



Université du Québec
à Rimouski

**EFFET DE LA SUPPLÉMENTATION ALIMENTAIRE DES
POUSSINS ET DE L'AUGMENTATION DE LA TAILLE DES
COUVÉES SUR LA REPRODUCTION DU FOU DE BASSAN
(*MORUS BASSANUS*)**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© DÉVRIG BOUILLET

Janvier 2018

Composition du jury :

Christian Nozais, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Magella Guillemette, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Richard Cloutier, examinateur interne, Université du Québec à Rimouski

François Bolduc, examinateur externe, Environment Canada

Dépôt initial le 5 mai 2017

Dépôt final le 31 janvier 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

À pépé,

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Magella Guillemette. Sans toi, je n'aurais tout simplement pas connu cette belle tranche de vie. Tu m'as donné un aperçu de l'étendue du travail de chercheur. Chaque discussion avec toi fut, au-delà de cette étude, pleine d'enseignement. Tu m'as également beaucoup appris sur moi-même. Magella, merci pour ta confiance, ta patience et la liberté que tu m'as offerte, qui ne fut pas toujours en accord avec mon caractère rêveur.

Merci aux assistants de terrain qui m'ont aidé dans la récolte de données et ont avant tout été d'excellents compagnons de route, qui m'ont accompagné chaque jour sur les chemins de la colonie. Merci à Sara Wing pour sa sagesse et ses quiproquos, à Laurie Maynard pour son enthousiasme et ses rébellions, à Félix Larochelle pour son optimisme et son amour des bonnes choses. Ainsi qu'à Yannick Seyer qui m'a transmis ses connaissances et ses méthodes, que j'essaye d'enseigner avec la même qualité aux étudiants qui poursuivent ce beau projet.

Merci à David Pelletier et à tous les étudiants du Cégep de Rimouski qui ont apporté leur aide sur le terrain et leur contribution à cette recherche par des études complémentaires.

Merci à la direction du parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé de nous avoir donné accès à ce lieu de recherche émerveillant, bruyant et puant qu'est la colonie de fou de Bassan de l'île Bonaventure. Ce fût un bonheur de retrouver chaque été Carole, Virginie, Alexandra, Line, Natacha, Gilbert et Tom, tous plus fou les uns que les autres à force de côtoyer la colonie. Ils en connaissent maintenant les moindres ragots, qu'ils partagent volontiers au coin du chauffage de la cahute, quand dehors il mouille à siaux.

Enfin, merci à Patrick et toute sa clique de fou de Bassan, les premiers acteurs de cette recherche, malgré que personne ne leur ait demandé leur avis.

Ce projet de recherche n'aurait pas pu être réalisé sans la contribution financière du Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG) et Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT).

RÉSUMÉ

Les changements climatiques et la surexploitation des ressources impactent les écosystèmes marins. Il est primordial de suivre leur état de santé à l'aide d'espèces bio-indicatrices tels que les oiseaux marins, des prédateurs sensibles, aux variations de leur milieu. La population de fou de Bassan (*Morus bassanus*) de l'île Bonaventure a connu une réduction de sa productivité ces dernières années. En 2015, le succès à l'envol, la croissance, la quémante et l'alimentation des poussins, l'attente des parents à la colonie, leur masse et la durée des voyages d'alimentation ont été comparés entre des couvées de taille augmentée, des couvées supplémentées en nourriture et des couvées témoin. Cette expérience, en manipulant les besoins en nourriture des couvées, permet de mieux connaître l'évolution des paramètres de reproduction face aux changements spatio-temporels de la disponibilité en nourriture et d'estimer la disponibilité en nourriture. Les résultats obtenus indiquent que la supplémentation alimentaire augmente l'attente à la colonie des adultes et la croissance des poussins, qui sont pourtant moins fréquemment alimentés par leurs parents. L'augmentation de la taille des couvées réduit considérablement la croissance des poussins et augmente l'attente à la colonie des adultes, qui passent moins de temps à s'alimenter. À la fin de la saison de reproduction, la masse des adultes ayant élevé deux poussins est inférieure à celle des autres adultes de la colonie. Le fou de Bassan est sensible aux variations de son environnement pendant sa reproduction. Cette expérience permet d'estimer rapidement la disponibilité en nourriture, sans connaissance a posteriori de la population. La disponibilité en nourriture pour la population de fou de Bassan de l'île Bonaventure serait faible. Les individus passent plus de temps à s'alimenter en mer qu'à surveiller et nourrir leur poussin à la colonie, ce qui diminue la croissance, puis la survie des poussins. Le fou de Bassan n'élèverait qu'un seul poussin pour protéger sa propre survie en période de faible disponibilité en nourriture.

Mots clés : augmentation de la taille des couvées, supplémentation alimentaire, fou de Bassan, *Morus bassanus*, bio-indicateur, taille des couvées, disponibilité en nourriture

ABSTRACT

Climate change and intensive exploitation of resources is having impacts on marine ecosystems. It is primordial to track their health, using bioindicators species as sea birds, sensitive predators, to variations in their environment. Bonaventure Island's gannet population (*Morus Bassanus*) has known a decline of its breeding success during those last years. In 2015, fledging success, chick growth, chick begging and feeding frequency, adult attendance at the colony, their weight and trip duration have been compared between twinned broods, food supplemented broods and control broods. This experiment, manipulating foraging needs of broods, allows to increase knowledge about the evolution of breeding parameters facing spatio-temporal change in food availability and to estimate prey availability. Obtained results indicate that food supplementation increases adult attendance at the colony and chick growth, which are however less frequently fed by their parents. Twinning reduces considerably chick growth and increases adult attendance at the colony, which are spending less time feeding themselves. At the end of the breeding season, the adult that have raised two chicks have an inferior weight than the other adults of the colony. Gannet is sensitive to environmental change during reproduction. This experiment allows to quickly assess food availability, without a posteriori knowledge of the population. Food availability would be low for Bonaventure Island's gannet population. Individuals spend more time feeding at sea than attending and feeding their chick at the colony, which reduces chick growth and survival. Gannet would only raise one chick to protect his own survival during low food availability period.

Keywords: twinning experiments, food addition, gannet, *Morus bassanus*, bioindicator, brood size, food availability

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ.....	xi
ABSTRACT.....	xiii
TABLE DES MATIÈRES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
LISTE DES FIGURES.....	xxi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxiii
1. INTRODUCTION.....	1
CHANGEMENTS GLOBAUX DANS LES ECOSYSTEMES MARINS.....	1
LES OISEAUX MARINS.....	2
Réponse aux changements globaux.....	2
Bio-indicateurs de l'état de santé des océans.....	2
Influence de la taille de la colonie.....	3
Reproduction chez les oiseaux marins.....	4
Taille de la couvée.....	5
LE FOU DE BASSAN (<i>MORUS BASSANUS</i>).....	6
Reproduction.....	7
Menaces.....	8
Colonie de l'île Bonaventure.....	9
AUGMENTATION DE LA TAILLE DES COUVEES ET SUPPLEMENTATION ALIMENTAIRE CHEZ LES SULIDES.....	10

PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS.....	11
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	13
1.1 SITE D'ETUDE	13
1.2 MODELE EXPERIMENTAL	13
1.3 OBSERVATIONS COMPORTEMENTALES	14
1.4 PRODUCTIVITE ET ATTENTE A LA COLONIE	15
1.5 CAPTURE DES OISEAUX.....	15
1.6 SUIVI GPS	16
1.7 ANALYSES STATISTIQUES	16
3. RÉSULTATS	19
2.1 SUCCES A L'ENVOL.....	20
2.2 MORTALITE ET SURVIE DES POUSSINS.....	22
2.3 CROISSANCE DES POUSSINS	25
2.3.1 Alimenté / Témoin.....	25
2.3.2 Double / Témoin.....	26
2.3.3 Double-1 / Témoin	26
2.4 ATTENTE A LA COLONIE	27
2.4.1 Alimenté / Témoin.....	28
2.4.2 Double / Témoin.....	28
2.4.3 Double-1 / Témoin	28
2.5 DEPLACEMENTS	29
2.5.1 Alimenté / Témoin.....	30
2.5.2 Double / Témoin.....	30
2.5.3 Double-1 / Témoin	30
2.6 FREQUENCE DE QUEMANDE ET ALIMENTATION.....	32
2.6.1 Alimenté / Témoin.....	33
2.6.2 Double / Témoin.....	33
2.6.3 Double-1 / Témoin	33

2.7	MASSE DES ADULTES	34
4.	DISCUSSION	37
3.1	DISPONIBILITE EN NOURRITURE	37
3.2	SUCCES DE REPRODUCTION.....	39
3.3	INFLUENCE DU BESOIN EN NOURRITURE SUR LES PARAMETRES DE REPRODUCTION DU FOU DE BASSAN.....	40
3.3.1	Augmentation des besoins en nourriture.....	40
3.3.2	Diminution de la demande en nourriture	42
3.3.3	Estimer la disponibilité en nourriture	42
3.4	TAILLE DE LA COUVEE	43
5.	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	45
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	47

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Classes d'âge (semaines) du poussin distinguées dans les analyses.....	18
Tableau 2 : Moyenne (+ s.e.) des paramètres de reproduction des couvées de fou de Bassan <i>témoin</i> et <i>alimenté</i> pendant la période d'élevage du poussin (âge : 0-104 jours) à l'île Bonaventure en 2015.....	19
Tableau 3 : Moyenne (+ s.e.) des paramètres de reproduction des couvées de fou de Bassan <i>témoin</i> et <i>double</i> pendant la période d'élevage du poussin (âge : 0-31 jours) à l'île Bonaventure en 2015.....	19
Tableau 4 : Moyenne (+ s.e.) des paramètres de reproduction des couvées de fou de Bassan <i>témoin</i> et <i>double-1</i> pendant la période d'élevage du poussin (âge : 21-104 jours) à l'île Bonaventure en 2015.....	20
Tableau 5 : Modèle expérimental et nombre de poussins fou de Bassan survivant jusqu'à l'envol par couvée pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015.....	20
Tableau 6 : Mortalité des poussins (nombre de poussins mort pendant la période / nombre de poussin vivants au début de la période, en %) fous de Bassan en fonction de la période (période 1, 0-2 semaines; 2, 3-5 semaines; 3, 6-8 semaines; 4, 9 à 11 semaines; 5, 12 à 14 semaines), pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015.....	22

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Nombre moyen de poussins par nid de fou de Bassan, pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 201521
- Figure 2 : Moyenne (+ s.e.) (a) de masse, (b) d'attente à la colonie par les parents (1 : présence d'au moins un parent surveillant le poussin au nid, 0 : absence des parents) et (c) de durée des voyages d'alimentation des parents de poussins fou de Bassan ayant survécu (histogramme gris foncé) et étant mort (histogramme gris foncé) dans les 5 jours suivant la mesure (n = nombre de poussins), pendant les 6 premières semaines d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015.....24
- Figure 3 : Courbe de croissance (masse) des poussins fous de Bassan de chaque traitement (fonction log-logistique à quatre paramètres) en fonction de leur âge, en relation avec le nombre de poussins dans les couvées *double* (histogramme gris clair) et *double-1* (histogramme gris foncé), pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 201525
- Figure 4 : Moyenne (+ s.e.) de l'attente des parents fou de Bassan à la colonie (1 : présence d'au moins un parent surveillant le poussin au nid, 0 : absence des parents) en fonction de la période (période 1, 0-2 semaines; 2, 3-5 semaines; 3, 6-8 semaines; 4, 9 à 11 semaines; 5, 12 à 14 semaines), pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 201527
- Figure 5 : Durée (+ s.e.) moyenne des voyages d'alimentation des parents fou de Bassan (h) en fonction de la période (période 1, 0-2 semaines; 2, 3-5 semaines; 3, 6-8 semaines), pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 201529
- Figure 6 : Variation de la masse des adultes fous de Bassan, du déploiement à la récupération des GPS, en fonction de la durée moyenne des périodes passées à la colonie, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 201532
- Figure 7 : Variation de la masse des adultes fous de Bassan en fonction de l'âge des poussins, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 201534

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

<i>alimenté</i>	Couvée constituée d'un poussin ayant reçu un supplément alimentaire quotidien équivalent à 4.1% de sa masse (soit 20% de sa prise alimentaire quotidienne) du 13 juillet au 20 août.
<i>double</i>	Couvée composée de deux poussins ayant moins d'un jour d'écart (œuf d'origine + œuf récolté dans un autre secteur de la colonie).
<i>double.1</i>	Couvée double (voir ci-dessus) dans laquelle un poussin est mort.
<i>témoin</i>	Couvée n'ayant reçu aucun traitement.
poussin α	Poussin le plus lourd à la première pesée.
poussin β	Poussin le plus léger à la première pesée.

1. INTRODUCTION

CHANGEMENTS GLOBAUX DANS LES ECOSYSTEMES MARINS

Depuis la seconde moitié du 20^{ème} siècle, le développement de l'industrialisation et la croissance exponentielle de la population humaine sont à l'origine de nombreux changements environnementaux globaux, ayant un impact significatif sur les océans du monde (Barange *et al.*, 2010). Parmi ces changements, l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique provoque un réchauffement climatique rapide et irréversible, à l'origine entre autre de l'augmentation de la température de l'eau de surface des océans (IPCC, 2013). Ce phénomène occasionne le déclin ou les mouvements migratoires vers des eaux moins chaudes de plusieurs espèces de poissons (Doney *et al.*, 2012; Radlinski *et al.*, 2013). L'augmentation de la température des eaux de surface constatée dans les secteurs de Terre-Neuve, du golfe du St-Laurent et de l'intégralité du nord-ouest de l'océan Atlantique en 2012 a par exemple entraîné une modification de la distribution géographique des bancs de maquereaux, qui se sont déplacés vers le nord (Grégoire *et al.*, 2013; Montevecchi *et al.*, 2013; Radlinski *et al.*, 2013). De surcroît, la surexploitation des ressources marines fragilise les écosystèmes marins, et entraîne une diminution de la biodiversité et de l'abondance de nombreux organismes (Reid *et al.*, 2005; Lotze *et al.*, 2006).

Face à ces changements, l'état de santé des écosystèmes marins doit être régulièrement évalué. Néanmoins, l'estimation directe de l'abondance d'espèces marines comme les poissons pélagiques est approximative et compliquée à mettre en place. Ces espèces ont une courte durée de vie et une répartition irrégulière, sur de vastes zones géographiques (Gulland, 1983; Csirke, 1988).

