint et l'âge auquel il est atteint. La productivité est contrôlée par l'âge et par l'expérience de la même façon que la réussite et la fréquence de la reproduction. D'autres facteurs interviennent également, taille de l'oeuf, année, localité et qualités propres des reproducteurs.

---

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

*SUMMARY.* The breeding success of the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* of Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) increases with age in young birds, but no more in older ones. It increases also with experience during the first breeding years, but no more later on. Both factors taken together, at every level of experience, it increases with age, reaches a maximum, then decreases. At every level of age, the increase of experience decreases the success of young birds and increases that of older birds. Established pairs succeed better than new pairs and, among them, «inexperienced» new pairs less well than «mixed» or «experienced» new pairs. Breeding frequency is also dependant on age - increase among young birds then stagnation - and experience - decrease during the 2-3 first breeding years, then increase and stagnation. Both parameters taken together, at every level of experience breeding frequency increases with age, reaches a maximum, then decreases, experience affecting both the maximum level reached and the age when it is reached. Productivity is affected by age and experience in the same way as breeding success and breeding frequency. Other factors also play a part, egg size, year, locality and quality of breeders.

*RESUMO.* O sucesso reprodutivo da Cagarra, *Calonectris diomedea borealis* da Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) aumenta com a idade nos indivíduos novos, mas não nos mais velhos. Aumenta também com a experiência nos primeiros anos de reprodução, cessando esse aumento posteriormente. Tomando em conjunto os dois factores, a qualquer nível de experiência, aumenta com a idade, atingindo um máximo e depois decresce. A qualquer nível etário, o aumento da experiência diminui o sucesso nas aves jovens e aumenta nas aves mais velhas. Os pares bem estabelecidos são mais bem sucedidos do que os novos pares e dentre estes, os pares “inexperientes” menos ainda do que os novos “mistos” ou novos “experientes”. A frequência de reprodução está também dependente da idade, decrescendo nos 2 – 3 primeiros anos de reprodução, aumentando em seguida e estagnando por último. Considerando ambos os parâmetros juntos, a qualquer nível de experiência, a frequência de reprodução aumenta com a idade, atinge um máximo e diminui a seguir. A experiência condiciona tanto o valor máximo atingido como a idade quando este é atingido. A produtividade é afectada pela idade e pela experiência da mesma maneira que o sucesso e a frequência reprodutivos. Outros factores como sejam o tamanho do ovo, o ano, localização do ninho e qualidade dos reprodutores intervêm também.

Dans leur élégant article en partie consacré au rôle de l'âge et de l'expérience des femelles dans la réussite de l'incubation chez le Grand Albatros *Diomedea exulans*, CROXALL *et al.* (1992), passant en revue les données relativement nombreuses consacrées aux oiseaux, ont fait apparaître une extrême diversité dans les conclusions, certains auteurs insistant sur le rôle éminent de l'âge ou de l'expérience, d'autres ne voyant aucune différence notable entre les deux paramètres.

Nous avons cherché à savoir ce qu'il en était chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W), ne nous limitant pas à l'étude

de l'incubation, mais prenant également en compte l'élevage des poussins. Et nous intéressent aussi à la fréquence de la reproduction, c'est-à-dire au total à la productivité de la population (fréquence x réussite) et non pas uniquement à la réussite de sa reproduction.

## MATERIELE ET METHODES

Deux colonies d'étude ont été mises en service en 1978 et une troisième en 1980, regroupant au total un peu moins de 300 nids en 1980 et, compte tenu de l'accroissement des effectifs reproducteurs de la population, un peu moins de 500 depuis la fin des années quatre-vingt. Dans ces colonies, tous les nids sont marqués, tous les adultes bagués ou contrôlés et le nombre d'oeufs pondus compté au cours de visites annuelles effectuées en juin, peu après la ponte. Le nombre de naissances, et donc la part respective des oeufs et des poussins dans la mortalité totale, est déterminé lors de visites effectuées dans la seconde quinzaine de juillet, pendant la période des éclosions. L'effectif des poussins en fin de croissance est décompté peu avant l'envol, généralement en octobre, et les poussins sont alors bagués. Le sexe des couveurs est déterminé au moment du baguage par des mensurations du bec (MOUGIN *et al.*, 1986). Par ailleurs, les absences sabbatiques durant très rarement plus de 3 ans, nous avons admis que tous les oiseaux observés nichant pour la première fois dans la quatrième année d'étude de leur colonie, et *a fortiori* dans les années suivantes, nichaient réellement pour la première fois. L'année de la première reproduction et, par la suite, la fréquence de la reproduction sont ainsi connues pour la plupart des oiseaux, et donc leur expérience. L'âge n'est connu que chez les oiseaux bagués comme poussins et nichant dans les colonies d'étude. La philopatrie étant de loin plus forte chez les mâles que chez les femelles (MOUGIN *et al.* en prep; RISTOW *et al.*, 1990; THIBAUT, 1993), notre échantillon contient plus de mâles d'âge connu que de femelles. Au total, le travail a porté sur 525 oiseaux d'âge connu, 1464 oiseaux d'expérience connue et 379 oiseaux d'âge et d'expérience connus.

Le traitement mathématique des données fait largement appel au très classique test du  $X^2$  chaque fois qu'il a été possible de regrouper les données dans des classes permettant de comparer les performances du point de vue de la reproduction.

