

CROISSANCE ET ALIMENTATION CHEZ LE POUSSIN DU PÉTREL DE BULWER, *BULWERIA BULWERII*, DE SELVAGEM GRANDE (30°09'N, 15°52'W)

JEAN-LOUIS MOUGIN & MARIE-CLAIRE MOUGIN

ARQUIPÉLAGO



MOUGIN, JEAN-LOUIS & MARIE-CLAIRE MOUGIN 1995. Croissance et alimentation chez le poussin du Pétrel de Bulwer, *Bulweria bulwerii*, de Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). *Arquipélago*. Life and Marine Sciences 13A: 71-78. Angra do Heroísmo. ISSN 0870-6581.

La croissance pondérale et staturale des poussins de Pétrels de Bulwer, *Bulweria bulwerii*, de Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) ne diffère en rien de ce qui est habituel chez les Procellariidés. A partir d'un poids à la naissance un peu inférieur au poids de l'oeuf. Une croissance rapide puis ralentie amène les poussins à un poids maximum supérieur au poids de l'adulte. Par la suite, le poids corporel s'abaisse et, à l'envol, il est un peu inférieur à celui des adultes. 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 environs des deux-tiers et de la moitié du séjour au nid des poussins. La fréquence des repas est à peu près constante pendant toute la période d'accroissement pondéral. Il est probable qu'elle diminue par la suite. Le poids du repas augmente rapidement pendant la première décade de la vie, puis diminue très lentement. Dans ces conditions, la quantité de nourriture consommée quotidiennement augmente pendant la première décade, reste à peu près constante pendant les trois suivantes, puis décroît. Au total, un poussin aura consommé au cours de sa croissance un peu plus de 0,5 kg de nourriture, dont une partie sous forme d'huile stomacale, ce qui semble correspondre à un prélèvement en mer de 1,5 kg, soit environ 17% de la consommation familiale pendant la même période.

MOUGIN, JEAN-LOUIS & MARIE-CLAIRE MOUGIN 1995. The growth and feeding of the Bulwer's Petrel (*Bulweria bulwerii*) chicks on Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). *Arquipélago*. Life and Marine Sciences 13A: 71-78. Angra do Heroísmo. ISSN 0870-6581.

The growth of the chicks of the Bulwer's Petrel, *Bulweria bulwerii*, on Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) shows no differences with what is usual among Procellariidae. The weight at birth is slightly lower than that of the egg. The subsequent increase, rapid at the beginning, slows down, and a maximum weight higher than the adult weight is reached. Later on the body weight lowers and, at fledging, is slightly lower than that of the adult. The wing grows slowly before the appearance of the remiges, then rapidly, and stops at fledging. The growth of the culmen and tarsus, rapid at first, slows down and stops respectively at the two thirds and at half of the chick sojourn on the nest. The feeding frequency, is almost constant during the period of weight gain, and probably lessens afterwards. In this conditions the amount of food eaten daily increases during the first decade of life, remains constant during the following three, and lessens afterwards. On the whole, a chick eats during its growth a little more than 0.5 kg of food, part of which as stomach oil, which seems to correspond to a catch of 1.5 kg, or about 17% of the family intake during the same period.

Jean-Louis Mougin & Marie-Claire Mougin, Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55 rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

La croissance pondérale et staturale des poussins se déroule de façon analogue chez toutes les espèces de Procellariidés étudiées à cet égard. A partir d'un poids à la naissance un peu inférieur au poids de l'oeuf, une croissance d'abord rapide puis ralentie fait acquérir aux poussins un poids très supérieur au poids de l'adulte. Dès lors, ils s'amaigrissent et, à l'envol, leur poids est analogue à celui de l'adulte. La croissance de l'aile, du culmen et du tarse sont d'abord rapides, puis ralenties. Les dimensions définitives sont atteintes plus ou moins rapidement - rapidement pour le tarse, lentement pour l'aile - mais dans tous les cas, elles le sont au moment de l'envol.

