

CROISSANCE ET ALIMENTATION CHEZ LE POUSSIN DU PÉTREL-FRÉGATE *PELAGODROMA MARINA* DE SELVAGEM GRANDE (30°09'N, 15°52'W)

Par J.-L. MOUGIN *

Avec 2 figures et 3 tableaux

RÉSUMÉ. La croissance pondérale et staturale des poussins de Pétrel-frégate *Pelagodroma marina* de Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) ne diffère en rien de ce qui est habituel chez les Procellariiformes. A partir d'un poids à la naissance un peu inférieur au poids de l'oeuf, une croissance rapide, puis ralentie amène les poussins à l'âge moyen de 36 j à un poids maximum de 72 g, supérieur de 48 % au poids de l'adulte. Par la suite, le poids corporel s'abaisse. Au moment de l'envol, à 60 j, il n'est plus que de 57 g, 17 % de plus que celui de l'adulte. La croissance de l'aile, lente avant la pousse des rémiges, puis rapide, n'est pas encore tout à fait achevée au moment de l'envol. En revanche, celle du culmen et celle du tarse, d'abord rapides puis ralenties, le sont depuis le quarantième jour environ. La fréquence des repas, constante pendant la période d'accroissement pondéral, décroît brutalement dès l'acquisition du poids maximum, puis reste constante jusqu'à l'envol. Le poids du repas s'accroît pendant la première décennie de la vie, atteint un maximum pendant la deuxième, reste stable jusqu'à la cinquième, puis décroît pendant la sixième. Ainsi, la quantité de nourriture consommée quotidiennement, constante en valeur absolue pendant les trois premières décades et décroissante par la suite, décroît de façon ininterrompue en valeur relative entre la naissance et l'envol. Au total, un poussin aura consommé au cours de sa croissance un peu moins de 250 g de nourriture, dont une partie importante sous forme d'huile stomacale, ce qui semble correspondre à un prélèvement en mer un peu inférieur à 900 g, soit environ 17 % de la consommation familiale pendant la même période.

SUMMARY. The growth of the chicks of the White-faced Storm Petrel *Pelagodroma marina* of Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) shows no differences with that of other Procellariiformes. The weight at birth is slightly lower than that of the egg. A subsequent increase leads the chicks to a maximum weight of 72 g - 48 % higher than that of the adult - at 36 days. Later on the body weight lowers. At fledging - 60 days - the chick weight is 57 g, 17 % more than that of the adult. The wing growth, slow before the appearance of the remiges, then faster, is not yet stopped at fledging. On

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

the other hand, the growth of the culmen and tarsus, fast at first then slowed down, stop at about 40 days. The feeding frequency, constant during the period of weight increase, decreases after the attainment of the maximum weight, then stays constant until fledging. The weight of the meal increases during the first decade of life, reaches its maximum during the second, stays constant until the fifth, then decreases during the sixth. So the amount of food eaten daily, constant during the first three decades and decreasing afterwards, is always decreasing relatively to the adult's weight. On the whole, a chick eats during its growth a little less than 250 g of food, part of which as stomach oil - the result of the catch of a little less than 900 g, 17 % of the family consumption during the same period.

RESUMO. Crescimento e alimentação do juvenil de Calcamar, *Pelagodroma marina* da Selvagem Grande. - O estudo do crescimento dos juvenis de Calcamar da Selvagem Grande não revela diferenças em relação ao que se passa nas outras espécies de Procellariiformes. O peso à nascença é ligeiramente inferior ao do ovo. Um aumento de peso subsequente leva o juvenil a pesar no máximo 72 g, ou seja, 48% mais do que um adulto, ao fim de 36 dias. Posteriormente o peso corporal diminui. Na altura do abandono do ninho, o juvenil pesa 57 g, 17% mais do que um adulto. O crescimento da asa, lento até ao aparecimento das remiges, torna-se mais rápido e não está concluído na altura do abandono do ninho. Por outro lado, o crescimento do cúlmen e do tarso, rápido no início e depois mais lento, termina ao fim de 40 dias. A frequência de alimentação, constante durante o período de crescimento de peso, diminui quando o juvenil atinge o peso máximo e mantém-se depois constante até ao abandono do ninho. O peso da refeição aumenta durante os primeiros dez dias de vida, atingindo um máximo durante os dez seguintes e mantém-se constante até aos 50, diminuindo dos 50 para os 60. Em termos absolutos a ração diária é constante nos primeiros 30 dias de vida, decrescendo a partir daí. Em termos relativos, vai sempre diminuindo desde o nascimento até ao abandono do ninho. No total, um juvenil deve consumir neste período cerca de 250 g de alimento, do qual uma parte importante sob a forma de óleo estomacal. Este valor corresponde a uma captura no mar de cerca de 900 g, ou seja, 17% do consumo familiar durante este período.

Au cours de différents séjours effectués à Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W), la chronologie des éclosions, la croissance et l'alimentation des poussins du Pétrel-frégate *Pelagodroma marina hypoleuca* ont été étudiées, dans le but d'effectuer une comparaison avec deux autres Procellariiformes locaux, un, le Puffin cendré *Calonectris diomedea*, dont la taille est plus forte et la croissance plus lente, et l'autre, le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*, dont les dimensions et la durée de la croissance sont analogues. Les résultats de cette étude sont exposés dans les pages qui suivent.

I - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les dates et la durée de nos différents séjours à Selvagem Grande ne nous ont pas permis de suivre un échantillon de poussins entre la naissance et l'envol. En revanche, au

cours de chacune des 9 années d'étude partiellement consacrées au Pétrel-frégate, un petit groupe de poussins a été suivi au maximum pendant 18 jours d'affilée, et des courbes de croissance composites en ont été tirées, les valeurs comparables n'étant pas significativement différentes d'une année à l'autre. Au total, 130 poussins ont été pris en compte. Des pesées quotidiennes nous ont fourni 1538 mesures, réparties sans interruptions entre la naissance et l'envol - entre 4 et 59 pour chaque jour de croissance. Les mensurations - 906 pour l'aile, 562 pour le culmen et 574 pour le tarse - étaient effectuées pour leur part à intervalles de 3 jours. La naissance de certains des oiseaux ayant été observée, leur âge était connu avec précision. Pour les autres, il a été estimé d'après la longueur de l'aile, selon la méthode de RICKLEFS et WHITE (1975). Des moyennes quotidiennes ont été effectuées en fonction de l'âge des oiseaux. Pour éviter les biais causés par les jours sur- ou sous-représentés, les moyennes décadaires ont été effectuées à partir des moyennes quotidiennes.

Dans les pages qui suivent, nous entendons par « repas » la quantité de nourriture absorbée pendant une nuit par un poussin, qu'elle ait été distribuée en une seule ou en plusieurs fois, par un ou par les deux parents; et par « visite » d'un adulte le temps passé à terre ou dans les eaux proches de la terre par un des parents, sans retour vers la haute mer et les lieux de nourrissage, séjour pouvant durer plusieurs jours et donner lieu à plusieurs repas.

