

# CROISSANCE ET ALIMENTATION CHEZ LE POUSSIN DU PUFFIN CENDRÉ *Calonectris diomedea borealis* DE SELVAGEM GRANDE (30°09'N, 15°52'W)

Par J.-L. MOUGIN<sup>1</sup>, P. DEFOS DU RAU<sup>2</sup>, CHR. JOUANIN<sup>3</sup>, M.-C. MOUGIN<sup>4</sup>,  
F. ROUX<sup>5</sup> ET M. SEGONZAC<sup>6</sup>

Avec 2 figures

**RÉSUMÉ.** La croissance pondérale et staturale des poussins de Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) ne diffère en rien de ce qui est habituel dans la famille des Procellariidés. A partir d'un poids à l'éclosion un peu inférieur au poids de l'oeuf, une croissance rapide puis ralentie amène les poussins, aux deux-tiers de leur croissance, à un poids maximum supérieur d'un tiers au poids de l'adulte. Par la suite, le poids corporel s'abaisse. A l'envol, il est un peu inférieur à celui de l'adulte. La croissance de l'aile, lente avant la pousse des rémiges, puis rapide, ne s'achève qu'au moment de l'envol. La croissance du culmen et celle du tarse, d'abord rapides puis ralenties, s'achèvent respectivement aux deux-tiers et à la moitié du séjour au nid des poussins.

La fréquence des repas, forte à la naissance, diminue brusquement au moment de l'émancipation; puis lentement jusqu'à l'acquisition du poids maximum; brusquement à nouveau alors; et enfin lentement jusqu'au dernier repas, donné aux poussins 7 jours en moyenne avant l'envol. La fréquence des visites, constante jusqu'au trentième jour, diminue ensuite jusqu'à l'envol. Ainsi le nombre des repas par visite diminue-t-il régulièrement pendant toute la croissance. Le poids du repas augmente rapidement pendant la première quinzaine, puis il reste constant. Dans ces conditions, la quantité de nourriture consommée quotidiennement s'accroît pendant les deux premières semaines, puis décroît jusqu'à l'envol.

Au total, un poussin aura consommé au cours de sa croissance environ 5,5 kg de nourriture, dont une partie sous forme d'huile stomacale, ce qui semble correspondre à un prélèvement en mer de 11,5 kg, soit environ 15 % de la consommation familiale pendant la même période.

**SUMMARY.** The growth of the chicks of the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* of Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) shows no difference with what is usual among Procellariidae. The weight at hatching is a little lower than

<sup>1,2,3,4,5</sup> Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55 rue Buffon, 75005 Paris, France.

<sup>6</sup> IFREMER/CENTOB, BP 70, 29280 - Plouzané, France.

the egg weight. The growth, fast at first, is then slowed down. The maximum weight, a third higher than the adult weight, occurs at about the two thirds of the growth. Later on, the body weight declines and, at fledging, is a little lower than the adult weight. Wing growth, slow before the appearance of the remiges, then fast, ends at fledging. Culmen and tarsus growth, fast at first, then slowed down, stop respectively at the two thirds and at half of the chick stay at nest.

Feeding frequency, high at birth, declines abruptly at the end of the brooding period; then slowly until the attainment of the maximum weight; abruptly again then; slowly finally until the last feed, given to the chick about 7 days before fledging. The frequency of visits, constant during the first month, declines afterwards until fledging. So the number of feeds per visit declines regularly during the whole growth. The meal weight increases rapidly during the first fortnight, then remains constant. So the amount of food eaten daily increases during the first fortnight, then lessens until fledging.

On the whole, a chick eats about 5.5 kg of food during its growth, part of which as stomach oil, produced by a catch at sea of about 11.5 kg, or about 15 % of the family consumption during the same period.

**RESUMO.** Crescimento e alimentação do juvenil de Cagarra, *Calonectris diomedea borealis* da Selvagem Grande. - O crescimento dos juvenis de Cagarra na Selvagem Grande, não difere em nada do já conhecido noutras espécies da família Procellariidae. A partir de um peso ligeiramente inferior ao do ovo, o crescimento após a eclosão é rápido no início, diminuindo em seguida até se atingir o peso máximo, aos dois terços do crescimento. Este é um terço superior ao peso do adulto. Ao abandonar o ninho, os juvenis pesam um pouco menos do que os adultos. O crescimento das asas, lento até ao aparecimento das remiges, termina na altura do abandono do ninho. O cúlmen e o tarso crescem rapidamente no início, atingindo o seu tamanho máximo aos dois terços e à metade do tempo de permanência no ninho, respectivamente. A frequência das refeições diminui bruscamente no momento da emancipação, depois mais lentamente até se atingir o peso máximo, novamente mais brusco e finalmente lentamente até à última refeição, em regra 7 dias antes do abandono do ninho. A frequência das visitas é constante até ao 30º dia, diminuindo em seguida até ao abandono do ninho. Assim, o número de refeições por visita diminui regularmente durante todo o crescimento. O peso da refeição aumenta nos primeiros quinze dias, mantendo-se depois constante. No total o juvenil irá consumir durante o seu crescimento cerca de 5,5 kg de alimento, uma parte do qual sob a forma de óleo estomacal. Isto deverá corresponder a 11,5 kg de capturas no mar, ou seja, cerca de 15% do consumo familiar durante o mesmo período.

A l'exception d'un travail détaillé consacré aux oiseaux de la petite population des îles Berlengas, océan Atlantique (GRANADEIRO, 1988, 1991), la croissance et l'alimentation des poussins de Puffins cendrés *Calonectris diomedea* n'a donné lieu qu'à des études partielles - dans un nombre relativement important de localités de nidification toutefois, essentiellement méditerranéennes (FERNANDEZ, 1984, GAULTIER, 1978, MALLETT et COGLAN, 1964, ROUND et SWANN, 1977). C'était le cas en particulier dans

l'océan Atlantique, aux îles Selvagens (HAMER et HILL, 1993, ZINO, 1971, ZINO *et al.*, 1987). Aussi, dans le simple but de combler cette lacune, un séjour de longue durée pendant l'été 1993 a été essentiellement consacré à ces problèmes.

## I - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le travail a été effectué sur un total de 60 poussins éclos pendant 18 jours, entre le 17 juillet et le 3 août, en moyenne le 24,6 juillet  $\pm$  3,6 jours. Des mensurations - longueur de l'aile, du culmen et du tarse - effectuées à intervalles de 5 jours, entre le 28 juillet et le 16 octobre, et des pesées, quotidiennes entre le 27 juillet et le 16 août et entre le 7 septembre et le 19 octobre, et effectuées à intervalles de 5 jours entre le 22 août et le 6 septembre, ont permis l'obtention de moyennes quotidiennes en fonction de l'âge des oiseaux.