Les caractéristiques de l'alimentation, et en particulier sa fréquence - généralement fixées indépendamment de la demande des poussins chez les Procellariiformes (RICKLEFS 1987; HAMER & HILL 1994) - varient d'une espèce à l'autre, essentiellement en fonction du caractère plus ou moins pélagique des adultes. Dans tous les cas cependant, les poussins font grand usage de leurs capacités de jeûne, étant alimentés à intervalles se comptant en jours plutôt qu'en heures, de quantités importantes de nourriture, éventuellement en grande partie sous forme concentrée.

La croissance et l'alimentation des poussins ont été étudiées chez un bon nombre d'espèces, mais pas chez celles qui fréquentent l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). Le Pétrel de Bulwer (*Bulweria bulwerii*) en particulier est inconnu à cet égard, et nous avons cherché à savoir ce qu'il en était chez cet oiseau remarquable à tous points de vue. C'est en effet le plus petit des Procellariidés - son poids à l'âge adulte est un peu supérieur à 100 g -, un de ceux qui élèvent leur poussin le plus rapidement - 2 mois environ -, un des plus grands pélagiques et un des plus grands jeûneurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le travail qui suit a été effectué sur l'île Selvagem Grande au cours de plusieurs années d'étude, en juillet 1982, en juillet-août 1985 et

1993 et en juillet 1994. Au total, 80 poussins ont été utilisés, couvrant un échantillon d'âges compris entre la naissance et 43 jours - les dates de nos séjours ne nous ayant pas permis de prendre en compte des poussins plus âgés, mais des données provenant de poussins à l'envol ont été utilisées. La naissance de certains des oiseaux ayant été observée, leur âge était connu avec précision. Pour les autres, il a été estimé par comparaison de la taille et du poids avec ceux des précédents. Chez tous ces poussins, les mensurations - longueur de l'aile, du culmen et du tarse - ont été prises tous les 5 jours. Les pesées étaient effectuées à intervalles de 24 h, en début d'après-midi, à l'exception d'un petit échantillon chez qui les pesées étaient biquotidiennes. Les données fournies par les différents échantillons n'étant pas significativement différentes, elles ont été regroupées et des moyennes quotidiennes ont été effectuées en fonction de l'âge des oiseaux.

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

Pour déterminer la fréquence d'alimentation, nous avons estimé qu'une augmentation de poids ou la stabilité pondérale indiquaient la prise d'un repas, mais également une légère perte de poids. En effet, les pesées biquotidiennes chez de très jeunes poussins ont montré que l'amaigrissement minimum moyen pendant les 12 heures de jour, en l'absence de toute alimentation donc puisque les repas ne sont distribués que pendant la nuit, représentait 2,3% du poids corporel initial. Dans ces conditions, tous les amaigrissements inférieurs à 4,6% du poids initial enregistrés lors des pesées quotidiennes ont été considérés comme consécutifs à une alimentation. Les valeurs limites utilisées chez des poussins plus âgés varient en fonction de l'âge, comme varient

également les amaigrissements en 24 h quand les poussins ne sont pas alimentés.

Le poids du contenu stomacal de l'adulte, qui représente environ 15% de son poids corporel, étant très supérieur au poids du repas du poussin, on peut penser qu'une visite d'adulte donne généralement lieu à plusieurs repas - et d'ailleurs l'état de digestion de la plupart des régurgitats d'adultes ou de poussins (ZONFRILLO 1986 et obs. pers.) rend très improbable un prélèvement récent en mer. 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 d'un adulte, on avait alors affaire à une unique visite.

L'importance moyenne du repas peut être calculée en additionnant, pour la période considérée, l'augmentation moyenne de poids par 24 h quand le poussin est alimenté et la perte moyenne de poids par 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. Cette méthode, qui a été utilisée chez les adultes (MOUGIN 1989a), peut également donner satisfaction chez les poussins. 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 par les adultes - l'efficacité digestive étant de 75% (WIENS & SCOTT 1975), 1 g de nourriture fraîche fournit 3,7 kJ. La comparaison avec la quantité de nourriture consommée permet ensuite d'y estimer les proportions respectives de l'huile - 1g 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 dûs à la digestion du contenu stomacal et non pas au métabolisme des réserves adipeuses. Ceci étant, comme il est probable que la transformation de proies fraîches en huile

stomacale ne se fait pas sans perte d'énergie, la quantité de nourriture prélevée en mer par les adultes est probablement quelque peu sous-estimée.