LES OISEAUX MARINS

Réponse aux changements globaux

Les poissons pélagiques sont les proies de certaines espèces d'oiseaux marins. Le réchauffement climatique et la surexploitation des ressources affectent la distribution et l'abondance de ces proies, dont la capture par les oiseaux demande alors plus d'effort. Les variations du milieu marin affecte donc indirectement les oiseaux marins, avec pour effet de diminuer le succès reproducteur de certaines espèces (Chastel *et al.*, 1995; Bunce *et al.*, 2002; Crawford *et al.*, 2006; Wanless *et al.*, 2007; Garthe *et al.*, 2014). Ainsi, la disponibilité en poissons pélagiques joue un rôle déterminant dans le nombre d'oiseaux reproducteurs et dans leur succès de reproduction (Furness *et al.*, 1982). Des changements dans les performances de reproduction des oiseaux donnent un premier avertissement de variations des stocks de poissons (Monaghan et Zonfrillo, 1986).

Bio-indicateurs de l'état de santé des océans

À ce titre, les oiseaux marins, déjà beaucoup étudiés et accessibles en grand nombre lors de leur rassemblement en colonies pour se reproduire, ont été proposés comme bio-indicateurs de l'évolution des écosystèmes marins (Cairns, 1988; Furness et Greenwood, 1993; Montevecchi et Myers, 1997).

L'étude de la taille d'une population d'oiseaux marins ou de sa croissance donne une première information sur son statut. Cependant, ces informations permettent d'interpréter sa dynamique seulement a posteriori (Krebs, 2002). Il a ainsi été suggéré d'utiliser des données comportementales pour mesurer et comprendre les changements qui se produisent au sein des populations d'oiseaux marins (Lewis *et al.*, 2006). La capacité des parents à nourrir leurs poussins est, par exemple, un puissant indicateur de l'état de santé d'une population (Grémillet *et al.*, 2006; Mullers et Navarro, 2010). En effet, en dessous d'un certain seuil de disponibilité en nourriture, les conditions de reproduction des prédateurs se dégradent (Furness, 2007). Les nombreuses études à ce sujet ont mis en

évidence des tendances, ce qui a permis de concevoir un système d'évaluation indirecte de la disponibilité en nourriture à partir de différents paramètres biologiques liés à la reproduction (Boersma, 1978; Crawford et Shelton, 1978; Cairns, 1988, 1992; Uttley *et al.*, 1994; Furness et Tasker, 2000; Frederiksen *et al.*, 2004).

Le temps passé à s'alimenter devrait augmenter si la disponibilité en nourriture diminue pendant plusieurs heures ou une journée. Il a en effet été observés chez plusieurs espèce d'oiseaux marins une augmentation de la durée des voyages d'alimentation dans ces conditions (Becker et Beissinger, 2003; Pinaud *et al.*, 2005; Harding *et al.*, 2007; Pichegru *et al.*, 2010). En contrepartie, le partenaire qui reste à la colonie pour incuber son œuf ou garder son poussin est privé d'alimentation. S'il atteint une masse critique, il quitte le nid et abandonne sa progéniture (Weimerskirch, 1999; Ojowski *et al.*, 2001; Lewis *et al.*, 2004). Le temps passé au nid par les parents devrait alors à son tour diminuer, si la disponibilité en nourriture est faible pendant plusieurs jours. Là aussi, plusieurs études ont démontré que plus la durée des voyages alimentaires augmente, plus la progéniture est laissée à elle-même et plus elle est exposée aux agressions de son environnement (Hamer *et al.*, 2007; Wanless *et al.*, 2005). Si ces conditions se maintiennent pendant plusieurs semaines voire plusieurs mois, la croissance des poussins, puis le succès de reproduction risquent de diminuer à leur tour. En dessous d'un seuil très faible de disponibilité en nourriture, maintenu pendant plusieurs années, la survie des adultes peut être mise en danger. Néanmoins, les espèces longévives favorisent leur survie plutôt que leur reproduction en cours (Erikstad *et al.*, 1998).

D'autres facteurs, tels que les conditions météorologiques, la qualité de l'habitat de reproduction, la présence de contaminants et la prédation peuvent toutefois affecter la reproduction des oiseaux marins (Cairns, 1988).

Influence de la taille de la colonie

La taille des populations d'oiseaux marins peut également influencer la disponibilité en nourriture autour des colonies. Plus la colonie est petite et plus les couples passent du

temps ensemble au nid. Ils parcourent également de moins grandes distances pour s'approvisionner en nourriture. À l'inverse, les adultes de grandes colonies travaillent plus fort (Lewis *et al.*, 2001; Ainley *et al.*, 2004). Pourtant, les oiseaux marins contribuent relativement peu à la mortalité totale des poissons (Furness *et al.*, 1997). Le mécanisme sous-jacent à cette diminution de la disponibilité en nourriture autour d'une colonie est le dérangement des poissons occasionné par les oiseaux en alimentation. Les bancs de poissons répondent aux oiseaux en alimentation en nageant verticalement vers le fond ou en se dispersant, ce qui les rend temporairement indisponibles. Si les oiseaux marins sont la principale source de dérangement et que la réponse de fuite des poissons implique des mouvements latéraux, alors les bancs proches d'une colonie sont attaqués plus fréquemment que ceux éloignés et la tendance générale des bancs de poissons est de se disperser à l'opposé de la colonie. De tels mouvements génèrent un « halo » autour de la colonie où la nourriture est moins disponible (Ashmole, 1963). Cet appauvrissement en proies autour de la colonie génère des conditions favorables à la compétition intraspécifique pour la nourriture. Cela pourrait influencer le comportement d'alimentation et ainsi réguler la croissance des populations de grandes colonies, en réduisant leur succès de reproduction (Ashmole 1963; Furness *et al.*, 1984; Birt *et al.*, 1987), et/ou en augmentant la mortalité des adultes en dehors de la période de reproduction (Lack, 1966; Lindén et Moller, 1989; Roff, 1993). Le comportement d'alimentation des oiseaux marins peut ainsi être influencé par les changements globaux, mais aussi par la taille de sa colonie pendant sa reproduction (Crick, 2004).

Reproduction chez les oiseaux marins

Une bonne connaissance de la reproduction des espèces bio-indicatrices est primordiale. Les oiseaux marins se rassemblent le plus souvent en colonie pour se reproduire. Cette agrégation sociale présente des avantages, en facilitant la découverte et l'exploitation de zones d'alimentation spécifiques à la colonie, mais aussi des inconvénients, comme l'augmentation de la compétition intraspécifique et la diminution de la disponibilité en nourriture en périphérie de la colonie (Garthe *et al.*, 2007).

Ce mode de vie partagé entre la terre pour se reproduire et en mer pour s'approvisionner en nourriture fait des oiseaux marins des « prédateurs centraux » ou « central place foragers », animaux qui cherchent leur nourriture à partir d'un point central, souvent leur lieu de reproduction, auquel ils reviennent entre chaque voyage d'alimentation (Orians et Pearson, 1979). Ces espèces passent du temps à s'approvisionner et c'est du succès des quêtes alimentaires de chaque couple que dépendent leur survie et leur succès reproducteur (Markones *et al.*, 2010). En effet, l'acquisition de nourriture par le partenaire doit être la plus courte et la plus fructueuse possible pour limiter l'attente du partenaire à la colonie, au risque de laisser le poussin seul au nid, sans surveillance et sans alimentation (Hamer *et al.*, 2007). Néanmoins, le coût énergétique lié à la quête alimentaire pendant la période de reproduction est très élevé, avec jusqu'à 50% d'augmentation des dépenses énergétiques de l'individu reproducteur, qui peut décider de passer de longues périodes en mer pour privilégier ses propres besoins et sa survie (Erikstad *et al.*, 1998; Gill, 2007; Ballance *et al.*, 2009). Cette notion de compromis entre reproduction et survie est un élément central de la théorie de l'histoire de vie (Stearns, 1980).

