

LES ÎLES ET LA CONSERVATION DES OISEAUX OCÉANIKES: L'EXEMPLE D'UNE ESPÈCE ATLANTIQUE, LE PUFFIN CENDRÉ *CALONECTRIS DIOMEDEA BOREALIS*

Par C. JOUANIN *, F. ROUX * ET J.-L. MOUGIN *

Avec 2 maps e 2 photos

SUMMARY. Islands and conservation of oceanic birds: the example of an Atlantic species, Cory's Shearwater, *Calonectris diomedea borealis*.

A distinction is made between sea-birds, which feed in the tidal zone and rest on coast, and oceanic birds which are quite independant from land for rest as well as for food.

Oceanic birds nest on or inside ground. They are vulnerable on land. For breeding necessities they need places free of terrestrial predators, quadrupeds or bipeds. That was generally the case of the oceanic islands before the great travels of discovery of the modern times.

The present situation of the Selvagens/Salvage islands gives an idea of the past situation of undisturbed oceanic islands. No less than 5 species of Tubenoses are breeding there. The largest, by its size, of those 5 species, *Calonectris diomedea*, is typically an Atlantic bird, at least by its subspecies *borealis*.

The Selvagens population of *Calonectris* has been harvested by Madeiran people since centuries. The falling down of the harvest during the 1960^{ies} motivated the constitution of Selvagens Islands as a natural reserve and our own researches on the population dynamics.

Our work has been based on ringing of chicks since 1968, of adults since 1978, on working of ca 500 nests with annual control of occupiers since 1979.

The main demographic parameters have been determined: age of first breeding, survival of eggs and chicks, faithfulness to nest site and to mate, intermittent breeding. No sign of aging has yet been observed.

During its lifetime, each *Calonectris* produces 4 fledglings. One out of these 4 has to replace the adult progenitor at the end, if the population is supposed to be stable. It is the destruction of adults by irresponsible visitors which induced the population decline of the 1960^{ies}. A constructive demonstration has been provided this very year by a new conservation measure ordered by the Parque Natural da Madeira, the wardening of Selvagem Pequena from March to November. On this small islet *Calonectris diomedea* was not known to breed successfully before. In 1993 several hundreds of pairs established themselves.

* Muséum National d'Histoire Naturelle, Zoologie, Mammifères et Oiseaux, 55 rue de Buffon, 75005 Paris, France.

Que faut-il comprendre par oiseaux de mer? Presque toutes les personnes interrogées pensent aussitôt aux mouettes ou goélands qui sont en réalité des oiseaux côtiers, des oiseaux de bord de mer.

Une distinction fondamentale est à faire entre les espèces qui dépendent pour leur alimentation des animaux et des végétaux vivant dans la zone de balancement des marées, ou au voisinage des côtes, et qui passent la nuit à terre, et les espèces pélagiques: celles-ci sont indépendantes de la terre aussi bien pour leur repos que pour leur alimentation.

Nous appellerons oiseaux océaniques ces espèces qui dépendent strictement du milieu marin dont elles tirent toute leur subsistance et qui passent la majeure partie de leur vie au dessus de ou sur la mer. Les espèces océaniques ne viennent à terre que pour s'accoupler, pondre, couvrir leur oeuf, élever leur poussin, au total quelques semaines seulement dans l'année et, au cours de ces semaines, quelques heures par jour seulement.

A ces oiseaux océaniques il faut pour assurer leur reproduction des lieux de nidification où n'ont pas accès les prédateurs terrestres: quadrupèdes carnivores ou rongeurs et aussi bipèdes! Car le formidable développement de leur facultés de vol, qui leur permet de passer des semaines, des mois, des années au dessus des flots, s'est fait en partie au détriment de l'aptitude à la locomotion terrestre. Ces oiseaux nichent au sol, souvent même dans le sol; ils sont très vulnérables pendant la saison de reproduction: il est nécessaire pour eux de pondre dans des endroits sans prédateurs terrestres.

C'était le cas de la plupart des îles océaniques, comme par exemple Madère, les Açores, les îles du Cap Vert, certaines des Canaries, avant les grands voyages de découvertes et de colonisation des temps modernes.