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

RESULTATS

La croissance pondérale et staturale

La croissance pondérale

Le jour de leur naissance, les poussins de Pétrels de Bulwer présentent en moyenne $17,2 \pm 1,7$ g (13-20 g, n=25), soit 80% environ du poids de l'oeuf (Fig. 1). Pendant les 28 premiers jours de leur vie, leur croissance est régulière, le poids à la naissance étant doublé à l'âge de 4 jours, quadruplé à 12 jours et octuplé à 27 jours. A 28 jours, un plateau est atteint, qui dure au moins jusqu'au quarantième jour, à 143 ± 20 g (99-187 g, n=107) en moyenne, soit 36% de plus que le poids corporel des adultes - 105 g, n=203 (MOUGIN 1989a; ROBERTSON & JAMES 1988). Par la suite, la décroissance pondérale est sans doute extrêmement rapide puisque 6 poussins observés dans la semaine précédant leur envol - qui s'effectue à un âge moyen de 62 jours (57-67 jours, AMERSON & SHELTON 1976) - pesaient $98,3 \pm 23,2$ g (80-140 g), soit un peu moins que les adultes.

Pendant la période étudiée, on note une diminution significative ($r = -0,379$, $n = 40$, $p < 0,05$) de l'accroissement pondéral quotidien des poussins en fonction de leur âge. Plus précisément, l'accroissement pondéral quotidien, constant pendant les 28 premiers jours à $4,5 \pm 1,8$ g (n=28), diminue très significativement ($t = 2,89$, $p < 0,01$) pendant les 12 jours suivants - $0,3 \pm 4,8$ g (n=12). On peut penser que la décroissance pondérale débute dans le courant de la cinquième décade. En pourcentage du poids initial, on note également une décroissance significative ($r = -0,804$, $n = 40$, $p < 0,01$). Au total, entre naissance et envol, le taux d'accroissement pondéral quotidien est de 1,028 - 1,073 pendant le premier mois et 0,988 par la suite.