Age des reproducteurs et expérience sont des facteurs quantitatifs dont il était tentant d'essayer de mesurer la contribution aux différentes composantes du succès de la reproduction. La régression (dans le cas présent non linéaire et multivariée) en fournit le moyen et les résultats obtenus peuvent être représentés en trois dimensions d'une manière très visuelle. La même méthode fournit également une estimation du pourcentage de la variance expliquée par les deux variables prises en considération - de l'ordre de 53 % par exemple dans la réussite de la reproduction.

La régression à une seule variable a également été utilisée sur les données relatives à trois classes de reproducteurs. Un test de comparaison des coefficients (pente) trouvés a été réalisé au moyen d'un test F selon une procédure décrite dans SOKAL et ROHLF (1981).

## RESULTATS

### A. Réussite de la reproduction

Entre 6 et 27 ans d'âge, la réussite de la reproduction varie très significativement d'une année à l'autre ( $X^2_{21} = 79,2$ ,  $P < 0,01$ ), montrant une corrélation positive significative avec l'âge ( $r_{22} = 0,446$ ,  $P < 0,05$ ). En fait, les différences inter annuelles sont importantes ( $X^2_7 = 39,3$ ,  $P < 0,01$ ) et la corrélation excellente ( $r_8 = 0,880$ ,  $P < 0,01$ ) chez les jeunes oiseaux (de 6 à 13 ans). La variation est beaucoup plus faible ( $X^2_{13} = 26,5$ ,  $P < 0,05$ ) et la corrélation n'existe plus ( $r_{14} = -0,115$ , n.s.) chez les oiseaux plus âgés (de 14 à 27 ans).

La réussite de la reproduction montre une variation très significative ( $X^2_6 = 59,0$ ,  $P < 0,01$ ), très significativement corrélée avec l'expérience des oiseaux ( $r_7 = 0,958$ ,  $P < 0,01$ ) au cours des premières années de reproduction (1-7 ans). Par la suite, entre 8 et 15 ans d'expérience, plus aucune variation significative n'est apparente ( $X^2_7 = 9,0$ , n.s.) et plus aucune corrélation avec l'expérience ( $r_8 = -0,262$ , n.s.). Au total, pour les 15 premières années de reproduction, une variation importante de la réussite de la reproduction est apparente ( $X^2_{14} = 78,9$ ,  $P < 0,01$ ), mais elle n'est nullement corrélée avec l'accroissement de l'expérience ( $r_{15} = 0,278$ , n.s.).

Comme il existe une très forte corrélation entre l'âge et l'expérience ( $r_{11} = 0,993$ ,  $P < 0,01$ ), on peut *a priori* penser que les mathématiques ne pourront pas séparer leurs rôles respectifs dans la réussite de la reproduction. Ceci étant, la Figure 1 montre que, à chaque niveau d'expérience, la réussite de la reproduction augmente avec l'âge, atteint un maximum, puis décroît - ce qui est particulièrement vrai pour les faibles expériences, les plus jeunes oiseaux d'expérience élevée semblant réaliser d'emblée d'excellentes performances. A chaque niveau d'âge, l'augmentation de l'expérience diminue la réussite des jeunes oiseaux et augmente celle des oiseaux âgés. C'est en fait parce que l'expérience conditionne le niveau maximum de réussite et l'âge auquel il est atteint - environ 0,68 en moyenne pour des oiseaux de 11-12 ans dans les 4 premières années de reproduction, et environ 0,82 pour des oiseaux de 14-15 ans entre la septième et la dixième année de reproduction. Il existe de fait une corrélation très significative entre l'expérience de la reproduction et sa réussite maximale ( $r_{10} = 0,940$ ,  $P < 0,01$ ) et entre l'expérience et l'âge auquel ce maximum est atteint ( $r_{10} = 0,978$ ,  $P < 0,01$ ). Au total, les résultats les plus médiocres dans notre échantillon sont le fait des nouveaux reproducteurs âgés de 6 ans (0,38) et les meilleurs ceux des oiseaux âgés de 15 ans effectuant leur dixième reproduction (0,88). On le voit, même des oiseaux d'âge et d'expérience ne sont pas à l'abri d'un échec.

L'expérience antérieure des partenaires des nouveaux couples joue un rôle important dans la réussite de leur première reproduction commune, les couples «expérimentés», c'est-à-dire composés de deux oiseaux ayant acquis antérieurement une expérience individuelle indépendamment l'un de l'autre, réussissant beaucoup mieux que les couples «inexpérimentés», composés de deux nouveaux reproducteurs, les couples

«mixtes», composés d'un oiseau inexpérimenté et d'un oiseau expérimenté, prenant une position intermédiaire - respectivement 0,661 (n = 679), 0,422 (n = 173) et 0,529 (n = 771),  $X^2_2 = 40,3$ ,  $P < 0,01$ . Dans les trois cas cependant, la réussite est inférieure à celle des anciens couples - 0,720 (n = 831), respectivement  $X^2_1 = 6,0$ ,  $P < 0,05$ ;  $X^2_1 = 58,3$ ,  $P < 0,01$ ; et  $X^2_1 = 61,8$ ,  $P < 0,01$ .

