

APERÇUS SUR LA DÉMOGRAPHIE DU PÉTREL DE BULWER *BULWERIA BULWERII* DE SELVAGEM GRANDE

Par J.-L. MOUGIN *

Avec 2 figures

RÉSUMÉ. Chez les Pétrels de Bulwer *Bulweria bulwerii* de Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W), la reproduction s'établit en moyenne à 7,4 ans. Chaque année, 19,1 % des reproducteurs ne nichent pas, des oiseaux des deux sexes et surtout des jeunes oiseaux peu expérimentés, la fréquence des interruptions de la reproduction diminuant avec l'augmentation de l'expérience. Les absences peuvent durer plusieurs années, mais celles d'un an sont de loin les plus fréquentes. Elles entraînent, dans l'année du retour, une baisse de la fidélité au partenaire et au nid. Le taux de survie au nid des oeufs et des poussins est de 56,4 %, les performances étant conditionnées par la seule expérience des oiseaux - expérience individuelle et également expérience conjointe des deux partenaires. D'autres facteurs semblent n'avoir qu'une action indirecte. Une longue durée d'installation sur le même nid est liée à une longue expérience individuelle et conjointe. Certains nids donnent généralement des résultats médiocres, mais ils sont surtout colonisés par des oiseaux inexpérimentés. La réussite de la reproduction est faible après une interruption temporaire, mais les oiseaux ne se réappariaient alors jamais avec leur ancien partenaire - ils choisissent le plus souvent un jeune oiseau sans expérience. Enfin, le taux de survie des adultes atteint 95,4 % et celui des immatures de première année 27,9 %. Ainsi la population se compose de 73 % de reproducteurs, dont 81 % seulement nichent chaque année. 11,6 % des oeufs donnent naissance à des adultes reproducteurs, et 1,5 % d'entre eux produisent des adultes cinquantenaires.

SUMMARY. Insights on the demography of the Bulwer's Petrel *Bulweria bulwerii* of Selvagem Grande. The mean age of first breeding of the Bulwer's Petrels *Bulweria bulwerii* of Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) is 7.4 years. Every year, 19.1 % of the breeders temporarily stop breeding, birds of both sexes and mostly young weakly experienced birds, the frequency of non-breeding decreasing with the increase of experience. These « sabbatical leaves » can go on for several consecutive years, but one-year absences are by far the most frequent. At the end of the absence, no remating

* Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55 rue Buffon, 75005 Paris, France.

with the former partner has been observed and the faithfulness to the former nest is low. The survival rate of eggs and chicks is 56.4 %, the performances being directly affected only by the experience of the birds - private experience and also joint experience of the mates. Other factors seem to have only indirect influence. A long faithfulness to the nest site is linked to a long private and joint experience. Some nest sites generally give low results, but they are occupied mostly by inexperienced birds. Finally, breeding success is low after a non-breeding year, but the birds never remate with their former partner - they usually pair with a young inexperienced bird. Survival rate is 95.4 % for adults, and 27.9 % for immatures during their first year of life. The population is thus composed of 73 % breeding adults, among which 81 % only breed each season. 11.6 % of the eggs laid produce breeding adults, and 1.5 % adults 50 years old.

RESUMO. Neste artigo os autores descrevem dados sobre a demografia de *Bulweria bulwerii* na Selvagem Grande. A idade média de ocorrência da primeira época de reprodução é de 7.4 anos de idade. Em cada ano, 19.1% dos reprodutores interrompem a nidificação. Este grupo é composto por aves dos dois sexos sendo geralmente animais com pouca experiência reprodutora. Estes abandonos "sabáticos" podem prolongar-se por vários anos consecutivos, no entanto, as ausências por um ano são as mais frequentes. Após cada ausência ou abandono, não se verifica a reunião com o par anterior. São ainda fornecidos entre outros, dados referente à taxa de sobrevivência em adultos e de imaturos com um ano, assim como da percentagem de reprodutores.

Le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*, le plus petit - la longueur totale des adultes est de l'ordre de 25 cm pour un poids corporel légèrement inférieur à 100 g - et probablement l'un des plus pélagiques parmi les oiseaux de la famille des Procellariidés, a une aire de répartition, atlantique et pacifique, extrêmement vaste, qui comprend en particulier, dans l'océan atlantique, les îles Selvagens (30°09'N, 15°52'W) où sa population, abondante et prospère, se compte probablement en dizaines de milliers de reproducteurs (MOUGIN 1989a, ZINO et BISCOITO 1994). Toutefois, son mode de nidification - essentiellement dans des éboulis rocheux peu stables où la durée des nids est faible et les déplacements fréquents - rend son étude extrêmement difficile et en particulier la collecte de données démographiques, basée sur la longue durée. Ceci étant précisé, les résultats obtenus sont présentés dans les pages qui suivent.

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux colonies de Pétrels de Bulwer de Selvagem Grande sont suivies respectivement depuis 1982 et depuis 1985. L'une d'entre elles est installée dans un ancien mur de pierre extrêmement solide, où la durée de survie des nids est beaucoup plus longue

que dans l'autre, installée dans des murs en ruines et des éboulis rocheux. Les colonies sont visitées chaque année essentiellement en juin-juillet, pendant l'incubation, et éventuellement en août-septembre, pendant l'élevage des poussins. Pendant l'incubation, tous les nids marqués sont contrôlés, tous les nouveaux nids accessibles sont marqués, et tous les adultes contrôlés ou marqués. Pour éviter des manipulations inutiles, les oiseaux ne sont pris en mains qu'une fois chaque année, et un oiseau sur chaque nid est marqué à la peinture blanche, sur le front et sur la queue, pour le différencier ultérieurement de son partenaire. Le sexe est déterminé par des mensurations du bec (MOUGIN 1989b). Les poussins sont bagués peu avant leur envol. L'étude a concerné au cours des années 430 oiseaux bagués et 172 nids - une cinquantaine environ chaque année dont 20 % disparaissent entre deux périodes de reproduction.

L'étude de la fréquence de la reproduction, c'est-à-dire celle des années sabbatiques, étant basée sur une absence de contrôles, il convient d'être strict dans l'analyse des données et de ne pas tenir compte des cas douteux - absence de contrôle plutôt que absence des oiseaux, et également absence réelle résultant d'un abandon précoce de l'oeuf et non pas d'un arrêt de la reproduction. Le statut des oiseaux et leur survie étant contrôlés au cours de la première et de la dernière année d'observation, les absences n'ont pu être notées qu'au cours des années intermédiaires, 12 au plus pour notre étude de 14 ans (1982-1995). De même, puisque 3 ans au moins sont nécessaires pour observer une absence, seuls les oiseaux non sabbatiques suivis pendant au moins 3 ans ont servi de témoins. Enfin, la survie des nids étant faible, 80,3 % seulement des oiseaux ayant niché au cours d'une année donnée sont contrôlés au cours de l'année suivante, et 19,7 % ont définitivement disparu, dont 4,7 % seulement, comme nous le verrons ultérieurement, sont décédés et 15,0 % sont donc toujours vivants, mais sabbatiques ou installés dans un nid inaccessible. Dans les nids marqués, 42 % des changements de nid font suite à une année sabbatique et on peut penser que le même pourcentage s'applique dans tous les nids. Dans ces conditions, il convient de majorer le pourcentage d'années sabbatiques observé dans les nids suivis pour tenir compte de ces déplacements et obtenir le nombre réel d'années sabbatiques.