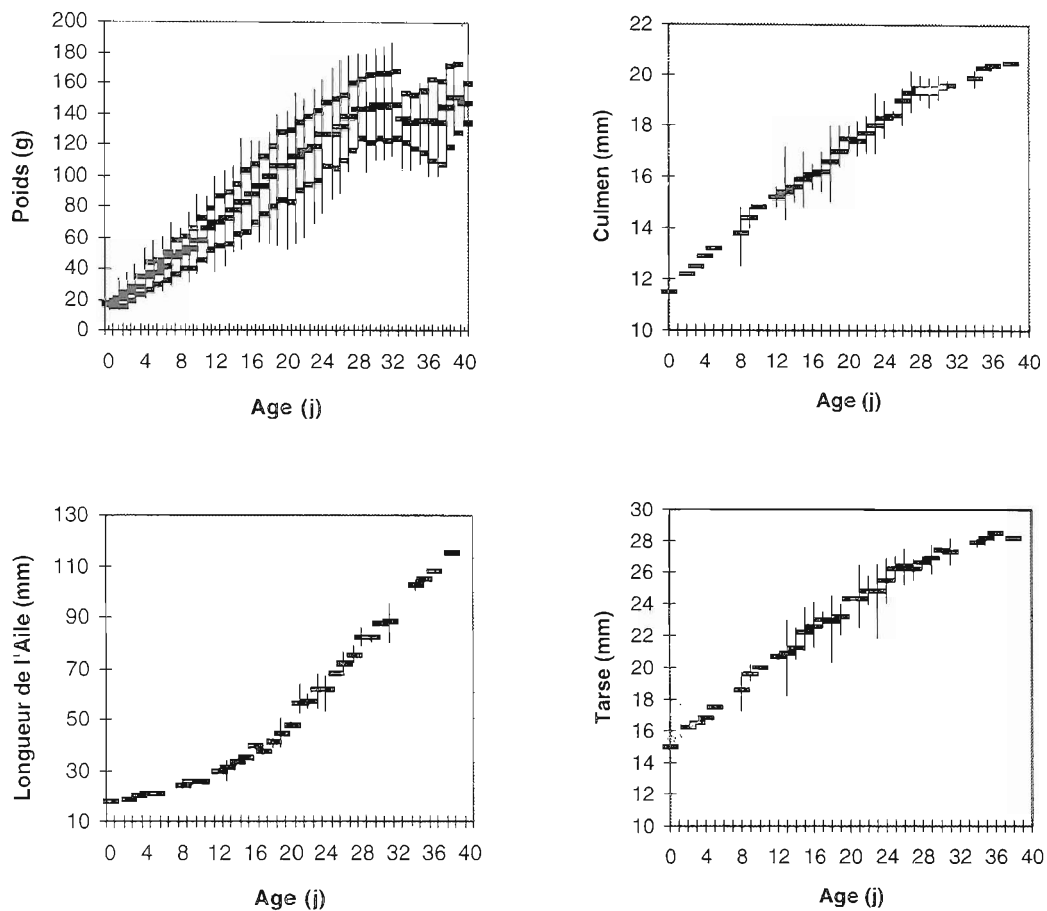


Fig. 1 - La croissance pondérale et staturale des poussins de Pétrels de Bulwer. Croissance pondérale : moyenne, écarts-types et valeurs extrêmes. Croissance staturale : moyenne et valeurs extrêmes, l'échelle utilisée ne permettant pas la représentation des écarts-types. Les données font défaut pour certains âges.

Chick growth in the Bulwer's Petrel. Mean, standard deviation and range for the weight. Mean and range only for the lengths.

La croissance staturale

La taille de l'aile - $16,8 \pm 0,8$ mm (16,0-18,2 mm, $n=10$) à la naissance - augmente sans interruption mais irrégulièrement pendant les 40 premiers jours de la vie. L'accroissement moyen quotidien en valeur absolue passe en effet de 0,5 mm dans les premiers jours à 3,5 mm à la fin de la deuxième décade ($r=0,929$, $n=20$, $p<0,01$) puis, avec la pousse des rémiges, il se maintient constant par la suite à $3,9 \pm 0,2$ mm ($n=20$). En

valeur relative, un accroissement continu pendant les deux premières décades est suivi d'une décroissance. Au quarantième jour, l'aile mesure environ 125mm, une valeur très inférieure à celle fournie par les adultes - 197,8 mm, $n=144$ (JOUANIN et al. 1979; ROBERTSON & JAMES 1988) - une taille non significativement différente de la taille définitive n'étant atteinte qu'aux approches de l'envol. Pour l'ensemble du séjour au nid des poussins, le taux moyen d'accroissement quotidien s'établit à 1,040 - 1,056 pour les quatre

premières décades et 1,013 pour les deux dernières.

A partir d'une taille à la naissance de $12,2 \pm 0,4$ mm (11,5-12,5 mm, $n=10$), la croissance du culmen est irrégulière pendant toute la durée du séjour au nid. L'accroissement quotidien en valeur absolue est en effet à peu près constant - $0,28 \pm 0,04$ mm ($n=20$) - dans les deux premières décades de la vie, puis il décroît par la suite ($r=-0,829$, $n=20$, $p<0,01$). En valeur relative, la décroissance est en revanche très régulière et très significative pendant toute la période étudiée ($r=-0,826$, $n=40$, $p<0,01$). Au quarantième jour, c'est-à-dire aux deux-tiers de la croissance, le culmen a pratiquement atteint ses dimensions définitives - 21,4 mm, $n=144$ (JOUANIN et al. 1979; ROBERTSON & JAMES 1988). Pour l'ensemble du séjour au nid des poussins, le taux moyen d'accroissement quotidien s'établit à 1,010 - 1,014 pendant les quarante premiers jours et 1,002 pendant les vingt suivants.

A la naissance, la taille du tarse est de $15,2 \pm 0,7$ mm (14,5-16,5 mm, $n=10$). L'accroissement quotidien en valeur absolue décroît très régulièrement et très significativement avec l'âge ($r=-0,940$, $n=40$, $p<0,01$) comme c'est également le cas pour l'accroissement relatif ($r=-0,983$, $n=40$, $p<0,01$). Au trente-troisième jour, c'est-à-dire au début de la seconde moitié du séjour au nid du poussin, le tarse a pratiquement atteint ses dimensions définitives - 27,3 mm, $n=144$ (JOUANIN et al. 1979; ROBERTSON & JAMES 1988). Ainsi, le taux moyen d'accroissement quotidien de la taille, qui s'élève à 1,019 dans la première moitié du séjour au nid des poussins, n'est plus que de 1,001 dans la seconde, pour une valeur moyenne de 1,010 pour la durée totale du séjour.