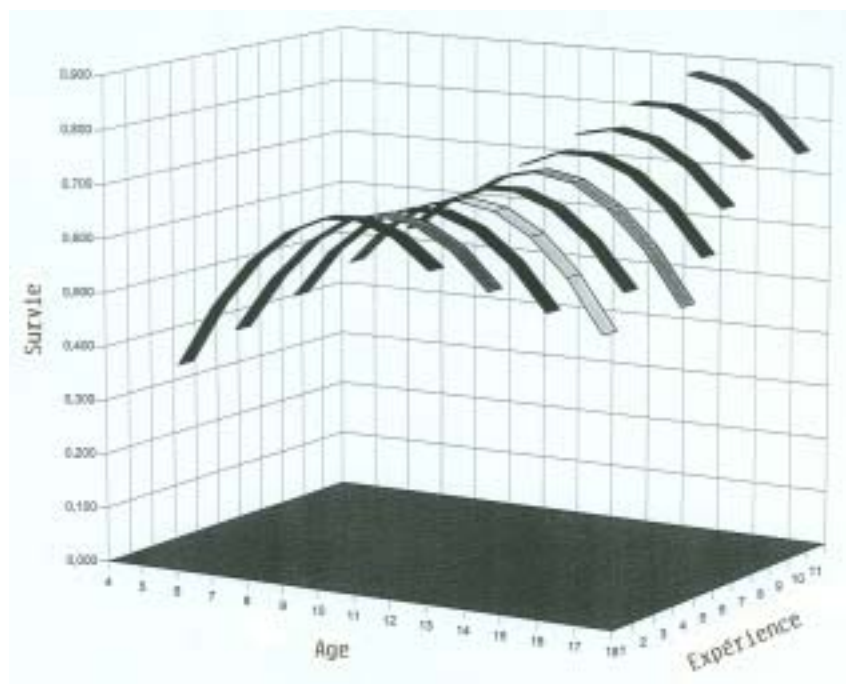


Fig. 1 - Réussite de la reproduction (valeurs ajustées) en fonction de l'âge et de l'expérience.  
- Breeding success (adjusted values) according to age and experience.

Toutes origines confondues, la réussite de la reproduction s'améliore rapidement au cours de la vie commune ( $X^2_{12} = 76,4$ ,  $P < 0,01$ ) et les valeurs obtenues sont significativement corrélées avec le nombre d'années d'expérience commune ( $r_{13} = 0,663$ ,  $P < 0,05$ ), ce qui est particulièrement net dans les premières années de reproduction ( $X^2_5 = 63,9$ ,  $P < 0,01$  et  $r_6 = 0,933$ ,  $P < 0,01$ ), mais plus par la suite ( $X^2_6 = 3,7$ , n.s., et  $r_7 = 0,140$ , n.s.). Notons à ce propos que, dans les couples «mixtes», la réussite de la reproduction est davantage pénalisée - quoique de façon non significative ( $X^2_1 = 0,94$ , n.s.) - quand le mâle est le moins expérimenté des deux oiseaux. Ceci étant, la réussite n'est pas conditionnée au premier chef par l'expérience du partenaire le moins expérimenté. Lors de la première reproduction en effet, les couples «mixtes» ont une réussite intermédiaire entre celle des couples «expérimentés» (80 %) et celle des couples «inexpérimentés» (125 %). Par la suite, pour

des âges moyens similaires, la réussite des couples dont les deux partenaires sont différemment expérimentés (0,657,  $n = 1274$ ) n'est pas différente ( $X^2_1 = 0,32$ , n.s.) de celle des couples où les deux partenaires ont la même expérience (0,676,  $n = 275$ ). Les partenaires les moins expérimentés ne tirent donc pas la réussite vers le bas, pas plus que les partenaires les plus expérimentés ne la tirent vers le haut.

Mais en fait, la rapidité de l'amélioration des performances est directement liée à l'existence antérieure des oiseaux. L'analyse de la variation entre les coefficients  $b$ , réalisée au moyen d'un test  $F$  à 2 DL (SOKAL et ROHLF, 1981), nous a fourni une valeur (7,51) conduisant à rejeter l'hypothèse nulle (pas de différence entre les 3 coefficients  $b$  dans les 3 régressions) avec une probabilité de 0,4 %. Autrement dit, si les performances initiales des couples sont très différentes en fonction de leur origine, elles tendent à devenir remarquablement similaires après quelques années de reproduction en commun.

Les résultats fournis par la réussite de l'incubation (Fig. 2) sont du même type que ceux notés pour la réussite de la reproduction. A chaque niveau d'expérience, la réussite de l'incubation s'accroît avec l'âge, atteint un maximum, puis décroît - l'expérience, pour sa part, conditionnant le taux de réussite maximum et l'âge auquel il est atteint. En revanche, la réussite de l'élevage (Fig. 3) montre des caractéristiques très particulières. Pour un même niveau d'expérience, elle s'accroît régulièrement avec l'âge, sans stagnation ni décroissance pour les âges élevés. Cet accroissement est particulièrement important pour les expériences faibles, plus réduit pour les fortes expériences.

L'âge et l'expérience ne sont toutefois pas les seuls facteurs conditionnant la réussite de la reproduction. Une de nos colonies donne en permanence des résultats sensiblement plus médiocres que les deux autres (0,510,  $n = 1804$ , contre 0,614,  $n = 2383$ ,  $X^2_1 = 46,3$ ,  $P < 0,01$ ), et on note également des variations significatives d'une année à l'autre ( $X^2_8 = 41,8$ ,  $P < 0,01$ ), mais aucune tendance à l'accroissement ou à la diminution ( $r_8 = -0,466$ , n.s.). Enfin, certains oiseaux sont plus «doués» que leurs congénères de même âge et de même expérience. En fait, les oiseaux qui réussissent leur première reproduction montrent, durant toute leur existence, un meilleur succès et une fréquence de la reproduction plus élevée que leurs congénères qui ne l'ont pas réussie. De plus, ils pondent des oeufs plus volumineux et leur taux de survie annuel est plus élevé (MOUGIN, 1997).