Dans les pages qui suivent, nous entendons par «repas» la quantité de nourriture consommée pendant une nuit par un poussin, qu'elle ait été distribuée en une seule ou en plusieurs fois, par l'un des deux 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 en 24 h ou la stabilité pondérale indiquaient bien évidemment la prise d'un repas, mais que un repas de faible importance pouvait être suivi par une légère diminution de poids. Les valeurs limites utilisées varient en fonction de l'âge des poussins, comme varient également les amaigrissements en 24 h quand les poussins ne sont pas alimentés. 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.

Le poids du contenu stomacal de l'adulte, qui représente environ 15-20 % de son poids corporel (JOUVENTIN et MOUGIN, 1981), étant très généralement supérieur au poids du repas du poussin, du jeune poussin en particulier, on peut penser qu'une visite d'adulte donne généralement lieu à plusieurs repas. D'ailleurs, l'état de digestion de la plupart des régurgitats d'adultes et de poussins rend très improbable un prélèvement récent en mer et la réalité de séjours à terre relativement longs est montrée par le contrôle d'oiseaux bagués. Dans ces conditions, nous avons estimé que quand les poids cumulés des repas successifs d'un poussin équivalaient au total au poids du contenu stomacal théorique de l'adulte, on avait alors affaire à une unique visite.

L'importance moyenne du repas a été calculée en additionnant, pour l'âge considéré, l'augmentation moyenne de poids en 24 h quand le poussin est alimenté et la perte moyenne de poids en 24 h 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 % (PRINCE *et al.*, 1981, WIENS et SCOTT, 1975), 1 g de nourriture fraîche fournit 3,8 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 (WARHAM *et al.*, 1976) - 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 au métabolisme des réserves adipeuses. Ceci étant, comme la transformation de 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. Le métabolisme des adultes a été estimé par DESPIN et MOUGIN (1988).

Dans tous les cas, la moyenne est accompagnée de l'écart-type. Le test *t* de Student et le  $X^2$  ont été utilisés pour les comparaisons statistiques.

## II - LA CROISSANCE PONDÉRALE ET STATURALE

### A. La croissance pondérale

Le jour de leur éclosion, 31 poussins de Puffins cendrés pesaient en moyenne  $75,1 \pm 8,9$  g (58-85 g), soit 72,0 % seulement du poids de l'oeuf -  $104,3 \pm 5,4$  g ( $n = 46$ , ZINO, 1971),  $t = 16,4$ ,  $P < 0,01$ .

Pendant les 40 premiers jours de la vie, la croissance est rapide (Fig. 1), le poids à la naissance étant doublé à 5 j, quadruplé à 12 j et octuplé à 26 j. Un poids équivalent au poids à l'envol est atteint au trente-sixième jour (37 % de la durée de la croissance), et un poids équivalent à celui des adultes - 898 g (DESPIN et MOUGIN, 1988, ROBERTSON et JAMES, 1988, ZINO, 1971) - au trente-septième jour. Aux alentours du quarantième jour, pour un poids corporel un peu inférieur à 1 kg, la croissance est ralentie, un plateau légèrement ascendant est atteint, qui durera jusque vers le soixante-dixième jour. C'est pendant cette période que les poussins présentent leurs poids maximum ( $1189,4 \pm 113,4$  g (970-1400 g,  $n = 54$ ), soit 32,5 % de plus que le poids de l'adulte - à un âge moyen de  $65,1 \pm 9,1$  j (43-83 j,  $n = 54$ ), soit environ aux deux tiers de la croissance (67 %). Il n'existe pas de corrélation entre le poids atteint et l'âge auquel il est atteint ( $r_{33} = 0,250$ , N. S.), et la répartition des poids n'est pas différente d'une répartition normale ( $X^2_9 = 7,01$ , N. S.).

Aux alentours du soixante-dixième jour, le poids corporel commence à s'abaisser.

A l'envol, qui se produit à  $96,8 \pm 2,7$  j (91-105 j,  $n = 78$ , ZINO *et al.*, 1987), il est à peine inférieur à celui des adultes -  $858,5 \pm 108,3$  g (510-1090 g,  $n = 81$ , partiellement d'après ZINO *et al.*, 1987). Comme c'était le cas pour le poids maximum, la répartition des poids à l'envol n'est pas significativement différente d'une répartition normale ( $X^2_{12} = 14, 2$ , N. S.).

Pendant les trois mois de la croissance, on note une corrélation négative entre l'âge des poussins et leur accroissement pondéral quotidien, en valeur absolue ( $r_{94} = -0,496$ ,  $P < 0,01$ ) comme en valeur relative ( $r_{94} = -0,687$ ,  $P < 0,01$ ). Plus précisément, l'accroissement pondéral quotidien est constant ( $r_{30} = 0,153$ , N.S.) pendant le premier mois de la vie, à  $22,3 \pm 9,7$  g (7,6-51,8 g,  $n = 30$ ), puis il commence à diminuer. La décroissance pondérale débute après deux mois d'élevage et par la suite elle ira en augmentant jusqu'à l'envol. En pourcentage du poids initial, l'évolution est analogue, si ce n'est qu'on note une décroissance régulière dès les premiers jours. Au total, entre naissance et envol, le taux d'accroissement pondéral quotidien est de 1,025. Si l'on prend en compte le poids maximum, il sera de 1,041 avant son acquisition et de 0,993 après.