L'alimentation

La fréquence des repas

La fréquence d'alimentation (Tableau 1) varie de façon significative ($\chi^2=75,3$, $v=39$, $p<0,01$) d'un jour à l'autre pendant les 40 premiers jours de la vie des poussins, mais sans montrer de corrélation avec leur âge ($r=-0,164$, $n=40$, N.S.).

Plus précisément, l'émancipation thermique des poussins se produisant selon les cas entre 1 et 4 jours - à $1,4 \pm 0,9$ jours en moyenne ($n=36$) - la fréquence d'alimentation des poussins non émancipés ne diffère pas significativement ($\chi^2=0,09$, $v=1$, N.S.) de celle notée chez les poussins de même âge déjà émancipés, et elle est en moyenne significativement plus élevée chez ces jeunes poussins âgés de 4 jours au plus que chez leurs congénères âgés de 5 à 10 jours ($\chi^2=10,9$, $v=1$, $p<0,01$). Enfin, la fréquence d'alimentation des poussins émancipés en accroissement pondéral ne diffère pas ($\chi^2=1,1$, $v=1$, N.S.) de celle des poussins, en moyenne plus âgés, dont le poids s'est stabilisé. Ainsi, pour l'ensemble de la période étudiée, la fréquence des repas s'établit à $0,902 \pm 0,090$ ($n=40$).

Dans ces conditions, un poussin aura consommé 36 repas environ pendant ses 40 premiers jours et, à ce rythme, il en aura pris 55 à l'âge de 62 jours, au moment de son envol. En fait, il est probable que la fréquence d'alimentation diminue au moment de l'acquisition du poids maximum et que 50 repas seulement auront été consommés, soit une fréquence d'alimentation probable de 0,806 pour toute la durée de la croissance.

La fréquence des visites

Il n'existe pas de corrélation significative entre l'âge des poussins et la fréquence des visites des adultes ($r=0,077$, $n=40$, N.S.), qui s'établit en moyenne à $0,562 \pm 0,191$ ($n=40$). En moyenne, la fréquence des visites est très significativement inférieure à la fréquence des repas ($t=10,2$, $P<0,01$). Enfin, le nombre de repas par visite varie de façon aléatoire au cours de la période étudiée ($r=-0,304$, $n=40$, N.S.), s'établissant en moyenne à $1,9 \pm 1,3$ (1,0-7,1, $n=40$).

L'importance des repas

Le poids du repas augmente très significativement avec l'âge des poussins pendant les premiers jours de leur existence ($r=0,875$, $n=12$, $p<0,01$), puis il diminue de façon non significative ($r=-0,280$, $n=28$, N.S.), la valeur moyenne obtenue pour cette dernière période, $12,0 \pm 2,2$ g ($n=28$) restant cependant très

significativement supérieure ($t=2,68$, $p<0,01$) à celle fournie par la première, $9,9\pm2,3g$ ($n=12$). En valeur relative, on note au contraire une décroissance très significative avec l'âge pendant

toute la période considérée ($r=-0,873$, $n=40$, $p<0,01$).

Il nous reste à tenter d'estimer le poids moyen du repas entre la fin de la période étudiée et l'envol.

Tableau 1

L'alimentation des poussins de Pétrils de Bulwer. P.I.: poids initial. Moyenne \pm écart-type. Extrêmes (nombre de données).

The feeding of the chicks of Bulwer's Petrels. Mean \pm S.D. Range (sample).