Taille de la couvée

C'est aussi de ce compromis que semble issue la taille des couvées des oiseaux marins. Elle correspondrait au nombre d'œufs qu'ils peuvent élever correctement de la couvaison à l'envol du poussin, sans influencer la probabilité de survie après l'envol du poussin, son recrutement, et la survie des adultes (Lack, 1954; Nelson, 1964; Jarvis, 1974). La disponibilité en nourriture, qui influence le succès de reproduction, est ainsi un facteur susceptible de contrôler la taille des couvées (Jarvis, 1974). Tout comme la place disponible pour la nidification (Nelson, 1964). Des expériences d'augmentation de la taille des couvées de différentes espèces ont cherché à vérifier ces hypothèses.

L'augmentation de la taille des couvées consiste à prélever un œuf ou un poussin dans un nid, puis l'ajouter dans un autre nid au même stade de reproduction. Cette expérience augmenterait les besoins en nourriture de la couvée, et par la même occasion,

l'effort d'alimentation des parents (Nelson, 1964). Les couvées de taille expérimentalement augmentées produisent souvent un plus grand nombre de poussins à l'envol que les couvées naturelles (Vander Werf, 1992). Parfois, les expériences d'augmentation de la taille des couvées réalisées chez une même espèce, mais dans des populations ou à des années différentes ne présentent pas des résultats similaires en termes de croissance et de survie des poussins (Nelson, 1964). Ces expériences mettent ainsi en évidence la variabilité spatio-temporelle de la disponibilité en nourriture (Waghorn, 1983; Navarro, 1991). Toutefois, l'expérience de manipulation de la taille des couvées sous-estime le vrai coût de la production de jeunes supplémentaires, puisqu'elle n'inclut pas la phase de production de l'œuf et rarement celle de l'incubation, et ne mesure pas le coût de la reproduction pour l'adulte (Monaghan et Nager, 1997).

La supplémentation alimentaire peut aussi être expérimentée. Elle consiste à fournir au poussin de la nourriture en supplément de celle apportée par ses parents. Cette expérience, en diminuant les besoins en nourriture de la couvée, augmente la survie des poussins quand la disponibilité en nourriture est faible (Yom-Tov, 1974; Harris, 1978; Korpimäki, 1989; Cook et Hamer, 1997).

Ces deux traitements opposés « augmentation de la taille des couvées » et « supplémentation alimentaire » ont ainsi permis d'estimer indirectement l'effet de la disponibilité en nourriture, au travers de l'analyse des paramètres de reproduction des oiseaux étudiés.

LE FOU DE BASSAN (*MORUS BASSANUS*)

Le fou de Bassan (*Morus bassanus*) est une espèce d'oiseau marin migrateur nichant dans l'Atlantique nord. Remarquable par son physique majestueux, il initie ses plonges à une hauteur de 20 à 40 m pour se nourrir et présente une très bonne capacité de vol, qui lui permet de parcourir de grandes distances en peu de temps et d'efforts. Il s'agit d'un oiseau longévif, dont l'espérance moyenne de vie est estimée à 16,2 ans (Nelson, 1978; Chapdelaine, 1995; Brierley et Fernandes, 2001).

Reproduction

Le fou de Bassan rejoint la terre pour se reproduire dans des colonies composées de centaines à milliers d'individus (Nelson, 1978). Il reviendrait nicher chaque année au même nid, avec le même partenaire, à partir de sa maturité sexuelle qui est atteinte vers l'âge de 5 ans (Mowbray, 2002). Un seul œuf est généralement pondue, mais deux œufs de remplacement peuvent être produits en cas de pertes. Quand deux œufs sont trouvés dans le même nid, deux femelles sont impliquées. Le couple construit un nid en monticule composé de terre, de végétation et d'autres matériaux divers. Les deux partenaires participent à l'incubation et l'élevage du poussin. L'incubation dure environ 44 jours. Le poussin grandit ensuite de 80 g à plus de 4 kg en environ 90 jours (Nelson, 1978).

Après l'éclosion, les soins des parents aux poussins comprennent la protection, le toilettage et l'alimentation. Le toilettage par l'adulte est probablement sommaire, car le poussin est capable de se toiletter par lui-même (Nelson, 1978). En revanche, la protection du nid des intempéries ou des attaques potentielles des voisins et des prédateurs est très importante. En effet, le fou de Bassan, très territorial, n'hésite pas à harasser les poussins des nids laissés sans surveillance (Hamer *et al.*, 2007). Au moins un parent est ainsi présent au nid, pendant que l'autre est parti pêcher en mer (Nelson, 1978). L'alimentation requiert une énergie importante pendant la reproduction du fou de Bassan, qui utilise principalement le vol battu pour rejoindre ses zones d'alimentation, qu'il survole jusqu'à repérer une proie. Il plonge alors en piqué du haut des airs, puis effectue une nage active à l'aide de ses ailes et de ses pattes pour capturer sa proie. Il peut parcourir plusieurs centaines de kilomètres pour s'alimenter, sans compromettre sa reproduction (Mowbray, 2002; Hamer *et al.*, 2007; Montevecchi, 2007). Les poissons pélagiques riches en lipides comme le maquereau (*Scomber scombrus*) et le hareng (*Clupea harengus*) sont les principaux constituants du régime alimentaire du fou de Bassan en période de reproduction (Mowbray, 2002). De retour au nid, il nourrit son poussin en régurgitant une partie de la nourriture recueillie et échange la garde du poussin avec son partenaire, qui part s'approvisionner à son tour en nourriture (Chapdelaine, 1995; Lewis, 2002). La quantité de nourriture donnée au poussin

dépend ainsi de la capacité à collecter des proies des deux parents, pendant un temps restreint par les besoins d'autres activités comme le sommeil pendant les heures d'obscurité (Garthe *et al.*, 2000), la digestion (Diamond *et al.*, 1986), le toilettage (Burger, 1981), la surveillance du nid (Birkhead *et al.*, 1985) ou l'atteinte du seuil quotidien de dépense énergétique (Drent and Daan, 1980). Le mâle et la femelle ont ainsi un rôle primordial dans l'élevage de leur poussin étant donné qu'ils partagent les tâches de protection et d'alimentation (Nelson, 1978; Hamer *et al.*, 2007).