Pour déterminer la fréquence d'alimentation, nous avons estimé qu'une augmentation de poids ou la stabilité pondérale entre deux pesées quotidiennes indiquaient bien évidemment la prise d'un repas, mais également une légère perte de poids. Les valeurs limites utilisées, qui varient en fonction de l'âge des poussins, s'établissent à environ 4 % du poids initial. L'intervalle entre les repas (I_r) est donné par la formule: $I_r = 1/F_r$, où F_r est la fréquence des repas.

Plusieurs raisons permettent de penser que, surtout chez les jeunes poussins, une visite d'adulte peut correspondre à plusieurs repas - entre autres l'importance du contenu stomacal des adultes, très supérieure au poids des repas, et l'état de digestion de nombre des contenus stomacaux d'adultes et de poussins, qui rend très improbable un prélèvement récent en mer. Dans ces conditions, la répartition des modifications de poids nous a permis une tentative d'estimation de la fréquence des visites.

L'importance moyenne du repas peut être calculée en additionnant, pour l'âge considéré, l'augmentation moyenne de poids quand le poussin est nourri et la perte moyenne de poids quand il ne l'est pas. La quantité de nourriture absorbée à un âge donné s'obtient en multipliant le poids du repas à cet âge par la fréquence d'alimentation au même âge.

Enfin, notre tentative d'estimation du métabolisme est basée sur l'amaigrissement des poussins au cours du jeûne. Connaissant par l'amaigrissement - la perte de 1 g de poids corporel correspond à la production de 23,9 kJ (GROSCOLAS, 1982) - la quantité d'énergie nécessaire aux poussins, il est aisé d'estimer la quantité

de nourriture prélevée pour eux en mer par les adultes - l'efficacité digestive étant de 75 %, 1 g de nourriture fraîche fournit 3,6 kJ. La comparaison avec la quantité de nourriture consommée permet ensuite d'estimer les proportions respectives d'huile - 1 g d'huile fournit 30,3 kJ - et de proies fraîches. A condition de ne pas tenir compte des amaigrissements importants faisant suite à un repas, évidemment dus à la digestion du contenu stomacal et non pas au métabolisme des réserves adipeuses. Ceci étant, comme la transformation des proies fraîches en huile stomacale ne se fait probablement pas sans perte d'énergie, la quantité de nourriture prélevée en mer par les adultes est peut-être quelque peu sous-estimée. Quant au métabolisme des adultes, il a été estimé par les formules classiques, par comparaison avec des espèces proches, de même taille et vivant sous le même climat (DESPIN et MOUGIN 1988, LASIEWSKI et DAWSON 1967, WARHAM 1990). Il n'existe pas, à notre connaissance, de données concernant le métabolisme du Pétrel-frégate, et la valeur citée par RICHDALE (1943-1944) pour l'amaigrissement en 24 heures - 5,87 g, 12,4 % du poids initial - est manifestement trop élevée pour résulter du simple métabolisme des réserves adipeuses.

Dans tous les cas, les valeurs moyennes sont accompagnées de l'écart-type. Le test *t* de Student a été utilisé pour les comparaisons statistiques, de même que le X^2 et l'analyse de variance.

II - CHRONOLOGIE DES ÉCLOSIONS

La date moyenne des éclosions varie d'une année à l'autre - entre le milieu de mai et le début de juin (Tabl. I) - de 20 j au maximum pour nos 9 années d'étude et en moyenne de $6,0 \pm 4,2$ j (1-13 j, $n = 8$) d'une année d'étude à la suivante. L'analyse de variance montre que ces différences sont très significatives ($F_{8,485} = 14,8$, $P < 0,01$). On notera également que, de 1983 à 1995, les éclosions ont été sans cesse plus précoces ($r_s = -0,774$, $P < 0,05$), ce qui est probablement fortuit. Au total, les 494 éclosions notées au cours de notre étude se sont produites en moyenne le 24 mai ± 14 j et se sont étalées sur 77 j, entre le 22 avril et le 7 juillet. La durée de la période des éclosions notée chaque année étant très significativement corrélée avec le nombre de poussins étudiés ($r_s = 0,846$, $P < 0,01$), on n'attachera pas une trop grande importance à ses variations. Notons cependant qu'elle débute à la fin avril ou au début mai et s'achève à la fin juin ou au début juillet, et qu'elle atteint, voire même dépasse parfois, deux mois.

C'est dire que, dans l'ensemble, les oiseaux de Selvagem Grande sont mal synchronisés. En fait, les oiseaux précoces et tardifs étant rares - 8,3 % des éclosions sont observées dans les deux premières et dans les trois dernières semaines de la période, contre 91,7 % dans les six semaines médianes - la synchronisation est bien meilleure qu'il n'y paraît - 29 % des éclosions se produisant pendant la troisième semaine de mai et 61 % pendant les deux dernières décades du mois, c'est-à-dire pendant 26 % de la durée totale de la période (Fig. 1).

III - LA CROISSANCE PONDÉRALE ET STATURALE

A. LA CROISSANCE PONDÉRALE

Le jour de leur naissance, 4 poussins de Pétréls-frégate pesaient en moyenne $13,5 \pm 4,0$ g (8-17 g). Deux d'entre eux ayant très probablement été alimentés avant notre passage, le poids moyen des deux autres atteignait 10,5 g (8-13 g), soit environ 80 % du poids de l'oeuf.

Pendant les 5 premières décades de leur existence, le poids des poussins montre une corrélation positive très significative avec l'âge ($r_{51} = 0,960$, $P < 0,01$, Tabl. II et fig. 2). Le poids à la naissance est doublé à 5 j et quadruplé à 18 j. Un poids équivalent à celui de l'adulte - $48,8 \pm 4,3$ g, $n = 18$ (JOUANIN et ROUX 1965 et obs. pers.)⁽¹⁾ - est atteint au vingt-deuxième jour, soit au début du deuxième tiers de la croissance (36,2 %); un poids équivalent au poids à l'envol au vingt-neuvième jour, soit à la fin de la première moitié de la croissance (47,8 %); et le poids maximum à un âge moyen de $36,0 \pm 6,8$ j, soit environ aux trois-cinquièmes de la croissance (59,6 %) avec toutefois une variation importante d'un individu à l'autre - de 27 à 50 j ($n = 73$). Le poids atteint - $72,4 \pm 11,2$ g (52-98 g, $n = 73$) - représente environ 7 fois le poids à la naissance. Il est supérieur de 48,2 % au poids de l'adulte ($t = 14,2$, $P < 0,01$) et de 26,7 % au poids à l'envol ($t = 8,02$, $P < 0,01$). Il n'existe pas de corrélation entre le poids atteint et l'âge auquel il est atteint ($r_{73} = 0,226$, N.S.), et les différences entre les années ne sont significatives ni pour le poids ($F_{6,66} = 1,12$, N.S.) ni pour l'âge ($F_{6,66} = 1,66$, N.S.).

Le poids maximum moyen étant atteint à la fin de la cinquième décade, le poids corporel moyen commence à s'abaisser au début de la sixième. Il le fera jusqu'à l'envol, montrant une corrélation négative très significative avec l'âge des poussins ($r_{10} = -0,971$, $P < 0,01$). L'envol se produit à l'âge de $60,5 \pm 2,8$ j (55-65 j, $n = 17$), pour un poids corporel de $57,1 \pm 5,7$ g (48-66 g, $n = 17$), 5,5 fois supérieur au poids à la naissance, supérieur de 17,0 % au poids de l'adulte ($t = 4,86$, $P < 0,01$) mais inférieur de 21,1 % au poids maximum ($t = 8,02$, $P < 0,01$).