Décades	1	2	3	4
Fréquence des repas	$0,94\pm0,07$ 0,81-1,0 (10)	$0,87\pm0,07$ 0,76-0,95 (10)	$0,91\pm0,09$ 0,76-1,0 (10)	$0,89\pm0,12$ 0,71-1,0 (10)
Intervalle entre les repas (j)	$1,07\pm0,08$ 1,0-1,2 (10)	$1,16\pm0,09$ 1,1-1,3 (10)	$1,11\pm0,12$ 1,0-1,3 (10)	$1,14\pm0,16$ 1,0-1,4 (10)
Fréquence des visites	$0,47\pm0,29$ 0,13-0,77 (10)	$0,65\pm0,14$ 0,50-0,89 (10)	$0,65\pm0,10$ 0,54-0,82 (10)	$0,48\pm0,11$ 0,29-0,67 (10)
Intervalle entre les visites	$3,22\pm2,22$ 1,3-7,5	$1,60\pm0,32$ 1,1-2,0 (10)	$1,56\pm0,22$ 1,2-1,9 (10)	$2,20\pm0,58$ 1,5-3,5 (10)
Importance des repas				
- en g	$9,1\pm1,3$ 7,3-11,6 (10)	$12,8\pm1,6$ 11,3-15,4 (10)	$12,4\pm2,4$ 9,5-17,6 (10)	$11,0\pm2,5$ 8,0-16,7 (10)
- en % p.i./j	$28,2\pm8,5$ 18,9-42,4 (10)	$16,4\pm4,2$ 10,8-24,7 (10)	$10,0\pm2,5$ 6,7-15,0 (10)	$7,8\pm1,6$ 5,9-11,5 (10)
Nourriture consommée				
- en g/j	$8,5\pm0,9$ 7,3-10,4 (10)	$11,1\pm1,6$ 8,6-13,3 (10)	$11,3\pm2,4$ 8,9-17,6 (10)	$9,8\pm2,3$ 6,4-13,6 (10)
- en % p.i./j	$26,8\pm9,6$ 15,8-42,4 (10)	$14,2\pm3,9$ 8,2-22,7 (10)	$9,1\pm2,6$ 6,2-15,0 (10)	$6,9\pm1,5$ 4,7-9,0 (10)

Une extrapolation basée sur les données précédentes (à l'exception des premiers jours) nous fournit une valeur de $9,9 g - 10,4 g$ pour la cinquième décade et $9,5$ pour la sixième - soit, pour l'ensemble de la période de croissance, un poids moyen de $10,9 g$, correspondant à $10,3\%$ du poids corporel de l'adulte.

La nourriture consommée pendant la croissance

La quantité de nourriture consommée quotidiennement par les poussins montre un accroissement très significatif pendant les 12 premiers jours de leur existence ($r=0,734$, $n=12$, $p<0,01$), puis reste constante jusqu'à la fin de la quatrième décade ($r=-0,212$, $n=28$, N.S.). En moyenne donc, les oiseaux absorbent chaque jour $10,6\pm2,2 g$ de nourriture entre le treizième et le quarantième jour ($n=28$) contre $9,1\pm1,8 g$ ($n=12$) pendant les 12 premiers jours ($t=2,27$, $p<0,05$).

Relativement au poids corporel, la quantité de nourriture consommée quotidiennement montre au contraire une décroissance très significative avec l'âge pendant toute la période étudiée ($r=-0,844$, $n=40$, $p<0,01$), passant de valeurs proches de 27% dans les 10 premiers jours à des valeurs proches de 7% aux alentours du quarantième.

Que va-t-il de passer après le quarantième jour? Les hypothèses que nous avons émises concernant la fréquence d'alimentation ($0,65$) et le poids du repas ($10 g$ environ), permettent de penser que pendant les 22 jours le séparant de l'envol, un poussin consommera environ $6,5 g/j$, soit $145 g$ au total. Dans ces conditions, il aura consommé environ $550 g$ de nourriture pendant les 62 jours de sa croissance, environ $400 g$ pendant les 40 premiers jours, et environ $150 g$ pendant les 22 derniers. Il lui aura fallu 12 j pour absorber ses premiers $100 g$, 10 j pour ses

deuxièmes, 9 j pour ses troisièmes, 10 j pour ses quatrièmes et 13 j pour ses cinquièmes. Un poids de nourriture équivalent au poids corporel de l'adulte - 105 g - aura été consommé dans les 12 premiers jours, un poids triple dans le premier mois et un poids 5 fois supérieur au moment de l'envol. Le rendement de la nourriture absorbée, c'est-à-dire l'accroissement du poids corporel consécutif à l'absorption d'une quantité donnée de nourriture, aura atteint, pour l'ensemble de la croissance, 0,147 en moyenne, 6,8 g de nourriture permettant une augmentation de 1,0 g du poids corporel.