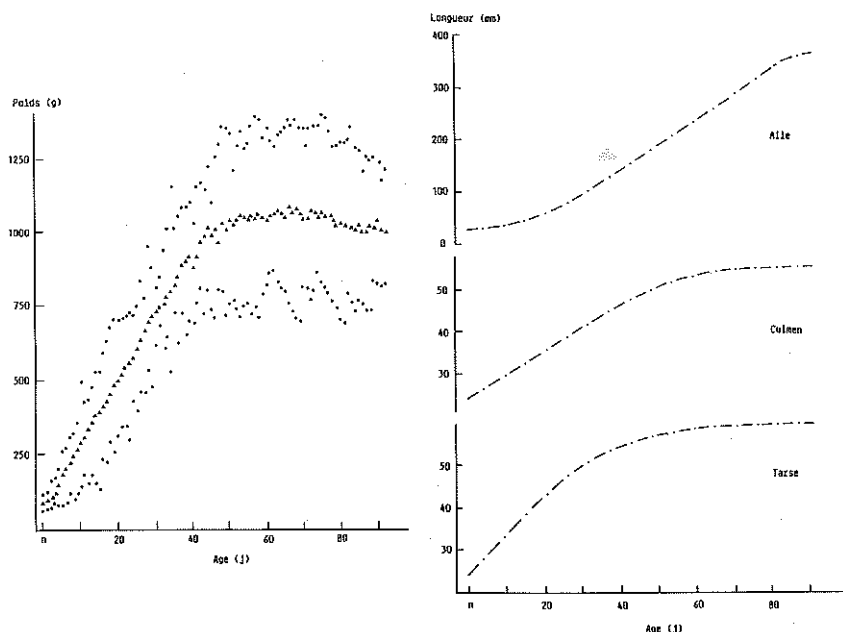


Fig. 1 - La croissance pondérale et staturale des poussins de Puffins cendrés. Triangles noirs: poids moyen; points noirs: valeurs extrêmes.

- Chick growth in the Cory's Shearwater. Black triangles: mean weight; black dots: range.

## B. La croissance staturale

La taille de l'aile -  $27,7 \pm 1,6$  mm (26-30 mm,  $n = 15$ ) à l'éclosion (Fig. 1) - s'accroît pendant toute la durée du séjour au nid des poussins, mais irrégulièrement. L'accroissement moyen quotidien en valeur absolue passe en effet de 0,6 mm/j chez le poussin nouveau-né à 5,4 mm/j chez le poussin de 40 jours ( $r_{40} = 0,980$ ,  $P < 0,01$ ). Dès lors, avec la pousse des rémiges, il se maintient constant ( $r_{40} = 0,182$ , N. S.) à  $4,5 \pm 0,4$  mm/j (3,7-5,3 mm,  $n = 40$ ). Enfin, il diminue dans les derniers jours ( $r_{10} = -0,947$ ,  $P < 0,01$ ). En valeur relative, un accroissement continu pendant les quarante premiers jours ( $r_{40} = 0,760$ ,  $P < 0,01$ ) est suivi par une décroissance jusqu'à l'envol ( $r_{50} = -0,910$ ,  $P < 0,01$ ). Une taille non significativement différente de la taille à l'envol est atteinte au quatre-vingt-huitième jour (91 % de la durée de l'élevage), la taille à l'envol -  $357,4 \pm 11,4$  mm (339-375 mm,  $n = 7$ ) - ne différant pas ( $t = 1,04$ , N.S.) de celle des adultes -  $362,2 \pm 9,6$  mm (346-389,  $n = 33$ , GRANADEIRO, 1991). Pour l'ensemble du séjour au nid des poussins, le taux moyen quotidien d'accroissement s'établit à 1,027 - 1,039 pour les 40 premiers jours, 1,022 pour les 40 suivants et 1,008 pour les derniers.

En valeur absolue, l'accroissement quotidien de la taille du culmen - qui mesure  $24,0 \pm 0,9$  mm (22,5-25,2 mm,  $n = 15$ ) à l'éclosion - augmente pendant les 10 premiers jours ( $r_{10} = 0,968$ ,  $P < 0,01$ ), passant de 0,34 à 0,58 mm/j, se stabilise ( $r_{30} = -0,04$ , N. S.) pendant un mois à un niveau moyen de  $0,59 \pm 0,06$  mm/j (0,45-0,66 mm,  $n = 30$ ), puis décroît dans les 50 derniers jours ( $r_{50} = -0,795$ ,  $P < 0,01$ ). En valeur relative, l'augmentation quotidienne de la taille s'accroît pendant les 10 premiers jours ( $r_{10} = 0,936$ ,  $P < 0,01$ ), puis décroît par la suite jusqu'à la fin de l'élevage ( $r_{80} = -0,944$ ,  $P < 0,01$ ). Une taille non significativement différente de la taille à l'envol est acquise au soixante-septième jour (69 % de la durée de l'élevage), la taille à l'envol -  $54,5 \pm 3,5$  mm (50,0-60,0 mm,  $n = 7$ ) - ne différant pas ( $t = 1,29$ , N. S.) de celle des adultes -  $56,3 \pm 2,6$  mm (51,7-61,7 mm,  $n = 33$ , GRANADEIRO, 1991). Pour l'ensemble du séjour au nid des poussins, le taux moyen d'accroissement quotidien s'établit à 1,009 - 1,016 pendant les 40 premiers jours et 1,004 pendant les 50 derniers.

En valeur absolue, l'accroissement quotidien de la taille du tarse -  $23,6 \pm 0,8$  mm (22,2-25,0 mm,  $n = 15$ ) à l'éclosion - augmente pendant les 10 premiers jours ( $r_{10} = 0,973$ ,  $P < 0,01$ ), passant de 0,6 à 1,0 mm/j, se stabilise dans les 10 suivants ( $r_{10} = 0,090$ , N. S.) à une valeur moyenne de  $1,11 \pm 0,10$  mm/j (0,93-1,25 mm,  $n = 10$ ), puis décroît ( $r_{70} = -0,951$ ,  $P < 0,01$ ). En valeur relative, un accroissement dans les 10 premiers jours ( $r_{10} = 0,799$ ,  $P < 0,01$ ) est suivi d'une longue décroissance ( $r_{80} = -0,839$ ,  $P < 0,01$ ). Une taille non significativement différente de la taille à l'envol est acquise au cinquantième jour (52 % de la durée totale de l'élevage), la taille à l'envol -  $59,8 \pm 2,1$  mm (57,0-62,5 mm,  $n = 7$ ) - n'étant pas significativement différente ( $t = 0,71$ , N. S.) de celle de l'adulte -  $60,4 \pm 1,7$  mm (57,9-63,5 mm,  $n = 33$ , GRANADEIRO, 1991). Pour l'ensemble

du séjour au nid des poussins, le taux moyen d'accroissement quotidien est de 1,010 - 1,030 pendant les vingt premiers jours, 1,009 pendant les 30 suivants, et 1,0008 pendant les derniers.

### III - L'ALIMENTATION

#### A. La fréquence d'alimentation

Si l'on prend en compte l'ensemble de la croissance, une corrélation négative est apparente entre l'âge des poussins et la fréquence d'alimentation ( $r_{82} = -0,831$ ,  $P < 0,01$ ), celle-ci passant de  $0,82 \pm 0,08$  repas/j ( $n = 10$ ) dans les 10 premiers jours à  $0,36 \pm 0,11$  ( $n = 10$ ) dans les 10 derniers ( $t = 10,7$ ,  $P < 0,01$ , Fig. 2). En fait, la décroissance n'est pas régulière et il convient de distinguer trois périodes entre la naissance et l'envol.

