

INFLUENCE DE LA SÉNILITÉ SUR LA RÉUSSITE DE LA REPRODUCTION CHEZ LE PUFFIN CENDRÉ *CALONECTRIS DIOMEDEA*

Par J.-L. MOUGIN ¹

Avec 2 figures

RÉSUMÉ. Chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W), la réussite de la reproduction augmente rapidement pendant les premières années de nidification, reste stable pendant quelques années par la suite puis décroît à partir de la 15^{ème} année environ. La perte du partenaire des premières années de reproduction et le réappariement qui s'en suit, le plus souvent avec un oiseau moins expérimenté, n'étant pas en cause, on peut penser que cette décroissance de la réussite de la reproduction chez les oiseaux très expérimentés est liée à la sénilité.

SUMMARY. The influence of senility on the breeding success of the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea*. In the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* of Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W), breeding success increases with breeding experience during the first breeding years, then becomes stable during several years before decreasing since the 15th breeding year or so. The loss of the mate of the first breeding years and the following repairing, often with a bird less experienced, being not involved, one can think that the decrease of the breeding success in very experienced birds is linked to senility.

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

RESUMO. Influência da senilidade no sucesso reprodutivo da Cagarra, *Calonectris diomedea*. Na Cagarra da Selvagem Grande a taxa de sucesso reprodutivo aumenta com a experiência reprodutora durante os primeiros anos de reprodução, tornando-se estável durante vários anos e decrescendo a partir dos cerca de 15 anos de reprodução. Não considerando a perda de um parceiro nos primeiros anos de reprodução e o consequente novo acasalamento, muitas vezes um parceiro menos experiente, somos levados a crer que a diminuição da taxa de sucesso reprodutivo em aves experientes está ligada ao fenómeno de senilidade.

Chez les Procellariiformes, la sénilité exerce une forte influence sur le taux de survie annuel des adultes qui, chez plusieurs espèces, diminue fortement avec l'augmentation de l'âge (BRADLEY *et al.*, 1989; ROBERTSON, 1993; SAGAR *et al.*, 2000; WARHAM, 1996; WEIMERSKIRCH, 1992). C'est le cas en particulier chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) (MOUGIN *et al.*, *en prep.*) et il n'est donc pas impensable que, chez cette espèce comme chez d'autres (OLLASON & DUNNET, 1988; WOOLLER *et al.*, 1990), l'augmentation de l'âge conditionne également d'autres paramètres de la biologie de reproduction, et en particulier la réussite de la reproduction. Nous avons donc cherché à savoir: 1. si la réussite de la reproduction montrait une diminution chez les oiseaux âgés; 2. si oui, cette diminution pouvait-elle être expliquée par d'autres facteurs que la sénilité, en particulier par des appariements renouvelés avec de jeunes partenaires inexpérimentés suite à la disparition du partenaire précédent; enfin, 3. si les changements de partenaire n'expliquaient rien, la sénilité pouvait-elle fournir une explication. Les réponses à ces diverses questions sont données dans les pages qui suivent.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le travail de terrain a été effectué dans 4 colonies de Selvagem Grande, suivies chaque année depuis 1978 pour deux d'entre elles et depuis 1980 pour les deux autres et comptant actuellement au total 500 nids environ. Chaque année, en juin-juillet, pendant l'incubation, tous les nids sont contrôlés – ou marqués s'ils sont utilisés pour la première fois – et les deux partenaires de tous les couples occupant ces nids contrôlés – ou bagués s'ils effectuent alors leur première reproduction, à l'exception des oiseaux nés dans les colonies et bagués comme poussins des années auparavant. La première reproduction des oiseaux étant connue, leur expérience le sera par la suite, de même que tous les changements de partenaire qui pourront survenir. Par ailleurs, les poussins survivants sont comptés et bagués en fin de croissance, ce qui permet de connaître la réussite de la reproduction dans chaque nid.