Le métabolisme et la quantité d'aliments prélevée en mer

La nourriture apportée aux poussins par les adultes est composée pour partie de poissons, de céphalopodes et d'une proportion infime de crustacés (ZONFRILLO 1986) et pour partie d'huile stomacale résultant de leur transformation. La quantité d'énergie présente dans l'huile stomacale des Pétrels de Bulwer n'a pas été mesurée. Elle est toutefois probablement proche de $40,4 \pm 1,2$ kJ/g, valeur moyenne fournie par les 11 espèces de Procellariiformes étudiées par WARHAM et al. (1976). Ainsi, l'huile stomacale libérant 8 fois plus d'énergie que le même poids de proies fraîches - 4,9 kJ/g dans le cas présent - le poids de nourriture consommé par les poussins est très inférieur à celui qui a été prélevé en mer pour eux par les adultes. On peut tenter de l'estimer en passant par le métabolisme, calculé par l'étude de la décroissance pondérale au cours des jeûnes. On constate alors que l'alimentation est constituée en poids d'environ 75% de proies fraîches et de 25% d'huile stomacale. En énergie produite, les proportions sont inversées, respectivement 27 et 73%. Le poids de nourriture prélevé en mer par les adultes représente donc environ 2,8 fois le poids délivré aux poussins, soit un peu plus de 1,5 kg pour toute la période d'élevage - environ 14,7 fois le poids de l'adulte. Pendant ce temps, avec un métabolisme d'activité d'environ 220 kJ/j (MOUGIN 1989a), chaque adulte prélève pour lui-même à peu près 3,7 kg de nourriture - 35,1 fois son poids. La nourriture

collectée pour le poussin représente donc 17,3% de la consommation familiale.

DISCUSSION

Chez le Pétrel de Bulwer de Selvagem Grande, la fréquence d'alimentation décroît quelque peu pendant les premiers jours de l'existence des poussins, puis reste constante jusqu'à la fin de leur quatrième décade. Le poids du repas augmente de façon importante pendant les premiers jours, atteint son maximum pendant la deuxième semaine, puis décroît légèrement. Ainsi, la quantité de nourriture consommée quotidiennement augmente pendant les premiers jours, atteint un maximum pendant la deuxième semaine, puis décroît. A partir de la cinquième décade, on peut penser qu'elle continue à décroître, non pas tant par suite de la diminution du poids du repas qu'en raison de la réduction de la fréquence d'alimentation.

Ces contraintes conditionnent le déroulement de la croissance. Pendant la première décade, avec un apport alimentaire faible, l'accroissement pondéral est faible. Pendant la deuxième décade, avec un apport supérieur, il est plus fort. Il décroît pendant la troisième décade pour devenir pratiquement nul pendant la quatrième, l'apport alimentaire, à peu près constant en valeur absolue, étant de plus en plus faible en valeur relative pour des poussins de plus en plus gros. Par la suite, l'apport alimentaire étant réduit en valeur absolue, il ne suffit plus à maintenir constant le poids des oiseaux qui diminuent régulièrement jusqu'à l'envol. C'est également à la fin de la troisième décade que le culmen et le tarse vont achever leur croissance, à la différence de l'aile qui continuera à croître jusqu'à l'envol.

Nous avons montré par ailleurs (MOUGIN 1989a, 1989b) que dans la population de Selvagem Grande qui semble compter environ 40.000 reproducteurs, 20.000 oeufs sont pondus chaque année qui produisent environ 14.000 poussins à l'éclosion et environ 11.000 poussins à l'envol. A raison d'un maximum un peu supérieur à 1,5 kg par oiseau - les poussins qui décèdent en cours de croissance ont moins consommé - les prélèvements consacrés aux poussins représentent environ 20 T - essentiellement

poissons et céphalopodes. Pendant la même période, les reproducteurs efficaces consomment environ 80 T, les reproducteurs inefficaces environ 68 T, et les quelque 15.000 jeunes adultes, qui fréquentent la terre et les eaux proches sans se reproduire, un peu plus de 55 T, soit au total environ 20 T pour les poussins et 203 T pour les adultes. Ainsi, pendant l'élevage des poussins, les prélèvements directement consacrés à leur croissance ne représentent que 8,7% du prélèvement total.

