HAL
open science

Démographie du Puffin cendré Calonectris diomedea de Selvagem Grande (30° 09' n, 15° 52' w)

Jean-Louis Mougin, Christian Jouanin, Francis Roux

To cite this version:

Jean-Louis Mougin, Christian Jouanin, Francis Roux. Démographie du Puffin cendré Calonectris diomedea de Selvagem Grande (30° 09' n, 15° 52' w). Revue d'Écologie, 2000, 55 (3), pp.275-290. hal-03529296

HAL Id: hal-03529296

https://hal.science/hal-03529296v1

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DÉMOGRAPHIE DU PUFFIN CENDRÉ *CALONECTRIS DIOMEDEA* DE SELVAGEM GRANDE (30° 09' N, 15° 52' W)

Jean-Louis MOUGIN*, Christian JOUANIN* & Francis ROUX*

SUMMARY

The breeding numbers of the Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea* of Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) have shown important variations during the last three decades, decreasing from about 100,000 birds at the beginning of the seventies to 5,000 only in 1977 following depredations, and increasing regularly since then to reach nowadays about 30,000. The mean age at first breeding is 8.9 years. Every year, 11.8 % of the breeders temporarily stop breeding, these sabbatical leaves lasting 1.7 years on average and 7 years at most. 56.6 % of the eggs laid produce fledglings, with significant variations between years. The mean annual survival rate of the adults is comparatively low, 92.7 %, higher for females (93.5 %) than for males (91.9 %) and varying significantly between years (min.: 84.1 %, max.: 98.0 %). The survival rate of the immatures between fledging and first breeding is 32.8 % at least. Selvagem Grande population, which numbered an important proportion of young inexperienced birds at the beginning of the eighties, following the depredations of the seventies, has gained age and experience during the eighties and the nineties. But the relatively low annual survival rate of the adults, which is probably linked to the development of new fishing methods, is an alarming sign for the future of the population of Cory's Shearwaters, notwithstanding the conservation actions engaged in the breeding localities.

RÉSUMÉ

Les effectifs des Puffins cendrés *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) ont montré au cours des trois dernières décennies des variations considérables, passant de 100 000 reproducteurs environ au début des années 70 à 5 000 seulement en 1977 à la suite de déprédations, et augmentant régulièrement depuis lors pour atteindre aujourd'hui environ 30 000. La reproduction s'établit en moyenne à 8,9 années. Chaque année, 11,8 % des reproducteurs ne nichent pas, les interruptions temporaires de la reproduction durant en moyenne 1,7 années et au maximum 7 ans. 56,6 % des œufs pondus produisent des poussins en fin de croissance, des variations significatives existant d'une année à l'autre. Le taux de survie annuel des adultes est relativement faible, 92,7 %. Il est plus élevé chez les femelles (93,5 %) que chez les mâles (91,9 %) et il varie significativement d'une année à l'autre (min. : 84,1 %, max. : 98,0 %). Enfin, le taux de survie des immatures entre l'envol en fin de croissance et la première reproduction est au moins égal à 32,8 %. La population de Selvagem Grande, qui comptait une proportion importante de jeunes oiseaux inexpérimentés au début des années 80, à la suite des massacres de reproducteurs de la fin des années 70, a acquis de l'âge et de l'expérience au cours des décennies 80 et 90. Mais la relative faiblesse du taux de survie annuel des adultes, qu'il faut sans doute mettre en relation avec le développement de nouvelles méthodes de pêche, est un signe inquiétant pour l'avenir des populations de Puffins cendrés, malgré les mesures de protection prises sur les lieux de reproduction.

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

Rev. Ecol. (Terre Vie), vol. 55, 2000.

INTRODUCTION

Le Puffin cendré *Calonectris diomedea* est le plus grand des oiseaux océaniques de l'Atlantique nord. Il était autrefois très répandu, nichant en colonies sur toutes les îles et îlots dépourvus de prédateurs, et nombreuses étaient ses populations exploitées par l'homme.

La plus célèbre était celle des îles Selvagens (30° 09' N, 15° 52' W), entre Madère et les Canaries, dont Schmitz à la fin du XIXe siècle (1893) a décrit les modalités de l'exploitation régulière, annuelle, par des pêcheurs basés à Madère. Des faits comparables à ceux que Schmitz a rapportés se déroulaient dans d'autres localités, comme Alegranza (Canaries, Martins *et al.*, 1991) ou les Desertas (Madère, Jouanin *et al.*, 1969) et la mémoire n'a sans doute pas conservé le souvenir de tous. Il est vraisemblable que toutes les colonies populeuses de Puffins cendrés étaient l'objet d'exploitation, on pourrait dire de surexploitation puisque cette pratique a été poursuivie jusqu'à ce que l'amenuisement des effectifs lui fasse perdre son intérêt.

La population des Selvagens s'est maintenue à un haut niveau jusque dans les années 1960. La récolte de puffins s'est alors mise à fléchir après deux siècles de prospérité. C'est ce retournement de la tendance qui a motivé l'étude démographique que nous avons entreprise en 1968. Quelle était la cause, ou les causes, du déclin de la population ? Etait-il possible d'y porter remède ? Y avait-il eu réellement surexploitation ? La cause du déclin n'était-elle pas extrinsèque ? Des circonstances dramatiques ont en 1975 et 1976 considérablement aggravé la situation : à la suite d'actes de vandalisme réitérés la population s'est trouvée réduite à quelques milliers d'oiseaux.

Quelques études démographiques pionnières ont été consacrées à des représentants de la famille des Procellariidés — le Puffin à queue courte *Puffinus tenuirostris* est suivi depuis 1947 en Australie (Bradley *et al.*, 1991) et le Fulmar boréal *Fulmarus glacialis* depuis 1950 en Ecosse (Dunnet, 1991). Pour le Puffin à queue courte, un « mutton bird » dont la chasse est très populaire en Australie, le travail de recherche démographique avait pour fin de déterminer le niveau de prélèvement compatible avec la stabilité de la population. Pour le Fulmar boréal, l'intérêt de la recherche tirait son origine de sa formidable et surprenante expansion géographique au cours du XXe siècle (Dunnet 1977).

Les Procellariidés sont traditionnellement considérés comme des stratèges K typiques — pour utiliser une terminologie classique. Les 5 paramètres démographiques importants — âge de la première reproduction, fréquence de la reproduction (en prenant en compte ses interruptions temporaires), réussite de la reproduction, taux de recrutement et taux de survie annuel des adultes — ne sont connus que chez un tout petit nombre d'espèces, dans une famille qui en compte une soixantaine (Jouanin & Mougin, 1979).

Nous présentons ci-dessous les résultats obtenus au cours de 22 années d'étude concernant l'évolution des effectifs et la dynamique de population des Puffins cendrés des îles Selvagens.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

À Selvagem Grande, dont le relief est mouvementé, les oiseaux reproducteurs ne sont pas uniformément répartis sur toute la surface. Deux secteurs délimités

sont étudiés depuis 1978 et deux autres depuis 1980. Ces colonies — une colonie étant entendue comme un groupe de nids séparé des groupes voisins par une zone où les oiseaux ne nichent pas, une localité comme Selvagem Grande peut en héberger plusieurs — regroupaient au total un peu moins de 300 nids en 1980 et, compte tenu de l'augmentation des effectifs reproducteurs, environ 500 actuellement. Dans ces colonies, tous les nids sont marqués et tous les adultes bagués ou contrôlés au cours de visites annuelles effectuées en juin, pendant l'incubation — le premier oiseau contrôlé sur chaque nid étant marqué sur la poitrine à l'acide picrique pour éviter tout dérangement ultérieur. Au total, le travail a porté sur 3 245 adultes bagués, qui ont donné lieu à 16 154 captures et recaptures. Le sexe des oiseaux est déterminé par des mensurations du bec (Mougin *et al.*, 1986).