Le nombre d'oeufs pondus est déterminé peu après la première ponte, celui des poussins éclos au moment des premières éclosions, et celui des poussins en fin de croissance peu avant les premiers envols. Dans ces conditions, les pertes peuvent être légèrement sous-estimées.

Le taux de survie des adultes a été estimé par la méthode de CORMACK (1964). Ceci étant, comme 53 % des oiseaux bagués au cours d'une année ne sont jamais contrôlés au cours des années suivantes, nous avons pris comme année de base l'année du premier contrôle et non pas l'année de baguage. Et comme de nombreux oiseaux disparaissent avec la disparition de leur nid, se déplaçant vers un autre nid où il sera bien difficile de les contrôler à nouveau, les oiseaux bagués sont pris en compte aussi longtemps que leur nid est occupable - même s'il n'est pas occupé.

II. RÉSULTATS

A. EFFECTIFS REPRODUCTEURS

Dans les deux colonies étudiées, les effectifs des reproducteurs ont varié de façon aléatoire entre 1985 et 1995, sans montrer aucune tendance à l'accroissement ou à la décroissance ($r_s = 0,533$, n.s.). En moyenne, l'effectif était de $49,8 \pm 9,6$ couples reproducteurs (36-66, $n = 9$). Encore que le décompte des effectifs sur l'ensemble de l'île soit impossible à effectuer - les oiseaux nichent un peu partout avec des densités extrêmement variables, et de nombreux nids sont bien cachés - il semblerait que la population s'y soit également maintenue constante pendant cette décennie.

B. ÂGE DE LA PREMIÈRE REPRODUCTION

Parmi les oiseaux bagués comme poussins à Selvagem Grande, 5 seulement ont été observés par la suite comme reproducteurs. Au moment de leur première nidification, le plus jeune était âgé de 4 ans - comme les oiseaux de Polynésie (CRAMP et SIMMONS 1977) - et le plus âgé de 12 ans - soit une différence de 8 ans - pour un âge moyen de $7,4 \pm 3,8$ années.

C. FRÉQUENCE DE LA REPRODUCTION. ANNÉES SABBATIQUES

Comme tous les pétrels, le Pétrel de Bulwer est censé pondre un oeuf tous les ans, sans ponte double ni ponte de remplacement. Il s'agit cependant là de la limite supérieure théorique de sa fécondité. En fait, au cours de leur vie reproductrice, nombre d'adultes cessent de nicher pendant une ou plusieurs années.

Nombre et durée des absences

Dans notre échantillon, en moyenne $19,1 \pm 2,2$ % des reproducteurs sont absents chaque année ($n = 9$), aucune différence n'existant entre mâles et femelles ($X^2_1 = 1,83$, n.s.). Le nombre d'absences est significativement corrélé avec l'effectif des reproducteurs ($r_s = 0,958$, $P < 0,01$), mais il varie de façon aléatoire au cours des années ($r_s = -0,590$, n.s.). Le taux d'absence, pour sa part, a montré une variation non significative au cours de l'étude ($X^2_8 = 0,61$, n.s.), entre un minimum de 16,3 % (en 1992) et un maximum de 22,1 % (en 1985, Fig. 1), nullement corrélée avec les effectifs de reproducteurs ($r_s = 0,088$, n.s.) ou avec les années ($r_s = -0,327$, n.s.).

La durée des absences est généralement courte, $1,4 \pm 0,8$ années en moyenne - 70,8 % d'entre elles ne durant qu'un an, 20,8 % deux ans, 4,2 % respectivement 3 et 4 ans, et aucune plus de 4 ans. Si près de 30 % des oiseaux peuvent cesser de nicher pendant plus d'une année, aucun n'a cessé à plusieurs reprises au cours de notre étude.

Au total, les oiseaux nichent une fois toutes les 1,24 années (1,19-1,29), soit une ponte moyenne de 0,81 oeuf par couple et par an.

Expérience de la reproduction des oiseaux sabbatiques

Les interruptions temporaires de la reproduction sont particulièrement nombreuses chez les oiseaux peu expérimentés, et l'accroissement de l'expérience entraîne une décroissance très significative ($r_{12} = -0,852$, $P < 0,01$). Ainsi dans notre échantillon, les interruptions de la reproduction des oiseaux ayant 2-5 ans d'expérience sont plus nombreuses que celles de leurs congénères ayant 6-7 ans d'expérience - 17,5 contre 14,3 % - les oiseaux encore plus expérimentés (8 ans ou plus) se reproduisant régulièrement chaque année ($X^2_2 = 7,6$, $P < 0,05$).

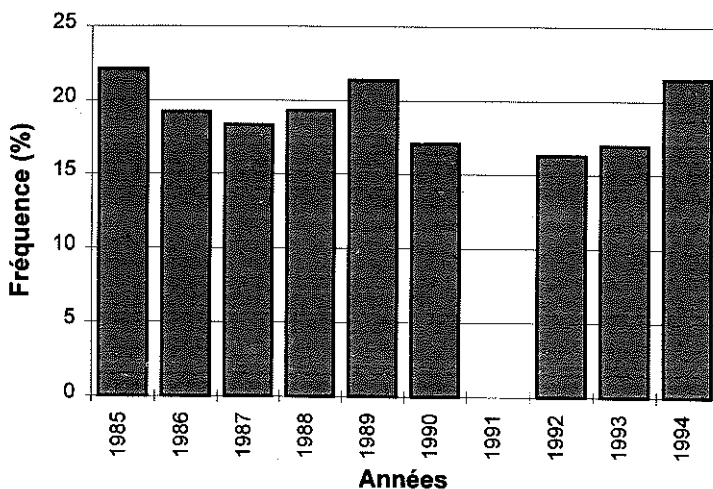


Fig. 1 - Evolution du taux d'interruptions temporaires de la reproduction entre 1985 et 1994. Les données manquent pour 1991.

- Evolution of the frequency of non breeding between 1985 and 1994. Data are lacking for 1991.

Fidélité au nid dans les années qui précèdent et qui suivent l'absence sabbatique

La fidélité au nid est la même chez les futurs oiseaux sabbatiques dans l'année précédant leur absence et chez les oiseaux non sabbatiques ($X^2_1 = 0,55$, n.s.). Pendant

l'année suivant l'absence, elle est plus faible que pendant celle qui l'a précédé ($X^2_1 = 6,0$, $P < 0,05$) et également plus faible que celle des oiseaux expérimentés qui n'ont pas interrompu leur reproduction ($X^2_1 = 52,0$, $P < 0,01$). Cependant, elle s'élève rapidement par la suite. Dès la deuxième année suivant l'absence, elle est significativement plus élevée que pendant la première ($X^2_1 = 4,9$, $P < 0,05$) et semblable à celle des oiseaux expérimentés non sabbatiques ($X^2_1 = 0,55$, n.s.).