Suite à l'éclosion, la période d'élevage du poussin peut être découpée en trois stades ayant chacun leur particularité. Jusqu'à sa 4^{ème} semaine, le poussin acquiert les capacités d'alimentation ainsi que l'autonomie comportementale et les caractéristiques morphologiques nécessaires à sa thermorégulation (Kirkham et Montevecchi, 1982). Il est en premier lieu trop faible pour effectuer des quémantes et stimuler l'alimentation par ses parent (Nelson 1964, 1978), et doit être couvé en continu, car il risque de mourir d'hypothermie s'il est exposé à de faibles températures (Bartholomew, 1966). À 3 semaines, le poussin a quasiment acquis sa capacité de thermorégulation, mais sa taille le rend de plus en plus difficile à protéger. Il est ainsi exposé au risque de se refroidir (Nelson, 1978). Pendant le second stade, entre la 5^{ème} et la 10^{ème} semaine, le poussin est capable de contrôler le taux de nourriture reçu en réalisant des quémantes. Il doit toutefois être encore protégé des agressions des autres adultes (Nelson, 1964, 1978). Son énergie est consacrée au développement du plumage et à l'accumulation de graisses (Kirkham et Montevecchi, 1982). Sa masse atteint progressivement celle des adultes, jusqu'à la dépasser de 30% (Nelson, 1978). Le dernier stade, de la 11^{ème} semaine à l'envol du poussin, implique la maturation des plumes mais surtout des ailes (Kirkham et Montevecchi, 1982).

Menaces

Vu sa grande taille et son lieu de reproduction, sur des îles et des falaises, le fou de Bassan connaît peu de prédateurs (Nelson, 1978). Cependant, sa dynamique est influencée par celle de ses proies (Montevecchi et Myers, 1997), dont la disponibilité est modifiée par

les changements environnementaux globaux (Durant *et al.*, 2004). Bien que son régime alimentaire généraliste et sa grande mobilité lui permettent d'exploiter des ressources variées à divers endroits (Montevecchi et Myers, 1997; Durant *et al.*, 2004; Hamer *et al.*, 2007), des modifications du comportement alimentaire de plusieurs populations ont été mises en évidence. Il s'est en effet alimenté dans des zones situées plus au nord que ses zones historiques, suite à une modification de la répartition spatiale de ses proies, dans des colonies écossaises entre 1998 et 2003 (Hamer *et al.*, 2007). Si ces modifications affectent sa dépense énergétique et que sa masse corporelle atteint un certain seuil, il peut privilégier sa propre survie à sa reproduction (Durant *et al.*, 2004; Bjorndal, 2009; Pettex, 2011). Et si son succès de reproduction devient inférieur à 67%, le renouvellement complet de la population n'a plus lieu et la taille de la population diminue (Chapdelaine *et al.*, 1987).

Colonie de l'île Bonaventure

De mars à octobre, six colonies de fou de Bassan s'établissent au Canada. La colonie de fous de Bassan de l'île Bonaventure est la plus grande des six colonies d'Amérique du Nord, avec plus de 50% de la population (Chardine *et al.*, 2013). Cette colonie, très accessible, est un lieu privilégié pour l'étude de cette espèce, très peu perturbé par les recherches effectuées sur son site de reproduction (Lewis *et al.*, 2002; Mowbray, 2002; Rail, 2009). Dans les années 70, elle a connu une importante chute démographique suite à la contamination des eaux au DDT (Chapdelaine *et al.*, 1987). Entre 1984 et 2009, la colonie a retrouvé un taux de croissance positif pour atteindre près de 60 000 couples nicheurs en 2009 (Chardine *et al.*, 2013). La colonie connaît depuis une réduction importante de sa productivité et du nombre de couples qui viennent s'y reproduire (Montevecchi *et al.*, 2013). Ce changement pourrait être expliqué par une modification de la distribution des maquereaux bleus suite aux variations de température du golfe du Saint-Laurent (DeChamplain *et al.*, en prép.).

AUGMENTATION DE LA TAILLE DES COUVEES ET SUPPLEMENTATION ALIMENTAIRE CHEZ LES SULIDES

Des expériences d'augmentation de la taille des couvées ont montré que certains Sulidés acceptent un œuf ou un poussin supplémentaire (Nelson, 1978), et sont capables d'élever deux poussins, dépendamment de la disponibilité en nourriture et donc du coût en énergie que représente l'élevage d'un poussin supplémentaire. Les poussins doivent néanmoins avoir le même âge et éclore dans le même nid pour éviter que le poussin le plus âgé ne domine le plus jeune (Nelson, 1978). Bien que le fou de Bassan semble capable de couvrir deux œufs sous ses pattes totipalmées (Nelson, 1978), l'augmentation de la taille de sa couvée dès le début de l'incubation a échoué (Poulin, 1968). Les couples de fous de Bassan sont néanmoins capables d'augmenter leurs efforts d'approvisionnement en nourriture, de manière à alimenter deux poussins autant qu'un seul. L'ajout d'un poussin augmente de 76% son succès de reproduction, sans que le taux de croissance des poussins et l'attente à la colonie des parents ne diffèrent significativement (Nelson, 1964). Chez le fou austral (*Morus serrator*), cette expérience mène au même résultat (Bunce, 2001). Chez le fou de Cap (*Morus capensis*), les mêmes observations sont faites (Navarro, 1991), sauf quand la disponibilité en nourriture, affectée par la pêche commerciale, est anormalement faible. Dans ce cas, le taux de croissance des poussins et leur masse à l'envol sont plus faibles, et mènent à une mortalité élevée après l'envol (Jarvis, 1974).

Les résultats d'expérience de supplémentation alimentaire dépendent eux aussi de la disponibilité en nourriture. Lorsqu'elle est faible, la supplémentation alimentaire augmente le taux de croissance des poussins (Jarvis, 1974). Quand elle est élevée, la prise alimentaire du poussin du fou du Cap semble être régulée, car la supplémentation alimentaire ne mène pas à une augmentation de son taux de croissance et de sa masse à l'envol (Navarro, 1991). Ce phénomène a également été relevé chez d'autres espèces d'oiseaux marins (Wehle, 1983; Ricklefs, 1983).

PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS

Le nombre de couples fou de Bassan reproducteur a diminué ces dernières années sur l'île Bonaventure. Une diminution de la disponibilité en nourriture dans l'aire d'alimentation de cet oiseau marin pourrait en être la cause. Néanmoins, peu d'études ont décrit de quelle manière le comportement de reproduction de cette espèce bio-indicatrice de l'état de santé du milieu marin évolue face aux modifications des besoins en nourriture de sa couvée, pendant la période de reproduction.

Pour mieux connaître l'évolution du comportement de reproduction du fou de Bassan face aux variations spatio-temporelles de la disponibilité en nourriture, les effets de deux traitements opposés sur les paramètres de reproduction sont étudiés et comparés à un témoin. Le premier traitement, l'augmentation de la taille des couvées dégrade les conditions de reproduction, en augmentant les besoins en alimentation de la couvée. Le second, la supplémentation alimentaire améliore les conditions de reproduction, en diminuant les besoins en alimentation de la couvée. L'influence de cette expérience sur les paramètres de reproduction des couvées procurerait une mesure indirecte et rapide de la disponibilité en nourriture dans l'aire de reproduction du fou de Bassan, sans posséder de connaissances a posteriori de la population.

Les objectifs de cette étude sont :

- (1) Estimer indirectement la disponibilité en nourriture pour les poussins du fou de Bassan de la colonie de l'île Bonaventure.
- (2) Déterminer si la masse des poussins, la durée des voyages d'alimentation des parents et l'attente des parents à la colonie (présence d'au moins un parent surveillant le poussin au nid) affectent la mortalité des poussins fou de Bassan.
- (3) Déterminer si l'élevage d'un poussin supplémentaire influence la masse du fou de Bassan adulte.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 SITE D'ETUDE

Cette étude a été menée entre le 21 juin et le 4 octobre 2015 à la colonie de fous de Bassan de l'île Bonaventure (48°30 'N, 64°09 'W), située à 3,6 km de la péninsule gaspésienne, dans les eaux boréales du golfe du St-Laurent, au Québec, Canada (Mowbray, 2002).