Le nombre d'œufs pondus fait l'objet d'un comptage direct chaque année à la fin de la période de ponte, en juin, et celui des poussins en fin de croissance en octobre, peu avant l'envol.

C'est également lors de ces dernières visites que les poussins sont bagués. Un échantillon important de poussins (2 500 en 1968, 3 000 en 1969, 2 881 en 1970 et 3 000 en 1971, Jouanin *et al.*, 1977) avait été bagué avant l'instauration de la réserve naturelle. Après une interruption, le baguage des poussins à l'automne a été repris en 1977 et il a été assuré régulièrement chaque année par les soins du CEMPA, du Musée municipal de Funchal, du Parc naturel de Madère et de Francis Zino.

Enfin, l'effectif total des reproducteurs de l'île est dénombré tous les trois ans depuis 1980, en juin, pendant l'incubation.

Le travail statistique a fait appel à des méthodes d'analyse simples, test t de Student, analyse de variance, χ^2 et corrélation de Pearson. Le taux de survie annuel des adultes a été calculé à l'aide du logiciel SURGE 5 (Lebreton *et al.*, 1992) à partir des données de capture-recapture obtenues au cours de nos 22 années d'étude. Dans les pages qui suivent, les moyennes sont généralement accompagnées de l'écart-type, mais de l'erreur standard dans les paragraphes consacrés au taux de survie des adultes.

RÉSULTATS

ÉVOLUTION DES EFFECTIFS

Après une longue période de stabilité, à la suite de massacres d'adultes perpétrés en 1975-1976, la population de Selvagem Grande passait de 100 000 reproducteurs environ au début des années 70 à 5 000 seulement en 1977. Dans les années suivantes (Fig. 1), les effectifs augmentèrent d'abord très rapidement, de 31 % par an en moyenne, puis plus lentement, cet accroissement spectaculaire étant dû à l'arrivée massive à terre, pour nicher, des jeunes oiseaux nés avant les massacres, dans une population pléthorique, venant s'ajouter aux reproducteurs, très peu nombreux, survivants de ces massacres. Après une stagnation au milieu de la décennie 80, causée par une insuffisance de recrutement, la population a progressé à la fin des années 80 et au début des années 90 à un rythme annuel de 5 % environ (Mougin & Roux, 1988 ; Mougin & Stahl, 1982 ; Mougin *et al.*, 1984, 1990, 1994, 1996). Le creux observé à partir de 1997 semble être dû à une diminution temporaire de la fréquence de reproduction.

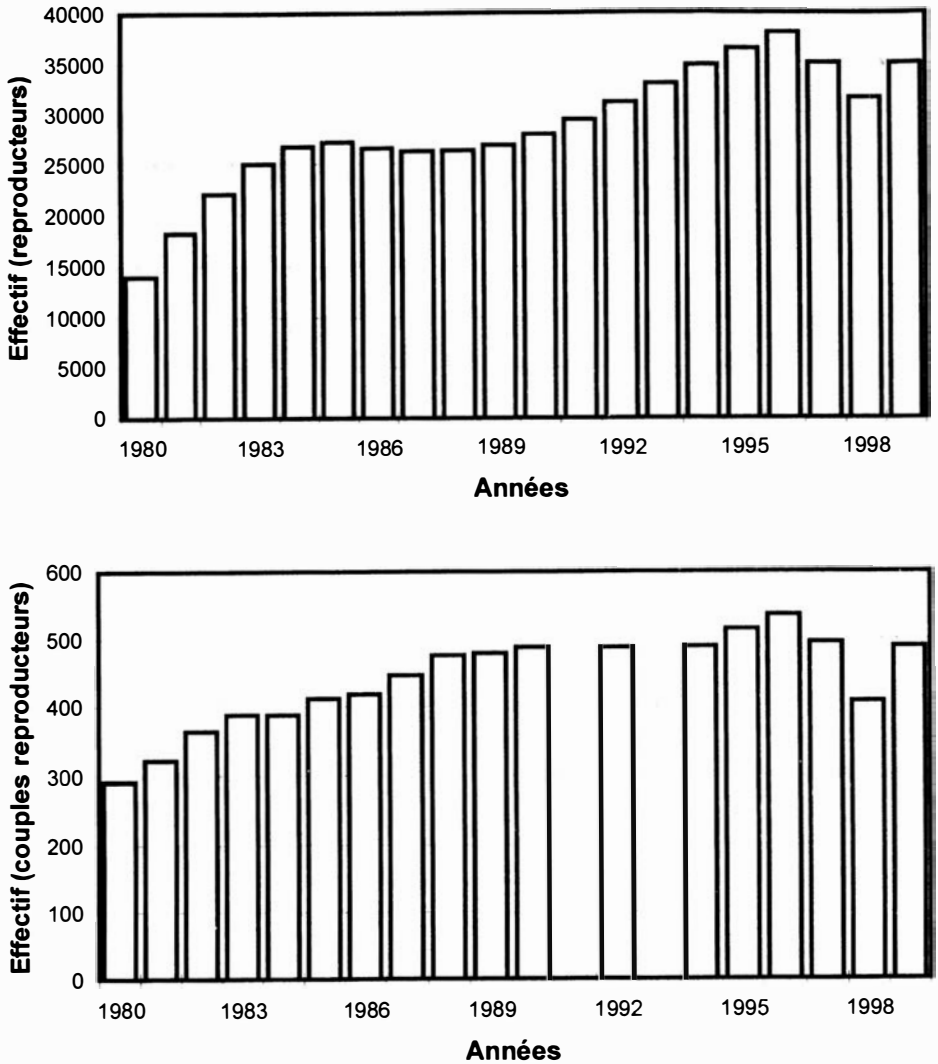

Figure 1. — Évolution des effectifs reproducteurs de Selvagem Grande de 1980 à 1999. En haut : population totale. Les effectifs ont été décomptés à intervalles de trois ans à partir de 1980. Les valeurs intermédiaires ont été extrapolées. En bas : colonies d'étude. Les décomptes ont été effectués tous les ans à l'exception des années 1991 et 1993.

L'évolution montrée par la population des seules colonies d'étude diffère peu de celle fournie par l'ensemble de la population : augmentation rapide des effectifs au début des années 80 — en moyenne 7,0 % par an (5,2-8,3 % selon les colonies) ; puis, à la fin des années 80 et au début des années 90, stagnation, moins nette toutefois que celle notée pour l'ensemble de la population (Fig. 1) ; et enfin creux, partiellement comblé par la suite, à partir de 1997.

ÂGE DE LA PREMIÈRE REPRODUCTION

Le tableau I, qui présente l'âge d'établissement de la reproduction en fonction de l'année de naissance, montre que les oiseaux les plus précoces commencent à nicher à 4 ans et les plus tardifs à 13 ans. Pour les oiseaux nés entre 1977 et 1986, les seuls ayant pu atteindre l'âge de 13 ans au cours de notre étude, l'âge moyen de la première reproduction varie entre un minimum de 8,3 années (poussins de 1977) et un maximum de 9,6 années (poussins de 1978). L'analyse de variance ne montre pas de différence significative entre les échantillons ($F_{9,380} = 1,29$, n.s.), et aucune tendance à l'augmentation ou à la diminution au cours des années ($r_{10} = -0,303$, n.s.). Par ailleurs, si la reproduction peut s'établir à des âges compris entre 4 et 13 ans, les oiseaux de 8 à 10 ans représentent 59,7 % du total, les oiseaux de 7 à 11 ans 84,4 % et les oiseaux plus jeunes (4 à 6 ans) ou plus âgés (12 et 13 ans) 15,6 % seulement. Le synchronisme est donc bien meilleur qu'il ne semble à première vue. La figure 2 expose l'acquisition de la reproduction en fonction de l'âge dans notre échantillon.

TABLEAU I

L'âge d'établissement de la reproduction en fonction de l'année de naissance.