L'océan est vaste et ses ressources sont immenses. Avec un vol très économe d'énergie, les Procellariens ont une aire de dispersion énorme, même pendant les mois où ils doivent revenir à intervalles réguliers sur les lieux de reproduction. Chez le Puffin cendré qui est l'objet de la présente étude, au début de la période d'élevage des poussins, les adultes nourriciers s'absentent moins de deux jours (durée moyenne d'absence: 1,8 jour), néanmoins leur aire de prospection alimentaire potentielle (1) couvre près de 200000 km². Pendant l'incubation, époque où les adultes s'absentent une semaine, cette aire de prospection alimentaire potentielle couvre plusieurs millions de kilomètres carrés.

Même aux temps passés, quand les populations macaronésiennes étaient vingt fois et plus ce qu'elles sont aujourd'hui, le prélèvement fait par les Puffins cendrés dans les couches superficielles de la mer, ne correspondait qu'à un pourcentage infime de la production

(1) La formule de Pennycuik donne la vitesse de vol en fonction du poids et de l'envergure de l'oiseau. Poids moyen de *Calonectris diomedea borealis*: 885 g, envergure: 130 cm. D'où la vitesse de vol en ligne droite: 30,6 km/h, et en zig-zag: 21,7 km/h. Nous supposons que le temps de vol ne couvre que la moitié de l'absence.

tertiaire de l'océan. L'un des facteurs qui limitent l'expansion des oiseaux océaniques, c'est la raréfaction des lieux de nidification possibles, c'est-à-dire ceux où ils peuvent se reproduire en sécurité.

De nos jours l'océan est un désert par rapport à celui que nos ancêtres parcouraient il y a 500 ans. Ce que nous voyons aujourd'hui est le résidu, après plusieurs siècles de gestion irrationnelle, d'une situation dont nous avons peine à imaginer la richesse et la diversité. L'océan était alors survolé par de nombreuses espèces d'oiseaux de tailles différentes, exploitant par la voie aérienne les richesses de la couche superficielle de la mer.

Un texte de Gaspar Fructuoso, chroniqueur méticuleux de l'histoire des Açores, cité par Gérard Le Grand, donne une description de l'île de Corvo aux premiers temps de sa colonisation: "il y a tant (d'oiseaux) qu'ils couvrent de leurs foules la terre... on (en) tire beaucoup de profit, comme la viande que l'on mange, comme de l'huile qu'ils donnent, dont on remplit les pipes, des quarts ou des jarres, et aussi qui donnent des plumes."

Les îles Selvagens, ou Salvage, ou Sauvages (2), sont de nos jours l'un des derniers exemples de ce qu'étaient autrefois les îles océaniques, véritables lieux de concentration, véritables réservoirs d'oiseaux océaniques. Le règlement de la réserve naturelle des îles Selvagens interdit d'y parcourir les zones de sol meuble, car il est impossible d'y marcher sans écraser des terriers de nidification de Pétrels. Épargnées par les rats, les chats, les chiens, les cochons, etc., abandonnées par les hommes après d'infructueuses tentatives de développement, les îles Selvagens sont restées un lieu de reproduction exceptionnellement favorable pour les oiseaux océaniques. Non moins de cinq espèces, appartenant à autant de genres différents, s'y reproduisent en abondance: le Puffin cendré, *Calonectris diomedea*, le Petit Puffin *Puffinus assimilis*, le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*, le Pétrel de Castro *Oceanodroma castro*, et le Pétrel frégate *Pelagodroma marina*.

La plus grande de ces cinq espèces, *Calonectris diomedea*, sous la forme *borealis*, est un oiseau typiquement atlantique. Ses immenses déplacements couvrent la majeure partie de l'océan de ce nom. Dans les eaux nord-américaines il est appelé Puffin de Cory, du nom de l'ornithologiste de Boston qui décrivit la sous-espèce des Sauvages d'après un spécimen obtenu près du Cap Cod en 1880.

Le Puffin cendré est une espèce polytypique où l'on distingue trois sous-espèces, la sous-espèce nominale qui niche en Méditerranée, la sous-espèce *borealis* de plus grande taille, qui se reproduit aux Açores, aux Berlengas, à Madère, aux Selvagens, aux Canaries, et enfin la sous-espèce *edwardsi* propre aux îles du Cap Vert. Cette dernière est de taille nettement plus faible et de pattern un peu différente.