L'influence éventuelle des changements de partenaire – tous les changements de partenaire, c'est-à-dire aussi bien le remplacement d'un partenaire absent que le divorce (changement de partenaire en sa présence) – a été testée de deux manières: 1. d'après l'âge des nouveaux partenaires – le remplacement d'un partenaire impliquant, et de plus en plus à mesure que l'oiseau considéré vieillit, le réappariement avec des oiseaux plus jeunes et moins expérimentés, la réussite de la reproduction pourrait en être modifiée; et 2. d'après le nombre de changements de partenaire – tout changement de partenaire entraînant un abaissement de la réussite de la reproduction, au moins dans la première année de reproduction du nouveau couple, une simple augmentation de leur nombre pourrait également contribuer à un abaissement de la réussite moyenne de la reproduction.

Deux oiseaux étant concernés dans la réussite de la reproduction, il n'est pas aisé de séparer les influences respectives de l'un et de l'autre et donc de tester un rôle éventuel de la sénilité. Nous l'avons toutefois tenté de deux manières, en travaillant sur des couples dont les deux partenaires avaient la même expérience et également sur des couples dont un des partenaires était fortement expérimenté (≥ 16 ans) alors que l'autre était d'expérience quelconque (de 1 à 18 ans). Cela permet, dans une certaine mesure, de ne prendre en compte qu'une durée d'expérience par couple, dans le premier cas parce qu'elle est la même pour les deux partenaires de chaque couple, et dans le second parce qu'elle est à peu près la même pour un des partenaires de tous les couples.

On a habituellement tendance à confondre l'âge des oiseaux et leur expérience et à utiliser un mot pour l'autre. En fait, l'âge des oiseaux est, bien évidemment, le nombre d'années écoulées depuis leur naissance et leur expérience, le nombre d'années de reproduction effectives, c'est-à-dire le nombre d'années écoulées depuis la première reproduction – qui se produit en moyenne à 9 ans (MOUGIN *et al.*, 2000) – abstraction faite des années sabbatiques. À Selvagem Grande, nous connaissons l'expérience de la quasi-totalité des reproducteurs, mais l'âge d'un petit nombre d'entre eux seulement, ceux qui ont nés dans les colonies d'étude et ont été bagués comme poussins, ce qui ne correspond qu'à une fraction de l'effectif, la philopatrie étant relativement faible dans cette localité et plus élevée chez les mâles que chez les femelles (MOUGIN *et al.*, 1999). Aussi avons-nous pris en compte dans nos calculs l'expérience des oiseaux et pas leur âge, étant bien entendu qu'une éventuelle diminution de la réussite de la reproduction chez les oiseaux d'expérience élevée ne saurait être due à une trop grande expérience mais bien évidemment à un trop grand âge.

RÉSULTATS

L'expérience des oiseaux et la réussite de la reproduction

La Figure 1A montre une augmentation significative de la réussite de la

reproduction avec l'augmentation de l'expérience des oiseaux dans les premières années de nidification ($r_5 = 0,983$, $p < 0,01$) suivie par une stagnation à un niveau élevé dans les années suivantes ($r_{11} = 0,242$, n. s.). À partir de la quinzième année de reproduction, une décroissance significative est apparente ($r_6 = -0,846$, $p < 0,05$).

Les changements de partenaires et la diminution de la réussite de la reproduction chez les oiseaux âgés

La Figure 1B, qui compare les expériences respectives des deux partenaires d'un couple, montre une augmentation conjointe pendant les premières années de la reproduction ($r_8 = 0,962$, $p < 0,01$), augmentation corrélée avec celle de la réussite de la reproduction ($r_9 = 0,964$, $p < 0,01$). Par la suite, jusqu'à la douzième année de reproduction environ, on note des évolutions inverses chez les deux partenaires, l'expérience de l'un augmentant alors que celle de l'autre diminue ($r_5 = -0,928$, $p < 0,05$). Enfin, chez les oiseaux fortement expérimentés, une stagnation s'établit ($r_{11} = 0,576$, n. s.). Aucune tendance à la diminution de l'expérience du partenaire ne peut expliquer la baisse de la réussite de la reproduction chez les oiseaux très expérimentés ($r_5 = 0,043$, n. s.).

La Figure 1C montre l'évolution de la fidélité au partenaire avec l'augmentation de l'expérience. Comme précédemment, on note une augmentation significative dans les toutes premières années de nidification ($r_4 = 0,977$, $p < 0,05$), corrélée avec l'augmentation de la réussite de la reproduction ($r_4 = 0,994$, $p < 0,01$), et une grande stabilité par la suite ($r_{18} = -0,271$, n. s.), sans tendance significative à la décroissance chez les oiseaux très expérimentés et sans corrélation avec la baisse de la réussite de la reproduction ($r_5 = -0,613$, n. s.).