Année de naissance	Âge à la première reproduction (années)												Moyenne ± écart-type (n)
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
1977	—	—	1	4	6	4	6	6	3	—	—	—	8,3 ± 1,7 (30)
1978	—	—	—	—	2	5	5	4	3	3	1	—	9,6 ± 1,7 (23)
1979	—	—	—	1	4	7	8	7	4	—	2	—	9,2 ± 1,6 (33)
1980	—	—	—	1	3	6	7	6	3	—	—	—	8,9 ± 1,3 (26)
1981	—	—	—	1	5	11	5	6	3	—	2	—	8,9 ± 1,7 (33)
1982	—	—	—	2	10	11	10	9	—	5	2	—	8,9 ± 1,8 (49)
1983	—	—	1	3	8	7	6	3	6	5	—	—	8,8 ± 2,0 (39)
1984	—	1	—	3	5	17	2	15	4	6	—	—	9,0 ± 1,8 (53)
1985	—	—	—	3	17	3	11	12	6	2	1	—	8,8 ± 1,8 (55)
1986	—	—	—	9	1	18	12	4	3	—	2		8,4 ± 1,7 (49)
1987	—	—	2	1	8	8	12	10	2	3			(46)
1988	—	—	—	1	5	13	6	3	6				(34)
1989	—	1	—	1	10	12	7	7					(38)
1990	—	—	—	3	1	4	10						(18)
1991	—	—	—	2	2	8							(12)
1992	—	—	1	2	8								(11)
1993	—	—	—	1									(1)
1994	—	—	—										—
1995	—	—											—
1996	—												—
Total	—	2	5	38	95	134	107	92	43	24	10	—	(550)

Au total, 390 poussins nés entre 1977 et 1986 ont niché pour la première fois à un âge moyen de 8,9 ± 1,7 années. Il n'y a pas de différence ($t = 0,96$, n.s.) entre les mâles — 8,9 ± 1,7 années (5-13 années, $n = 294$) — et les femelles —

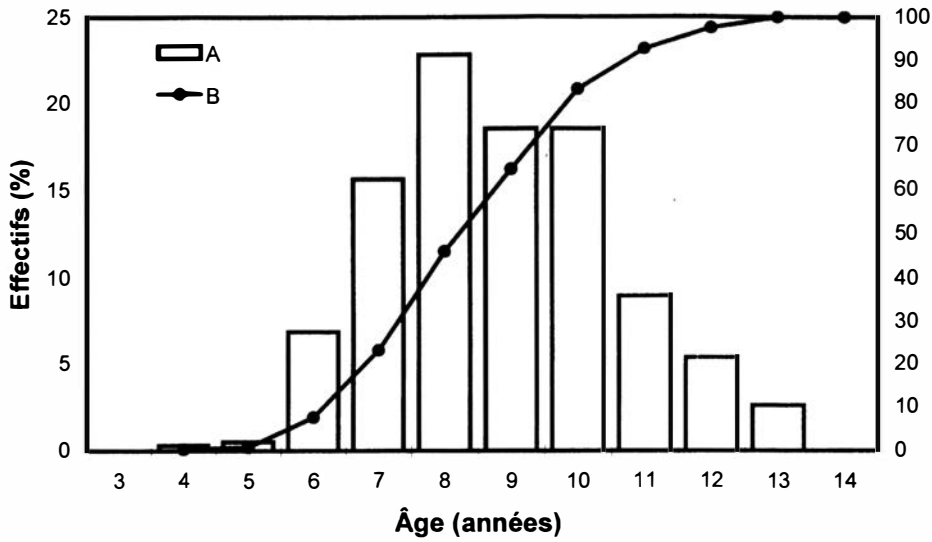

Figure 2. — L'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez les oiseaux de Selvagem Grande. A : pourcentage de nouveaux reproducteurs à chaque âge ; B : total cumulé.

9,2 ± 1,8 années (6-13 années, n = 77). L'âge moyen de la première reproduction pour les poussins nés à la fin des années 60, avant les massacres, était de 9,0 années (Jouanin *et al.*, 1980*a* et *b*).

FRÉQUENCE DE LA REPRODUCTION

Comme tous les autres Procellariidés, les Puffins cendrés ont un cycle reproducteur annuel. Mais la règle admet des exceptions. À Selvagem Grande, 89,3 % des oiseaux (Tab. II) nichent à nouveau dans l'année qui suit leur précédente reproduction — entre 84,9 et 92,0 % selon les années, les différences observées étant significatives ($\chi^2_{11} = 35{,}8$, $p < 0{,}01$). 6,3 % des anciens reproducteurs sautent une année de reproduction, 2,6 % deux années, 1,1 % trois années et 0,7 % au total de 4 à 7 années. La durée moyenne des absences varie significativement d'une année à l'autre ($F_{11,903} = 2{,}79$, $p < 0{,}01$), entre 1,4 ± 0,9 et 2,1 ± 0,9 années, s'établissant en moyenne à 1 7 ± 1,0 années.

La variation de la fréquence de reproduction a été significative au cours des décennies 80 et 90 ($\chi^2_{15} = 38{,}5$, $p < 0{,}01$, Fig. 3). Plus précisément, une décroissance significative ($\chi^2_8 = 30{,}3$, $p < 0{,}01$ et $r_9 = -0{,}810$, $p < 0{,}01$) corrélée avec l'augmentation de l'effectif des reproducteurs ($r_9 = -0{,}802$, $p < 0{,}01$) a été observée dans la décennie 80, suivie par une relative stabilité dans la décennie 90 ($\chi^2_6 = 4{,}1$, n.s. et respectivement $r_7 = 0{,}342$, n.s. et $r_7 = 0{,}04$, n.s.). En moyenne, pour les années 80 et 90, la fréquence de la reproduction s'est élevée à 0,882 (n = 16 192).

TABLEAU II

Fréquence de la reproduction et durée des absences sabbatiques chez les Puffins cendrés de Selvagem Grande.

Années	Effectif	Oiseaux nichant l'année suivante (%)	Oiseaux ne nichant pas au cours d'années successives (%)							Durée moyenne de l'absence (années ± SD, effectif)
			1	2	3	4	5	6	7	
1980	455	89,0	7,5	1,5	0,7	0,7	0,4	0,2	0	1,7 ± 1,3 (50)
1981	521	89,4	6,5	2,1	1,3	0,2	0	0,2	0,2	1,7 ± 1,2 (55)
1982	653	89,0	4,6	4,1	0,9	0,5	0,6	0,3	0	2,0 ± 1,3 (72)
1983	668	89,2	6,9	1,9	0,9	0,6	0,4	0	0	1,7 ± 1,1 (72)
1984	687	92,0	4,7	1,7	0,9	0,4	0,1	0,1	0	1,8 ± 1,2 (55)
1985	766	89,7	5,4	3,4	0,9	0,4	0,1	0,1	0	1,7 ± 1,0 (79)
1986	786	90,8	5,7	2,8	0,3	0,3	0,1	0	0	1,5 ± 0,8 (72)
1987	795	87,9	7,3	2,9	1,3	0,4	0,1	0,1	0	1,6 ± 1,0 (96)
1988	804	86,9	8,5	3,1	1,2	0,2	0	0	0	1,5 ± 0,8 (105)
1989	842	90,7	6,7	1,8	0,4	0,4	0,1	0	0	1,4 ± 0,9 (78)
1990	764	84,9	10,1	1,2	3,4	0,3	0,1	0	0	1,6 ± 1,0 (115)
1991	804	91,8	2,1	4,0	1,5	0,6	0	0	0	2,1 ± 0,9 (66)
Total	8 545	89,3	6,3	2,6	1,1	0,4	0,2	0,08	0,01	1,7 ± 1,0 (915)