Pendant les quelques jours qui précèdent l'émancipation thermique des poussins, c'est-à-dire pendant la période où un adulte est toujours présent au nid avec le poussin, la fréquence d'alimentation est très élevée ( $0,96 \pm 0,10$  repas/j,  $n = 8$ ) et indépendante de l'âge ( $r_8 = 0,227$ , N. S.). Elle diminue brusquement au moment de l'émancipation et les poussins émancipés sont alimentés moins souvent -  $0,80 \pm 0,13$  repas/j ( $n = 8$ ) - que les poussins de même âge non encore émancipés ( $t = 2,76$ ,  $P < 0,01$ ). Par la suite, jusqu'à l'acquisition du poids maximum, elle décroît légèrement avec l'âge ( $r_{68} = -0,434$ ,  $P < 0,01$ ), s'établissant en moyenne à  $0,65 \pm 0,14$  ( $n = 67$ ), une valeur plus faible ( $t = 8,54$ ,  $P < 0,01$ ) que celle obtenue avant l'émancipation.

L'acquisition du poids maximum provoque un nouvel effondrement -  $0,44 \pm 0,19$  repas/j ( $n = 36$ ) pour des poussins d'âges divers ayant acquis leur poids maximum contre  $0,62 \pm 0,18$  ( $n = 36$ ) pour des poussins de même âge ne l'ayant pas encore acquis ( $t = 4,24$ ,  $P < 0,01$ ) et, en moyenne,  $0,54$  repas/j dans les 10 jours précédant l'acquisition du poids maximum et  $0,40$  seulement dans les 10 jours la suivant ( $X^2_1 = 17,3$ ,  $P < 0,01$ ). Par la suite, la fréquence d'alimentation diminue, légèrement d'abord, puis fortement dans les tout derniers jours de présence au nid ( $r_{47} = -0,381$ ,  $P < 0,01$ ), ceci étant largement dû à l'interruption de l'alimentation dans les jours précédant l'envol - le dernier repas étant pris en moyenne  $7,4 \pm 2,6$  j avant l'envol (2-11 j,  $n = 10$ ). Au total, pour l'ensemble de la période de décroissance pondérale, on note une valeur moyenne de  $0,42 \pm 0,18$  repas/j ( $n = 44$ ), très inférieure à celle notée pendant la période précédente ( $t = 7,32$ ,  $P < 0,01$ ).

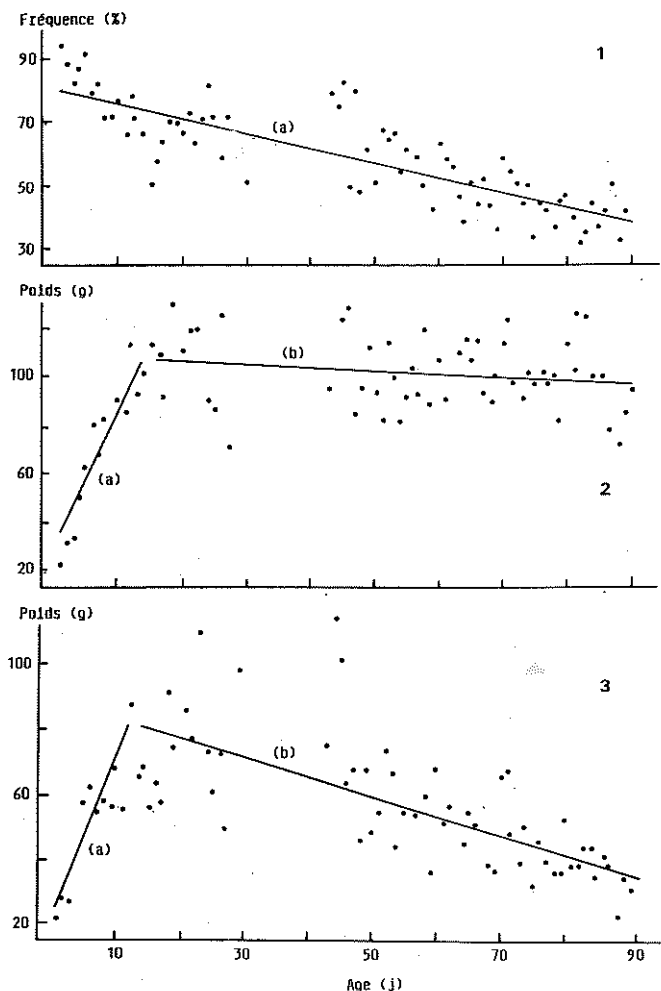


Fig. 2 - L'alimentation du poussin de Puffin cendré. 1. Fréquence d'alimentation: (a)  $y = -0,005 x + 0,81$ . 2. Poids du repas: (a)  $y = 6,1 x + 25,2$ ; (b)  $y = -0,1 x + 110,1$ . 3. Quantité de nourriture consommée quotidiennement: (a)  $y = 4,7 x + 21,3$ ; (b)  $y = -0,6 x + 88,8$ .

- Chick feeding in the Cory's Shearwater. 1. Feeding frequency. 2. Meal weight. 3. Weight of food eaten daily.

Notons encore qu'il existe une corrélation négative entre la fréquence d'alimentation pendant la période d'accroissement pondéral et l'âge auquel le poids maximum est atteint ( $r_{53} = -0,383$ ,  $P < 0,01$ ), mais pas entre la fréquence d'alimentation et

le poids atteint ( $r_{53} = -0,243$ , N. S.). Le poids maximum est atteint d'autant plus vite que les poussins sont alimentés plus fréquemment, mais la valeur atteinte est indifférente bien que, sans être significative, la tendance soit à l'acquisition de façon précoce d'un poids faible par les jeunes poussins fortement alimentés.

L'intervalle entre les repas, pour sa part, atteint en moyenne  $1,1 \pm 0,1$  j ( $n = 8$ ) chez les poussins non émancipés,  $1,6 \pm 0,4$  j ( $n = 67$ ) chez les poussins émancipés en accroissement pondéral ( $t = 8,1$ ,  $P < 0,01$ ) et  $2,5 \pm 0,8$  j ( $n = 42$ ) chez les poussins en décroissance pondérale ( $t = 6,6$ ,  $P < 0,01$ ), soit, pour l'ensemble de la croissance,  $1,9 \pm 0,7$  j ( $n = 80$ ). Dans ces conditions, un poussin moyen, qui atteindra son poids maximum à 65 j et s'envolera, en fin de croissance, à 97 jours, aura absorbé un peu moins de 57 repas - 3,1 avant l'émancipation, 40,2 entre l'émancipation et l'acquisition du poids maximum et 13,3 pendant la période de décroissance pondérale.