Le choix de l'ancien nid ou d'un nouveau nid au retour de l'absence sabbatique ne se fait pas au hasard. Si l'ancien nid a disparu, les oiseaux en choisissent bien évidemment un autre. S'il était resté vide en leur absence, ils s'y réinstallent le plus souvent (85,7 % des cas, $n = 14$). S'il était occupé par un nouveau couple - deux nouveaux oiseaux ou leur ancien partenaire réapparié - ils se déplacent dans tous les cas vers un nouveau nid si le nouveau couple est toujours présent ou s'y réinstallent s'il a disparu. Autrement dit, la fidélité à l'ancien nid est presque parfaite si le nid est disponible au retour de l'oiseau sabbatique. La colonisation d'un nouveau nid ne se produit généralement que si l'ancien nid a disparu ou est déjà occupé.

Encore deux précisions. La fidélité au nid dépend de la durée de l'absence, aucun retour à l'ancien nid n'ayant été observé après une absence longue de plus de 2 ans. Par ailleurs, les changements suivant une année sabbatique représentent 41,9 % des changements alors que les oiseaux sabbatiques représentent 19,1 % des reproducteurs, deux valeurs très significativement différentes ($X^2_1 = 8,7$, $P < 0,01$).

Fidélité au partenaire dans les années qui précèdent et qui suivent l'absence sabbatique

La fidélité au partenaire est la même chez les futurs oiseaux sabbatiques dans l'année précédant leur absence et chez les oiseaux non sabbatiques ($X^2_1 = 0,33$, n.s.). L'interruption de la reproduction entraîne son effondrement, aucun des oiseaux sabbatiques de notre échantillon ne s'étant réapparié avec son ancien partenaire, quelle qu'ait été la durée de son absence. La fidélité au partenaire est donc très significativement plus faible après l'absence que avant ($X^2_1 = 21,0$, $P < 0,01$). Elle est également plus faible que celle des oiseaux non sabbatiques expérimentés ($X^2_1 = 113,6$, $P < 0,01$). Mais elle augmente très rapidement dès la deuxième année suivant l'absence ($X^2_1 = 18,8$, $P < 0,01$), ne montrant dès lors plus aucune différence avec celle des oiseaux expérimentés non sabbatiques ($X^2_1 = 0,83$, n.s.).

A la fin de leur absence sabbatique, les oiseaux se réappariaient avec un nouveau reproducteur (65,0 %) ou avec un ancien reproducteur désapparié (35,0 %). Par ailleurs, les changements de partenaire suivant une interruption de la reproduction représentent 53,1 % des changements, alors que les oiseaux sabbatiques ne représentent que 19,1 % du total des reproducteurs ($X^2_1 = 19,1$, $P < 0,01$). Ainsi, parmi les oiseaux qui changent de partenaire comme parmi ceux qui changent de nid, les oiseaux sabbatiques sont significativement plus nombreux qu'ils ne le sont dans l'ensemble de la population

reproductrice.

Occupation du nid et comportement du partenaire pendant les années sabbatiques

Les cavités n'étant pas rares dans nos colonies d'étude, 53,8 % des nids désertés par les oiseaux sabbatiques restent vides pendant leur absence ; 11,5 % sont occupés, par l'ancien partenaire réapparié (3,8 %) ou par un nouveau couple (7,7 %) ; et 34,6 % ont disparu, significativement plus que dans l'ensemble de la colonie - 19,0 % seulement en moyenne ($X^2_1 = 3,9$, $P < 0,05$). Ainsi, la disparition du nid pourrait être une des causes de l'interruption de la reproduction chez nos oiseaux.

18,2 % seulement des anciens partenaires des oiseaux sabbatiques sont contrôlés alors ou par la suite, également sabbatiques (9,1 %), reproducteurs (4,5 %) ou décédés (4,5 %). Ainsi, 81,8 % des partenaires des oiseaux sabbatiques ne sont pas contrôlés cette année-là et ne le seront probablement plus par la suite. Nous avons vu précédemment que dans les nids marqués, 41,9 % des changements suivent une année sabbatique. S'il en va de même pour tous les nids, 41,9 % des oiseaux disparus seraient également en absence sabbatique et 58,1 % reproducteurs dans un autre nid, soit, pour les 81,8 % d'oiseaux non contrôlés, 34,3 % d'oiseaux sabbatiques et 47,5 % de reproducteurs. Au total donc, 4,5 % des anciens partenaires des oiseaux sabbatiques seraient décédés, 43,4 % également absents et 52,1 % réappariés et nichant dans d'autres nids.

D. RÉUSSITE DE LA REPRODUCTION

Pertes pendant l'incubation et l'élevage des poussins

Le nombre d'oeufs perdus chaque année, très significativement corrélé avec l'effectif des reproducteurs ($r_{12} = 0,928$, $P < 0,01$), a montré une variation aléatoire au cours du temps ($r_9 = 0,553$, n.s.). Le taux de survie, pour sa part, a également varié de façon aléatoire au cours des années ($X^2_{11} = 16,0$, n.s.), entre un minimum de 0,444 (en 1983) et un maximum de 0,917 (en 1992, Fig. 2), sans montrer de corrélation avec l'effectif ($r_9 = -0,439$, n.s.) ou avec les années ($r_{12} = 0,049$, n.s.). De même, le taux de survie des poussins est resté pratiquement constant ($X^2_2 = 1,2$, n.s.), avec un minimum de 0,750 (en 1993) et un maximum de 0,854 (en 1994), sans montrer de corrélation, pour les effectifs comme pour les pourcentages, avec les effectifs totaux - respectivement $r_3 = 0,588$, n.s. et $r_3 = 0,533$, n.s. - ou avec les années - respectivement $r_3 = 0,811$, n.s. et $r_3 = 0,242$, n.s.

Au total, 29,9 % de 374 oeufs pondus entre 1980 et 1995 et 19,6 % de 92 poussins éclos ont été perdus - une perte totale de 43,6 % et un taux de survie au nid de 56,4 %, 70,1 % pour les oeufs et 80,4 % pour les poussins. 68,7 % de la mortalité est due aux pertes d'oeufs et 31,3 % aux décès de poussins.

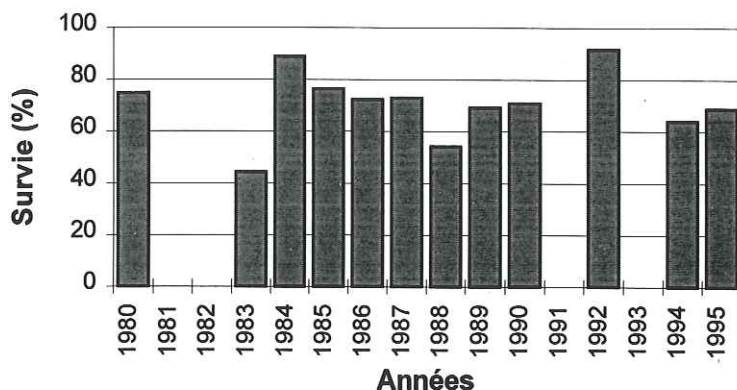


Fig. 2 - Evolution de la réussite de l'incubation entre 1980 et 1995. Les données manquent pour 1981, 1982, 1991 et 1993.

- Evolution of hatching success between 1980 and 1995. Data are lacking for 1981, 1982, 1991 and 1993.