(2) Le mot français Sauvage est l'homologue exact du portugais Selvagem, pluriel Selvagens. Le mot anglais Salvage, que l'on trouve souvent sur les cartes marines, doit son adoption à l'homophonie, mais son emploi perpétue un contre-sens.

Dans l'archipel de Madère les Puffins cendrés, ou Puffins de Cory, sont connus sous le nom sonore de Cagarros, un nom vraisemblablement inspiré par leur voix puissante aux sonorités déconcertantes (3).

Ces oiseaux ont de tous temps et en tous lieux été exploités par l'homme. L'exploitation séculaire de la colonie des îles Selvagens, qui s'est maintenue jusqu'en 1967, était particulièrement célèbre. Son produit annuel était de 20 à 25 000 poussins. Il est resté constant pendant des siècles. C'est son effondrement à partir du milieu des années 1960 qui a motivé d'une part l'érection des îles Selvagens en réserve naturelle, d'autre part nos recherches sur la structure et la dynamique de population de l'espèce. Parallèlement P. A. ZINO et F. ZINO, T. MAUL et J. M. BISCOITO établissaient le calendrier du cycle reproducteur.

Nos recherches ont reposé sur des opérations de baguage conduites sur des poussins depuis 1968, sur des adultes depuis 1978, et sur le marquage d'un échantillon de 500 nids environ depuis 1980, avec contrôle annuel des occupants, adultes reproducteurs et jeunes. Ce travail a permis de déterminer les paramètres démographiques indispensables pour comprendre le fonctionnement de la population: âge de la première reproduction, taux de survie au nid des oeufs et des poussins, taux de survie des jeunes de première année, taux de survie des adultes, ainsi que les taux de fidélité au nid et au partenaire. Des interruptions temporaires de la reproduction ont été mises en évidence chez les adultes, mais à ce jour nous n'avons encore rencontré chez ceux-ci aucun signe de vieillissement, de diminution des facultés reproductrices par suite de l'âge.

Les Puffins cendrés ne pondent qu'un oeuf par an: la ponte ne comprend qu'un oeuf et il n'y a pas de ponte de remplacement en cas de perte.

L'incubation dure environ 54 jours, l'élevage du poussin environ 100 jours.

Entre la ponte et l'envol des jeunes, la mortalité qui porte sur les oeufs et les poussins est très variable selon les années et à l'intérieur d'une même colonie selon les secteurs, mais elle est toujours importante. Dans les exemples que nous avons étudiés le taux de survie au nid a varié de 79,7 à 40,1 % selon l'année et le secteur. Il est de 59,2 % en moyenne. La principale cause de mortalité est l'inexpérience et la maladresse des jeunes parents.

Mais les premiers jours de la vie en mer du jeune oiseau, ceux qui suivent immédiatement son départ du nid, sont les plus périlleux. Le jeune oiseau ne dispose que d'une semaine de réserves au moment où il doit découvrir seul un milieu inconnu, fondamentalement nouveau pour lui, où il doit apprendre à voler dans le vent et la houle, apprendre à nager, à s'alimenter, à repérer et saisir sa nourriture, alors qu'il était auparavant

(3) Aux Açores ces oiseaux sont souvent appelés Cagarros, le même vocable avec un genre grammatical différent.

complètement passif dans la satisfaction de ses besoins alimentaires, attendant que ses parents viennent le nourrir par régurgitation.

Les individus qui survivent à cette épreuve mènent pendant plusieurs années une existence purement océanique. Ils ne reviennent pas à terre sur leur lieu de naissance avant quatre ans. Quelques individus y sont contrôlés au début de la quatrième saison de reproduction qui suit leur naissance, mais la réapparition massive des jeunes a lieu au bout de cinq ans seulement.

Et cela ne signifie pas pour autant qu'ils vont se reproduire. La reproduction débute en moyenne à 9 ans, avec d'importantes différences entre les individus, à 4 ans chez les plus précoces, à 13 ans chez les plus tardifs, ces valeurs extrêmes ne concernant cependant qu'un pourcentage infime de la population. 90 % des oiseaux commencent à nicher dans un intervalle de 5 ans, entre 7 et 11 années d'âge.