2.2 MODELE EXPERIMENTAL

L'étude était composée de 80 nids répartis aléatoirement en deux traitements et un témoin. Les nids ont été sélectionnés dans deux sites distincts, entre la 3^{ème} et la 6^{ème} rangée, de manière à être composés de reproducteurs expérimentés plutôt que de nicheurs tardifs nouvellement établis, qui connaissent généralement un moins bon succès reproducteur (Nelson, 1964; Perrins, 1970; Wanless *et al.*, 2008). De cette manière, les nids étaient suffisamment proches de la périphérie de la colonie pour permettre les captures. Les traitements ont été attribués à chaque nid par randomisation au sein des blocs 3^{ème}/4^{ème} et 5^{ème}/6^{ème} rangées, afin de minimiser l'influence des facteurs « qualité des parents » et « qualité de l'habitat » (Kirk, 1982). Le premier traitement consistait à créer des couvées de deux poussins sur 31 nids. Des œufs bêchés, sur le point d'éclore, ont été prélevés en dehors du site de l'expérience et ajoutés aux nids étudiés possédant un œuf lui aussi bêché, afin de créer des couvées de deux poussins âgés de moins d'un jour de différence. Au-delà d'un jour, le plus jeune poussin serait privé de nourriture, puis tué ou expulsé du nid par le plus âgé (Nelson, 1964). Les couvées de deux poussins ont été créées uniformément autour de la médiane d'éclosion de ces 7 dernières années, soit le 29 juin 2015. Les deux poussins

ont été distingués par une teinture sur le dos durant les premières semaines, puis par la pose d'une bague sur la patte droite au-delà de 40 jours.

Le second traitement consistait à nourrir les poussins de 18 couvées à la main, par le biais de poisson décongelé, de leur 8^{ème} à leur 60^{ème} jour. Cet apport était composé de maquereau bleu (*Scomber scombrus*). Les poussins ont été nourris tous les deux jours, d'une quantité de poisson égale à 8% de leur masse corporelle (soit environ 40% de leur prise alimentaire journalière, d'après l'élevage à la main de fou du Cap alimenté exclusivement d'anchois (*Engraulis capensis*) (Cooper, 1978)). La nourriture était broyée pour les poussins âgés de moins de 15 jours, puis coupée en morceaux de plus en plus gros. Cette méthode a suivi celle appliquée par Navarro de 1986 à 1988 avec le fou du Cap (Navarro, 1991), et Bunce de 1997 à 1999 avec le fou austral (Bunce, 2001). Les poussins ont réagi différemment à la supplémentation alimentaire : certains individus quémendaient et attrapaient la ration d'eux-mêmes, tandis que d'autres résistaient et régurgitaient, ce qui met en évidence différents types de personnalités chez les poussins, dès les premiers stades.

Le témoin était composé de 31 couvées auxquelles aucun traitement n'a été appliqué.

2.3 OBSERVATIONS COMPORTEMENTALES

Afin de permettre l'identification des individus, les adultes ont été bagués et équipés de marques auxiliaires (bagues de couleur). Pendant 30 minutes, un observateur a relevé certains comportements sociaux effectués par les poussins de 3 à 4 nids en même temps. Les comportements relevés étaient : le nombre de séries de piaillements avec mouvement du bec et parfois contact avec le parent effectuées par le poussin (en considérant qu'une série se terminait après 5s d'inactivité du poussin), le nombre de séries de régurgitations effectuées par l'adulte à destination du poussin avec transmission de nourriture (en considérant qu'une série se terminait lorsqu'il n'y a plus de contact entre les becs du poussin et de l'adulte) et le nombre d'interactions agressives (coups de bec) entre poussins d'une même couvée et leur aboutissement. Cela a permis de déterminer la fréquence de

quémande, la fréquence d'alimentation et la priorité d'alimentation, dans le cas des couvées de deux poussins (alimentation d'un poussin plutôt que l'autre lorsque les deux réalisent une quémande alimentaire).

2.4 PRODUCTIVITE ET ATTENTE A LA COLONIE

Le suivi de la reproduction (présence d'un œuf, d'un poussin, nid vide) a été réalisé quotidiennement, afin d'estimer la durée de la période d'élevage des poussins, ainsi que la mortalité des poussins et le succès à l'envol (nombre de poussins à l'envol / nombre d'œufs éclos). Le relevé de la présence d'au moins un adulte ou de leur absence au nid en avant-midi et en après-midi (seulement sur les nids actifs dans lesquels un poussin est présent), a permis d'estimer l'attente des parents à la colonie.

2.5 CAPTURE DES OISEAUX

Les fous de Bassan adultes ont été capturés à l'aide d'une perche télescopique munie d'un collet. Les poussins ont été capturés dans leur nid à la main, puis à l'aide d'une perche lorsqu'ils étaient âgés de plus de 50 jours. Les manipulations ont ensuite eu lieu en périphérie de la colonie, à une distance d'au moins 5 m des nids. Un manipulateur contrôlait le bec et maintenait les ailes repliées le long du corps de l'oiseau, un second manipulateur effectuait les mesures et la pose de moniteurs GPS et une troisième protégeait le poussin contre les agressions des individus avoisinants.

Les individus capturés ont été déposés dans un sac en tissu, puis la mesure de masse a été effectuée à l'aide de balances à ressort Pesola (0-0.3 kg, 0-3 kg et 0-5 kg). La masse des adultes a été mesurée en particulier au début, puis à la fin de la période d'élevage des poussins, ainsi qu'à chaque capture dans le cas d'individus équipés d'appareils. Les captures d'un même individu ont été limitées à trois ou quatre au cours de la saison de reproduction.

La masse des poussins a été mesurée tous les 5 jours jusqu'à leur envol, ou à chaque alimentation dans le cas des poussins alimentés. La longueur d'une partie de l'aile, entre le poignet et l'extrémité a également été mesurée.

2.6 SUIVI GPS

Les déplacements du fou de Bassan ont été enregistrés à l'aide de moniteurs GPS iGotU GT-120 de 20 g (dimension de 44,5 x 28,5 x 13 mm). Les appareils étaient préalablement emballés sous vide et recouverts de ruban Tesa blanc no 4650. Pour minimiser la résistance pendant le vol et éviter que les appareils soit déplacés lors les plonges, ils ont été attachés au-dessus des quatre rectrices les plus centrales, près de la base de la queue des oiseaux. Ils pesaient en moyenne $32,2 \pm 0,1$ g une fois emballés, soit 1,08% (± 0.01) de la masse corporelle du fou de Bassan, ce qui ne devait donc pas affecter ses mouvements (Lewis *et al.*, 2002; Fair *et al.*, 2010). Les moniteurs ont enregistré une localisation à un intervalle de 10 min, pendant deux à trois semaines. Ils ont ensuite été récupérés par recapture. Ces enregistrements ont permis de mesurer la durée et la distance totales des déplacements alimentaires des fous de Bassan. Deux déploiements ont été effectués, sur 40 individus entre le 5 et 7 juillet, puis sur 28 individus entre le 1er et le 3 août, de manière à couvrir plusieurs périodes, pendant l'élevage des poussins.