Pour un échantillon de 75 oeufs abandonnés, la durée du séjour au nid du couveur avant l'abandon atteignait en moyenne $3,0 \pm 2,7$ jours (1-14 jours). Aucun ne dépassait la durée maximale d'un séjour normal sur l'oeuf, et 5 seulement (6,7 %) étaient plus longs que sa durée moyenne $7,8 \pm 4,0$ jours (1-14 jours, $n = 101$). 30 (40,0 %) des séjours interrompus n'avaient duré qu'un jour et 50 (66,6 %) 3 jours au plus. Ainsi, les oiseaux qui désertent leur oeuf ne sont pas des oiseaux affaiblis par un jeûne particulièrement long. Ils ne sont pas non plus des oiseaux mal préparés au jeûne. En fait, leur poids au début du séjour au cours duquel ils abandonneront l'oeuf ne diffère pas significativement de celui des oiseaux dont l'incubation sera normale - respectivement $111,8 \pm 11,4$ g (84-130 g, $n = 25$) contre $113,7 \pm 6,5$ g (101-130 g, $n = 58$), $t = 0,75$, n.s. - et leur poids quand ils abandonnent l'oeuf est de loin supérieur à celui des oiseaux qui le confient à leur partenaire au moment de la relève - respectivement $105,4 \pm 12,6$ g (78-130 g, $n = 30$) contre $92,5 \pm 6,4$ g (78-108 g, $n = 46$), $t = 5,2$, $P < 0,01$. Ainsi, la motivation ou la compétence, ou les deux, font probablement défaut.

14 (18,7 %) des oeufs abandonnés par un des conjoints ont été, par la suite, couvés par l'autre, pendant $1,7 \pm 1,5$ jours en moyenne (1-6 jours, $n = 14$) avant un abandon définitif. Enfin, 20 (26,7 %) des oeufs abandonnés ont échappé aux souris *Mus musculus*, abondantes sur l'île, au moins au cours de certaines années. Les autres ont été détruits, au cours de la nuit où ils ont été abandonnés pour 21 d'entre eux (28,0 %) et, en moyenne, $5,4 \pm 3,2$ jours plus tard (1-15 jours) pour les 34 restants (45,3 %). Ceci étant, il ne s'agit pas là de prédation au sens strict, les souris ne détruisant que des

oeufs abandonnés et apparemment ni les oeufs normalement couvés ni les jeunes poussins - elles peuvent détruire les jeunes poussins de deux petites espèces de Procellariiformes de Selvagem Grande, le Pétrel-tempête de Castro *Oceanodroma castro* et le Pétrel frégate *Pelagodroma marina*.

Les poussins de notre échantillon sont décédés à des âges compris entre le jour de la naissance et 31 jours, en moyenne à $13,6 \pm 11,2$ jours ($n = 18$).

Facteurs conditionnant la réussite de la reproduction

Expérience individuelle de la reproduction

La réussite des reproducteurs inexpérimentés est significativement plus faible que celle de leurs congénères expérimentés - 0,716, $n = 215$, contre 0,799, $n = 358$ ($X^2_1 = 5,3$, $P < 0,05$). L'accroissement de l'expérience entraîne une amélioration très significative des résultats ($r_{10} = 0,804$, $P < 0,01$).

Expérience conjointe des partenaires

Les partenaires habituels, c'est-à-dire les oiseaux ayant déjà niché ensemble, montrent une réussite de la reproduction meilleure que celle des nouveaux conjoints, c'est-à-dire des oiseaux appariés ensemble pour la première fois - respectivement 0,809, $n = 241$, contre 0,651, $n = 175$ ($X^2_1 = 13,2$, $P < 0,01$). Parmi ces nouveaux conjoints, la réussite d'un nouveau couple d'oiseaux expérimentés - c'est-à-dire ayant une expérience individuelle acquise au cours des années précédentes avec d'autres partenaires - est meilleure que celle d'un nouveau couple d'oiseaux inexpérimentés, quoique de façon non significative - 0,760, $n = 25$, contre 0,586, $n = 87$ ($X^2_1 = 2,5$, n.s.) - les couples mixtes, constitués par un oiseau expérimenté et un oiseau inexpérimenté, prenant une position intermédiaire (0,698, $n = 63$).

Chez les oiseaux appariés ensemble pendant plusieurs années consécutives, l'accroissement de la réussite de la reproduction et celui de l'expérience commune sont très significativement corrélés ($r_9 = 0,886$, $P < 0,01$).

Fidélité au nid

La réussite des oiseaux installés depuis 2 ans ou plus sur le même nid est supérieure à celle des oiseaux dans leur première année de séjour - 0,772, $n = 276$, contre 0,642, $n = 173$ ($X^2_1 = 8,9$, $P < 0,01$). Ceci étant, la réussite de la reproduction d'oiseaux expérimentés est la même, qu'ils aient ou non changé de nid - 0,740, $n = 104$, contre 0,772, $n = 276$ ($X^2_1 = 0,42$, n.s.) - mais, sur un nouveau nid, elle est très supérieure chez les oiseaux expérimentés à ce qu'elle est chez les oiseaux inexpérimentés - 0,50, $n = 56$ ($X^2_1 = 9,2$, $P < 0,01$). Aussi l'importance du nid semble

être faible comparée à celle de l'expérience de la reproduction et de même, l'amélioration des performances notée pendant les années de fidélité au nid ($r_6 = 0,932$, $P < 0,01$) semble être surtout une conséquence de l'accroissement de l'expérience des oiseaux.

Première occupation d'un nid

Les Pétrels de Bulwer de Selvagem Grande nichant souvent dans des éboulis rocheux instables, environ 20 % des nids disparaissent chaque année et les oiseaux doivent coloniser de nouvelles cavités. Les meilleures auraient donc pu être colonisées en premier lieu et, par la suite, des cavités de plus en plus médiocres et mal adaptées à la reproduction, avec des répercussions évidentes sur sa réussite. Tel n'est cependant pas le cas et les cavités nouvelles et anciennes sont strictement équivalentes pour autant que la réussite de la reproduction est concernée - 0,765, $n = 82$, contre 0,719, $n = 171$ ($X^2_1 = 0,37$, n.s.).

Caractéristiques des nids

Si les nouveaux nids ne sont pas *a priori* moins favorables que les anciens, quelques nids particuliers le sont. La réussite de la reproduction est de fait très supérieure dans les nids situés dans des empilements de gros rochers stables, fréquentés régulièrement pendant des années, à celle observée dans les nids installés dans les éboulis instables, visités irrégulièrement durant leur généralement courte existence - 0,817, $n = 120$, contre 0,537, $n = 121$ ($X^2_1 = 21,4$, $P < 0,01$).