Le taux de survie annuel des adultes est supérieur à 95 %. Nos plus récentes estimations donnent 95,6 %. L'espérance de vie des individus qui ont franchi les étapes difficiles de la croissance au nid et de l'envol est de 22,2 ans. Chaque individu a donc devant lui en moyenne $22 - 8 = 14$ années de reproduction. Il sera producteur au cours de sa vie de 7 oeufs: 14 divisé par 2, puisque chaque individu compte pour moitié dans la reproduction.

Avec un taux de survie au nid de 60 % chaque individu sera donc producteur au cours de sa vie d'un peu plus de 4 jeunes à l'envol. Admettons pour simplifier que tous les jeunes accèdent à l'âge de la reproduction à l'âge moyen de 9 ans: pour que la population se maintienne stable, il est nécessaire que l'un des 4 jeunes remplace l'adulte producteur au terme de sa vie. La population est condamnée au déclin si la mortalité des jeunes entre leur envol du nid et leur accession à l'âge de la reproduction dépasse 75 %.

En revanche la population augmentera si la mortalité se maintient à un taux inférieur. On peut penser que peu à peu elle occupera tous les sites de nidification possibles. C'est la situation de croissance qui prévaut actuellement dans la réserve des îles Selvagens: entre les deux derniers recensements auxquels nous avons procédé, 1989 et 1992, nous constatons un taux de progression annuel de 4,7%.

La récolte des cagarras intervenait autrefois à la fin de l'élevage des poussins, quelques semaines avant leur envol. Dans le cycle biologique cette récolte intervenait un peu avant le moment critique où les poussins quittent leur terrier pour affronter la vie océanique. La récolte de 25 000 d'entre eux avait pour conséquence indirecte de réduire considérablement la concurrence alimentaire dans les parages immédiats des Selvagens. On peut penser qu'elle améliorait les chances de survie en mer des jeunes qui avaient échappé au massacre: le prélèvement humain se substituait alors en quelque sorte à la mortalité naturelle. Et de manière fortuite la mortalité globale, prélèvements humains compris, demeurait inférieure au taux qui aurait entraîné fatalement la ruine de la colonie.

Fortuite, car les chasseurs de cagarras ne pouvaient pas connaître le taux maximum de prélèvement qu'autorisait la démographie de la population et c'est par un heureux hasard que le prélèvement restait en deçà.

Une notion de nos jours familière en démographie animale indique que chez les espèces à longue durée de vie, le taux de multiplication, c'est-à-dire la maintenance, la croissance ou la décroissance de la population, est beaucoup plus sensible à la survie des adultes qu'à la fécondité. La grande importance du taux de survie adulte est une conséquence de sa forte valeur. Chez les Puffins cendrés il est supérieur à 95 %: le taux de multiplication des effectifs est donc principalement contrôlé par le taux de survie adulte. C'est la destruction d'adultes par des visiteurs irresponsables, qui a provoqué l'effondrement de la colonie des Selvagens dans les années 60 de ce siècle: nous retrouvons ici le rôle fâcheux de ces prédateurs bipèdes auquel il a été fait allusion au début de cette communication. La preuve en a été administrée, cette année même, par le Parque Natural da Madeira qui a pris la décision très heureuse d'assurer le gardiennage de la Petite Sauvage pendant le printemps, l'été et le début de l'automne. Les Puffins cendrés ne se reproduisaient pas à Selvagem Pequena: dès cette année, première année du gardiennage, 300 oeufs y ont été pondus.

REMERCIEMENTS

Nous exprimons notre vive gratitude aux nombreux organismes et personnalités qui nous aident depuis trente ans et sans lesquels nous n'aurions pas pu poursuivre nos recherches: les autorités scientifiques de Madère, Museu Municipal et Parque Natural, celles du Portugal "continental", Université de Porto et CEMPA à Lisbonne, la capitainerie du Port de Funchal et la Marine portugaise, sans oublier les gardes des îles Selvagens qui furent nos compagnons dévoués.

RÉFÉRENCES

De nos propres publications ne sont indiquées ci-dessous que les références exposant les données les plus récentes au sujet des paramètres démographiques cités dans la présente communication. Rappelons qu'au Symposium de Funchal nous avons distribué la liste complète à ce jour de nos publications sur la faune des îles Selvagens.