La sénilité et la réussite de la reproduction

La Figure 2A, qui prend en compte les couples dont les deux partenaires ont la même expérience, montre une forte réussite chez les couples d'expérience moyenne (6 à 14 ans), significativement supérieure à celle montrée par les couples de faible (≤ 5 ans, $X^2_1 = 40,9$, $p < 0,01$) ou de forte expérience (≥ 15 ans, $X^2_1 = 5,01$, $p < 0,05$), qui, pour leur part, ne diffèrent pas significativement les uns des autres ($X^2_1 = 0,002$, n. s.).

De même, la Figure 2B, qui prend en compte les couples formés par un oiseau fortement expérimenté (≥ 16 ans) et son partenaire d'expérience quelconque (entre 1 et 18 ans), montre une différence significative entre les trois groupes considérés ($X^2_2 = 6,66$, $p < 0,05$); pas de différence significative entre les oiseaux appariés avec des partenaires peu (≤ 5 ans) et fortement expérimentés (≥ 15 ans, $X^2_1 = 0,29$, n. s.); et en revanche, une différence significative entre ces oiseaux groupés et leurs congénères appariés avec des oiseaux d'expérience moyenne (comprise entre 6 et 14 ans, $X^2_1 = 6,45$, $p < 0,05$).

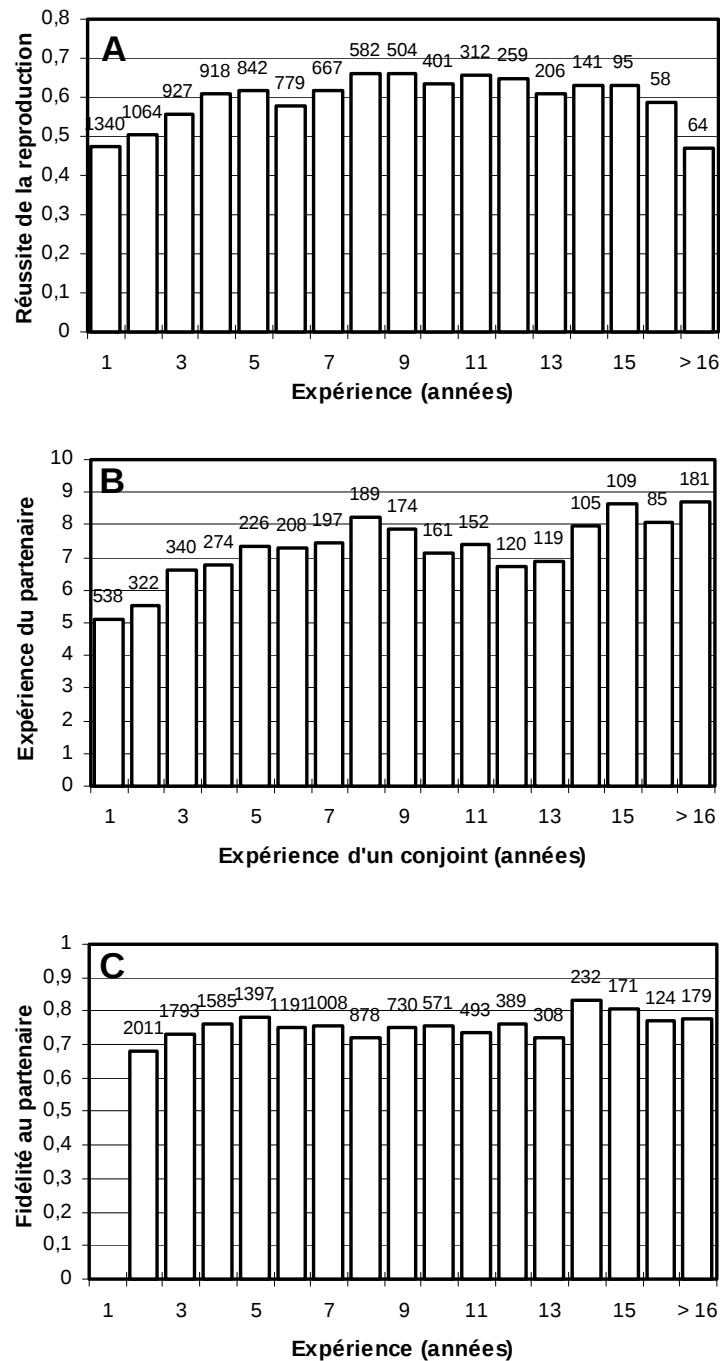


Fig. 1 - Réussite de la reproduction (A), expérience du partenaire (B) et fidélité au partenaire (C) en fonction de l'expérience de la reproduction chez le Puffin cendré de Selvagem Grande. L'effectif pris en compte est signalé au dessus des barres.

- Breeding success (A), mate experience (B) and faithfulness to mate (C) as a function of the breeding experience in the Cory's Shearwater of Selvagem Grande. The number of data is figured above the bars.