En fait, il n'est pas certain que la réussite de la reproduction soit directement affectée par les caractéristiques des nids, les « mauvais » nids rendant la reproduction difficile et diminuant sa réussite. Le faible succès est plus probablement une conséquence de l'incessant roulement d'oiseaux qui s'y produit. Le nombre de nouveaux reproducteurs observés chaque année et le pourcentage d'oiseaux inexpérimentés parmi eux sont en effet significativement plus élevés dans ces nids instables que dans les nids plus stables - respectivement $1,23 \pm 0,49$ individus, $n = 30$, contre $0,53 \pm 0,25$, $n = 15$ ($t = 6,3$, $P < 0,01$) et 0,519, $n = 52$, contre 0,175, $n = 126$ ($X^2_1 = 22,0$, $P < 0,01$). Ainsi, les oiseaux ne restant que fort peu de temps dans ces « mauvais » nids, ils ne peuvent y acquérir une expérience avant d'aller ailleurs. Ils sont sans cesse remplacés par des oiseaux également inexpérimentés, ce qui est néfaste à la réussite de la reproduction.

Disponibilité des ressources alimentaires

La durée des séjours au nid des adultes pendant l'incubation a souvent été liée à la disponibilité des ressources alimentaires (abondance de la nourriture et distance entre la

zone de reproduction et la zone d'alimentation), une faible disponibilité accroissant la durée des voyages alimentaires et, en conséquence, celle des séjours au nid du couveur. Chez le Pétrel de Bulwer de Selvagem Grande, la disponibilité des ressources alimentaires ne semble pas montrer d'importantes variations interannuelles - tout au moins, la variation annuelle de la durée des voyages alimentaires ne montre rien de tel ($F_{5,66} = 2,9$, $P < 0,05$ pour les voyages de juin et $F_{2,25} = 1,5$, n.s. pour ceux de juillet). De plus, aucune corrélation n'existe entre la réussite de la reproduction et la durée des voyages alimentaires ($r_{11} = -0,353$, n.s.).

Années sabbatiques

Il n'existe pas de différences significatives dans la réussite de la reproduction entre les futurs oiseaux sabbatiques dans l'année qui précède leur absence et les oiseaux non sabbatiques - 0,667, $n = 18$, contre 0,755, $n = 678$ ($X^2_1 = 1,32$, n.s.). Pendant l'année suivant l'absence, la réussite est plus faible - 0,611, $n = 18$ - que dans l'année qui l'a précédée, quoique de façon non significative ($X^2_1 = 0,12$, n.s.). Elle est significativement plus faible que celle des oiseaux expérimentés non sabbatiques ($X^2_1 = 3,9$, $P < 0,05$), et semblable à celle des oiseaux inexpérimentés ($X^2_1 = 0,62$, n.s.). Avec l'interruption de la reproduction, les oiseaux semblent avoir perdu l'expérience qu'ils avaient pu acquérir auparavant. En fait, comme nous l'avons vu, une totale absence de fidélité au partenaire suit les interruptions temporaires de la reproduction, les oiseaux se réappariant dans un tiers des cas avec un ancien reproducteur esseulé et dans les deux tiers restant avec un nouveau reproducteur, et c'est peut-être là la cause principale de la médiocre réussite de la reproduction. Quoi qu'il en soit, dès la deuxième année suivant l'absence, la réussite de la reproduction est à nouveau élevée - 0,90, $n = 10$ - et ne diffère pas de celle d'oiseaux non sabbatiques expérimentés ($X^2_1 = 0,54$, n.s.).

E. SURVIE DES ADULTES ET DES IMMATURES

Le nombre d'adultes décédés chaque année a varié de façon aléatoire au cours de notre étude ($r_9 = -0,121$, n.s.), tout en restant très significativement corrélé avec les effectifs des reproducteurs ($r_{12} = 0,817$, $P < 0,01$). Le taux de survie annuel a également varié de façon aléatoire ($X^2_{11} = 14,1$, n.s.), sans montrer de corrélation avec les effectifs ($r_9 = -0,584$, n.s.) ou avec les années ($r_{12} = 0,157$, n.s.). En moyenne, il était de $0,9535 \pm 0,1815$ ($n = 10$) - sans différences significatives entre les deux sexes ($t = 0,15$, n. s.) - soit un taux de mortalité de 0,0465 et une espérance de vie à un an de 21,0 années.

Les causes de mortalité en mer ne sont pas connues. A terre, la coexistence avec les Puffins cendrés *Calonectris diomedea* peut causer des pertes, soit que ces derniers usurpent des terriers de Pétrels de Bulwer, soit que, les deux oiseaux nichant près l'un de l'autre, les Pétrels de Bulwer soient amenés à passer à portée de bec d'un Puffin cendré pour regagner leur terrier. Nombre de nids étant installés dans des éboulis mal stabilisés, leur effondrement

peut être cause de mortalité, encore que ces effondrements semblent être essentiellement causés par les pluies hivernales - les oiseaux ont alors quitté la terre pour rejoindre des aires d'hivernage situées dans l'Atlantique sud (BOURNE 1995). Enfin, certains oiseaux s'empêtrant en volant dans des plants de *Nicotiana glauca* dont ils n'arrivent pas à se dégager, ce qui cause parfois leur décès. Mais ces trois causes de mortalité restent anecdotiques.

Ce n'est pas le cas pour la prédation. Dans l'archipel tout proche des Canaries (HERNANDEZ *et al.* 1990), les Pétrels de Bulwer sont victimes de prédateurs indigènes - des rapaces comme la Buse variable *Buteo buteo* et la Chouette effraie *Tyto alba* - et surtout introduits, rats et chats. Ces espèces sont absentes de Selvagem Grande où la totalité de la prédation est le fait des Goélands leucophées *Larus cachinnans*. Avec une fréquence d'occurrence de près de 36 % dans les pelotes et les restes de repas du Goéland leucophée, le Pétrel de Bulwer semble être sa proie préférentielle, loin devant le Pétrel frégate *Pelagodroma marina* (20 %, MOUGIN et STAHL 1981). La quantité d'oiseaux ainsi détruits chaque année est difficile à chiffrer. Elle est d'ailleurs fonction de l'effectif de goélands qui est maintenu à un niveau aussi faible que possible par la destruction d'oeufs, de poussins et d'adultes.

Nous avons vu précédemment que 5 seulement des oiseaux bagués comme poussins à Selvagem Grande étaient venus nicher dans nos colonies d'étude ce qui, à l'évidence, ne correspond pas à leur survie réelle. Dans ces conditions, dans l'hypothèse d'une population numériquement stable, des estimations pour le recrutement - c'est-à-dire la survie entre l'envol des poussins en fin de croissance et la première reproduction - et pour la survie dans l'année suivant l'envol - en supposant que la survie est ensuite constante et égale à celle des adultes - nous ont fourni des valeurs respectives de 20,6 et 27,9 %.

III. DISCUSSION

On ne possède pas de données de même type pour les Pétrels de Bulwer d'autres populations. On en possède en revanche pour d'autres oiseaux appartenant à la même famille des Procellariidés, et les comparaisons ne font apparaître que peu de différences.