Pendant les deux mois de la croissance, on note une corrélation négative très significative entre l'âge des poussins et leur accroissement pondéral quotidien, que ce soit en valeur absolue ($r_{60} = -0,387$, $P < 0,01$) ou en valeur relative ($r_{60} = -0,403$, $P < 0,01$). Plus précisément, l'accroissement pondéral quotidien est constant en valeur absolue ($r_{20} = 0,086$, N.S.) pendant les deux premières décades de la vie, à $1,7 \pm 2,6$ g ($n = 20$). Par la suite, il diminue régulièrement jusqu'à l'envol ($r_{40} = -0,422$, $P < 0,01$). L'évolution est analogue en valeur relative, si ce n'est qu'on ne note pas de palier pendant les premières décades, mais d'emblée, dès la première, une décroissance régulière. Au total, entre la naissance et l'envol, le taux d'accroissement pondéral quotidien est de 1,024 - 1,048 avant l'acquisition du poids maximum et 0,990 après.

⁽¹⁾ Le poids corporel de l'adulte signalé par ROBERTSON et JAMES (1988) - $53,50 \pm 6,75$ g ($n = 54$) - est très significativement supérieur ($t = 3,43$, $P < 0,01$) à celui que nous avons noté. Mais il s'agissait d'adultes nourrissant leurs poussins, dont l'estomac n'était pas vide.

B. LA CROISSANCE STATURALE

La taille de l'aile des poussins - $12,4 \pm 0,5$ mm (12-13 mm, $n = 5$) à la naissance - montre, au cours de la croissance, une corrélation positive très significative avec l'âge ($r_{60} = 0,986$, $P < 0,01$). En fait, la croissance est irrégulière. En valeur absolue, l'accroissement quotidien moyen de la taille augmente très significativement avec l'âge pendant les trois premières décades de la vie ($r_{30} = 0,819$, $P < 0,01$), passant de $0,5$ mm/j en moyenne pendant la première décade à $2,8$ mm/j pendant la troisième. Il atteint un maximum moyen de $3,5$ mm/j pendant la quatrième décade, puis montre une tendance non significative à la décroissance pendant les deux dernières décades ($r_{20} = -0,338$, N.S.). En valeur relative, l'accroissement moyen quotidien augmente très significativement pendant les deux premières décades ($r_{20} = 0,670$, $P < 0,01$), puis décroît très significativement pendant les quatre suivantes ($r_{40} = -0,631$, $P < 0,01$). La croissance de l'aile est presque achevée au moment de l'envol - elle mesure alors $157,2 \pm 5,1$ mm (148-167 mm, $n = 24$) contre $162,2 \pm 5,5$ mm (154-176 mm, $n = 18$, JOUANIN et ROUX 1965 et obs. pers.) pour celle des adultes ($t = 2,99$, $P < 0,01$). Pour l'ensemble du séjour au nid, le taux quotidien moyen d'accroissement s'établit à $1,043 - 1,055$ pour les trois premières décades et $1,030$ pour les trois dernières.

La taille du culmen - $9,8 \pm 0,6$ mm (9,0-10,5 mm, $n = 5$) à la naissance - est très positivement corrélée avec l'âge pendant toute la croissance ($r_{59} = 0,957$, $P < 0,01$). Plus précisément, au trente-neuvième jour, à la fin du deuxième tiers de la croissance (65 %), une taille non significativement différente de la taille à l'envol est atteinte. Aussi, la corrélation entre âge et taille est-elle très significative pendant les quatre premières décades ($r_{40} = 0,992$, $P < 0,01$), mais pas pendant les deux dernières ($r_{18} = -0,182$, N.S.). Dans ces conditions, l'accroissement quotidien moyen de la taille est constant en valeur absolue pendant les 4 premières décades ($r_{40} = -0,113$, N.S.), à $0,19 \pm 0,12$ mm, et il est pratiquement nul par la suite - $0,03 \pm 0,02$ mm. En valeur relative, on note une diminution peu significative de l'accroissement quotidien pendant les quatre premières décades ($r_{40} = -0,349$, $P < 0,05$), puis une stabilité pendant les deux dernières ($r_{20} = -0,093$, N.S.). A l'envol, le culmen des poussins mesure en moyenne $17,7 \pm 0,6$ mm (17,0-19,0, $n = 13$), une valeur non significativement différente ($t = 0,78$, N.S.) de celle fournie par les adultes - $17,5 \pm 0,6$ mm (16,5-18,5 mm, $n = 16$, JOUANIN et ROUX 1965 et obs. pers.). Pour l'ensemble du séjour au nid des poussins, le taux quotidien moyen d'accroissement est de $1,010 - 1,015$ pour les quatre premières décades et $1,001$ pour les deux dernières.

Le tarse mesure à la naissance $15,8 \pm 1,2$ mm (14,0-16,8 mm, $n = 5$). Pendant toute la croissance, sa taille est très positivement corrélée avec l'âge ($r_{60} = 0,947$, $P < 0,01$) ou, plus exactement, la corrélation est très significative pendant les 4 premières décades de la vie ($r_{40} = 0,990$, $P < 0,01$). A 41 j en effet, soit au début du troisième tiers de la croissance (68,3 %), le tarse atteint une taille non significativement différente de la taille à l'envol et, dans les deux dernières décades, les dimensions ne variant pratiquement plus, la corrélation disparaît ($r_{20} = -0,188$, N.S.). Ainsi, l'accroissement quotidien de la

taille est-il constant en valeur absolue pendant les quatre premières décades ($r_{40} = 0,02$, N.S.), à une valeur moyenne de $0,8 \pm 0,6$ mm, et pratiquement nul par la suite - $0,02 \pm 0,82$ mm. En valeur relative, on note pendant les quatre premières décades une diminution peu significative ($r_{40} = -0,372$, $P < 0,05$), puis une stabilité pendant les deux dernières ($r_{20} = 0,177$, N.S.). A l'envol, le tarse mesure en moyenne $46,1 \pm 1,1$ mm ($44,1-47,8$ mm, $n = 13$), une valeur non significativement différente ($t = 1,87$, N.S.) de celle fournie par les adultes - $45,2 \pm 1,5$ mm ($44,0-49,0$ mm, $n = 16$, JOUANIN et ROUX 1965 et obs. pers.). Pour l'ensemble du séjour au nid, le taux quotidien moyen d'accroissement s'élève à $1,018 - 1,027$ pendant les quatre premières décades et $1,001$ pendant les deux dernières.