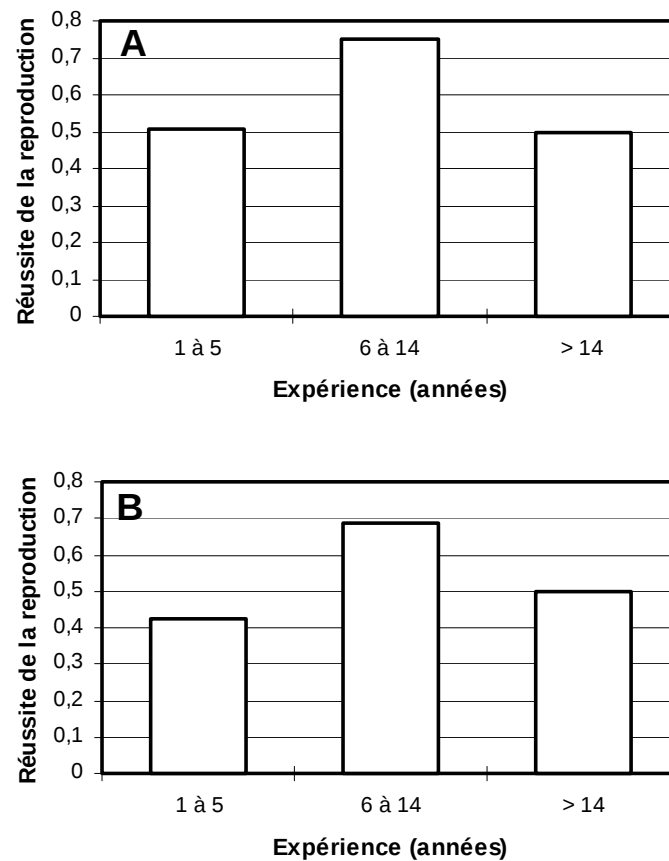


Fig. 2 - Réussite de la reproduction en fonction de l'expérience. A: chez les couples dont les deux partenaires ont la même expérience; B: chez les couples comprenant un oiseau très expérimenté (≥ 16 ans) et un oiseau d'expérience quelconque (entre 1 et 18 ans).

- Breeding success as a function of breeding experience. A: in pairs with two mates equally experienced; B: in pairs with one bird very experienced (≥ 16 years) and the other with any experience between 1 and 18 years.

DISCUSSION

Chez le Puffin cendré de Selvagem Grande, on note donc un abaissement de la réussite de la reproduction à partir de la quinzième année de nidification environ. Ces oiseaux âgés n'étant pas nombreux à avoir conservé le partenaire de leurs premières années, on aurait pu penser qu'un réappariement ou des réappariements successifs auraient pu nuire à leur réussite. De fait, de tels réappariements existent bien – l'expérience des partenaires des reproducteurs, toujours très variée, cesse de s'accroître après

7 ou 8 nidifications – mais s'ils contribuent à la stabilisation de la réussite de la reproduction après quelques premières années d'accroissement, ils ne peuvent en aucun cas causer son déclin ultérieur. Pour autant qu'on puisse en juger, c'est l'accroissement de l'âge des oiseaux qui provoque un tel déclin, la réussite de la reproduction, qui s'était progressivement élevée à de fortes valeurs dans les premières années de nidification, redescendant alors à des valeurs faibles, proches de celles des débuts de la reproduction.