Comme chez le Pétrel de Bulwer, la première reproduction survient très généralement aux alentours de la septième année - chez le Damier du Cap *Daption capense*, le Fulmar antarctique *Fulmarus glacialis*, le Pétrel noir *Pterodroma macroptera*, le Puffin fuligineux *Puffinus griseus*, le Puffin à bec grêle *P. tenuirostris* et le Puffin des Anglais *P. puffinus* (BECK 1969, BROOKE 1990, MARCHANT et HIGGINS 1990, RICHDALE 1963, ROUX 1977, WOOLLER *et al.* 1988) - et rarement plus tard - 9 ans ou plus chez les pétrels géants *Macronectes giganteus* et *M. halli*, le Fulmar boréal *Fulmarus glacialis*, le Pétrel des neiges *Pagodroma nivea* et le Puffin cendré *Calonectris diomedea* (CHASTEL *et al.* 1993, DUNNET 1991, MARCHANT et HIGGINS 1990, MOUGIN *et al.* 1992). En revanche, la première reproduction est toujours plus tardive chez les albatros (JOUVENTIN

et al. 1989, JOUVENTIN et WEIMERSKIRCH 1988, PRINCE et al 1994, ROBERTSON 1993, VAN RYZIN et FISHER 1976), et plus précoce chez les pétrels-tempête et les pétrels-plongeurs (MARCHANT et HIGGINS 1990, MORSE et BUCHHEISTER 1977, RICHDALE 1965, SCOTT 1970).

Les interruptions temporaires de la reproduction ont été signalées depuis longtemps chez les oiseaux de mer (COULSON 1984, FISHER 1969, HÉMERY et al. 1986, JOUVENTIN et WEIMERSKIRCH 1988, MOUGIN et al. 1987, PRINCE 1985, WOOLLER et COULSON 1977). Elles sont généralement de courte durée, un an seulement pour 60-80 % du total - 70 % chez le Pétrel de Bulwer - si elles peuvent durer plusieurs années consécutives - 6 ans chez l'Albatros de Laysan *Diomedea immutabilis* (FISHER 1969). Comme chez le Pétrel de Bulwer, les deux sexes sont concernés et surtout de jeunes oiseaux sans expérience - un an seulement pour 60-70 % d'entre eux - et elles sont défavorables à la fidélité au partenaire et au nid, mais pas obligatoirement à la réussite de la reproduction - elles le sont chez le Pétrel de Bulwer. Leur nombre varie considérablement d'une espèce à l'autre, ce qui n'est peut-être que le reflet de variations d'une année à l'autre dans la même population ou d'une population à l'autre. Quoi qu'il en soit, les valeurs signalées s'étalent entre 5 % chez *Fulmarus glacialis* (HATCH 1987) et 70 % chez *Halobaena caerulea* (CHASTEL et al. 1995) - 19 % chez le Pétrel de Bulwer.

Pour COULSON (1984) et WOOLLER et COULSON (1977), qui travaillaient sur des espèces côtières, la Mouette tridactyle *Rissa tridactyla* et l'Eider à duvet *Somateria mollissima*, toute reproduction est coûteuse pour les oiseaux - elle réduit leur probabilité de survie. Dans ces conditions, ne pas nicher au cours des années où la survie est potentiellement faible devrait permettre de maintenir un taux de survie élevé et de maximiser la production d'oiseaux. C'est également l'opinion de HÉMERY et al. (1986) pour qui médiocres conditions alimentaires dans les eaux proches des localités de nidification de la population basque du Pétrel tempête *Hydrobates pelagicus* et taux élevé d'interruptions de la reproduction sont liés. Qu'en est-il chez le Pétrel de Bulwer ? On ne sait pas où il va s'alimenter pendant sa période de reproduction mais la durée de ses voyages lui permet à l'évidence d'aller très loin. La variation interannuelle de sa fréquence de reproduction est faible, mais les conditions alimentaires de ce grand pélagique sont peut-être plus constantes que celles d'oiseaux plus côtiers.

Chez le Pétrel de Bulwer de Selvagem Grande, l'expérience de la reproduction semble être le seul facteur contrôlant efficacement sa réussite - l'expérience individuelle des oiseaux mais également l'expérience conjointe des partenaires puisque les changements de partenaire, qui annulent la seconde sans affecter la première, entraînent une baisse de la réussite. Par ailleurs, l'amélioration des performances liée à un long séjour sur un même nid semble résulter d'un accroissement de l'expérience individuelle. De même, le manque d'expérience est responsable de la médiocrité des résultats fournis par certains nids - colonisés surtout par des oiseaux inexpérimentés - et les médiocres résultats suivant une année sabbatique sont liés à des changements de partenaire et à des réappariements

préférentiels avec des oiseaux inexpérimentés. Enfin, la colonisation d'un nouveau nid est sans influence particulière. Ainsi, les changements de nid semblent ne jouer par eux-mêmes aucun rôle dans la réussite de la reproduction, ce qui est favorable pour une population que ses conditions de nidification contraignent à de fréquents déplacements.

Ainsi les échecs de la reproduction sont surtout le fait d'oiseaux inexpérimentés, l'amélioration des performances résultant d'une augmentation de l'expérience individuelle et de la stabilité du couple. Ce n'est pas une surprise. De tels résultats ont déjà été observés chez d'autres Procellariiformes (BROOKE 1978, CROXALL *et al.* 1992, HATCH 1990, MOUGIN *et al.* 1993, OLLASON et DUNNET 1978, 1986, WEIMERSKIRCH et JOUVENTIN 1987, WOOLLER *et al.* 1988) et également chez bien d'autres oiseaux de mer (BURTON 1968, CARRICK 1972, COULSON 1966, 1972, COULSON et HOROBIN 1976, DAVIS 1976, LERESCHE et SLADEN 1970, MILLS 1973, PYLE *et al.* 1991, THOMAS 1983).

La réussite de la reproduction du Pétrel de Bulwer est d'environ 56 %. Là encore, rien d'original, la plupart des Procellariidés, sinon des Procellariiformes, présentant des réussites comprises entre 50 et 60 % (COPSON 1988, DUNNET 1991, JOUVENTIN et WEIMERSKIRCH 1988, MARCHANT et HIGGINS 1990, PRINCE *et al.* 1994, RICHDALE 1963, WEIMERSKIRCH *et al.* 1987, CHASTEL *et al.* 1993).

Le taux de survie annuel des adultes est de l'ordre de 95,4 %. La valeur est certes élevée. Elle l'est toujours chez les Procellariiformes et du même ordre de grandeur que celle-ci ou encore supérieure chez nombre d'albatros ou de pétrels (DUNNET 1991, FISHER 1975, 1976, HARRIS 1973, HUDSON 1966, JOUVENTIN et WEIMERSKIRCH 1988, MARCHANT et HIGGINS 1990, MOUGIN *et al.* 1987b, PRINCE *et al.* 1994, ROBERTSON 1993, ROUX 1977 entre autres). Enfin, le taux de survie des immatures de première année n'est généralement pas connu de façon précise. Il semble pouvoir parfois être assez semblable à celui que nous avons calculé chez le Pétrel de Bulwer (BROOKE 1990).

Depuis le début des années quatre-vingt, les paramètres démographiques enregistrés chez le Pétrel de Bulwer de Selvagem Grande ont parfois montré en valeur absolue des variations liées à des modifications faibles et aléatoires de l'effectif des reproducteurs, mais les taux obtenus sont restés constants. Il n'en allait pas de même pendant la même période chez un autre pétrel de la même localité, le Puffin cendré *Calonectris diomedea*, dont les effectifs étaient en accroissement constant et rapide (MOUGIN *et al.* 1996).