IV - L'ALIMENTATION

A. LA FRÉQUENCE D'ALIMENTATION ET LES INTERVALLES ENTRE LES REPAS

L'ensemble des données collectées pendant la croissance montre une corrélation négative très significative ($r_{60} = -0,729$, $P < 0,01$) entre l'âge des poussins et la fréquence d'alimentation, celle-ci passant de $0,69 \pm 0,23$ ($n=10$) pendant la première décade de la vie à $0,28 \pm 0,20$ ($n = 10$) pendant la sixième (Tabl. III). L'analyse de variance montre également une différence très significative entre les 6 décades concernées ($F_{5,54} = 11,5$, $P < 0,01$). En fait, la régularité de la décroissance n'est qu'une apparence, et il convient de séparer la période précédant l'acquisition du poids maximum de celle qui la suit.

Pendant la période d'accroissement pondéral, la fréquence d'alimentation varie de façon aléatoire avec l'âge ($r_{50} = 0,123$, N.S.). Elle s'établit en moyenne à $0,644 \pm 0,169$ ($n = 50$) et l'analyse de variance ne montre aucune différence significative entre les 5 décades concernées ($F_{4,45} = 1,68$, N.S.).

L'acquisition du poids maximum provoque son effondrement. Elle atteint en effet $0,25 \pm 0,12$ ($n = 23$) chez des poussins d'âges divers ayant acquis leur poids maximum et $0,67 \pm 0,17$ ($n = 23$) chez des poussins de même âge ne l'ayant pas encore acquis ($t = 9,46$, $P < 0,01$). De la même manière, on note une différence très significative entre les 10 jours précédant l'acquisition du poids maximum et les 10 jours la suivant - $0,542$ contre $0,283$ ($X^2_1 = 51,4$, $P < 0,01$).

Par la suite, entre l'acquisition du poids maximum et l'envol, la variation est aléatoire ($r_{33} = 0,104$, N.S.), et l'analyse de variance ne montre aucune différence significative ($F_{3,29} = 0,66$, N.S.) entre les quatre décades concernées. Pour cette période, on note une valeur moyenne de $0,260 \pm 0,144$ ($n = 33$), très significativement différente de celle notée pendant l'accroissement pondéral ($t = 11,1$, $P < 0,01$) - et $0,489 \pm 0,198$ ($n = 60$) pour l'ensemble de la croissance.

Dans ces conditions, l'intervalle entre les repas montre un accroissement très significatif avec l'âge des poussins ($r_{60} = 0,520$, $P < 0,01$) si l'on prend en compte l'ensemble de la croissance ($F_{5,54} = 5,96$, $P < 0,01$), mais les variations sont aléatoires avant ($r_{50} = -0,097$, N.S.) et, après un décrochage, après ($r_{33} = 0,013$, N.S.) l'acquisition du

poids maximum. A âge égal, il est significativement plus élevé ($t = 5,66$, $P < 0,01$ chez les poussins en décroissance pondérale - $4,3 \pm 2,3$ j ($n = 33$) - que chez leurs congénères en accroissement pondéral - $1,6 \pm 0,5$ j ($n = 33$). Au total, il atteint en moyenne $1,7 \pm 0,5$ j ($n = 50$) avant l'acquisition du poids maximum et $4,5 \pm 2,7$ j ($n = 33$) après ($t = 6,0$, $P < 0,01$), soit, pour l'ensemble de l'élevage, $2,6 \pm 1,9$ j ($n = 60$).

Ainsi, un poussin moyen, qui atteindra son poids maximum à 36,0 j et s'envolera, en fin de croissance, à 60,5 j, aura absorbé un peu moins de 30 repas, 23,2 avant l'acquisition du poids maximum et 6,4 après. Le dernier repas est pris en moyenne $3,8 \pm 2,0$ j avant l'envol (1-8 j, $n = 12$).

B. LA FRÉQUENCE DES VISITES

La fréquence des visites reste constante pendant les trois premières décades de la vie des poussins ($r_{30} = -0,153$, N.S.), puis elle décroît légèrement jusqu'à l'envol ($r_{40} = -0,352$, $P < 0,05$). Plus précisément, elle est constante pendant toute la période d'accroissement pondéral ($r_{50} = 0,224$, N.S.) et également constante pendant la période de décroissance pondérale ($r_{33} = 0,347$, N.S.), mais elle diminue brusquement dès l'acquisition du poids maximum. Ainsi, les valeurs obtenues avant cette acquisition sont toujours significativement supérieures à celles obtenues après, que ce soit à âge égal - $0,467 \pm 0,213$ ($n = 23$) contre $0,167 \pm 0,099$ ($n = 23$), $t = 6,13$, $P < 0,01$ - ou pour toute la période considérée - $0,421 \pm 0,195$ ($n = 50$) contre $0,188 \pm 0,113$ ($n = 33$), $t = 6,88$, $P < 0,01$.

Dans ces conditions, le nombre de repas par visite décroît entre la première et la dernière décade du séjour au nid, peu - d'un cinquième environ (22 %) - mais très significativement ($r_6 = -0,941$, $P < 0,01$). Ainsi, s'il existe chez les jeunes poussins une différence très significative entre la fréquence des visites et la fréquence des repas - $t = 3,08$, $P < 0,01$ pendant la première décade par exemple - aucune différence n'est plus apparente chez les poussins plus âgés - $t = 0,88$, N.S., pour la sixième décade par exemple.

L'intervalle entre les visites montre une corrélation positive très significative avec l'âge des poussins pendant toute la durée de la croissance ($r_{57} = 0,434$, $P < 0,01$). En fait, il ne varie avec l'âge ni avant ($r_{48} = -0,263$, N.S.) ni après ($r_{28} = -0,276$, N.S.) l'acquisition du poids maximum, mais il s'accroît brusquement dès son acquisition. En moyenne, les valeurs obtenues pendant la période d'accroissement pondéral sont toujours très significativement inférieures à celles obtenues pendant la période de décroissance pondérale, que ce soit à âge égal - $2,3 \pm 0,7$ j ($n = 22$) contre $5,5 \pm 2,1$ j ($n = 19$), $t = 6,29$, $P < 0,01$ - ou pour toute la période considérée - $2,7 \pm 1,1$ j ($n = 48$) contre $5,2 \pm 2,0$ j ($n = 28$), $t = 6,12$, $P < 0,01$.

C. L'IMPORTANCE DES REPAS

En valeur absolue, l'importance des repas montre un accroissement très significatif avec l'âge des poussins pendant les deux premières décades de leur vie ($r_{20} = 0,787$,

$P < 0,01$). Elle reste stable entre la deuxième et la cinquième décade ($r_{40} = -0,180$, N.S.), puis décroît entre la cinquième et la sixième ($r_{20} = -0,474$, $P < 0,05$). L'analyse de variance montre une différence très significative pour les 6 décades prises en compte ($F_{5,54} = 9,23$, $P < 0,01$). En moyenne, on obtient une valeur de $5,9 \pm 1,6$ g ($n = 10$) pour la première décade ; de $9,0 \pm 1,3$ g ($n = 40$) pour les quatre décades suivantes ($t = 6,05$, $P < 0,01$) ; et de $6,1 \pm 2,7$ g ($n = 10$) pour la sixième décade ($t = 3,3$, $P < 0,01$). Pour l'ensemble de la croissance, le poids moyen du repas s'établit à $8,0 \pm 2,2$ g ($n = 60$).