2.7 ANALYSES STATISTIQUES

L'ensemble des analyses a été effectué avec le logiciel R, version 3.3.3 (R Core Team, 2017). Nous avons comparé la masse des poussins et la durée des voyages d'alimentation entre les traitements grâce à des modèles linéaires mixtes utilisant l'analyse du maximum de vraisemblance résiduel, avec approximation de Satterthwaite pour déterminer les degrés de liberté (REML ; Patterson et Thompson, 1971; Bolker *et al.*, 2009). L'attente des parents à la colonie a été comparée entre les traitements grâce à un modèle linéaire généralisé mixte, avec une distribution binomiale (GLMM; Bolker *et al.*, 2009). Dans chaque cas, le traitement a été introduit comme facteur fixe. L'effet temporel et individuel ont été introduits comme facteurs aléatoires, afin d'éviter les problèmes de

pseudo réplique. Comme l'effet du traitement a été testé sur une grande période de temps pour les couvées *alimenté* et *double-1*, cette période a été découpée en 5 classes d'âge de 21 jours (tableau 1; 0-20, 21-41, 42-62, 63-83, 84-104). L'effet de chaque classe d'âge, et son interaction avec le traitement ont été ajoutés aux modèles mixtes comme facteur fixe. Les comparaisons entre les traitements ont été effectuées sur les périodes d'âge respectives : 0 à 104 jours pour la comparaison *témoin/alimenté*, 0 à 31 jours pour la comparaison *témoin/double*, 21 à 104 jours pour la comparaison *témoin/ double-1*. Dans chaque modèle REML et GLMM, la significativité de chaque variable et de leur interaction a été déterminée par une comparaison de la statistique de Wald à une distribution de F ou de X^2 (Elston *et al.*, 2001). Pour chaque variable, nous avons calculé la statistique du rapport de vraisemblance entre le modèle avec et le modèle sans chaque facteur aléatoire, comparé à une distribution de X^2 . Cela a permis d'estimer la variation individuelle et temporelle des variables à expliquer.

Il y a une forte corrélation positive entre la masse et la longueur de l'aile des poussins (corrélation de Spearman : $r = 0.98$, $n = 761$, $p < 0.001$), donc seule la masse des poussins a été comparée statistiquement entre les traitements et les périodes. Il y a aussi une forte corrélation positive entre la durée et la distance des voyages d'alimentation (corrélation de Spearman : $r = 0.86$, $n = 272$, $p < 0.001$), ainsi qu'entre la durée des voyages d'alimentation et le temps passé à la surface de la mer pendant ces voyages (corrélation de Spearman : $r = 0.94$, $n = 272$, $p < 0.001$), et qu'entre la durée des voyages d'alimentation et le temps passé en vol pendant ces voyages (corrélation de Spearman : $r = 0.96$, $n = 272$, $p < 0.001$), donc seule la durée des voyages d'alimentation a été comparée statistiquement entre les traitements et les périodes.

Les courbes de croissance ont été modélisées sous forme de fonctions sigmoïdes à l'aide d'une régression non linéaire selon un modèle log-logistique à quatre paramètres.

La variation de la masse des adultes au cours de la période d'élevage du poussin et en fonction du temps passé à la colonie entre deux voyages d'alimentation ont été estimées à l'aide d'une régression linéaire simple, par la méthode des moindres carrés

Tableau 1 : Classes d'âge (semaines) du poussin distinguées dans les analyses

Période	Âge	Chronologie de l'expérience et de la biologie du fou de Bassan
1	0-2 sem.	<ul style="list-style-type: none"> • Supplémentation alimentaire
2	3-5 sem.	<ul style="list-style-type: none"> • Supplémentation alimentaire • Développement de la capacité de thermorégulation du poussin (Bartholomew, 1966; Kirkham et Montevecchi, 1982) • Développement des capacités d'alimentation du poussin (Kirkham et Montevecchi, 1982) • Développement de l'autonomie comportementale du poussin (Nelson, 1978; Kirkham et Montevecchi, 1982) • Poussins trop gros pour être couvés entièrement (période critique; Nelson, 1978)
3	6-8 sem.	<ul style="list-style-type: none"> • Supplémentation alimentaire • Plus aucune couvée <i>double</i> • Thermorégulation
4	9-11 sem.	<ul style="list-style-type: none"> • Fin de la supplémentation alimentaire
5	12-14 sem.	<ul style="list-style-type: none"> • Premiers envols (Nelson, 1964)

3. RÉSULTATS

Tableau 2 : Moyenne (+ s.e.) des paramètres de reproduction des couvées de fou de Bassan *témoin* et *alimenté* pendant la période d'élevage du poussin (âge : 0-104 jours) à l'île Bonaventure en 2015

	Témoin	Alimenté
Succès à l'envol (poussins.nid ⁻¹)	0.26 (± 0.08)	0.44 (± 0.12)
Taux de survie des poussins (%)	26.00 (± 8.00)	44.00 (± 12.00)
Masse des poussins (g)	1469.88 (± 69.14)	1796.08 (± 62.45)
Masse des adultes (g)	3079.25 (± 45.65)	3101.47 (± 55.43)
Durée des voyages d'alimentation (h)	37.53 (± 2.88)	41.50 (± 4.46)
Présence d'un parent au nid	0.7937 (± 0.0093)	0.7910 (± 0.0113)
Fréq. quémante (poussin ⁻¹ .heure ⁻¹)	5.68 (± 1.82)	2.33 (± 0.78)
Fréq. alimentation (poussin ⁻¹ . heure ⁻¹)	1.37 (± 0.53)	0.36 (± 0.27)

Tableau 3 : Moyenne (+ s.e.) des paramètres de reproduction des couvées de fou de Bassan *témoin* et *double* pendant la période d'élevage du poussin (âge : 0-31 jours) à l'île Bonaventure en 2015

	Témoin	Double
Succès à l'envol (poussins.nid ⁻¹)	0.26 (± 0.08)	0.32 (± 0.09)
Taux de survie des poussins (%)	26.00 (± 8.00)	16.00 (± 5.00)
Masse des poussins (g)	721.06 (± 48.17)	380.29 (± 19.94)
Masse des adultes (g)	3143.59 (± 54.03)	3219.12 (± 62.09)
Durée des voyages d'alimentation (h)	34.86 (± 2.42)	27.57 (± 1.56)
Présence d'un parent au nid	0.9662 (± 0.0053)	0.9974 (± 0.0018)
Fréq. quémante (poussin ⁻¹ . heure ⁻¹)	2.22 (± 0.93)	3.08 (± 0.71)
Fréq. alimentation (poussin ⁻¹ . heure ⁻¹)	0.41 (± 0.27)	1.02 (± 0.33)

Tableau 4 : Moyenne (+ s.e.) des paramètres de reproduction des couvées de fou de Bassan *témoin* et *double-1* pendant la période d'élevage du poussin (âge : 21-104 jours) à l'île Bonaventure en 2015

	Témoin	Double-1
Masse des poussins (g)	2034.05 (\pm 65.93)	2066.99 (\pm 71.94)
Masse des adultes (g)	2833.33 (\pm 62.10)	2808.33 (\pm 37.30)
Durée des voyages d'alimentation (h)	42.95 (\pm 6.95)	27.18 (\pm 2.90)
Présence d'un parent au nid	0.6149 (\pm 0.0153)	0.5987 (\pm 0.0150)
Fréq. quémade (poussin ⁻¹ . heure ⁻¹)	6.39 (\pm 2.33)	6.07 (\pm 1.53)
Fréq. alimentation (poussin ⁻¹ . heure ⁻¹)	1.84 (\pm 0.80)	1.15 (\pm 0.61)

4.1 SUCCES A L'ENVOL

En 2015, la médiane d'éclosion des couvées des trois traitements, le 30 juin, est identique à celle estimée sur l'ensemble de la colonie. Aucune couvée *double* n'a survécu plus de 31 jours (4 août).