LE GRAND, G.:

1979. Avifaune de l'île de Corvo (Açores). *Arquipélago Ser. Cienc.*, 1: 58.

MOUGIN, J.-L., JOUANIN, C., ET ROUX, F.:

1987. Structure et dynamique de la population de Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). *L'Oiseau et R.f.O.*, 57: 201-225.

1988. Les migrations du Puffin cendré *Calonectris diomedea*. *L'Oiseau et R.f.O.*, 58: 303-319.

1990. Le rôle de l'âge et de l'expérience dans le déroulement et la réussite de la reproduction chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande. *L'Oiseau et R.f.o.*, 60: 39-49.

1992. L'âge d'établissement de la reproduction chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). *C.R.Acad. Sci. Paris*, 315 (3): 27-30.

1993. Données complémentaires sur la fidélité au partenaire et au nid chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). Homenagem a J. R. dos Santos Junior, volume II: 51-61. *Inst. Investigação Cient. Trop. Lisboa*.

PENNYCUICK, C. J., CROXALL, J. P., ET PRINCE, P. A.:

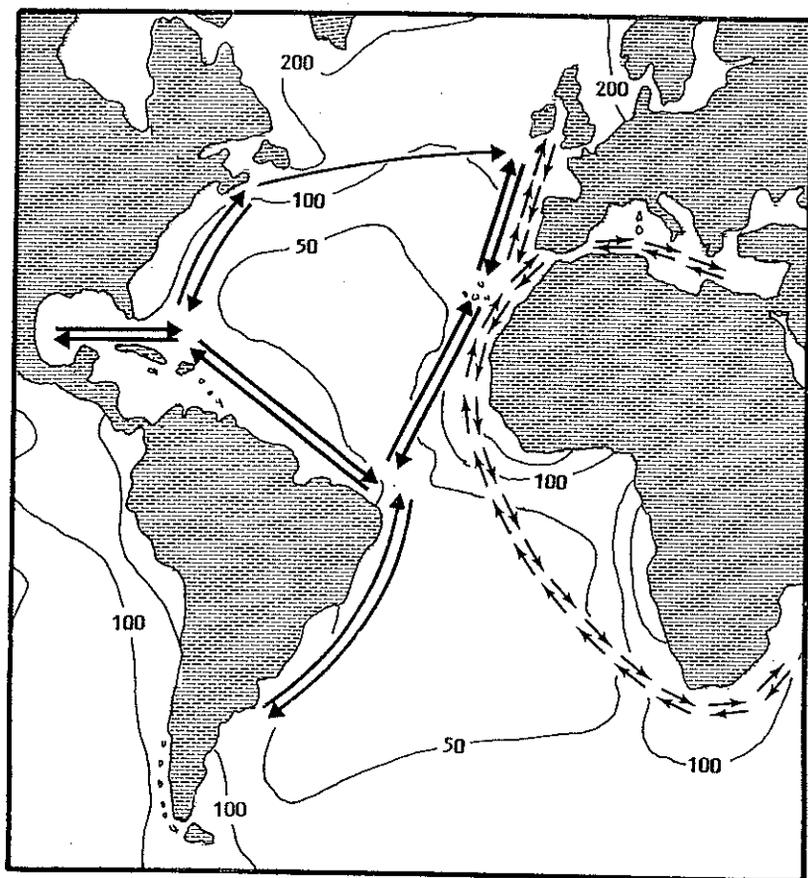
1984. Scaling of foraging radius and growth rate in petrels and albatrosses (Procellariiformes). *Orn. Scand*, 15: 145-154.

ZINO, P. A.:

1971. The breeding of Cory's shearwater *Calonectris diomedea* on the Salvage Islands. *Ibis*, 113: 212-217.

ZINO, P. A., ZINO, F., MAUL, T., ET BISCOITO, J. M.

1987. The laying, incubation and fledging periods of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* on Selvagem Grande in 1984. *Ibis*, 129: 393-398.