## B. La fréquence des visites

La fréquence des visites est constante pendant le premier mois de l'existence des poussins ( $r_{26} = 0,163$ , N. S.), puis décroissante par la suite jusqu'à l'envol ( $r_{53} = -0,513$ ,  $P < 0,01$ ). Elle est plus faible en période de décroissance pondérale qu'en période d'accroissement pondéral, que ce soit à âge égal ( $t = 7,8$ ,  $P < 0,01$ ) ou pour toute la période de séjour au nid ( $t = 10,5$ ,  $P < 0,01$ ).

Dans ces conditions, le nombre de repas par visite décroît pendant la croissance ( $r_{77} = -0,541$ ,  $P < 0,01$ ), quoique assez peu - d'environ un tiers. Ainsi, s'il existe chez les jeunes poussins une différence entre la fréquence des visites et celle des repas -  $t = 10,5$ ,  $P < 0,01$  pendant les 10 premiers jours par exemple - il n'en va plus de même chez les poussins âgés -  $t = 1,9$ , N. S. pendant les 10 derniers.

## C. L'importance des repas

L'importance du repas montre un accroissement avec l'âge pendant les quinze premiers jours de la vie ( $r_{15} = 0,944$ ,  $P < 0,01$ ) passant de 23 g pendant les premières 24 h à 113 g au cours du quinzième jour. Elle reste stable par la suite jusqu'à l'envol ( $r_{58} = -0,220$ , N. S.). Au total, entre le seizième jour et l'envol, un repas moyen pèse  $104,5 \pm 18,1$  g ( $n = 63$ ), beaucoup plus ( $t = 4,0$ ,  $P < 0,01$ ) que pendant les 15 premiers jours -  $73,7 \pm 28,7$  g ( $n = 15$ ). Pour l'ensemble de la croissance, le poids moyen du repas s'établit à  $98,6 \pm 23,7$  g ( $n = 78$ ).

A âge égal, on ne note aucune différence entre les jeunes poussins couvés et les jeunes poussins émancipés ( $t = 0,80$ , N. S.), et pas non plus chez les poussins plus âgés en période d'accroissement et en période de décroissance pondérale ( $t = 0,44$ , N. S.). Ceci étant, le poids moyen du repas des poussins non encore émancipés (1-8 j) -  $53,8 \pm 22,9$  g ( $n = 8$ ) - est plus faible ( $t = 6,4$ ,  $P < 0,01$ ) que celui des poussins émancipés en

accroissement pondéral (1-79 j) -  $102,6 \pm 29,5$  g ( $n = 65$ ) - qui, pour sa part, ne diffère pas ( $t = 1,3$ , N. S.) de celui des poussins en décroissance pondérale (49-92 j) -  $96,1 \pm 21,5$  g ( $n = 44$ ).

Enfin, en valeur relative, le poids du repas s'accroît avec l'âge dans les tout premiers jours de la vie des poussins ( $r_6 = 0,931$ ,  $P < 0,01$ ), décroît par la suite jusqu'à l'acquisition du poids maximum ( $r_{46} = -0,902$ ,  $P < 0,01$ ), puis reste stable ( $r_{26} = 0,098$ , N. S.).

#### D. La nourriture consommée pendant la croissance

La quantité de nourriture consommée quotidiennement par les poussins s'accroît ( $r_{15} = 0,882$ ,  $P < 0,01$ ) dans les 15 premiers jours de l'existence, puis décroît jusqu'à l'envol ( $r_{64} = -0,701$ ,  $P < 0,01$ ). Les valeurs obtenues pendant la période d'accroissement pondéral sont toujours supérieures à celles fournies par la période de décroissance pondérale, que l'on prenne en compte l'ensemble des données des deux périodes -  $66,4 \pm 21,4$  g/j ( $n = 79$ ) contre  $40,1 \pm 14,8$  g/j ( $n = 48$ ),  $t = 8,17$ ,  $P < 0,01$  - ou uniquement celles provenant d'oiseaux de même âge -  $64,5 \pm 22,6$  g/j ( $n = 30$ ) contre  $43,8 \pm 16,4$  g/j ( $n = 30$ ),  $t = 4,1$ ,  $P < 0,01$ . En valeur relative, on note en revanche une décroissance de la quantité de nourriture absorbée quotidiennement ( $r_{79} = -0,873$ ,  $P < 0,01$ ), qui passe d'environ 30 % dans les 10 premiers jours à environ 3 % dans les 10 derniers. On notera également que la décroissance pondérale se manifeste au début du troisième mois, pour des valeurs légèrement inférieures à 5 %.

Ainsi, chaque poussin consommera environ 5,5 kg de nourriture pendant les 97 jours de sa croissance. Il lui faudra 18 j pour absorber le premier kilo, 13 j pour le deuxième et le troisième, 16 j pour le quatrième et 21 j pour le cinquième. Un poids de nourriture équivalent au poids corporel de l'adulte sera consommé dans les 17 premiers jours, un poids double dans le premier mois et un poids six fois supérieur au moment de l'envol. Par ailleurs, 79 % de la nourriture consommée (4,4 kg) le sera pendant la période d'accroissement pondéral et 21 % (1,2 kg) après l'acquisition du poids maximum. Le rendement de la nourriture absorbée, très élevé pendant la première décade (0,432), décroît très régulièrement par la suite. Il atteint en moyenne 0,233 pendant la période d'accroissement pondéral - 4,3 g de nourriture étant nécessaires pour élever de 1 g le poids corporel du poussin - et 0,172 pour l'ensemble de la croissance - 5,8 g de nourriture permettant une augmentation de 1 g du poids corporel.