A âge égal, on ne note aucune différence significative entre la période qui précède et celle qui suit l'acquisition par les poussins du poids maximum ($t = 1,50$, N.S.). Ceci étant, le poids moyen du repas entre la naissance et l'acquisition du poids maximum - $8,8 \pm 2,4$ g ($n = 50$) - est très significativement plus élevé ($t = 3,54$, $P < 0,01$) que celui enregistré entre l'acquisition du poids maximum et l'envol - $6,9 \pm 2,4$ g ($n = 33$), ceci étant essentiellement causé par la diminution survenant dans la dernière décade du séjour au nid.

En valeur relative, l'importance du repas montre une décroissance très significative avec l'âge pendant toute la croissance ($r_{60} = -0,784$, $P < 0,01$), décroissance confirmée par l'analyse de variance qui fait apparaître une différence très significative entre les six décades considérées ($F_{5,54} = 24,3$, $P < 0,01$). Plus précisément, le poids relatif du repas reste pratiquement stable ($r_{20} = -0,372$, N.S.) pendant les deux premières décades de la vie, à une valeur moyenne de $0,282 \pm 0,078$ ($n = 20$), puis il décroît très significativement de la deuxième à la sixième décade ($r_{50} = -0,757$, $P < 0,01$). A âge égal, aucune différence significative n'est apparente entre oiseaux ayant déjà et n'ayant pas encore atteint le poids maximum ($t = 1,88$, N.S.). Pour l'ensemble de la croissance, le poids relatif moyen du repas s'établit aux alentours de 19 % - $0,187 \pm 0,088$ ($n = 60$).

D. LA NOURRITURE CONSOMMÉE PENDANT LA CROISSANCE

La quantité de nourriture consommée quotidiennement par les poussins montre, pendant les trois premières décades de la vie, une variation aléatoire autour d'une valeur moyenne de $4,9 \pm 1,5$ g ($r_{30} = 0,157$, N.S.). Par la suite, entre la troisième décade et l'envol, on note en revanche une décroissance très significative ($r_{40} = -0,695$, $P < 0,01$). Les valeurs obtenues avant l'acquisition du poids maximum sont toujours très significativement supérieures à celles obtenues après, que l'on prenne en compte l'ensemble des données fournies par les deux périodes - $5,6 \pm 2,1$ g/j ($n = 50$) contre $2,2 \pm 1,0$ g/j ($n = 32$), $t = 10,03$, $P < 0,01$) - ou uniquement celles provenant d'oiseaux de même âge - $6,5 \pm 2,5$ g/j ($n = 22$) contre $2,2 \pm 1,0$ g/j ($n = 22$, $t = 7,59$, $P < 0,01$). On notera par ailleurs que, avant l'acquisition du poids maximum, il existe une corrélation positive très significative entre l'âge des poussins et la nourriture consommée quotidiennement ($r_{50} = 0,482$, $P < 0,01$). Après l'acquisition du poids maximum, la variation est aléatoire ($r_{32} = 0,051$, N.S.). Au total, entre naissance et envol, les poussins consomment chaque jour $4,0 \pm 1,6$ g de nourriture ($n = 60$).

En valeur relative, on note, entre la naissance et l'envol, une diminution très

significative de la quantité de nourriture absorbée quotidiennement ($r_{60} = -0,795$, $P < 0,01$). Une diminution est également apparente chez les oiseaux en accroissement pondéral ($r_{49} = -0,600$, $P < 0,01$), mais pas chez les poussins ayant atteint leur poids maximum ($r_{32} = -0,0006$, N.S.). Il existe toujours une différence très significative entre les valeurs moyennes obtenues avant et après l'acquisition du poids maximum, que l'on prenne en compte l'ensemble des données - respectivement $0,135 \pm 0,071$ ($n = 49$) contre $0,034 \pm 0,016$ ($n = 32$), $t = 9,56$, $P < 0,01$ - ou uniquement celles provenant d'oiseaux de même âge - respectivement $0,097 \pm 0,032$ ($n = 21$) contre $0,035 \pm 0,016$ ($n = 21$), $t = 7,87$, $P < 0,01$. Pour l'ensemble de la croissance, la quantité de nourriture consommée quotidiennement représente environ 10 % du poids du poussin - $0,103 \pm 0,079$ ($n = 60$).

Dans ces conditions, chaque poussin consommera environ 240 g de nourriture pendant les 60 jours de sa croissance. Il lui faudra 12 j pour absorber les premiers 50 g, 9 j pour les deuxièmes, 10 j pour les troisièmes et 14 jours pour les quatrièmes. Un poids de nourriture équivalent au poids corporel de l'adulte sera consommé dans les 12 premiers jours, un poids triple dans le premier mois et un poids quintuple au moment de l'envol. 82,5 % de la nourriture consommée (198 g) l'aura été avant l'acquisition du poids maximum et 17,5 % (42 g) après. Le rendement de la nourriture absorbée, très élevé pendant la première décade - aux alentours de 36 % - décroît très régulièrement par la suite. Il atteint en moyenne 0,297 pendant la période d'accroissement pondéral et 0,182 pour l'ensemble de la croissance, 5,5 g de nourriture permettant une augmentation de 1 g du poids corporel.

E. LE RÉGIME ALIMENTAIRE, LE MÉTABOLISME ET LA QUANTITÉ D'ALIMENTS PRÉLEVÉE EN MER

La fréquence d'occurrence des aliments présents dans 14 contenus stomacaux de poussins prélevés par lavage d'estomac en 1990 atteignait 78,6 % pour les poissons (Myctophidae en particulier) ; 42,9 % pour les céphalopodes (Onychoteuthidae en particulier) ; 21,4 % pour les Siphonophores (Vérelles); et 85,7 % pour les crustacés, Copépodes (78,6 %), Ostracodes (28,6 %), Amphipodes (28,6 %), Euphausiacées (14,3 %), Mysidacés (7,1 %), Isopodes (7,1 %) et Décapodes (7,1 %). Dans ces conditions, on peut penser que la partie solide de l'alimentation des poussins se compose, à peu près en parties égales, de crustacés et de poissons (environ 35 % pour chaque groupe), d'environ 20 % de Céphalopodes, et de 10 % environ de Siphonophores.

La nourriture présentée aux poussins par les adultes n'est toutefois composée qu'en partie de matériel solide. Elle renferme également de l'huile stomacale provenant de la transformation de celui-ci. La quantité d'énergie présente dans l'huile stomacale du Pétrel-frégate n'est pas connue mais, par analogie avec les valeurs calculées chez d'autres espèces (WARHAM *et al.* 1976), on peut penser qu'elle est proche de $40,4 \pm 1,2$ kJ/g. L'huile stomacale libérant 8,4 fois plus d'énergie que le même poids de proies fraîches - 4,8 kJ :g dans le cas présent - le poids de nourriture prélevé en mer par les adultes est très

supérieur à celui qui est consommé par les poussins. On peut tenter de l'estimer en passant par le métabolisme, calculé par l'étude de la décroissance pondérale au cours des jeûnes.