## B. Fréquence de la reproduction

Abstraction faite de l'expérience, on note une augmentation très significative de la fréquence de la reproduction entre 7 et 26 ans ( $X^2_{19} = 39,5$ ,  $P < 0,01$ ), très significativement corrélée avec l'accroissement de l'âge ( $r_{20} = 0,601$ ,  $P < 0,01$ ). En fait, l'accroissement est significatif ( $X^2_6 = 20,3$ ,  $P < 0,01$ ) et significativement corrélé avec l'âge ( $r_7 = 0,920$ ,  $P < 0,01$ ) jusqu'à 13 ans environ mais plus par la suite ( $X^2_{12} = 11,9$ , n.s.;  $r_{13} = 0,253$ , n.s.).

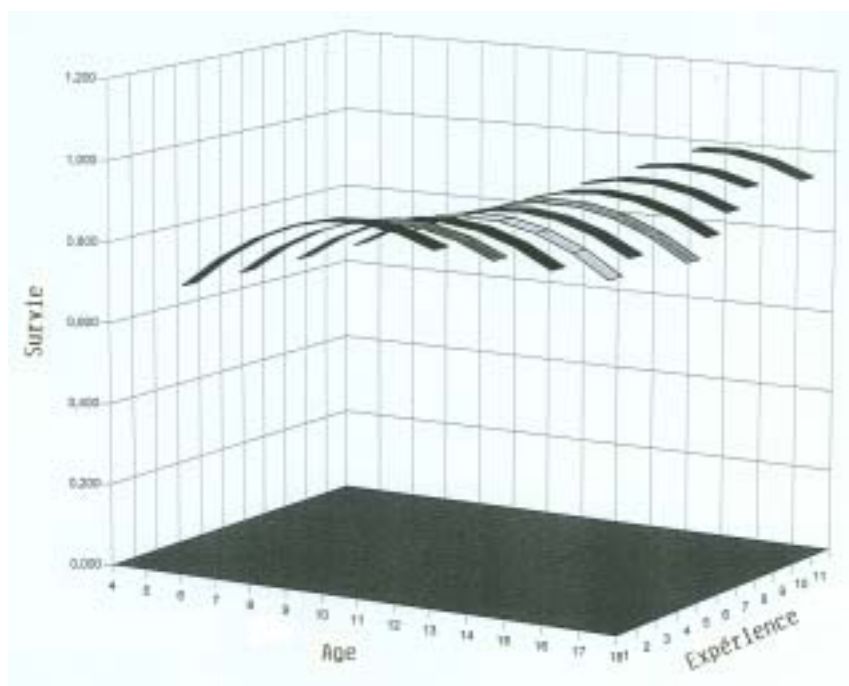


Fig. 2 - Réussite de l'incubation (valeurs ajustées) en fonction de l'âge et de l'expérience.  
- Hatching success (adjusted values) according to age and experience.

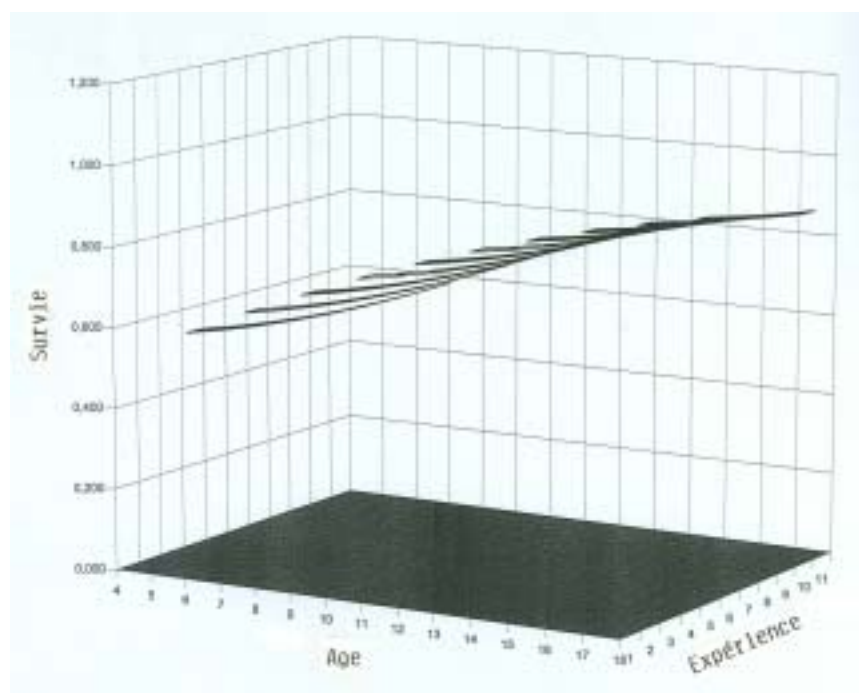


Fig. 3 - Réussite de l'élevage des poussins (valeurs ajustées) en fonction de l'âge et de l'expérience.  
- Fledging success (adjusted values) according to age and experience.