#### E. Le métabolisme et la quantité d'aliments prélevée en mer

La nourriture apportée aux poussins par les adultes est composée pour partie de poissons et de céphalopodes, plus ou moins digérés, et pour partie d'huile stomacale résultant de la transformation des proies prélevées. La quantité d'énergie présente dans

l'huile stomacale des Puffins cendrés n'est pas connue avec précision mais, comme elle varie peu d'une espèce à l'autre chez les Procellariiformes, on peut penser qu'elle est proche de  $40,4 \pm 1,2$  kJ/g, valeur moyenne fournie par 11 espèces étudiées par WARHAM *et al.*, (1976). Un certain poids d'huile stomacale peut donc libérer 8 fois plus d'énergie que le même poids de proies fraîches - environ 5,0 kJ/g en ce qui concerne l'alimentation du Puffin cendré. Autrement dit, le poids de nourriture absorbé par les poussins est très inférieur à celui qui a été prélevé pour eux en mer par les adultes, puisque une certaine partie de l'alimentation prélevée a été transformée en huile, et c'est lui qu'il faut essayer d'estimer.

L'amaigrissement des poussins au cours de leurs jeûnes - la perte de 1 g de poids corporel entraîne la production de 23,9 kJ (GROSCOLAS, 1982) - correspond à un métabolisme de l'ordre de 520 kJ/j en moyenne. Pour que la nourriture absorbée - environ 65 g/j pour notre échantillon - puisse assurer un tel métabolisme, elle doit être constituée en poids de 85 % environ de proies fraîches et de 15 % d'huile stomacale, ce qui, en énergie produite, correspond respectivement à 40 et 60 %. Ainsi, le poids de nourriture prélevé en mer par les adultes représenterait environ 2,1 fois le poids délivré aux poussins, soit environ 11,5 kg pour toute la période d'élevage. Pendant la même période, avec un métabolisme d'activité d'environ 1300 kJ/j (DESPIN et MOUGIN, 1988), chaque adulte prélève pour lui-même environ 32,3 kg de nourriture - la nourriture collectée pour le poussin représentant donc seulement 15,1 % de la consommation familiale.

Signalons enfin que le poids moyen du repas du poussin représente 11,0 % du poids corporel de l'adulte - 11,6 % si on fait abstraction des repas très légers du début de la croissance - et que, au cours de sa croissance, le poussin absorbe un poids de nourriture - poissons, céphalopodes et huile stomacale - équivalent à environ 6 fois le poids de l'adulte, ce qui correspond, semble-t-il, à un poids de nourriture fraîche au plus égal à 13 fois le poids de l'adulte. Pendant le même temps, l'adulte prélève pour sa part un poids de nourriture équivalent à 36 fois son poids corporel.

Nous avons montré par ailleurs (MOUGIN *et al.*, 1996) que dans la population de Selvagem Grande qui compte environ 36.000 reproducteurs, environ 18.000 oeufs sont pondus chaque année, qui produisent 14.000 poussins à l'éclosion et 11.000 poussins à l'envol (MOUGIN *et al.*, 1993). Dans ces conditions, à raison d'un maximum de 11,5 kg par oiseau, les poussins vont consommer pendant leur croissance environ 133 T d'aliments, poissons et céphalopodes. Pendant la même période, leurs parents consommeront environ 750 T, les adultes reproducteurs inefficaces 120 T, et les quelque 20.000 jeunes adultes qui, à cette époque, fréquentent la terre ou les eaux proches de la terre sans s'y reproduire, environ 700 t, soit 133 T pour les poussins et 1.600 T pour les adultes et les immatures, soit respectivement 8 et 92 %. Comparée à la consommation des adultes, celle des poussins est insignifiante. Elle le serait encore plus si on prenait également en compte la nourriture consommée par les adultes en dehors de la période d'élevage des poussins.

#### IV - DISCUSSION

##### A. Le Puffin cendré de Selvagem Grande

Résumons-nous. Chez les poussins de Puffins cendrés de Selvagem Grande, la fréquence des repas, forte à la naissance, diminue brusquement au moment de l'émancipation, décroît ensuite lentement jusqu'à l'acquisition du poids maximum, diminue brusquement à nouveau alors, puis continue à décroître lentement jusqu'au dernier repas, qui est donné aux poussins quelques jours avant leur envol. La fréquence des visites est constante jusqu'aux environs du quarantième jour, puis elle diminue jusqu'à l'envol, et ainsi le nombre de repas par visite décroît régulièrement pendant toute la croissance. Le poids du repas s'accroît rapidement pendant les 15 premiers jours, puis reste constant. On ne note en particulier aucune différence entre les jours qui précèdent et ceux qui suivent l'acquisition du poids maximum. Dans ces conditions, la quantité de nourriture consommée quotidiennement s'accroît pendant les 15 premiers jours, puis décroît jusqu'à l'envol. Et ainsi, l'accroissement pondéral des poussins, qui est rapide pendant le premier mois, est freiné dès le début du deuxième, et devient négatif à partir du début du troisième. C'est également à ce moment que le culmen atteint ses dimensions définitives, le tarse, pour sa part les ayant atteintes au cinquantième jour alors que l'aile continuera à croître pratiquement jusqu'à l'envol.

L'émancipation thermique du poussin et l'acquisition de son poids maximum jouent un rôle très important dans les modifications de la fréquence d'alimentation - mais pas dans celles de l'importance du repas. Si l'émancipation résulte directement de l'acquisition par le poussin d'une thermorégulation efficace, les raisons qui amènent les adultes à réduire considérablement la fréquence de leurs apports de nourriture à un certain moment de la croissance, entraînant ainsi un amaigrissement de leur poussin, leur sont à l'évidence propres et ne concernent plus les poussins - il leur faut se suralimenter pour se préparer à la mue et à la migration et ils doivent donc oublier quelque peu leur jeune. Ceci étant, s'il existe une variation considérable d'un poussin à un autre dans le poids maximum atteint et dans l'âge auquel il est atteint, le poids est toujours acquis d'autant plus vite que la fréquence d'alimentation est plus forte - serait-ce le nombre des visites, relativement peu variable d'un nid à l'autre, qui conditionnerait cette relative désertion? On aura par ailleurs noté qu'une visite produit de moins en moins de repas entre la naissance et l'envol. Comme, au cours de la croissance, le poids du repas est très rapidement constant, on peut penser que c'est la quantité de nourriture amenée à terre par les adultes qui diminue, probablement parce que, s'absentant de plus en plus longtemps, ces derniers rapportent à terre une alimentation de plus en plus modifiée. Ce qui n'est pas obligatoirement néfaste pour les poussins: transformée en huile stomacale, la nourriture est tout aussi énergétique sous un volume moindre.