On constate alors que le métabolisme des poussins augmente régulièrement pendant les trois premières décades de leur existence, puis reste à peu près constant jusqu'à l'envol. Rapporté à l'unité de poids en revanche, il décroît pendant les quatre premières décades puis reste stable. Comparé au métabolisme de repos des adultes, il est inférieur chez les jeunes poussins et supérieur chez les poussins plus âgés. Rapporté à l'unité de poids, il est toujours supérieur. Enfin, il est toujours inférieur au métabolisme d'activité des adultes, en valeur absolue ou en valeur relative.

Pour assurer un tel métabolisme - en moyenne, environ 54kJ/j - l'alimentation doit être constituée en poids de 63 % de proies fraîches et de 37 % d'huile stomacale, ce qui, en énergie produite, correspond respectivement à 17 et 83 %. Ainsi, le poids de nourriture prélevée en mer par les adultes représenterait environ 3,7 fois le poids délivré aux poussins, soit 900 g pour toute la période d'élevage, 18,4 fois le poids de l'adulte. Pendant la même période, avec un métabolisme d'activité estimé à 130 kJ/j, chaque adulte prélève pour lui-même un peu moins de 2,2 kg de nourriture - 44,5 fois son poids. La nourriture collectée pour le poussin représente donc 17,1 % de la consommation familiale.

V - DISCUSSION

Chez le poussin du Pétrel-frégate de Selvagem Grande, la fréquence d'alimentation, constante pendant la période d'accroissement pondéral, décroît très brusquement dès l'acquisition du poids maximum, puis reste à nouveau constante jusqu'à l'envol. Le poids du repas s'accroît pendant la première décade de la vie, atteint un maximum pendant la deuxième, reste à peu près stable jusqu'à la cinquième, puis décroît pendant la sixième. Ainsi, la quantité de nourriture consommée quotidiennement reste constante en valeur absolue pendant les trois premières décades, puis elle décroît jusqu'à l'envol. Relativement au poids corporel du poussin en revanche, elle ne cesse de décroître entre la naissance et l'envol. Dans ces conditions, l'accroissement pondéral quotidien est constant pendant les deux premières décades. Il décroît régulièrement par la suite, devenant pratiquement nul dès la fin de la quatrième décade, et négatif pendant la sixième. C'est également à la fin de la quatrième décade ou au tout début de la cinquième que le culmen et le tarse vont achever leur croissance, à la différence de l'aile, qui continuera à croître jusqu'à l'envol.

La population de Selvagem Grande a été estimée à 36.000 reproducteurs (JENSEN, 1981), pendant chaque année 18.000 oeufs qui, peut-on penser, produiront 13.000 poussins à l'éclosion et environ 10.000 à l'envol. A raison d'un maximum d'environ 0,9 kg par oiseau - ceux qui décèdent en cours de croissance consommeront moins - les prélèvements consacrés aux poussins représentent environ 10 T. Pendant la même période, à raison d'un peu moins de 2.2 kg par oiseau, les 20.000 reproducteurs efficaces auront consommé

environ 44 T; les 16.000 reproducteurs inefficaces environ 35 T; et les 13-14.000 jeunes adultes présents à terre mais pas encore reproducteurs, et s'alimentant dans les mêmes eaux que les reproducteurs, environ 29 T; soit au total 108 T pour les adultes et 10 T pour les poussins. Pendant l'élevage des poussins, les prélèvements directement consacrés à leur croissance ne représentent donc qu'environ 8,5 % du prélèvement total.

La croissance et l'alimentation des poussins de Pétrel-frégate a été étudiée en Nouvelle Zélande par RICHDALE (1943-1944, 1965) - il s'agit d'une autre sous-espèce, *maoriana*, mais ses dimensions sont les mêmes ($t = 1,51$, N.S., pour le poids corporel et $t = 1,11$, N.S., pour l'aile) que celles du *hypoleuca* des îles Selvagens. Signalons tout d'abord que la variation d'une année à l'autre des dates d'éclosion, observée à Selvagem Grande, existe également en Nouvelle Zélande, et qu'elle est de même importance ($t = 0,57$, N.S.). La croissance pondérale ne présente pas de différences notables. Elle est rapide et régulière pendant les trois premières décades de la vie. Un plateau - à 65 g environ - atteint à un âge moyen de 33-36 jours - les poussins de Selvagem Grande pèsent en moyenne 61 g au même âge - se prolonge jusqu'à la fin de la cinquième décade, puis le poids corporel s'abaisse. A l'envol, qui se produit à $57,3 \pm 2,8$ j ($n = 40$), un peu plus rapidement qu'à Selvagem Grande - $60,5 \pm 2,8$ j ($n = 17$), $t = 3,97$, $P < 0,01$ - les poussins pèsent $53,7 \pm 6,0$ g - contre $57,1 \pm 5,7$ g ($n = 17$) à Selvagem Grande ($t = 2,0$, N.S.) - soit 14 % de plus que les adultes - 17 % à Selvagem Grande. A l'envol, comme à Selvagem Grande, l'aile et le bec ont pratiquement atteint leur taille définitive.

Cette similitude dans la croissance s'accompagne bien naturellement d'une similitude dans la quantité de nourriture consommée. En fait, la fréquence des repas est toujours significativement plus élevée en Nouvelle Zélande qu'à Selvagem Grande, avant - $X^2_1 = 46,8$, $P < 0,01$ - comme après - $X^2_1 = 39,6$, $P < 0,01$ - l'acquisition du poids maximum. Mais le poids du repas étant plus faible ($t = 3,34$, $P < 0,01$), la quantité de nourriture consommée quotidiennement est la même ($t = 0,76$, N.S.). S'il ne s'agit pas là d'artefacts dus à des méthodes de collecte des données quelque peu différentes, les poussins de Nouvelle Zélande seraient alimentés plus souvent, mais de quantités de nourriture moindres que ceux de Selvagem Grande. Les lieux de pêche devraient donc être moins pélagiques.

Mais revenons à Selvagem Grande. La croissance et l'alimentation des poussins ont été étudiées chez deux autres Procellariiformes de cette localité, dont l'un, le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*, de petite taille - un peu plus de 100 g - et à croissance rapide - 62 jours -, et l'autre, le Puffin cendré *Calonectris diomedea*, de grande taille - un peu moins de 1 kg - et à croissance lente - 97 jours.

Le taux d'accroissement pondéral quotidien est le même chez les 3 espèces - il varie entre 1,024 et 1,028. En revanche, les taux d'accroissement staturaux sont plus élevés chez les espèces à croissance rapide - aux environs de 1,040 contre 1,027 chez l'espèce à croissance lente pour l'aile par exemple. Ce qui résulte d'une différence