Chez les Procellariiformes, peu de données ont été publiées concernant les réponses des paramètres démographiques aux modifications des effectifs reproducteurs. Toutefois, dans les populations dont les effectifs décroissent - le Grand Albatros *Diomedea exulans* en Géorgie du Sud (CROXALL *et al.* 1990) et dans l'archipel Crozet (WEIMERSKIRCH et JOUVENTIN 1987) et le Puffin à bec grêle en Tasmanie (SERVENTY et CURRY 1984) - l'âge de la première reproduction s'abaisse, la fréquence de la reproduction, sa réussite et le taux de survie des immatures de première année augmentent ou restent stables et le taux de survie des adultes augmente, tout au moins quand la décroissance de l'effectif de

la population n'est pas justement causée par sa diminution accidentelle - une conséquence indirecte de la pêche chez le Grand Albatros (CROXALL *et al.* 1990, WEIMERSKIRCH et JOUVENTIN 1987). En revanche; dans une population en augmentation - le Puffin cendré de Selvagem Grande (MOUGIN *et al.* 1996) ou le Fulmar boréal d'Ecosse (DUNNET et OLLASON 1978, DUNNET *et al.* 1979, OLLASON et DUNNET 1978) - l'âge de la première reproduction et la réussite de la reproduction restent constants, la fréquence de la reproduction diminue, le taux de survie annuel des adultes reste constant ou décroît et la fidélité au partenaire et au nid décroît. Enfin, chez les populations dont l'effectif est stable - le Pétrel de Bulwer de Selvagem Grande ou le Puffin des Anglais gallois (BROOKE 1990) - tous les paramètres restent constants.

Dans tous les cas où l'effectif d'une population varie, qu'il augmente ou qu'il diminue, les modifications des paramètres démographiques qui en résultent tendent à faire obstacle à cette variation et à restaurer l'état initial. Ainsi la diminution de l'âge de la première reproduction observée chez le Grand Albatros permet une production plus importante d'oeufs, nécessaire à ses populations décroissantes. La diminution de la fréquence de la reproduction du Puffin cendré entraîne en revanche une diminution de sa productivité, attendue dans une population en accroissement. L'augmentation de la réussite de la reproduction et du taux de survie des immatures de première année - Grand Albatros, Puffin à bec grêle - est favorable à une population décroissante. La fidélité au partenaire et au nid augmentant la réussite de la reproduction, leur abaissement dans une population en accroissement - celle du Puffin cendré de Selvagem Grande - est logique. Enfin, l'abaissement du taux de survie des adultes ne surprend pas dans une population en accroissement, pas plus que son augmentation, dans une population décroissante.

Dans ces conditions, la stabilité des paramètres démographiques était attendue dans une population stable numériquement. Les effectifs n'étant pas modifiés, des mécanismes autorégulateurs n'avaient pas à se mettre en place, les paramètres dépendant de la densité ne réagissant qu'à des variations de densité.

Ainsi la population de Pétrels de Bulwer de Selvagem Grande compte environ 27,0 % de jeunes oiseaux non encore reproducteurs et 73,0 % de reproducteurs, dont chaque année 81 % qui nichent et 19 % qui ont interrompu leur reproduction. 27,9 % des poussins envolés en fin de croissance atteindront l'âge de 1 an et 20,6 % celui de la première reproduction (4,7 % de la population reproductrice et 3,4 % de la population totale). En d'autres termes, 56,4 % des oeufs pondus donnent des poussins à l'envol, 15,7 % des immatures de 1 an et 11,6 % des adultes reproducteurs. Par la suite, la longévité est élevée et 1,5 % des oeufs pondus - 2,7 % des poussins à l'envol - vont théoriquement produire des adultes cinquantenaires, qui ne représenteront d'ailleurs que 0,5 % de la population totale et 0,6 % de la population reproductrice. Ainsi, les oiseaux d'un an représentent 15,7 % des oeufs pondus et les oiseaux de quarante ans 15,6 % des oiseaux de 1 an. Le taux de survie est le même dans la première année et dans les 39 suivantes.

Forte mortalité dans la première année d'existence donc et en revanche très faible mortalité par la suite. Cela n'est pas pour surprendre dans la famille des Procellariidés où toutes les espèces donnent des résultats à peu près semblables. C'est en particulier le cas chez un autre pétrel de Selvagem Grande, le Puffin cendré, chez qui quelques différences sont toutefois apparentes. La réussite de la reproduction - 0,564 contre 0,566 - est la même chez les deux espèces. Le taux de survie annuel des adultes est à peine plus élevé chez le Puffin cendré - 0,956 contre 0,954. La fréquence de la reproduction est un peu plus faible chez le Pétrel de Bulwer - 0,81 contre 0,86 - de même que l'âge de la première reproduction - 7,4 contre 8,9 années - et surtout le taux de recrutement - 0,206 contre 0,349. Ainsi, le nombre de poussins à l'envol produit chaque année par un couple est un peu plus élevé chez le Puffin cendré - 0,49 contre 0,46 - mais le nombre d'adultes reproducteurs, en raison de la meilleure survie en mer, représente près du double - 0,17 contre 0,09. L'existence reproductrice du Puffin cendré de Selvagem Grande étant un peu plus courte que celle du Pétrel de Bulwer - il vit un peu plus longtemps mais commence à nicher sensiblement plus tard - un couple produira au cours de sa vie reproductrice près de 90 % d'adultes reproducteurs en plus. Ce qui explique la stabilité des effectifs du Pétrel de Bulwer et l'accroissement de ceux du Puffin cendré.

RÉFÉRENCES

- BECK, J.R.:
1969. Food, moult and age at first breeding in the Cape Pigeon, *Daption capense* Linnaeus. *Br. Antarct. Surv. Bull.*, 21: 31-44.
- BOURNE, W.R.P.:
1995. The movements of Bulwer's Petrel and the larger shearwaters in the Atlantic ocean. *Sea Swallow*, 44: 49-52.
- BROOKE, M. de L.:
1978. Some factors affecting the laying date, incubation and breeding success in the Manx Shearwater, *Puffinus puffinus*. *J. Anim. Ecol.*, 47: 477-495.
- BROOKE, M.:
1990. *The Manx Shearwater*. Londres, T. & A. D. Poyser, 246 p.
- BURTON, R.W.:
1968. Breeding biology of the Brown Skua, *Catharacta skua Iönnerbergi* (Mathews), at Signy Island, South Orkney Islands. *Br. Antarct. Surv. Bull.*, 15: 9-28.
- CARRICK, R.:
1972. Population ecology of the Australian Black-backed Magpie, Royal Penguin and Silver Gull. *Pop. Ecol. Migr. Bds., U.S. Depart. Int., Wildl. Res. Rep.*, 2: 41-99.
- CHASTEL, O., WEIMERSKIRCH, H., et JOUVENTIN, P.:
1993. High annual variability in reproductive success and survival of an antarctic seabird, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. A 27-year study. *Oecologia*, 94: 278-285.
1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the Blue Petrel. *Auk*, 112: 964-972.
- COPSON, G.R.:
1988. The status of the Black-browed and Grey-headed Albatrosses on Macquarie Island. *Pap. Proc. Royal Soc. Tas.*, 122: 137-141.
- CORMACK, R.M.:
1964. Estimates of survival from the sightings of marked animal. *Biometrika*, 51: 429-438.
- COULSON, J.C.:
1966. The influence of pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *J. Anim. Ecol.*, 35: 269-279.
1972. The significance of the pair-bond in the Kittiwake. *Proc. XV Int. Orn. Congr.*: 424-433.
1984. The population dynamics of the Eider Duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis*, 126: 525-543.