La croissance et l'alimentation des poussins de Puffins cendrés de Selvagem

Grande n'avait jamais auparavant été étudiée sur la totalité d'une période de croissance. Cependant, des données partielles collectées au cours des années montrent peu de différences avec celles de 1993 (HAMER et HILL, 1993, ZINO, 1971, ZINO *et al.*, 1987 et obs. pers.) en ce qui concerne le poids à la naissance ( $t_{15,16} = 0,58$ , N. S.), le poids à l'envol ( $t_{68,13} = 0,42$ , N. S.), la date d'acquisition du poids maximum (dans la seconde quinzaine de septembre et au début d'octobre), la fréquence d'alimentation ou le poids des repas. Autrement dit, croissance et alimentation des poussins semblent se dérouler chaque année de la même manière - le taux de survie au nid des oeufs et des poussins est également extrêmement constant d'une année à l'autre - ce qui n'est pas étonnant pour des oiseaux qui s'alimentent dans un upwelling régulier et très productif (courant des Canaries).

### B. Le Puffin cendré dans d'autres localités

La croissance pondérale et staturale des poussins de Puffins cendrés a été étudiée, de façon plus ou moins détaillée, dans un certain nombre de localités (FERNANDEZ, 1984, GAULTIER, 1978, GRANADEIRO, 1988, MALLETT et COGLAN, 1964, ROUND et SWANN, 1977). Les faibles différences observées - la plus importante concerne le poids à l'envol, qui est un peu inférieur au poids de l'adulte aux îles Selvagens alors qu'il lui est supérieur de 20-25 % dans plusieurs localités méditerranéennes - ne sont pas obligatoirement caractéristiques de la localité ou de la sous-espèce.

Les comparaisons concernant l'alimentation sont rendues difficiles par l'imprécision des données publiées ou par la brièveté des études effectuées (DELEUIL, 1958, KLOMP et FURNESS, 1992, MALLETT et COGLAN, 1964, ROUND et SWANN, 1977, THIBAUT, 1985, VAUGHAN, 1980, WINK et RISTOW, 1979, WINK *et al.*, 1982). Les données collectées par GRANADEIRO (1988, 1991) sur les poussins des îles Berlengas montrent toutefois que la fréquence d'alimentation y est la même qu'à Selvagem Grande ( $X^2_1 = 0,66$ , N. S.). En revanche, le poids du repas semble être quelque peu inférieur - 84,4 contre 98,6 g - ce qui pourrait expliquer la faiblesse du poids maximum ( $t = 6,60$ ,  $P < 0,01$ ), mais il n'existe pas de différences pour le poids à l'envol ( $t = 1,20$ , N. S.).

### C. Les autres Procellariiformes

La croissance des poussins de Procellariidés se déroule de la même manière chez toutes les espèces, et le Puffin cendré ne fait pas exception. Le poids des poussins nouveau-nés est en effet toujours un peu inférieur à celui de l'oeuf. Un accroissement pondéral plus ou moins rapide leur fait acquérir un poids maximum supérieur à celui des adultes. Par la suite, ils s'amaigrissent et leur poids à l'envol est à peu près égal à celui des adultes. La croissance de l'aile, continue de la naissance à l'envol, est généralement achevée au départ de la colonie. En revanche, les dimensions définitives du culmen et du tarse sont atteintes longtemps avant l'envol. Les différences entre les divers pétrels tiennent à la

durée de cette croissance. Elle est relativement longue chez le Puffin cendré, mais moins que chez nombre d'autres pétrels.

Une comparaison de l'alimentation dans l'ordre des Procellariiformes est difficile, les séries de données complètes n'abondant pas dans la littérature (entre autres BERRUTI *et al.*, 1985, BROWN, 1988a, HARPER, 1976, HUNTER, 1983, HUNTER et BROOKE, 1992, IMBER, 1976, JOUVENTIN *et al.*, 1985, OBST et NAGY, 1993, PRINCE, 1980, PRINCE et COPESTAKE, 1990, RICKLEFS, 1984, SCHRAMM, 1983, SIMONS, 1985, WEIMERSKIRCH *et al.*, 1986). Quoi qu'il en soit, les besoins énergétiques nécessaires à la croissance sont proportionnels à la taille des oiseaux, c'est-à-dire qu'ils sont d'autant plus importants que le poids corporel est plus élevé ( $r_{10} = 0,960$ ,  $P < 0,01$ ). Ramenés à l'unité de poids du poussin à l'envol, ils semblent en revanche montrer une tendance, non significative toutefois ( $r_{10} = -0,510$ , N. S.), à être d'autant plus élevés que le poids corporel est plus faible. Dans ces conditions, les besoins alimentaires varient d'une espèce à l'autre, ce qui est également lié au régime alimentaire, les espèces teutophages étant défavorisées par rapport aux ichthyophages et aux consommatrices de crustacés, les céphalopodes produisant moins d'énergie par unité de poids frais. Le poids des repas est corrélé avec le poids de l'adulte en valeur absolue ( $r_{16} = 0,870$ ,  $P < 0,01$ ), mais pas en valeur relative ( $r_{16} = -0,473$ , N.S.). La quantité de nourriture consommée quotidiennement est également corrélée avec le poids de l'adulte ( $r_{16} = 0,733$ ,  $P < 0,01$ ). Au total, la quantité de nourriture consommée par les poussins pendant leur croissance semble représenter entre 5 et 12 fois le poids corporel de l'adulte - un ensemble de valeurs qui semble n'être corrélé ni avec la durée de l'élevage ( $r_{15} = 0,267$ , N. S.) ni avec le poids des adultes ( $r_{15} = 0,421$ , N. S.), les valeurs les plus élevées étant fournies par les grandes espèces à élevage long (albatros et pétrels géants) et par les petites espèces à élevage court (pétrels-tempête) - et la nourriture prélevée en mer au maximum 20 fois le poids de l'adulte. La part du poussin dans la consommation familiale semble pouvoir varier entre 12 et 21 % (BROWN, 1988b, ROBY, 1991, ROBY et RICKLEFS, 1986). Enfin, comme on pouvait s'y attendre, la fréquence d'alimentation est inversement liée à la distance à laquelle les adultes vont collecter leur nourriture, les poussins des grands pélagiques comme le Grand Albatros *Diomedea exulans* et les albatros fuligineux du genre *Phoebastria* étant alimentés 6 fois moins souvent que ceux des espèces côtières comme les pétrels géants du genre *Macronectes*.

## RÉFÉRENCES

BERRUTI, A., ADAMS, N. J. et BROWN, C. R.:

1985. Chick energy balance in the Whitechinned Petrel, *Procellaria aequinoctialis*. Dans *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Editeurs: W. R. Siegfried, P. R. Condy et R. M. Laws. Springer-Verlag. pp. 460-465.