alimentaire. Paradoxalement, la fréquence d'alimentation la plus faible se rencontre chez le Pétrel-frégate (0,489), proche de celle du Puffin cendré (0,584) mais beaucoup plus faible que celle du Pétrel de Bulwer (0,806). Le poids du repas est plus élevé chez le Pétrel-frégate que chez les deux autres espèces - 0,164 en pourcentage du poids de l'adulte contre 0,103 chez le Pétrel de Bulwer et 0,110 chez le Puffin cendré - et ainsi, la quantité de nourriture consommée quotidiennement est plus importante chez le Pétrel-frégate et le Pétrel de Bulwer - respectivement 0,082 et 0,084 en pourcentage du poids de l'adulte - que chez le Puffin cendré - 0,064. Au total, pour l'ensemble de la croissance, un couple reproducteur de Pétrel-frégate aura prélevé en mer pour son poussin une quantité de nourriture équivalente à 18 fois le poids de l'adulte, contre 15 fois pour les Pétrels de Bulwer et 13 fois pour les Puffins cendrés, ce qui correspond à un apport au poussin égal à 5 fois le poids de l'adulte chez le Pétrel-frégate et le Pétrel de Bulwer et à 6 fois chez le Puffin cendré. La différence entre les trois séries de données - la nourriture prélevée représente 3,7 fois la nourriture consommée chez le Pétrel-frégate, 2,8 fois chez le Pétrel de Bulwer et 2,1 fois chez le Puffin cendré - s'explique par une teneur en huile plus forte chez le premier (37 % en poids) que chez le deuxième (25 %) ou le troisième (15 %). On notera également que, à poids égal, le métabolisme du Pétrel-frégate est supérieur de la moitié à celui du Pétrel de Bulwer et qu'il représente le double de celui du Puffin cendré. Dans ce trio, l'oiseau le plus petit est aussi le moins performant sur le plan énergétique et donc celui qui doit consommer le plus. C'est aussi celui qui semble avoir le plus recours à l'huile stomacale pour alimenter son poussin, incapable qu'il est de transporter à l'état frais la quantité importante de nourriture nécessaire à son alimentation.

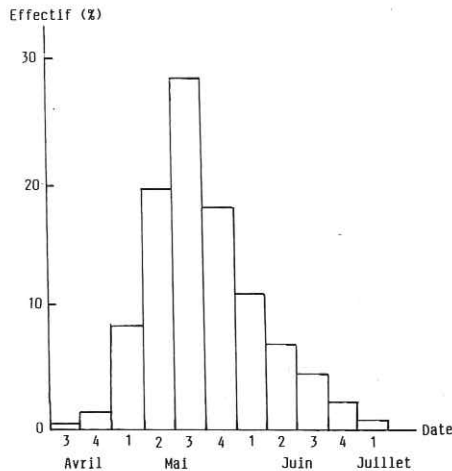


Fig. 1 - La chronologie des éclosions à Selvagem Grande. Chronology of hatching on Selvagem Grande.

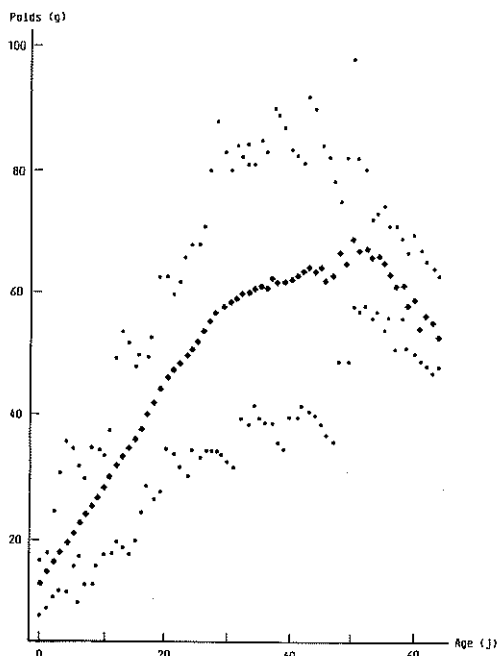


Fig. 2 - La croissance pondérale. Moyenne (losanges noirs) et extrêmes (points noirs). Chick growth. Mean (black diamonds) and range (black dots).

TABLEAU I - Variation de la chronologie des éclosions à Selvagem Grande au cours de 9 années.
- Variation of the chronology of hatching on Selvagem Grande during 9 years.

Année	n	Moyenne \pm s.d.	Extrêmes	Durée
1983	11	5 juin \pm 14 j	13 mai-30 juin	49 j
1986	11	1 juin \pm 14 j	13 mai-27 juin	46 j
1987	46	30 mai \pm 11 j	12 mai-29 juin	49 j
1988	20	23 mai \pm 11 j	13 mai-25 juin	44 j
1989	77	22 mai \pm 10 j	6 mai-25 juin	51 j
1990	94	1 juin \pm 14 j	4 mai-27 juin	55 j
1992	146	19 mai \pm 13 j	22 avril-2 juillet	72 j.
1994	64	16 mai \pm 11 j	5 mai-7 juillet	64 j
1995	25	24 mai \pm 12 j	12 mai-30 juin	50 j
Total	494	24 mai \pm 14 j	22 avril-7 juillet	77 j

Décades	1	2	3	4	5	6
Poids corporel						
- poids moyen (g)	20 ± 4 14-26 (11)	38 ± 6 28-47 (10)	53 ± 4 48-58 (10)	61 ± 1 60-62 (10)	64 ± 2 62-69 (10)	63 ± 3 58-68 (10)
- accroissement moyen (g/j)	1,1 ± 3,4 -5,9 +5,1 (10)	2,2 ± 1,4 +0,7 +4,7 (10)	1,1 ± 1,1 -0,8 +2,3 (10)	0,4 ± 0,9 -0,9 +2,1 (10)	0,7 ± 2,1 -2,6 +4,3 (10)	-1,0 ± 1,2 -2,6 +0,9 (10)
- accroissement moyen (% p.i./j)	7,6 ± 17,7 -25,2 + 36,7 (10)	6,6 ± 5,1 +1,5 +16,6 (10)	2,2 ± 2,0 -1,4 +4,7 (10)	0,8 ± 1,5 -1,4 +3,6 (10)	1,1 ± 3,2 -4,0 + 6,7 (10)	-1,5 ± 2,0 -4,2 + 1,6 (10)
Aile						
- longueur moyenne (mm)	15 ± 2 12-17 (11)	24 ± 5 17-34 (10)	48 ± 10 34-62 (10)	82 ± 11 66-96 (10)	116 ± 9 103-127 (10)	141 ± 6 131-151 (10)
- accroissement moyen (mm/j)	0,5 ± 0,3 0,2-1,0 (10)	1,7 ± 1,2 0,1-4,4 (10)	2,8 ± 1,0 1,4-4,3 (10)	3,5 ± 2,6 1,0-8,7 (10)	3,4 ± 2,3 0,2-7,0 (10)	2,1 ± 1,2 0,7-4,2(10)
- accroissement moyen (% l.i./j)	3,3 ± 2,0 1,4-7,1 (10)	7,2 ± 4,1 0,3-14,8 (10)	6,3 ± 2,1 3,1-10,3 (10)	4,6 ± 3,5 1,0-11,8 (10)	3,1 ± 2,2 0,2-6,5 (10)	1,5 ± 0,8 0,5-3,0 (10)
Culmen						
- longueur moyenne (mm)	10,8 ± 0,7 9,8-12,0 (11)	12,8 ± 0,7 11,6-13,6 (10)	15,0 ± 0,6 14,2-15,8 (10)	16,7 ± 0,5 15,9-17,4 (10)	17,5 ± 0,1 17,4-17,7 (10)	17,8 ± 0,2 17,7-18,0 (10)
- accroissement moyen (mm/j)	0,18 ± 0,10 0,01-0,33 (10)	0,20 ± 0,11 0,01-0,34 (10)	0,22 ± 0,17 0,01-0,59 (10)	0,16 ± 0,10 0,05-0,36 (10)	0,03 ± 0,01 0,01-0,05 (10)	0,03 ± 0,02 0,01-0,07 (10)
- accroissement moyen (% l.i./j)	1,7 ± 1,0 0,1-2,9 (10)	1,6 ± 0,9 0,1-2,7 (10)	1,5 ± 1,3 0,1-4,3 (10)	0,9 ± 0,7 0,3-2,2 (10)	0,2 ± 0,1 0,1-0,3 (10)	0,2 ± 0,1 0,1-0,4 (10)
Tarse						
- longueur moyenne (mm)	18,5 ± 2,0 15,6-22,3 (11)	24,8 ± 3,2 19,8-29,5 (10)	35,7 ± 3,2 31,3-40,0 (10)	43,6 ± 1,6 40,6-45,5 (10)	46,1 ± 0,5 45,5-46,8 (10)	46,0 ± 0,7 44,9-46,9 (10)
- accroissement moyen (mm/j)	0,54 ± 0,47 0,07-1,35 (10)	0,91 ± 0,38 0,33-1,74 (10)	1,06 ± 0,72 0,24-2,50 (10)	0,54 ± 0,47 0,03-1,58 (10)	0,05 ± 0,76 0-0,81 (10)	0,09 ± 0,92 0-1,15 (10)
- accroissement moyen (% l.i./j)	3,1 ± 2,8 0,4-7,4 (10)	3,8 ± 1,4 1,5-6,4 (10)	2,6 ± 1,7 0,6-7,8 (10)	1,3 ± 1,1 0,1-3,9(10)	0,08 ± 1,7 0-1,8 (10)	0,2 ± 2,0 0-2,6 (10)