Abstraction faite de l'âge, après une première année de reproduction où la fréquence est bien évidemment maximum, on note une décroissance importante dans l'année ou les deux années qui suivent, puis un accroissement significatif ( $X^2_5 = 20,0$ ,  $P < 0,01$ ) et significativement lié à l'expérience ( $r_6 = 0,979$ ,  $P < 0,01$ ) dans les années suivantes. Par la suite, et au moins jusqu'à la quatorzième année de reproduction, la fréquence de la reproduction reste constante ( $X^2_5 = 1,73$ , n.s.;  $r_6 = 0,724$ , n.s.).

La Figure 4, qui prend en compte à la fois l'âge et l'expérience, montre que, à chaque niveau d'expérience, la fréquence de la reproduction augmente avec l'âge, passe par un maximum, puis décroît, ce qui est particulièrement vrai pour les faibles expériences, les jeunes oiseaux d'expérience élevée fournissant d'emblée des valeurs élevées. L'expérience, pour sa part, conditionne à la fois le niveau maximum atteint et l'âge auquel il est atteint - environ 0,85 pour des oiseaux de 10-11 ans dans le cas d'une faible expérience, et 0,97 pour des oiseaux de 13-14 ans dans le cas d'une expérience élevée, l'accroissement en fonction de l'expérience étant significatif dans les deux cas (respectivement  $r_7 = 0,813$ ,  $P < 0,05$  et  $r_7 = 0,818$ ,  $P < 0,05$ ).

### C. Productivité

Abstraction faite de l'expérience, on note une augmentation significative de la productivité entre 7 et 26 ans ( $X^2_{19} = 33,6$ ,  $P < 0,05$ ), très significativement corrélée avec l'accroissement de l'âge ( $r_{20} = 0,569$ ,  $P < 0,01$ ). Chez les jeunes oiseaux (13 ans au plus) comme chez les oiseaux plus âgés (14-26 ans), la productivité varie significativement d'une année à l'autre - respectivement  $X^2_6 = 19,0$ ,  $P < 0,01$  et  $X^2_{12} = 27,7$ ,  $P < 0,01$  - mais cette variation n'est corrélée avec l'âge que chez les premiers - respectivement  $r_7 = 0,956$ ,  $P < 0,01$  et  $r_{13} = 0,091$ , n.s.

Abstraction faite de l'âge, la productivité des oiseaux décroît entre la première et la deuxième année de reproduction, puis augmente dans les 5 suivantes ( $X^2_5 = 30,4$ ,  $P < 0,01$ ), en corrélation significative avec l'expérience ( $r_6 = 0,980$ ,  $P < 0,01$ ). Par la suite, au moins jusqu'à la quatorzième année, la variation n'est plus significative ( $X^2_6 = 3,1$ , n.s.) et n'est plus corrélée avec l'expérience ( $r_6 = -0,576$ , n.s.). Au total, pour les 14 premières années de reproduction, on note une variation significative de la productivité des oiseaux ( $X^2_{13} = 45,3$ ,  $P < 0,01$ ), sans corrélation avec leur expérience ( $r_{14} = 0,197$ , n.s.).

La Figure 5, qui prend en compte à la fois l'âge et l'expérience, montre que, à chaque niveau d'expérience, la productivité des oiseaux augmente avec l'âge, passe par un maximum, puis décroît. L'expérience, pour sa part, conditionne l'âge auquel la productivité maximum est atteinte - il augmente avec l'expérience des oiseaux - et le niveau de productivité atteint. On notera en particulier le très fort ensellement existant au niveau de la quatrième année de reproduction. De ce fait, les valeurs élevées enregistrées au cours de la première année ne seront pas observées à nouveau avant la septième ou la huitième.



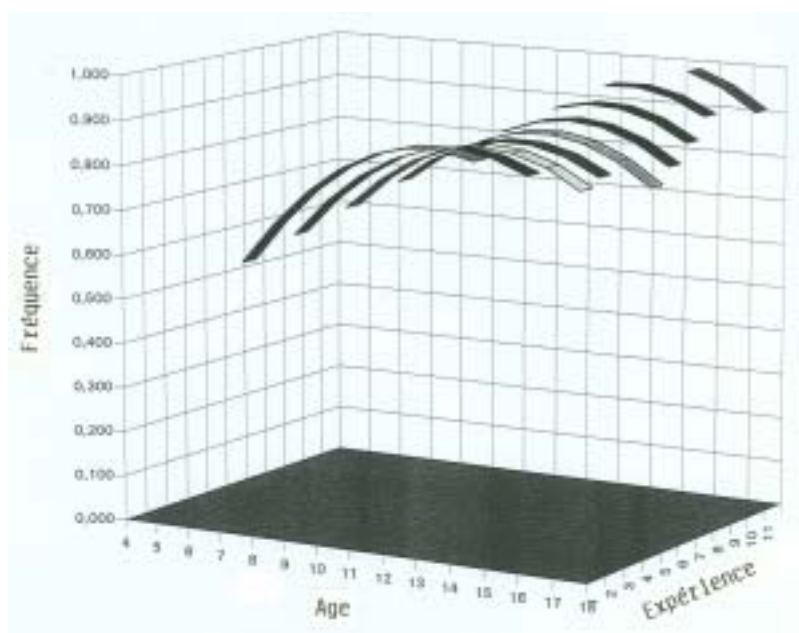


Fig. 4 - Fréquence de la reproduction (valeurs ajustées) en fonction de l'âge et de l'expérience.  
- Breeding frequency (adjusted values) according to age and experience.