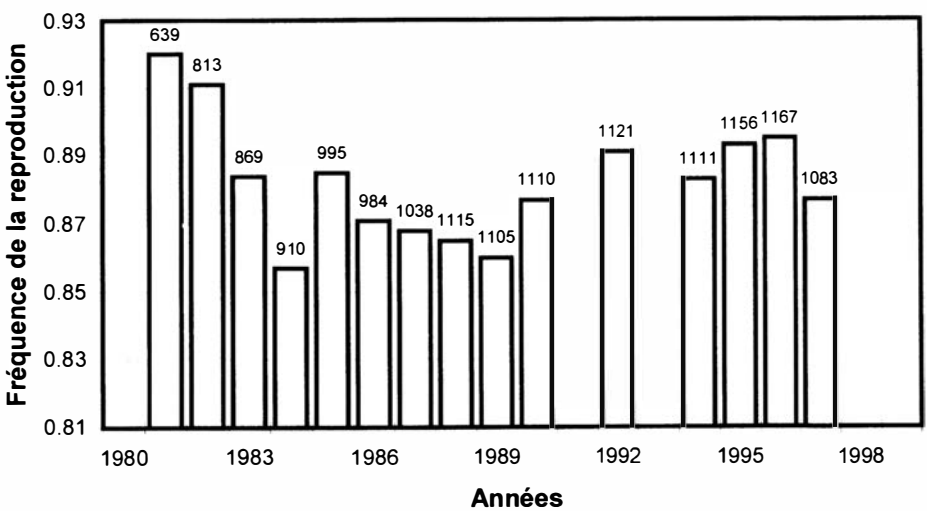

Figure 3. — Évolution au cours des années de la fréquence de la reproduction. Le nombre de données est indiqué au dessus des barres. Les données font défaut pour 1991 et 1993.

RÉUSSITE DE LA REPRODUCTION

La réussite de la reproduction varie de façon significative d'une année à l'autre dans les trois colonies étudiées (Mougin, 1999) — respectivement

$\chi^2_9 = 45{,}9$, $p < 0{,}01$, $\chi^2_{12} = 38{,}9$, $p < 0{,}01$ et $\chi^2_{12} = 36{,}0$, $p < 0{,}01$ — les variations n'étant pas corrélées entre elles — $r_9 = 0{,}26$, n.s., $r_{13} = 0{,}36$, n.s. et $r_9 = 0{,}65$, n.s. Les taux obtenus — respectivement 0,614 (n = 779), 0,509 (n = 1 953) et 0,614 (n = 1 736) — montrent une différence ($\chi^2_2 = 48{,}9$, $p < 0{,}01$), celui de l'une des colonies étant plus faible que ceux des deux autres ($\chi^2_1 \geq 24{,}3$, $p < 0{,}01$) eux-mêmes semblables ($\chi^2_1 = 0{,}0003$, n.s.).

Au total, sur 4 577 œufs pondus dans les trois colonies d'étude pendant les 14 années suivies, 2 591 poussins ont achevé leur croissance et 1986 œufs et poussins ont été perdus. Le taux moyen de survie s'élève donc à 0,566 et le taux de mortalité à 0,434. Il existe une variation annuelle significative dans le taux de réussite ($\chi^2_{13} = 70{,}5$, $p < 0{,}01$) sans tendance nette à l'accroissement ou à la diminution au cours de nos années d'étude ($r_{14} = -0{,}31$, n.s., Fig. 4) et sans liaison avec l'effectif reproducteur ($r_{12} = -0{,}27$, n.s.).

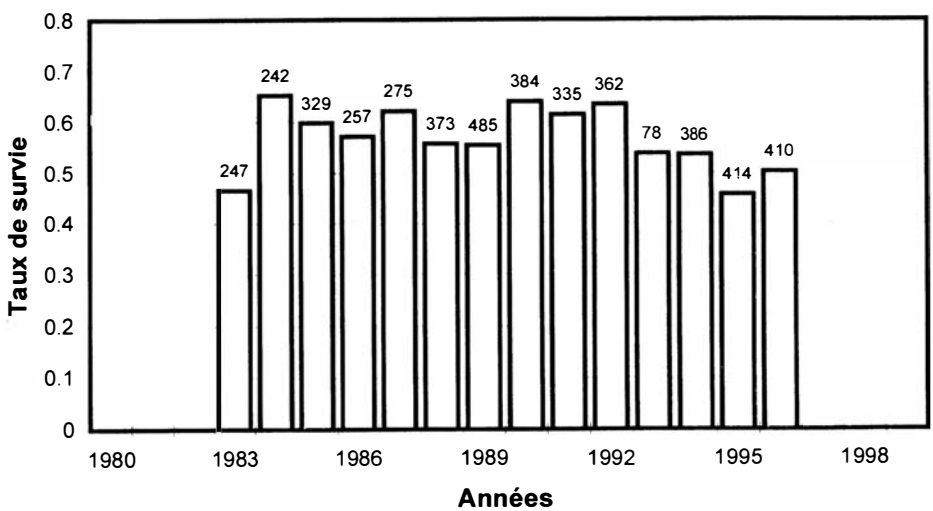

Figure 4. — Évolution au cours des années de la réussite de la reproduction. Le nombre de données est indiqué au dessus des barres.

TAUX DE SURVIE ANNUEL DES ADULTES

Le taux de survie annuel est en moyenne significativement plus élevé chez les femelles que chez les mâles — respectivement 0,9353 ± 0,0029 (n = 1 486) contre 0,9190 ± 0,0033 (n = 1 647), $\chi^2_1 = 13{,}9$, $p < 0{,}01$ — ce qui correspond à un surplus de mortalité de 25 % chez les mâles.

Les deux sexes confondus, il existe également une différence significative entre nos colonies d'étude, les valeurs extrêmes s'établissant respectivement à 0,9396 ± 0,0038 (n = 864) et 0,9173 ± 0,0041 (n = 1 174), $\chi^2_3 = 16{,}1$, $p < 0{,}01$. Le taux de mortalité le plus élevé est supérieur de 37 % au plus faible.

La figure 5 montre des variations importantes d'une année à l'autre, entre un minimum de 0,8414 en 1996 et un maximum de 0,9797 en 1998, variations significatives (χ^2_{19} = 97,2, p < 0,01) mais ne montrant aucune tendance à l'accroissement ou à la diminution ($F_{1,18}$ = 3,08, n.s.). Les variations sont synchrones entre les deux sexes (χ^2_{19} = 16,6, n.s.) et entre les quatre colonies étudiées (χ^2_{57} = 52,2, n.s.).

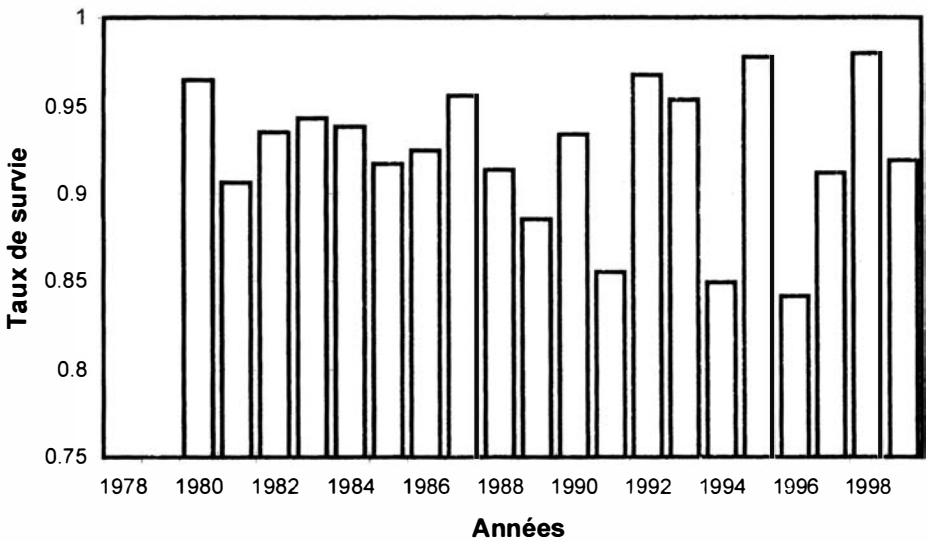

Figure 5. — Évolution au cours des années du taux de survie annuel des adultes.