TABLEAU II - La croissance pondérale et staturale. P.i.: poids initial; l.i.: longueur initiale. Moyenne ± écart-type. Extrêmes (nombre de données).
Chick growth. P.i.: initial weight ; l.i.: initial length. Mean ± S.D. Range (sample size).

Décades	1	2	3	4	5	6
Fréquence des repas	0,69 ± 0,23 0,25-1,0 (10)	0,62 ± 0,10 0,45-0,82 (10)	0,53 ± 0,09 0,41-0,67 (10)	0,43 ± 0,06 0,36-0,56 (10)	0,39 ± 0,10 0,17-0,56 (10)	0,28 ± 0,20 0-0,57 (10)
Intervalle entre les repas (j)	1,7 ± 0,9 1,0-4,0 (10)	1,7 ± 0,3 1,2-2,2 (10)	2,0 ± 0,3 1,5-2,4 (10)	2,3 ± 0,3 1,8-2,8 (10)	2,9 ± 1,2 1,8-6,0 (10)	4,8 ± 3,5 1,8-12,0 (10)
Fréquence des visites	0,39 ± 0,21 0-0,67 (10)	0,39 ± 0,17 0,15-0,73 (10)	0,35 ± 0,13 0,20-0,59 (10)	0,28 ± 0,04 0,22-0,36 (10)	0,27 ± 0,14 0-0,58 (10)	0,21 ± 0,12 0-0,43 (10)
Intervalle entre les visites	2,8 ± 1,3 1,5-5,0 (10)	3,1 ± 1,5 1,4-6,7 (10)	3,1 ± 1,0 1,7-5,0 (10)	3,6 ± 0,5 2,8-4,5 (10)	3,6 ± 0,9 1,8-4,7 (10)	4,8 ± 2,0 2,3-8,0 (10)
Importance des repas - en g	5,9 ± 1,6 2,5-7,3 (10)	9,2 ± 1,1 7,5-11,6 (10)	9,3 ± 1,4 6,9-11,2 (10)	9,3 ± 1,4 7,2-11,2 (10)	8,4 ± 1,4 5,6-9,9 (10)	6,1 ± 2,7 3,3-12,9 (10)
- en % p.i.	29,9 ± 8,9 18,5-47,3 (10°)	26,6 ± 6,6 21,2-40,9 (10)	17,9 ± 3,0 13,5-22,2 (10)	15,3 ± 2,3 12,4-18,7 (10)	13,1 ± 2,2 8,6-15,3 (10)	9,5 ± 3,8 4,9-13,3 (10)
Nourriture consommée - en g/j	4,1 ± 1,6 1,3-5,7 (10)	5,7 ± 1,4 4,5-9,5 (10)	4,9 ± 1,2 3,5-7,4 (10)	4,0 ± 0,5 3,3-4,8 (10)	3,3 ± 1,2 1,5-5,5 (10)	2,1 ± 1,1 1,1-4,6 (10)
- en % p.i./j	20,9 ± 9,0 6,5-31,6 (10)	16,8 ± 6,6 9,8-33,5 (10)	9,5 ± 2,5 6,3-14,2 (10)	6,6 ± 0,8 5,4-8,0 (10)	5,1 ± 1,8 2,2-8,4 (10)	3,3 ± 1,8 1,5-7,6 (10)

TABLEAU III - L'alimentation des poussins. P.i.: poids initial. Moyenne ± écart-type. Extrêmes (nombre de données).

Chick feeding. P.i.: initial weight. Mean ± S. D. Range (sample size).

RÉFÉRENCES

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

1988. Evaluation de la dépense énergétique et de la consommation alimentaire du Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* d'après l'étude de la décroissance pondérale au cours du jeûne. *L'Oiseau et R.F.O.*, 58: 28-43.

GROSCOLAS, R.:

1982. *Modifications métaboliques et hormones en relation avec le jeûne prolongé, la reproduction et la mue chez le Manchot empereur (Aptenodytes forsteri)*. Thèse de doctorat d'état, non publié.

JENSEN, A.:

1981. Ornithological winter observations on Selvagem Grande. *Bocagiana*, 62, 7 pp.

JOUANIN, CHR., et ROUX, F.:

1965. Contribution à l'étude de la biologie de *Pelagodroma marina hypoleuca* (Webb, Berthelot et Moquin-Tandon). *Bol. Mus. Mun. Funchal*, 19 (77): 16-30.

LASIEWSKI, R. C., et DAWSON, W. R.:

1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69: 13-23.

RICHDALE, L. E.:

- 1943-1944. The White-faced Storm Petrel or Takahi-kare-moana (*Pelagodroma marina maoriana*, Mathews). *Trans. Proc. R. Soc. N. Z.*, 73: 97-115, 217-232, 335-350.
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.

RICKLEFS, R. E., et WHITE, S. C.:

1975. A method for constructing nestling growth curves from brief visits to seabird colonies. *Bird-banding*, 46: 135-140.

ROBERTSON, H. A., et JAMES, P. C.:

1988. Morphology and egg measurements of seabirds breeding on Great Salvage Island, North Atlantic. *Bull. B. O. C.*, 108: 79-87.

WARHAM, J.:

1990. *The Petrels. Their ecology and breeding systems*. Londres, Academic Press, 440 pp.

WARHAM, J., WATTS, R., et DAINTY, R. J.:

1976. The composition, energy content and function of the stomach oils of petrels (order, Procellariiformes). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 23: 1-13.