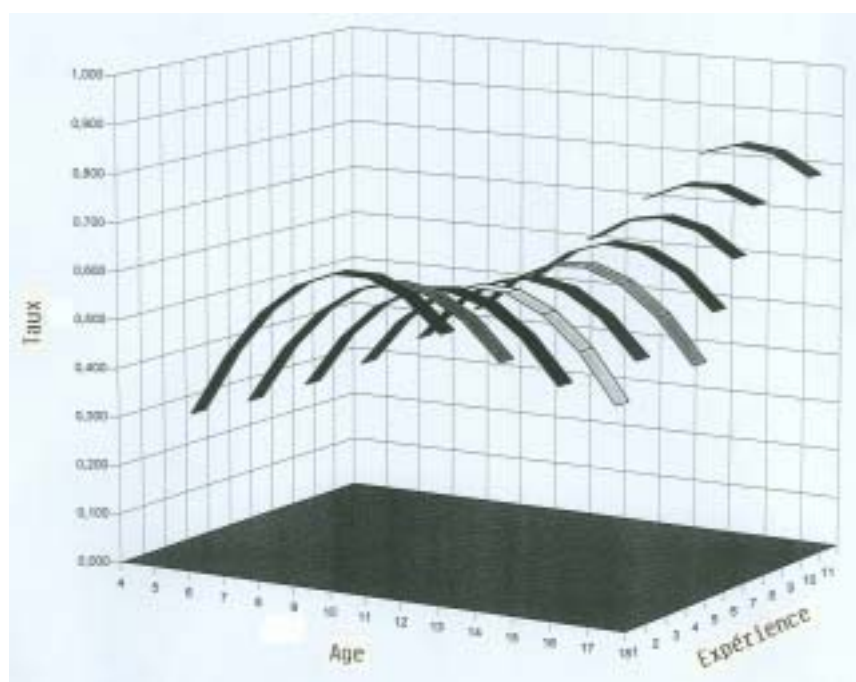


Fig. 5 - Productivité (valeurs ajustées) en fonction de l'âge et de l'expérience.  
- Productivity (adjusted values) according to age and experience.

## DISCUSSION

En plus de l'âge et de l'expérience, qui ne sont pas indépendants, la réussite de la reproduction est conditionnée par de nombreux facteurs, dépendants des deux précédents comme la taille de l'oeuf, ou indépendants comme l'année, la localité ou les qualités propres de chaque oiseau. Les facteurs étudiés eux-mêmes ne sont peut-être pas aussi simples qu'ils semblent l'être *a priori*. L'expérience, en particulier, est un facteur très hétérogène, regroupant à la fois l'expérience individuelle des oiseaux, l'expérience conjointe des couples et probablement l'expérience acquise avant la première reproduction. Dans les groupes où la période d'immaturité est très longue, où les oiseaux fréquentent les colonies pendant des années avant de nicher pour la première fois, une certaine expérience est probablement acquise avant toute ponte. Ainsi, lors de sa première reproduction, un Puffin cendré de Selvagem Grande, qui fréquente la terre depuis déjà 3-4 ans en moyenne, peut avoir une expérience plus importante qu'un Guillemot de Brünnich *Uria lomvia* (GASTON *et al.*, 1994), un Cormoran de Brandt *Phalacrocorax penicillatus* (BOEKELHEIDE et AINLEY, 1989) ou un Manchot empereur *Aptenodytes forsteri* (MOUGIN et VAN BEVEREN, 1979) qui y sont venus pour la première fois environ un an avant seulement. Dans ces conditions, chercher à définir les rôles respectifs des deux facteurs considérés s'apparente à la quadrature du cercle, ce qui explique probablement pourquoi les résultats obtenus par les différents auteurs diffèrent assez sensiblement.

Chez le Puffin cendré de Selvagem Grande, pris séparément, l'âge et l'expérience conditionnent tous deux la réussite de la reproduction, celle-ci augmentant rapidement chez les jeunes oiseaux et chez les oiseaux peu expérimentés, mais restant stable chez les oiseaux plus âgés et plus expérimentés. Ceci est très généralement admis (CROXALL *et al.*, 1992; GASTON *et al.*, 1994; HAYMES et BLOKPOEL, 1980; OLLASON et DUNNET, 1978; PYLE *et al.*, 1991; SHAW, 1986; THOMAS, 1983; WEIMERSKIRCH, 1990; WOOLLER *et al.*, 1990 parmi beaucoup d'autres), mais l'amélioration est plus ou moins nette (FURNESS, 1984) et il existe des exceptions. Ainsi l'expérience semble n'exercer qu'une très faible influence chez le Cormoran de Brandt (BOEKELHEIDE et AINLEY, 1989) et l'âge chez la Mouette australienne *Larus novaehollandiae* (MILLS, 1973).