On note d'autre part la relative constance des taux de survie annuels au cours des années 80 — ils varient entre 0,9064 et 0,9649 (coefficient de variation : 2,1 %) — et au contraire leur grande variabilité au cours de la décennie suivante — entre 0,8414 et 0,9797 (coefficient de variation : 5,7 %) — pour des valeurs moyennes non significativement différentes — 0,9334 ± 0,0197 contre 0,9159 ± 0,0520, t = 1,03, n.s.

Au total, le taux de survie annuel des adultes s'établit à 0,9273 ± 0,0022 pour les décennies 80 et 90, ce qui correspond à un taux de mortalité annuel de 7,3 % et à une espérance de vie de 13,3 années.

TAUX DE SURVIE DES IMMATURES ET RECRUTEMENT

Sur 293 poussins bagués de 1983 à 1986 dans deux colonies d'étude, 96 ont été observés nichant pour la première fois dans les mêmes colonies de 1989 à 1999, soit un taux de recrutement de 0,328, très significativement supérieur à celui que nous avaient fourni les poussins nés de 1968 à 1971 — 0,202 (χ^2_1 = 27,9, p < 0,01) — nés et, pour la plupart d'entre eux, ayant commencé à nicher au sein d'une population très abondante.

Les chiffres que nous venons de citer nous ont été fournis par les seuls mâles, les femelles montrant, à Selvagem Grande, une philopatrie extrêmement faible — en moyenne 10,5 % des femelles nichant pour la première fois dans nos colonies d'étude y sont nées (3,2-22,7 % selon les années, n = 285). La philopatrie des mâles est donc bien meilleure que celle des femelles, mais elle reste cependant relativement faible – 49,8 % des mâles nichant pour la première fois dans nos colonies d'étude y sont nés, (42,4-63,9 % selon les années, n = 313). Une importante fraction des jeunes reproducteurs s'établissent en dehors de leurs colonies de naissance. La survie est donc probablement supérieure à celle que nous avons calculée.

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE LA POPULATION

A la suite des massacres de 1975-1976, qui ont considérablement réduit la population nicheuse sans nuire aux jeunes oiseaux n'ayant pas encore commencé à se reproduire, les individus nichant pour la première fois ont pris une importance considérable dans la population — en 1980, ils représentaient près de 60 % du total des reproducteurs, et plus encore, on peut le penser, dans les années immédiatement précédentes. Par la suite, la proportion de nouveaux reproducteurs dans la population nicheuse a diminué régulièrement (Fig. 6) — $\chi^2_{19} = 656{,}4$, $p < 0{,}01$ et $r_{20} = -0{,}580$, $p < 0{,}01$ — ou plus précisément, elle a diminué rapidement au début des années 80 — $\chi^2_6 = 350{,}7$, $p < 0{,}01$ et $r_7 = -0{,}812$, $p < 0{,}05$ — puis elle est restée stable ($r_{13} = -0{,}224$, n.s.), mais avec des variations importantes — entre 10,1 et 22,1 %, $\chi^2_{12} = 98{,}2$, $p < 0{,}01$ — à la fin des années 80 et dans la décennie 90.

La proportion d'adultes peu expérimentés (de 2 à 7 ans d'expérience) a également diminué de façon significative dans notre population depuis la fin des années 80 — $\chi^2_{12} = 31{,}1$, $p < 0{,}01$ et $r_{13} = -0{,}709$, $p < 0{,}01$. En revanche, la proportion d'adultes très expérimentés (8 ans d'expérience et plus) a augmenté — $\chi^2_{12} = 64{,}7$, $p < 0{,}01$ et $r_{13} = 0{,}707$, $p < 0{,}01$. Autrement dit, la population de Puffins cendrés de Selvagem Grande a vieilli au cours des années 80 et 90 ou, plus exactement, elle a acquis de l'expérience — les oiseaux nichant actuellement comptent en moyenne 7,1 ± 5,7 années de reproduction (1-22 ans, n = 935).

DISCUSSION

Chez le Puffin cendré de Selvagem Grande, une variation importante de l'effectif reproducteur a été observée au cours de notre étude, mais une variation régulière à long terme, une restauration faisant suite à des massacres. En revanche, il n'existe pas de fortes variations en dents de scie d'une année à l'autre, ce qui est dû à la relative constance de la fréquence de la reproduction. La variabilité à court terme de l'effectif observée chez un certain nombre de Procellariidés — *Pagodroma nivea* (Chastel *et al.*, 1993) ou *Fulmarus glacialoides* (Jouventin & Weimerskirch, 1990) par exemple — a été attribuée à des pénuries alimentaires chez des espèces à forte longévité. De telles espèces peuvent se permettre de sauter une année de reproduction quand les conditions alimentaires sont médiocres, ce qui n'est sans doute pas le cas pour des espèces à durée de vie plus courte. Ces

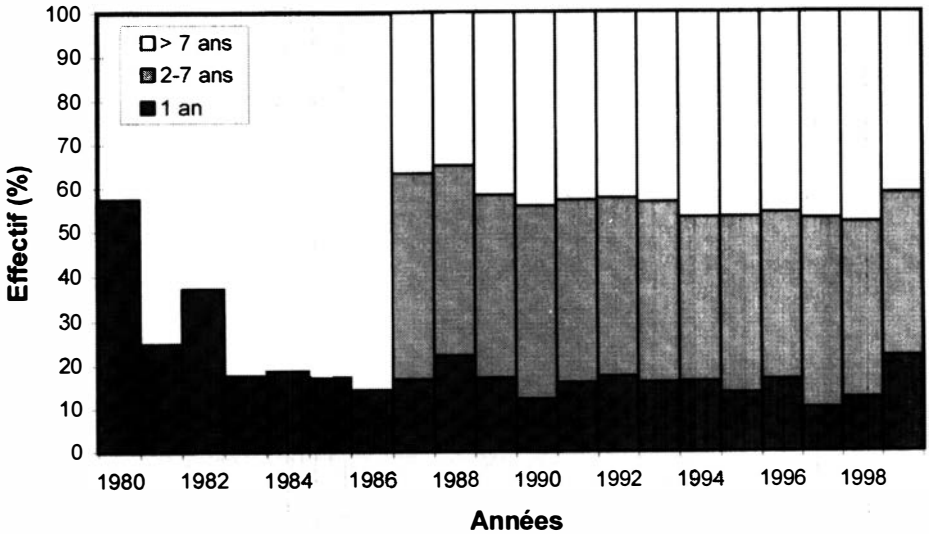

Figure 6. — Évolution au cours des années de la structure de la population de Selvagem Grande en fonction de l'expérience de la reproduction des oiseaux. Notre étude ayant débuté en 1978 et les absences sabbatiques durant très exceptionnellement plus de 2 ans, on peut penser que les oiseaux observés nichant pour la première fois à partir de 1980 étaient réellement des nouveaux reproducteurs.

pénuries ne sont pas le lot habituel du Puffin cendré de Selvagem Grande tant dans son aire de reproduction — son alimentation provient alors dans sa quasi totalité d'une source abondante et prévisible, le courant des Canaries (Mougin & Jouanin, 1997) — que sur ses lieux d'hivernage.