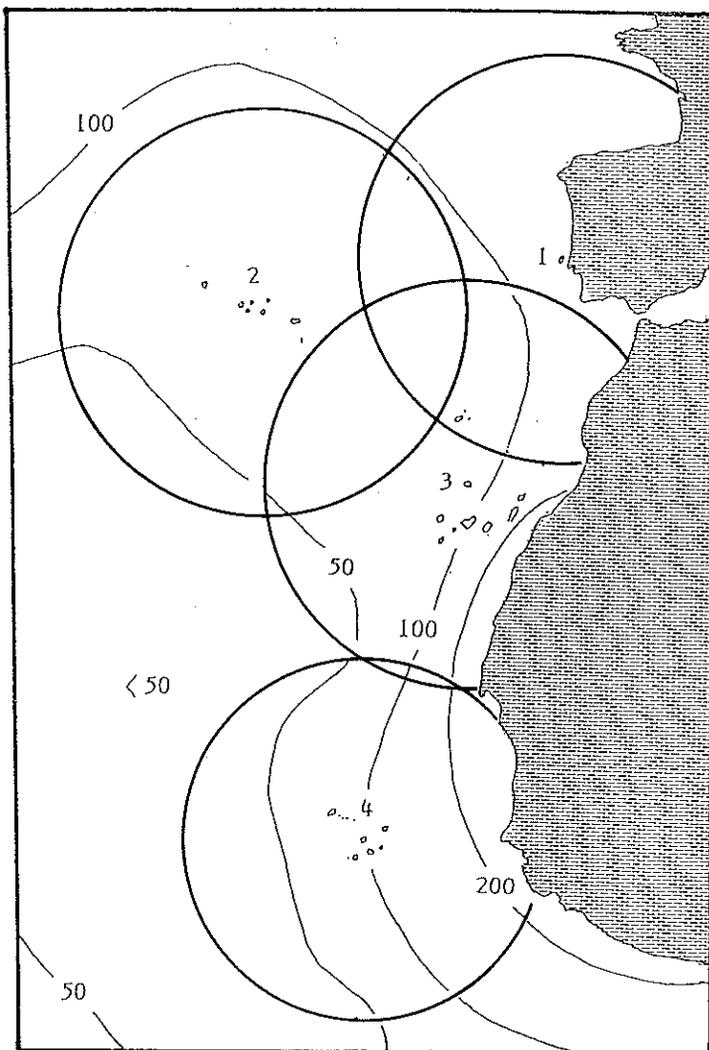
← *Calonectris diomedea diomedea*

← *Calonectris diomedea borealis*

Map 1 - Représentation schématique des migrations des Puffins cendrés et productivité primaire de l'Océan Atlantique. La production primaire est figurée en $gC/m^2/an$ (d'après JACQUES et TRÉGUER 1986).

La sous-espèce méditerranéenne, *diomedea*, du Puffin cendré est représentée par de petites flèches; la sous-espèce atlantique, *borealis*, par de grandes flèches. On voit que celle-ci fréquente régulièrement les côtes américaines. La sous-espèce *edwardsi*, des îles du cap vert, n'est pas figurée car on ne sait rien de ses déplacements éventuels. Elle est réputée sédentaire.

Figure reprise de MOUGIN, JOUANIN et ROUX 1988.



Map 2 - Extension maximale théorique de l'aire de prospection alimentaire des populations atlantiques de Puffins cendrés et productivité primaire des eaux fréquentées en $gC/m^2/an$ d'après JACQUES et TRÉGUER 1986.

1: îles Berlengas - 2: îles Açores - 3: îles Selvagens - 4: îles du Cap Vert. Les aires de prospection des oiseaux de Madère et des îles Canaries, peu différentes de celle des oiseaux des îles Selvagens, n'ont pas été représentées.



Photo 1 - Grand poussin de *Calonectris diomedea borealis* dans son nid, une fissure sous roche, à la fin de septembre, à l'âge de son poids maximum. C'était à cette époque qu'avait lieu autrefois la récolte annuelle. Le poids maximum moyen des oiseaux est proche de 1200 g; il est acquis à l'âge de 65 jours environ. (photo F. ROUX)



Photo 2 - Nourrissage d'un grand jeune en octobre. La présence simultanée au nid des deux parents est rare à cette époque. Au début du mois la fréquence d'alimentation est proche encore d'une nuit sur deux. Elle se réduit vite, dès la deuxième décade, à une nuit sur trois. Les poussins sont nourris en moyenne 12 fois dans le mois.

Le parent nourricier ouvre très largement le bec, le poussin tient le sien croisé au fond de l'ouverture ainsi présentée et recueille le régurgitat entre ses mandibules peu disjointes. (photo F. ROUX)