En ce qui concerne l'expérience, individuelle et conjointe, la réussite de nouveaux couples de Puffins cendrés est supérieure chez les couples «mixtes» à celle des couples «inexpérimentés» et inférieure à celle des couples «expérimentés», et dans tous les cas inférieure à celle des anciens couples chez qui elle s'améliore au fil des années. C'est le cas le plus général chez les oiseaux de mer (BRADLEY *et al.*, 1990; MILLS, 1973; OLLASON et DUNNET, 1978, 1986; WEIMERSKIRCH, 1990) mais, chez le Guillemot de Brünnich (GASTON *et al.*, 1994), la réussite d'un couple «mixte» est semblable à celle d'un couple «inexpérimenté» - elle est donc conditionnée surtout par la compétence de l'oiseau le moins compétent du couple. Par ailleurs, les nouveaux couples réussissent leur reproduction aussi bien que les anciens chez le Cormoran à pieds noirs *Phalacrocorax atriceps* (SHAW,

1986). Mais il s'agit là d'une espèce chez qui la fidélité au partenaire est extrêmement faible, 77,3% des oiseaux changeant en effet de partenaire chaque année, pour quelque cause que ce soit, contre 26,4 % chez le Puffin cendré. Pour tenir compte d'une éventuelle acquisition d'expérience antérieure à la première reproduction, on notera que, chez le Puffin cendré, les oiseaux inexpérimentés obtiennent dès leur première reproduction une réussite honorable de 0,51, qui se compare favorablement avec les 0,2 du Guillemot de Brünnich ( $X^2_1 = 45,3$ ,  $P < 0,01$ , GASTON *et al.*, 1994), et avec les 0,34 du Cormoran de Brandt ( $X^2_1 = 27,7$ ,  $P < 0,01$ , BOEKELHEIDE et AINLEY, 1989). Enfin, chez le Puffin cendré, la réussite des couples «mixtes» est moindre quand le mâle est l'oiseau le moins expérimenté. Cela pourrait surprendre. En fait, on peut penser que le travail du mâle est plus compliqué et plus astreignant que celui de la femelle. Les femelles n'ont qu'à pondre et à quitter rapidement le nid. En revanche, les mâles doivent être présents au nid au moment de la ponte - ce qui exige une parfaite synchronisation avec leur partenaire, celle-ci ne les attendant guère en cas d'absence - et assurer la première très longue période d'incubation - ils ont donc du se suralimenter dans les jours précédents alors que, dans le même temps, leur présence à terre était rendue nécessaire par la défense du nid contre d'éventuelles usurpations. On peut donc penser qu'à inexpérience égale, un mâle, beaucoup plus sollicité à cette époque que sa partenaire, risque plus qu'elle de causer la perte de la ponte.

On notera également que, lors de la première reproduction des Puffins cendrés, l'augmentation de l'âge améliore la réussite dans un premier temps, puis la diminue dans un second, ce qui semble être exceptionnel chez les oiseaux - la réussite de la première reproduction étant généralement d'autant meilleure qu'elle est plus tardive (OLLASON et DUNNET, 1978; WOOLLER *et al.*, 1990) - mais peut s'expliquer - les oiseaux qui tardent trop à nicher font preuve d'une absence de motivation qui peut se manifester également pendant leur reproduction et compromettre la survie de leur oeuf. Le rôle néfaste des oiseaux âgés est également apparent pour des expériences élevées, mais celui des oiseaux jeunes disparaît progressivement, les puffins obtenant d'emblée des résultats de plus en plus optimaux, de plus en plus élevés, à des âges également de plus en plus élevés. Et remarquons que ce décalage progressif masque, sur une moyenne ne tenant pas compte de l'expérience, la décroissance obtenue à chaque niveau d'expérience pour les âges élevés.

La réussite de l'incubation et celle de l'élevage des poussins sont contrôlées différemment par l'âge et l'expérience. A chaque niveau d'expérience, les âges élevés sont défavorables à la réussite de l'incubation mais pas à celle de l'élevage des poussins, probablement parce que les oiseaux âgés peu motivés ont été éliminés au cours de l'incubation. On notera encore que, pendant l'élevage, l'augmentation de l'âge joue un rôle important pour les expériences faibles, plus réduit pour les expériences élevées. Enfin, on s'étonnera peut-être de ce que la réussite de l'élevage soit conditionnée par l'expérience - ce n'est pas le cas chez tous les oiseaux de mer (WEIMERSKIRCH, 1990) - alors qu'une parfaite maîtrise de la prospection alimentaire est acquise longtemps avant la première reproduction. Mais c'est une chose de savoir collecter de la nourriture

et c'en est une autre de savoir l'apporter en quantités suffisantes et en temps opportun à un poussin. Par ailleurs, les facteurs alimentaires ne sont probablement pas tout.

La rareté des données détaillées concernant la fréquence de la reproduction et la productivité des oiseaux ne nous permet guère d'effectuer des comparaisons entre le Puffin cendré et d'autres espèces marines. Notons cependant que la première augmente avec l'expérience chez le Puffin à bec grêle *Puffinus tenuirostris* (WOOLLER *et al.*, 1990) et que, chez les espèces à ponte multiple, l'augmentation de l'importance de la ponte avec l'âge et avec l'expérience semble être assez fréquente (HAYMES et BLOKPOEL 1980; RYDER, 1980; SAETHER, 1990; THOMAS, 1983) - ce qui ne diffère pas sensiblement de ce qui a été observé chez le Puffin cendré. Donc, résumons brièvement les résultats obtenus. Dans les deux cas, fréquence de la reproduction et productivité, si l'on prend en compte séparément les deux facteurs, on note un accroissement en fonction de l'âge chez les jeunes oiseaux, mais plus chez les oiseaux âgés. Dans les deux cas également, on note une décroissance chez les oiseaux inexpérimentés, suivie d'un accroissement et d'une stagnation. L'âge et l'expérience étant pris en compte conjointement, dans les deux cas, à chaque niveau d'expérience, les oiseaux d'âge moyen obtiennent de meilleurs résultats que les oiseaux jeunes ou âgés. La valeur maximale, qui diminue avec l'expérience dans un premier temps - et ceci est particulièrement net pour la productivité - puis augmente dans un second, est décalée vers les âges élevés avec l'augmentation de l'expérience. Ainsi, en ce qui concerne la productivité, les meilleurs résultats sont donnés par des oiseaux d'âge moyen et de forte expérience - au moins dans la zone d'expérience que nous avons pu explorer mais il est possible qu'un tassement apparaisse pour des expériences plus importantes - la conjonction d'une réussite en augmentation et d'une fréquence en diminution donnant une productivité médiocre aux oiseaux n'ayant que quelques années d'expérience, moindre que celle d'oiseaux moins expérimentés dont la fréquence de reproduction, mais pas la réussite, est plus élevée.