L'âge de la première reproduction n'a pas varié au cours de notre étude. Il était le même pour les individus nés avant 1975, dans une population abondante, et qui commencèrent à nicher dans une population raréfiée et pour ceux nés après 1976 et ayant niché dans une population raréfiée. Il est considérablement plus élevé à Selvagem Grande que dans deux localités méditerranéennes, la Crète — 7,4 ± 1,3 ans (Ristow *et al.*, 1991), $t = 4{,}2$, $p < 0{,}01$ — et la Corse — 7,1 ± 1,6 ans (Thibault, 1995), $t = 7{,}0$, $p < 0{,}01$. Il est également plus élevé que chez nombre de Procellariidés, où il s'établit en général aux alentours de 6-7 ans (Brooke, 1990 ; Marchant & Higgins, 1990 ; Mougin, 1997 ; Richdale, 1963 ; Roux, 1977 ; Wooller *et al.*, 1988), à la notable exception des pétrels géants — au moins 9 ans (Conroy, 1972 ; Marchant & Higgins, 1990 ; Voisin, 1988) — du Pétrel des neiges — 9,9 années (Chastel *et al.*, 1993) — et du Fulmar boréal — 11,0 années (Dunnet, 1991). Cette valeur élevée de l'âge de la première reproduction dans la population appauvrie de Selvagem Grande est surprenante : on se serait plutôt attendu à ce qu'il s'abaisse avec la diminution des effectifs, réagissant dans le sens d'une régulation de leurs nombres. Mais cela n'a pas été le cas.

Sans avoir montré de variations importantes au cours des années, la fréquence de la reproduction des oiseaux de Selvagem Grande a toutefois décru pendant les années 80 avec l'augmentation de l'effectif de la population (de 0,92 à 0,86) avant de se stabiliser à une valeur moyenne (0,89) pendant la décennie 90 avec la stabilisation des effectifs. Les interruptions temporaires de la reproduction,

probablement largement répandues dans la famille des Procellariidés, ne sont connues avec précision que chez un petit nombre d'espèces, chez qui elles montrent une extraordinaire variabilité. Elles représentent en effet 5 % des années de reproduction chez le Fulmar boréal *Fulmarus glacialis* (Hatch, 1987), 19 % chez le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* (Mougin, 1997), 28 % chez le Puffin des Anglais *Puffinus puffinus* (Brooke, 1990), 27-30 % chez les pétrels géants *Macronectes giganteus* et *M. halli* (Voisin, 1988), et elles peuvent atteindre 70 % chez les mâles de Pétrel bleu *Halobaena caerulea* (Chastel *et al.*, 1995). En revanche, elles sont inconnues dans la petite population de Puffins cendrés de Crète (Ristow *et al.*, 1992). Leur importance a été liée à la condition physique des oiseaux, une mauvaise condition physique résultant d'une pénurie alimentaire interdisant la reproduction (Chastel *et al.*, 1995). Les pénuries alimentaires n'étant pas, encore une fois, le lot habituel des Puffins cendrés de Selvagem Grande, même si la population s'est accrue au cours des deux dernières décennies et donc la demande alimentaire, d'autres facteurs jouent certainement un rôle important — peut-être la densité des reproducteurs sur les colonies.

La mortalité au nid des œufs et des poussins est remarquablement constante d'une année à l'autre à Selvagem Grande — elle varie entre 35 et 54 %, contre 7-69 % dans les îles de Marseille (Fernandez, 1996) et 30-92 % en Corse (Thibault, 1995). En moyenne, elle varie peu d'une localité à l'autre et elle reste, dans l'ensemble, assez faible — entre 24 et 54 % (Cachia Zammit & Borg, 1986-1987 ; Fernandez, 1984, 1996 ; Gaultier, 1978 ; Monteiro *et al.*, 1996 ; Mougin *et al.*, 1987, 1993 ; Ristow *et al.*, 1991 ; Thibault, 1985, 1995). Pertes relativement réduites donc, surtout si on considère que plusieurs de ces localités hébergent des mammifères prédateurs introduits qui, sous d'autres cieux, peuvent éliminer la totalité de la production d'une année de certains pétrels. Assez paradoxalement, une des localités qui montrent la perte la plus importante, Selvagem Grande, est dans notre échantillon une des rares à être totalement dépourvue de prédateurs, indigènes ou introduits — mais la population a compris et comprend encore une proportion élevée de reproducteurs peu expérimentés, ce qui constitue un facteur important de perte. Par ailleurs, la variation des effectifs au cours des années n'a pas entraîné de variation dans la réussite de la reproduction. Elle ne s'est pas répercutée sur la quantité de nourriture prélevée par chaque oiseau. On pouvait s'y attendre. En raison de l'abondance des ressources dans le courant des Canaries, l'alimentation de nos oiseaux ne peut guère constituer un facteur limitant.

Le taux de survie annuel du Puffin cendré adulte de Selvagem Grande peut paraître relativement faible pour un membre de la famille des Procellariidés — mais ses conspécifiques des autres localités de nidification ne font pas mieux, 0,791 à Malte (Cachia Zammit & Borg, 1986-1987), 0,826 en Crète (Ristow *et al.*, 1991) et 0,907 en Corse (Thibault, 1995). Nombre de pétrels montrent des valeurs plus élevées — 0,94 pour *Pterodroma macroptera* (Marchant & Higgins, 1990), 0,95 pour *Daption capense* (Hudson, 1966), *Fulmarus glacialoides* (Roux, 1977) et *Bulweria bulwerii* (Mougin, 1997), 0,96 pour *Macronectes giganteus* (Mougin, 1975) et 0,99 pour *Fulmarus glacialis* (Dunnet, 1991). C'est que la mortalité en mer du Puffin cendré de Selvagem Grande ne relève pas exclusivement de causes naturelles. La pêche palangrière (longue ligne), dont nos collègues travaillant dans l'hémisphère sud ont dénoncé les conséquences fâcheuses pour les oiseaux pélagiques, notamment les albatros (Alexander *et al.*, 1997 ; Brothers, 1990 ; Chérel *et al.*, 1995), s'est beaucoup développée dans l'Atlantique et les Puffins

cendrés en souffrent certainement de nos jours (Berrow, 1993). D'autre part, la cohabitation de l'homme et de l'oiseau dans la zone de prospection alimentaire du second est souvent néfaste pour celui-ci. Des reprises de bagues dans les eaux des Canaries et le long des côtes du Maroc (Silva & Castro, 1991) montrent clairement que les puffins sont victimes des pêcheurs. Dans la région de Dakhla, où les puffins sont très nombreux à se nourrir dans les eaux côtières poissonneuses du courant des Canaries, les pêcheurs locaux les tuent, bien qu'ils ne les consomment pas, en raison des dégâts qu'ils commettent dans les filets (Defos du Rau, comm. pers.). C'est ici le lieu d'insister sur l'importance de la mortalité des adultes dans le maintien d'une population à taux de survie élevé (Lebreton *et al.*, 1992). La disparition des adultes y a des conséquences démographiques beaucoup plus sévères que celle des poussins. Ces constatations laissent augurer un avenir sombre pour le Puffin cendré malgré les efforts de protection sur les zones de nidification.