Des observations analogues ont été effectuées chez d'autres Procellariidés. Comme celle du Puffin cendré, la réussite de la reproduction du Fulmar boréal *Fulmarus glacialis* augmente avec l'expérience des oiseaux au début de leur existence, mais décroît par la suite (OLLASON & DUNNET, 1978, 1988). Chez le Puffin à queue courte *Puffinus tenuirostris*, elle tend également à décroître à la fin de la vie des oiseaux, ce qui n'est pas lié aux changements de partenaire (BRADLEY *et al.*, 1991; WOOLLER *et al.*, 1990). De fait, il est probable qu'un tel déclin est répandu chez les oiseaux, mais qu'il ne peut se manifester que chez les espèces à longévité importante (CLUTTON-BROCK, 1988) et uniquement dans le cadre d'une étude de très longue durée.

Pas plus que celui des oiseaux de peu d'expérience (MOUGIN *et al.*, *en prep.*), il ne faudrait surestimer le rôle des oiseaux sénescents dans les dysfonctionnements de la reproduction chez le Puffin cendré de Selvagem Grande. La réussite de ces oiseaux peut être estimée à 70-75% de celle des oiseaux les plus performants – 80% chez le Puffin à queue courte (WOOLLER *et al.*, 1990) – et leur effectif dans la population des reproducteurs est relativement faible – moins de 30% des oiseaux qui commencent à nicher à Selvagem Grande atteindront leur quinzième année de reproduction, compte-tenu des années sabbatiques. Par ailleurs, considérant l'augmentation régulière des effectifs de la population de l'île (MOUGIN *et al.*, 1996), ils représentent moins de 15% du total des reproducteurs. Ils ne pénalisent donc qu'assez peu la réussite globale de la population.

RÉFÉRENCES

BRADLEY, J. S., SKIRA, I. J. & WOOLLER, R. D.:

1991. A long-term study of Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris* on Fisher Island, Australia. *Ibis*, **113**, suppl. 1: 55-61.

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

1989. Age-dependant survival of breeding Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *J. Anim. Ecol.*, **58**: 175-188.

CLUTTON-BROCK, T. H.:

1988. Reproductive success. Pp. 472-485 in T. H. Clutton-Brock (Ed.): *Reproductive studies of individual breeding systems*. Chicago, University of Chicago Press.

- MOUGIN, J.-L., GRANADEIRO, J. P., JOUANIN, Chr. & ROUX, F.:
1999. Philopatry and faithfulness to nest site in Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea* at Selvagem Grande. *Ostrich*, **70**: 229-232.
- MOUGIN, J.-L., GRANADEIRO, J. P. & OLIVEIRA, P.:
1996. L'évolution des effectifs des reproducteurs chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) de 1992 à 1995. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, **48** (269): 171-178.
- MOUGIN, J.-L., JOUANIN, Chr. & ROUX, F.:
2000. Démographie du Puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W). *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **55**: 275-290.
- OLLASON, J. C. & 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.
1988. Variation in breeding success in Fulmars. Pp. 263-278 in T. H. Clutton-Brock (Ed.): *Reproductive studies of individual breeding systems*. Chicago, University of Chicago Press.
- ROBERTSON, C. J. R.:
1993. Survival and longevity of the Northern Royal Albatross *Diomedea epomophora sanfordi* at Taiaroa Head 1937-93. *Emu*, **93**: 269-276.
- SAGAR, P. M., MOLLOY, J., WEIMERSKIRCH, H. & WARHAM, J.:
2000. Temporal and age-related changes in survival rates of Southern Buller's Albatrosses (*Thalassarche bulleri bulleri*) at The Snares, New Zealand, 1948 to 1997. *Auk*, **117**: 699-708.
- WARHAM, J.:
1996. *The behaviour, population biology and physiology of the petrels*. London, Academic Press, 613 p.
- WEIMERSKIRCH, H.:
1992. Reproductive effort in long-lived birds. Age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the Wandering Albatross. *Oikos*, **64**: 464-473.
- WOOLLER, R. D., BRADLEY, J. S., SKIRA, I. J. & 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.