BROWN, C. R.:

- 1988a. Energy requirements for growth of Salvin's Prions *Pachyptila vittata salvini*, Blue Petrels *Halobaena caerulea* and Great-winged Petrels *Pterodroma macroptera*. *Ibis*, 130: 527-534.
- 1988b. Energy expenditure during incubation in four species of sub-antarctic burrowing petrels. *Ostrich*, 59: 67-70.

DELEUIL, R.:

1958. Sur les oiseaux de mer des côtes tunisiennes. *L'Oiseau et R.F.O.*, 38: 228-232.

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.

FERNANDEZ, O.:

1984. *Synthèse des observations relatives à l'étude de la biologie de reproduction des Puffins cendrés nicheurs sur les îles de Marseille*. Manuscrit non publié.

GAULTIER, T.:

1978. *Contribution à l'étude de Calonectris diomedea diomedea de l'île de Zembra (Tunisie)*. Inst. Rech. Sc. Tech., Tunis, 86 pp.

GRANADEIRO, J. P.:

1988. *Contribuição para o conhecimento da biologia da Pardela-de-bico-amarelo Calonectris diomedea borealis (Cory, 1881) nidificante na ilha de Berlenga*. Relatório de estágio de licenciatura em Biologia, Faculdade de Ciencias de Lisboa, 137 pp.
1991. The breeding biology of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* on Berlenga Island, Portugal. *Seabird*, 13: 30-39.

GROSCOLAS, R.:

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

HAMER, K. C. et HILL, J. K.:

1993. Variation and regulation of meal size and feeding frequency in Cory's Shearwater *Calonectris diomedea*. *J. Anim. Ecol.*, 62: 441-450.

HARPER, P. C.:

1976. Breeding biology of the Fairy Prion (*Pachyptila turtur*) at the Poor Knights Islands, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 3: 351-371.

HUNTER, S.:

1983. The food and feeding ecology of the giant petrels *Macronectes halli* and *M. giganteus* at South Georgia. *J. Zool., Lond.*, 200: 521-538.

HUNTER, S. et BROOKE, M. DE L.:

1992. The diet of Giant Petrels *Macronectes* ssp. at Marion Island, Southern Indian Ocean. *Colonial Waterbirds*, 15: 56-65.

IMBER, M. J.:

1976. Breeding biology of the Grey-faced Petrel *Pterodroma macroptera gouldi*. *Ibis*, 118: 51-64.

JOUVENTIN, P. MOUGIN, J.-L.:

1981. Les stratégies adaptives des oiseaux de mer. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35: 217-272.

JOUVENTIN, P., MOUGIN, J.-L., STAHL, J.-C. et WEIMERSKIRCH, H.:

1985. Comparative biology of the burrowing petrels of the Crozet Islands. *Notornis*, 32: 157-220.

KLOMP, N. I. et FURNESS, R. W.:

1992. Patterns of chick feeding in Cory's Shearwaters and the associations with ambient light. *Colonial Waterbirds*, 15: 95-102.

MALLET, G. E. et COGHLAN, L. J.:

1964. Cory's Shearwater *Procellaria diomedea* breeding in the Azores. *Ibis*, 106: 123-125.

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 (30°09'N, 15°52'W) de 1992 à 1995. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, 48(269): 171-178.

MOUGIN, J.-L., GRANADEIRO, J. P. et OLIVEIRA, P.:

1996. L'évolution des effectifs des reproducteurs chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) de 1992 à 1995. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, 48(269): 171-178.

OBST, B. S. et NAGY, K. A.:

1993. Stomach oil and the energy budget of Wilson's Storm-Petrel nestlings. *Condor*, 95: 792-805.

PRINCE, P. A.:

1980. The food and feeding ecology of Blue Petrel (*Halobaena caerulea*), and Dove Prion (*Pachyptila desolata*). *J. Zool., Lond.*, 190: 59-76.

PRINCE, P. A. et COPESTAKE, P. G.:

1990. Diet and aspects of Fairy Prion breeding at South Georgia. *Notornis*, 37: 59-69.

PRINCE, P. A., RICKETTS, C. et THOMAS, G.:

1981. Weight loss in incubating albatrosses and its implications for their energy and food requirements. *Condor*, 83: 238-242.

RICKLEFS, R. E.:

1984. Meal sizes and feeding rates of Christmas Shearwaters and Phoenix Petrels on Christmas Island, Central Pacific Ocean. *Orn. Scand.*, 15: 16-22.

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.

ROBY, D. D.:

1991. Diet and postnatal energetics in two convergent taxa of plankton-feeding seabirds. *Auk*, 108: 131-146.

ROBY, D. D. et RICKLEFS, R. E.:

1986. Energy expenditure in adult Least Auklets and diving petrels during the chick-rearing period. *Phys. Zool.*, 59: 661-678.

ROUND, P. D. et SWANN, R. L.:

1977. Aspects of the breeding of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* in Crete. *Ibis*, 119: 350-353.

SCHRAMM, M.:

1983. The breeding biologies of the petrels *Pterodroma macroptera*, *P. brevirostris* and *P. mollis* at Marion Island. *Emu*, 83: 75-81.

SIMONS, T. R.:

1985. Biology and behavior of the endangered Hawaiian Dark-rumped Petrel. *Condor*, 87: 229-245.

THIBAUT, J.-C.:

1985. La reproduction du Puffin cendré *Calonectris diomedea* en Corse. Dans *Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse*. *Ann. C.R.O.P.*, 2: 49-54.

VAUGHAN, R.:

1980. Notes on Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*) and some other birds on Linosa, Pelagic Isles. *Riv. Ital. Orn.*, 50: 143-154.

WARHAM, J., WATTS, R. et DAINY, 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.

WEIMERSKIRCH, H., JOUVENTIN, P. et STAHL, J.-C.:

1986. Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis*, 128: 195-213.

WIENS, J. A. et SCOTT, J. M.:

1975. Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird population. *Condor*, 77: 439-452.

WINK, M. et RISTOW, D.:

1979. Zur biometrie des Sexualdimorphismus beim Gelbschnabelsturmtaucher (*Calonectris diomedea*). *Die Vogelwelt*, 30: 135-138.

WINK, M., WINK, C. et RISTOW, D.:

1982. Brutbiologie mediterraner Gelbschnabelsturmtaucher (*Calonectris diomedea diomedea*). *Seevogel*, suppl.: 127-135.

ZINO, P. A.:

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

ZINO, P. A., ZINO, F., MAUL, T. et BISCOITO, J. M.:

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