La différence de survie entre mâles et femelles et la grande variabilité annuelle de la survie des adultes dans la décennie 90, à la différence de ce qui était le cas dans la décennie 80, ne sont pas sans poser de problèmes. En fait, à terre, la mortalité des mâles n'est pas significativement différente de celle des femelles ($\chi^2_1 = 0{,}14$, n.s.), et, les deux sexes confondus, elle est liée à 60 % aux combats de la pariade, les autres causes de mortalité ne jouant qu'un rôle insignifiant. Mais la mortalité à terre ne représente qu'une fraction infime de la mortalité des adultes — avec un taux de mortalité annuel de l'ordre de 7 %, c'est environ 1 500 oiseaux des colonies d'étude de Selvagem Grande qui ont dû décéder en 22 ans, dont 15 seulement à terre. L'essentiel se produit donc en mer et est conjectural. La meilleure survie des femelles chez le Puffin cendré de Selvagem Grande n'est pas aisée à expliquer. La survie des femelles est également supérieure à celle des mâles en Crète (Ristow *et al.*, 1991), mais elle n'en diffère pas de façon significative en Corse (Thibault, 1995). Chez d'autres pétrels, la survie est la même pour les deux sexes — chez le Fulmar boréal *Fulmarus glacialis* (Dunnet & Ollason, 1978), le Pétrel des neiges *Pagodroma nivea* (Chastel *et al.*, 1993), le Puffin à queue courte *Puffinus tenuirostris* (Wooller *et al.*, 1988) et le Puffin des Anglais *P. puffinus* (Brooke, 1990) — mais elle peut être meilleure chez les mâles — chez les pétrels géants *Macronectes giganteus* et *M. halli* de Géorgie du Sud (Hunter, 1984) et chez le Damier du Cap *Daption capense* des îles Snares (Sagar *et al.*, 1996). Le contraire semble être plus exceptionnel.

Tentons une explication. Chez le Grand Albatros *Diomedea exulans* de Géorgie du Sud, l'aire de prospection alimentaire des femelles est beaucoup plus septentrionale que celle des mâles. Elles sont donc amenées, plus que leurs partenaires, à fréquenter des eaux également prospectées par des bateaux pêchant à la longue ligne, ce qui entraîne une surmortalité de leur sexe (Prince *et al.*, 1992). Sans que la pêche soit nécessairement mise en cause, il est possible que des différences dans l'aire de répartition pendant la période internuptiale — sur lesquelles nous ne savons rien — créent des différences dans la survie entre les deux sexes chez le Puffin cendré de Selvagem Grande.

Reste à expliquer la relative stabilité annuelle du taux de survie des adultes pendant les années 80 et sa variabilité pendant les années 90. Des variations analogues observées chez le Pétrel des neiges (Chastel *et al.*, 1993) ont été mises en relation avec le phénomène climatique connu sous le nom de « El Niño ». Les Puffins cendrés qui nichent en Macaronésie et hivernent dans l'océan Indien austral (Bartle & Stahl *in* Marchant & Higgins, 1990 ; Oatley, 1996), pourraient être soumis à son influence. Mais cela ne semble pas être le cas, tout au moins pour

ceux de Selvagem Grande. Les situations El Niño des années 80 (Vandiepenbeeck, 1998) n'ont pas eu d'influence sur la survie des adultes, et les années de médiocre survie de la décennie 90 ne font pas suite à de telles situations. En fait, la survie moyenne au cours des périodes El Niño ne diffère pas de façon significative ($t = 1,83$, n. s.) de la survie observée en période normale.

La médiocre survie des adultes n'étant pas liée à la médiocre réussite de la reproduction, sa cause est à rechercher dans la vie marine de la période internuptiale, et on est en droit de se demander, après les remarques que nous avons faites sur la pêche palangrière et les pêches côtières traditionnelles, si elle n'est pas d'origine humaine.

Le taux de survie des immatures n'est pas connu avec précision, mais on peut penser qu'il a beaucoup augmenté avec l'effondrement de l'effectif de la population à la fin des années soixante-dix, évoluant ainsi dans le sens attendu d'une régulation des effectifs dépendante de la densité. Actuellement la survie moyenne annuelle des immatures s'élève à environ 0,88, contre 0,92 en Corse (Thibault, 1995) et 0,87 en Crète (Ristow *et al.*, 1990), des valeurs, on le voit, très proches les unes des autres. Les valeurs fournies par d'autres Procellariidés varient entre 0,81 et 0,87 (Brooke, 1990 ; Mougin, 1997 ; Roux, 1977).

REMERCIEMENTS

Henrique Costa Neves, Directeur du Parque Natural da Madeira, nous a donné les autorisations nécessaires aux séjours dans la Réserve Naturelle des îles Selvagens. Le Capitaine du Port de Funchal et les Commandants des patrouilleurs portugais ont assuré nos voyages de Madère aux îles Selvagens aller et retour. Le Docteur Manuel José Biscoito, Directeur du Museu Municipal do Funchal et Président de la Comissão Installadora do Parque Natural da Madeira, nous a apporté une aide constante. Paul Alexander Zino, Francis Zino, Mrs Yvonne Zino et Mrs Elizabeth Zino nous ont accordé comme toujours une chaleureuse hospitalité. Le travail statistique sur SURGE a été accompli par Romain Julliard. Jean-Marc Pons a fait d'utiles commentaires sur une version préliminaire de notre manuscrit. A tous nous adressons nos bien vifs remerciements.

RÉFÉRENCES

ALEXANDER, K., ROBERTSON, G. & GALES, R. (1997). — *The incidental mortality of albatrosses in longline fisheries.* Australian Antarctic Division, 44 p.

BERROW, S.D. (1993). — Cory's Shearwater taking tuna lure. *Irish Birds,* 5 : 78.

BRADLEY, J.S., SKIRA, I.J. & WOOLLER, R.D. (1991). — A long-term study of Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris* on Fisher Island, Australia. *Ibis,* 133, suppl. 1 : 55-61.

BROOKE, M. (1990). — *The Manx Shearwater.* Londres, T. & A.D. Poyser, 246 p.

BROTHERS, N. (1991). — Albatross mortality and associated bait loss in the Japanese longline fishery in the Southern ocean. *Biol. Conserv.,* 55 : 255-268.

CACHIA ZAMMIT, R. & BORG, J. (1986-1987). — Notes on the breeding biology of the Cory's Shearwater in the maltese islands. *Il-Merill,* 24 : 1-9.

CHASTEL, O., WEIMERSKIRCH, H. & JOUVENTIN, P. (1993). — High annual variability in reproductive success and survival of an antarctic seabird, the Snow Petrel *Pagodroma nivea.* A 27-year study. *Oecologia,* 94 : 278-285.

CHASTEL, O., WEIMERSKIRCH, H. & JOUVENTIN, P. (1995). — Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the Blue Petrel. *Auk,* 112 : 964-972.

CHÉREL, Y., WEIMERSKIRCH, H. & DUHAMEL, G. (1995). — Interactions between long-line vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. *Biol. Conserv.,* 75 : 63-70.

CONROY, J.W.H. (1972). — Ecological aspects of the biology of the Giant Petrel, *Macronectes giganteus* (Gmelin), in the maritime antarctic. *B. A. S. Sc. Rep.*, 75 : 74 p.

DUNNET, G.M. (1977). — Dramatic spread of the Fulmar. *Wildlife,* October 1977 : 462-467.

DUNNET, G.M. (1991). — Population studies of the Fulmar on Eynhallow, Orkney Islands. *Ibis,* 133, suppl. 1 : 24-27.

DUNNET, G.M. & OLLASON, J.C. (1978). — Survival and longevity in the Fulmar *Fulmarus glacialis. Ibis,* 120 : 124-125.

FERNANDEZ, O. (1984). — *Synthèse des observations relatives à l'étude de la biologie de reproduction des Puffins cendrés nicheurs dans les îles de Marseille.* Manuscrit non publié.

FERNANDEZ, O. (1996). — Compte-rendu des opérations de baguage et de contrôle des Puffins cendrés des îles du Frioul (campagne 1996). *Bull. A.S.P.I.M.,* 1996 : 38-43.

GAULTIER, T. (1978). — *Contribution à l'étude de* Calonectris diomedea diomedea *de l'île de Zembra (Tunisie).* Inst. Rech. Sc. Tech., Tunis, 86 p.

HATCH, S.A. (1987). — Adult survival and productivity of Northern Fulmars in Alaska. *Condor,* 89 : 685-696.

HUDSON, R. (1966). — Adult survival estimates for two antarctic petrels. *Brit. Ant. Surv. Bull.,* 8 : 63-73.