Une des particularités les plus remarquables de l'espèce réside dans l'extrême différence de comportement qu'elle montre entre la période d'incubation et la période d'élevage des poussins. Extrêmement pélagique pendant la première - la durée de ses séjours en mer, 9,1 jours en moyenne (MOUGIN et al. 1992) permet de penser qu'elle peut aller chercher sa nourriture à plus de 800 km de ses colonies - elle est beaucoup plus côtière pendant la seconde où la durée moyenne de ses séjours en mer, 1,5 jours, ne semble pas lui permettre de s'en éloigner de plus de 150 km. Ce qui s'explique aisément. La rapidité de la croissance des poussins oblige les adultes à apporter à terre très fréquemment des quantités importantes de nourriture ce qui leur interdit les vagabondages en haute mer qui étaient leur lot pendant l'incubation et les contraint à une relative sédentarité. En cela, ils ne diffèrent pas des autres Procellariiformes de petite taille élevant rapidement leurs poussins, tels les pétrels-tempête *Oceanodroma furcata* et *Garrodia nereis* et les pétrels-plongeurs *Pelecanoides georgicus* et *P. urinator* (JOUVENTIN et al. 1985; PLANT 1989; SIMONS 1981), chez qui des fréquences d'alimentation analogues et des repas de poids équivalent ont été signalés.

RÉFÉRENCES

- AMERSON, A.B.JR. & P.C. SHELTON 1976. The natural history of Johnston atoll, central Pacific Ocean. *Atoll Research Bulletin* 192: 1-479.
- 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. & J.K. HILL 1994. The regulation of food delivery to nestling Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea* : the roles of parents and offspring. *Journal of Avian Biology* 25: 198-204.
- JOUANIN, CHR., J.-L. MOUGIN, F. ROUX & A. ZINO 1979. Le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* dans l'archipel de Madère et aux îles Selvagens. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 49: 165-184.
- JOUVENTIN, P., J.-L. MOUGIN, J.-C. STAHL & H. WEIMERSKIRCH 1985. Comparative biology of the burrowing petrels of the Crozet Islands. *Notornis* 32: 157-220.
- MOUGIN, J.-L. 1989a. Evaluation de la dépense énergétique et de la consommation alimentaire du Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* d'après l'étude de la décroissance pondérale au cours du jeûne. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 41(210): 25-39.
- MOUGIN, J.-L. 1989b. Données préliminaires sur la structure et la dynamique de la population de Pétrels de Bulwer *Bulweria bulwerii* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 308, 3: 103-106.
- MOUGIN, J.-L., CHR. JOUANIN & F. ROUX 1992. Chronologie de la reproduction chez le Pétrel de Bulwer *Bulweria bulwerii* (Jardine et Selby). *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 62: 52-71.
- PLANT, A.R. 1989. Incubation and early chick-rearing in the Grey-backed Storm Petrel (*Garrodia nereis*). *Notornis* 36: 141-147.
- RICKLEFS R.E. 1987. Response of adults Leach's Storm-Petrels to increased food demand at the nest. *The Auk* 104: 750-756.
- ROBERTSON, H.A. & P.C. JAMES 1988. Morphology and egg measurements of seabirds breeding on Great Salvage Island, North Atlantic. *Bulletin of the British Ornithologist' Club* 108: 79-87.
- SIMONS, T.R. 1981. Behavior and attendance patterns of the Fork-tailed Storm-Petrel. *The Auk* 98: 145-158.
- WARHAM, J., R. WATTS & R.J. DAINTY 1976. The composition, energy content and function of the stomach oils of petrels (order, Procellariiformes). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 23: 1-13.
- WIENS, J.A. & J.M. SCOTT 1975. Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird population. *Condor* 77: 439-452.
- ZONFRILLO, B. 1986. Diet of Bulwer's Petrel *Bulweria bulwerii* in the Madeiran Archipelago. *Ibis* 128: 570-572.

Accepté au 12 Juillet 1995