COULSON, J.C., et HOROBIN, J.:

1976. The influence of age on the breeding biology and survival of the Arctic Tern *Sterna paradisaea*. *J. Zool., Lond.*, 178: 247-260.

CRAMP, S., et SIMMONS, K.E.L.:

1977. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. I - Ostrich to ducks*. Oxford, Oxford University Press.

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.

CROXALL, J. P., ROTHERY, P., PICKERING, S.P.C., et PRINCE, P.A.:

1990. Reproductive performance, recruitment and survival of Wandering Albatrosses *Diomedea exulans* at Bird Island, South Georgia. *J. Anim. Ecol.*, 59: 773-794.

DAVIS, J.W.F.:

1976. Breeding success and experience in the Arctic Skua, *Stercorarius parasiticus* (L.). *J. Anim. Ecol.*, 45: 531-536.

DUNNET, G.M.:

1991. Population studies of the Fulmar on Eynhallow, Orkney Islands. *Ibis*, 133, suppl. 1: 24-27.

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

1978. Survival and longevity in the Fulmar *Fulmarus glacialis*. *Ibis*, 120: 124-125.

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

1979. A 28-year study of breeding Fulmars *Fulmarus glacialis* in Orkney. *Ibis*, 121: 293-300.

FISHER, H.I.:

1969. Eggs and egg-laying in the Laysan Albatross, *Diomedea immutabilis*. *Condor*, 71: 102-112.
1975. Mortality and survival in the Laysan Albatross, *Diomedea immutabilis*. *Pacif. Sc.*, 29: 279-300.
1976. Some dynamics of a breeding colony of Laysan Albatrosses. *Wilson Bull.*, 88: 121-142.

HARRIS, M.P.:

1973. The biology of the Waved Albatross *Diomedea irrorata* of Hood Island, Galapagos. *Ibis*, 115: 483-510.

HATCH, S.A.:

1987. Adult survival and productivity of Northern Fulmars in Alaska. *Condor*, 89: 685-696.
1990. Individual variation in behavior and breeding success of Northern Fulmars. *Auk*, 107: 750-755.

HÉMERY, G., D'ELBÉE, E., et TERRASSE, J.-F.:

1986. Régulation d'une population de Pétrels-tempête *Hydrobates pelagicus* par reproduction intermittente. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 303, 3, 9: 353-356.

HERNANDEZ, E., MARTIN, A., NOGALES, M., QUILIS, V., DELGADO, G., et TRUJILLO, O.:

1990. Distribution and status of Bulwer's Petrel (*Bulweria bulwerii* Jardine & Selby, 1828) in the Canary Islands. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, 42, 214: 5-16.

HUDSON, R.:

1966. Adult survival estimates for two antarctic petrels. *Br. Anarct. Surv. Bull.*, 8: 63-73.

JOUVENTIN, P., MARTINEZ, J., et ROUX, J.-P.:

1989. Breeding biology and current status of the Amsterdam Island Albatross *Diomedea amsterdamensis*. *Ibis*, 131: 171-182.

JOUVENTIN, P., et WEIMERSKIRCH, H.:

1988. Demographic strategies of southern albatrosses. *Acta XIX Congr. Int. Orn.*, 1: 857-865.

LERESCHE, R.E., et SLADEN, W.J.L.:

1970. Establishment of pair and breeding site bonds by young known-age Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Anim. Behav.*, 8: 517-526.

MARCHANT, S., et HIGGINS, P.J.:

1990. *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Vol. 1A: Ratites to Petrels*. Melbourne, Oxford University Press.

MILLS, J.A.:

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

MORSE, D.H., et BUCHHEISTER, C.W.:

1977. Age and survival of breeding Leach's Storm-Petrels in Maine. *Bird-Banding*, 48: 341-349.

MOUGIN, J.-L.:

- 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.

MOUGIN, J.-L., JOUANIN, CHR., et ROUX, F.:

- 1987a. Les années sabbatiques des Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). Influence du sexe et de l'âge. *L'Oiseau et R.F.O.*, 57: 368-381.
- 1987b. 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.
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. Sc. Paris*, 315, 3: 27-30.
1996. Variation of some demographical parameters as a function of the breeding numbers in the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* of Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). *Ringed & Migration*, 17: 20-27.
- MOUGIN, J.-L., JOUANIN, CHR., ROUX, F., et ZINO, F.:
1993. Les paramètres conditionnant la réussite de la reproduction chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande. *L'Oiseau et R.F.O.*, 63: 207-215.
- MOUGIN, J.-L., et STAHL, J.-C.:
1981. Le régime alimentaire des Goélands argentés *Larus argentatus atlantis* de l'île Selvagem Grande. *Cyanopica*, 2, 3: 43-48.
- 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.
- PRINCE, P.A.:
1985. Population and energetic aspects of the relationship between Blackbrowed and Greyheaded Albatrosses and the southern ocean marine environment. In Siegfried, W. R., Condry, P. R., et Laws, R. M. (Éds.), *Antarctic nutrients cycles and food webs*, Springer-Verlag, Berlin: 473-477.
- PRINCE, P.A., ROTHERY, P., CROXALL, J.P., et WOOD, A.G.:
1994. Population dynamics of Black-browed and Grey-headed Albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis*, 136: 50-71.
- 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.
- RICHDALE, L.E.:
1963. Biology of the Sooty Shearwater. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 141: 1-117.
1965. Biology of the birds of Whero Island, New Zealand, with special reference to the diving petrel and the white-faced storm petrel. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 31: 1-86.
- 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.

ROUX, Ph.:

1977. *Ecologie du Fulmar antarctique. Biologie et dynamique des populations*. Limoges, DEA non publié, 43 p.

SCOTT, D.A.:

1970. *The breeding biology of the Storm Petrel Hydrobates pelagicus*. Oxford, Ph. D. non publié.

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.

THOMAS, C.S.:

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

VAN RYZIN, M.T., et FISHER, H.I.:

1976. The age of Laysan Albatrosses, *Diomedea immutabilis*, at first breeding. *Condor*, 78: 1-9.

WEIMERSKIRCH, H., CLOBERT, J., et JOUVENTIN, P.:

1987. Survival in five southern albatrosses and its relationship to their life history. *J. Anim. Ecol.*, 56: 1043-1055.

WEIMERSKIRCH, H., et JOUVENTIN, P.:

1987. Population dynamics of the Wandering Albatross *Diomedea exulans* of the Crozet Islands. Causes and consequences of the population decline. *Oikos*, 49: 315-322.

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

1988. Factors contributing to reproductive success in Short-tailed Shearwaters (*Puffinus tenuirostris*). *Acta XIX Congr. Int. Orn.*, 1: 848-856.

WOOLLER, R.D., et COULSON, J.C.:

1977. Factors affecting the age of first breeding of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 119: 339-349.

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.