HUNTER, S. (1984). — Breeding biology and population dynamics of giant petrels *Macronectes* at South Georgia (Aves : Procellariiformes). *J. Zool., Lond.,* 203 : 441-460.

JOUANIN, Chr., HÉMERY, G., MOUGIN, J.-L. & ROUX, F. (1980*a*). — Sur l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez le Puffin cendré. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 290, D : 995-998.

JOUANIN, Chr., HÉMERY, G., MOUGIN, J.-L. & ROUX, F. (1980*b*). — Nouvelles précisions sur l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis. L'Oiseau et R.F.O.,* 50 : 205-215.

JOUANIN, Chr. & MOUGIN, J.-L. (1979). — Order Procellariiformes. Pp. 48-121, *in :* Peters' *Check-list of birds of the world,* vol. I, 2nde éd., Museum of Comparative Zoology, Cambridge, U.S.A.

JOUANIN, Chr., ROUX, F. & ZINO, A. (1969). — Visites aux lieux de nidification de *Pterodroma mollis (deserta). L'Oiseau et R.F.O.,* 39 : 161-175.

JOUANIN, Chr., ROUX, F. & ZINO, A. (1977). — Sur les premiers résultats du baguage des Puffins cendrés aux îles Selvagens. *L'Oiseau et R.F.O.,* 47 : 351-358.

JOUVENTIN, P. & WEIMERSKIRCH, H. (1990). — Long-term changes in seabird and seal populations in the southern ocean. Pp. 208-213, *in : Antarctic ecosystem. Ecological change and conservation.* K.R. Kerry and G. Hempel (eds) Berlin, Springer.

LEBRETON, J.-D., BURNHAM, K.P., CLOBERT, J. & ANDERSON, D.R. (1992). — Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological Monographs,* 62 : 67-118.

MARCHANT, S. & HIGGINS, P.J. (1990). — *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Vol. 1A : Ratites to Petrels.* Melbourne, Oxford University Press.

MARTINS, A., NOGALES, M., QUILIS, V., DELGADO, G., HERNANDEZ, E. & TRUJILLO, O. (1991). — La colonie de Puffins cendrés (*Calonectris diomedea*) de l'île d'Alegranza (Lanzarote/îles Canaries). *Bol. Mus. Mun. Funchal,* 43 : 107-120.

MONTEIRO, L.R., RAMOS, J.A., FURNESS, R.W. & DEL NEVO, A.J. (1996). — Movements, morphology, breeding, molt, diet and feeding of seabirds in the Azores. *Col. Waterbds.,* 19 : 82-97.

MOUGIN, J.-L. (1975). — *Écologie comparée des* Procellariidae *antarctiques et subantarctiques. CNFRA,* 36, 195 p.

MOUGIN, J.-L. (1997). — Aperçus sur la démographie du Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* de Selvagem Grande. *Bol. Mus. Mun. Funchal,* 49 : 107-127.

MOUGIN, J.-L. (1999). — The influence of colony characteristics on some breeding parameters in the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis. Ardeola,* 46 : 45-51.

MOUGIN, J.-L., DESPIN, B. & ROUX, F. (1986). — La détermination du sexe par mensuration du bec chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis. C. R. Acad. Sc., Paris,* 302, 3, 3 : 91-96.

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

MOUGIN, J.-L., GRANADEIRO, J.P. & ROUX, F. (1994). — L'évolution des effectifs des Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) de 1989 à 1992. *Bol. Mus. Mun. Funchal,* 46 : 77-84.

MOUGIN, J.-L. & JOUANIN, Chr. (1997). — Prospection alimentaire du Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) pendant l'incubation, par télémétrie satellitaire. *C. R. Acad. Sc. Paris,* 320 : 828-831.

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

MOUGIN, J.-L., JOUANIN, Chr., ROUX, F. & ZINO, F. (1993). — Les paramètres conditionnant la réussite de la reproduction chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de Selvagem Grande. *L'Oiseau et R.F.O.*, 63 : 202-215.

MOUGIN, J.-L. & ROUX, F. (1988). — La stabilité des effectifs des Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) de 1983 à 1986. *Bocagiana,* 116, 6 p.

MOUGIN, J.-L., ROUX, F. & SÉGONZAC, M. (1990). — L'évolution des effectifs de la population reproductrice de Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) de 1986 à 1989. *Bol. Mus. Mun. Funchal,* 42 : 39-50.

MOUGIN, J.-L., ROUX, F., STAHL, J.-C. & JOUANIN, Chr. (1984). — L'évolution des effectifs des Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) de 1980 à 1983. *Bocagiana,* 75, 8 p.

MOUGIN, J.-L. & STAHL, J.-C. (1982). — Essai de dénombrement des Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W) en 1980. *Bocagiana,* 63, 17 p.

OATLEY, T.B. (1996). — Selected recoveries reported to Safring : July 1995-December 1995. *Safring News,* 25 : 31-38.

PRINCE, P.A., WOOD, A.G., BARTON, T. & CROXALL, J.P. (1992). — Satellite tracking of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) in the South Atlantic. *Antarct. Sc.,* 4 : 31-36.

RICHDALE, L.E. (1963). — Biology of the Sooty Shearwater. *Proc. Zool. Soc. Lond.,* 141 : 1-117.

RISTOW, D., FELDMANN, F., SCHARLAU, W., WINK, C. & WINK, M. (1991). — Population dynamics of Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*) and Eleonora's Falcon (*Falco eleonorae*) in the Eastern Mediterranean. *In :* A. Seitz and V. Loeschcke (eds), *Species conservation: a population-biological approach,* Bâle, Birkhaüser Verlag.

RISTOW, D., FELDMANN, F., SCHARLAU, W. & WINK, M. (1990). — Population structure, philopatry and mortality of Cory's Shearwater *Calonectris d. diomedea. Die Vogelwelt,* 111, 5 : 172-181.

RISTOW, D., SWATSCHEK, I. & WINK, M. (1992). — Does Cory's Shearwater breed every year or is there evidence for a sabbatical ? *Avocetta,* 16 : 105-107.

ROUX, Ph. (1977). — *Écologie du Fulmar antarctique. Biologie et dynamique des populations.* Limoges, DEA non publié, 43 p.

SAGAR, P.M., TENNYSON, A.J.D. & MISKELLY, C.M. (1996). — Breeding and survival of Snares Cape Pigeons *Daption capense australe* at The Snares, New Zealand. *Notornis,* 43 : 197-207.

SCHMITZ, E. (1893). — Die Puffinenjagd auf den Selvagens-Inseln im Jahre 1892. *Ornithologisches Jahrbuch,* 4 : 141-150.

SILVA, M.A. & CASTRO, M.F.C. (1991). — Recaptura de aves com anilha estrangeira em Portugal e com anilha CEMPA no estrangeiro (1977-1988). *Est. Biol. Cons. da Natur.,* 3.

THIBAULT, J.-C. (1985). — La reproduction du Puffin cendré *Calonectris diomedea* en Corse. Pp. 49-54, *in : Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse, Ann. C.R.O.P.,* 2.

THIBAULT, J.-C. (1995). — *Puffins cendrés et Rats noirs sur les îlots de Corse : une histoire commune non désirée.* Montpellier, thèse EPHE, 136 p.

VANDIEPENBEECK, M. (1998). — El Niño : l'enfant terrible du Pacifique. *Ciel et Terre,* 114 : 52-56.

VOISIN, J.-F. (1988). — Breeding biology of the Northern Giant Petrel *Macronectes halli* and the Southern Giant Petrel *M. giganteus* at île de la Possession, îles Crozet, 1966-1980. *Cormorant,* 16 : 65-96.

WOOLLER, R.D., BRADLEY, J.S., SERVENTY, D.L. & SKIRA, I.J. (1988). — Factors contributing to reproductive success in Short-tailed Shearwaters (*Puffinus tenuirostris*). *Acta XIX Congr. Int. Orn.,* 1 : 848-856.