En conclusion, comme c'est le cas pour d'autres espèces (PYLE *et al.*, 1991; WOOLLER *et al.*, 1990), la fréquence et la réussite de la reproduction et la productivité du Puffin cendré sont affectées par l'âge et l'expérience selon des mécanismes extrêmement compliqués, mettant en jeu d'autres facteurs trop inter corrélés et pas suffisamment contrôlés pour rendre possible une explication simple.

## REFERENCES

BOEKELHEIDE, R. J. et AINLEY, D. G.:

1989. Age, resource availability, and breeding effort in Brandt's Cormorant. *Auk*, **106**: 389-401.

BRADLEY, J. S., WOOLLER, R. D., SKIRA, I. J. et SERVENTY, D. L.:

1990. The influence of mate retention and divorce upon reproductive success in Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *J. Anim. Ecol.*, **59**: 487-496.

CROXALL, J. P., ROTHERY, P. et CRISP, A.:

1992. The effect of maternal age and experience on egg-size and hatching success in Wandering Albatrosses *Diomedea exulans*. *Ibis*, **134**: 219-228.

FURNESS, R. W.:

1984. Influences of adult age and experience, nest location, clutch size and laying sequence on the breeding success of the Great Skua *Catharacta skua*. *J. Zool., Lond.*, **202**: 565-576.

GASTON, A. J., DE FOREST, L. N., DONALDSON, G. et NOBLE, D. G.:

1994. Population parameters of Thick-billed Murres at Coats Island, Northwest Territories, Canada. *Condor*, **96**: 935-948.

HAYMES, G. T. et BLOKPOEL, H.:

1980. The influence of age on the breeding biology of Ring-billed Gulls. *Wilson Bull.*, **92**: 221-228.

MILLS, J. A.:

1973. The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the Red-billed Gulls *Larus novaehollandiae scopulinus*. *J. Anim. Ecol.*, **42**: 147-162.

MOUGIN, J.-L.:

1997. A good start in life: influence of parental quality on breeding and survival in the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis*. *Avocetta*, **21**: 188-191.

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

1986. La détermination du sexe par mensuration du bec chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **302**, 3, 3: 91-96.

MOUGIN, J.-L. et VAN BEVEREN, M.:

1979. Structure et dynamique de la population de Manchots empereurs *Aptenodytes forsteri*

de la colonie de l'archipel de Pointe Géologie, Terre Adélie. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 289, **D**: 157-160.

OLLASON, J. C. et DUNNET, G. M.:

- 1978. Age, experience and other factors affecting the breeding success of the Fulmar, *Fulmarus glacialis*, in Orkney. *J. Anim. Ecol.*, **47**: 961-976.
- 1986. Relative effects of parental performance and egg quality on breeding success of Fulmars *Fulmarus glacialis*. *Ibis*, **128**: 290-296.

PYLE, P., SPEAR, L. B., SYDEMAN, W. J. et AINLEY, D. G.:

- 1991. The effects of experience and age on the breeding performance of Western Gulls. *Auk*, **108**: 25-33.

RISTOW, D., FELDMANN, F., SCHARLAU, M. et WINK, M.:

- 1990. Population structure, philopatry and mortality of Cory's Shearwaters *Calonectris d. diomedea*. *Die Vogelwelt*, **111**: 172-181.

RYDER, J. P.:

- 1980. The influence of age on the breeding biology of colonial nesting seabirds. *In : Behavior of marine animals. 4 : Marine birds*. J. Burger, B. L. Olla et H. E. Winn (éds.), New York, Plenum Press: 153-168.

SAETHER, B. E.:

- 1990. Age-specific variation in reproductive performance of birds. *Current Ornithology*, **7**: 251-283.

SHAW, P.:

- 1986. Factors affecting the breeding performance of Antarctic Blue-eyed Shags *Phalacrocorax atriceps*. *Orn. Sc.*, **17**: 141-150.

SOKAL, R. R. et ROHLF, F. J.:

- 1981. *Biometry*. New York, W. H. Freeman.

THIBAUT, J.-C.:

- 1993. Natal philopatry in the Cory's Shearwater (*Calonectris d. diomedea*) on Lavezzi Islands, Corsica. *Colonial Waterbirds*, **16**: 77-82.

THOMAS, C. S.:

- 1983. The relationships between breeding experience, egg volume and reproductive success of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis*, **125**: 567-574.

WEIMERSKIRCH, H.:

1990. The influence of age and experience on breeding performance of the Antarctic Fulmar, *Fulmarus glacialisoides*. *J. Anim. Ecol.*, **59**: 867-875.

WOOLLER, R. D., BRADLEY, J. S., SKIRA, I. J. et SERVENTY, D. L.:

1990. Reproductive success of Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris* in relation to their age and breeding experience. *J. Anim. Ecol.*, **59**: 161-170.