Tableau 5 : Modèle expérimental et nombre de poussins fou de Bassan survivant jusqu'à l'envol par couvée pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015

	Nombre de nids	Survie des poussins		
		Deux	Un	Aucun
Témoin	31	-	8	23
Alimenté	18	-	8	10
Double	31	0	10	21

Les couvées *double* ont produit un nombre plus élevé de poussins, mais qui ne diffère pas significativement de celui des couvées *témoin* (figure 1; *double* : 0.32, $n = 31$, s.e. \pm 0.09; *témoin* : 0.26, $n = 31$, s.e. \pm 0.08; test de Wilcoxon, $W_{31,31} = 450$, $p = 0.585$). Les couvées *alimenté* ont produit également un nombre plus élevé de poussins, mais qui ne

diffère pas significativement de celui des couvées *témoin* (figure 1; *alimenté* : 0.44, $n = 18$, s.e. ± 0.12 ; test de Wilcoxon, $W_{31,18} = 331$, $p = 0.189$).

6.3% des poussins de l'étude ont changé de nid, de façon permanente, ou seulement lors de l'absence de leurs parents. Ils se sont exclusivement dirigés vers des nids sans poussins, qui ont connu un échec de reproduction. Les poussins y ont été acceptés et nourris par les parents "adoptifs".

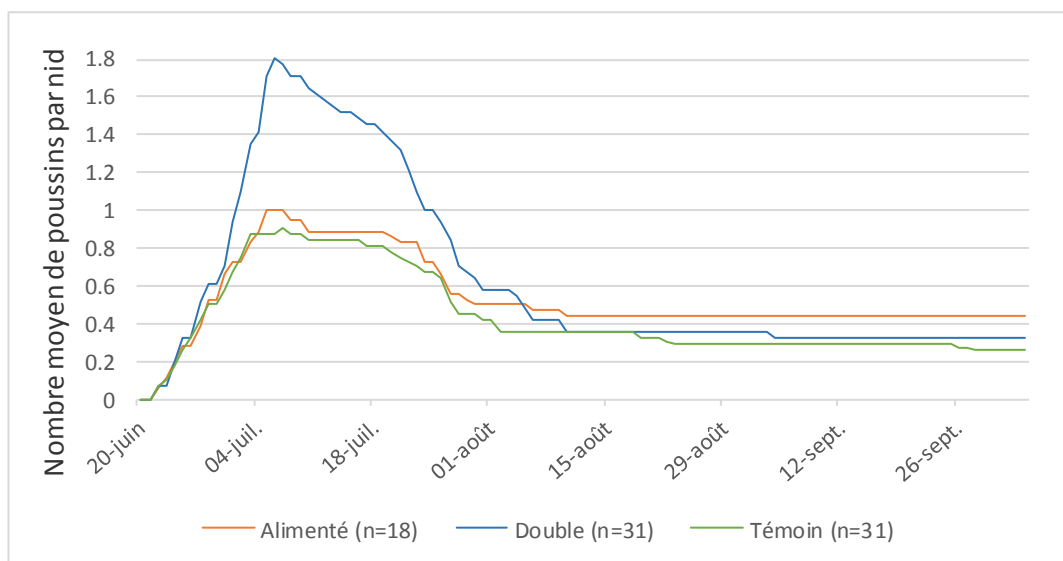


Figure 1 : Nombre moyen de poussins par nid de fou de Bassan, pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015

4.2 MORTALITE ET SURVIE DES POUSSINS

Tableau 6 : Mortalité des poussins (nombre de poussins mort pendant la période / nombre de poussin vivants au début de la période, en %) fous de Bassan en fonction de la période (période 1, 0-2 semaines; 2, 3-5 semaines; 3, 6-8 semaines; 4, 9 à 11 semaines; 5, 12 à 14 semaines), pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015

	Nombre de nids	Classes d'âge des poussins (semaines)				
		0 – 2	3 – 5	6 – 8	9 – 11	12 – 14
Témoin	31	25.8	52.2	18.2	0.0	11.1
Alimenté	18	16.7	46.7	0.0	0.0	0.0
Double	31	32.3	73.8	9.1	0.0	0.0

Le taux de survie des poussins de couvées *double*, de l'éclosion à la fin de l'étude, est plus faible, mais ne diffère pas significativement de celui des poussins de couvées *témoin* (*double* : 16%, $n = 62$, s.e. ± 5 ; *témoin* : 26%, $n = 31$, s.e. ± 8 ; $X^2 = 0.70$, d.f. = 1, $p = 0.404$). Le taux de survie des poussins de couvées *alimenté* est plus élevé, mais ne diffère pas significativement de celui des poussins de couvées *témoin* (*alimenté* : 44%, $n = 18$, s.e. ± 12 ; $X^2 = 1.05$, d.f. = 1, $p = 0.305$). La probabilité de survie des poussins varie significativement avec leur âge ($X^2 = 65.43$, d.f. = 4, $p < 0.001$). Elle survient principalement pendant les 6 semaines après l'éclosion (tableau 6).

Les poussins qui meurent dans les cinq jours suivant la mesure de masse sont significativement plus légers que ceux qui survivent (figure 2a; REML, transformation logarithmique de la masse : statistique de Wald $F_{1,483} = 33.77$, $p < 0.001$, $n = 537$). La comparaison de la déviance entre les modèles, avec et sans l'âge, l'identité du poussin et le traitement comme facteurs aléatoires montrent que l'effet temporel ($X^2 = 1159.91$, d.f. = 1, $p < 0.001$), individuel ($X^2 = 162.86$, d.f. = 1, $p < 0.001$) et du traitement ($X^2 = 8.31$, d.f. = 1, $p < 0.010$) sont significatifs, indiquant que la masse des poussins varie entre les individus, avec l'âge et entre les traitements.

Les poussins qui meurent sont laissés significativement plus souvent seuls au nid dans les 5 jours précédant leur mort que ceux qui survivent (figure 2b; GLMM, présence/absence d'un parent à la colonie : statistique de Wald $X^2 = 9.66$, d.f. = 1, $p < 0.010$, $n = 3672$). La comparaison de la déviance entre les modèles, avec et sans la date, l'identité du nid et le traitement comme facteurs aléatoires montre que l'effet temporel ($X^2 = 496.39$, d.f. = 1, $p < 0.001$), individuel ($X^2 = 90.45$, d.f. = 1, $p < 0.001$) et du traitement ($X^2 = 6.07$, d.f. = 1, $p < 0.050$) sont significatifs, indiquant que l'attente des parents à la colonie varie entre les nids, les dates et les traitements.

Les parents des poussins qui meurent réalisent des voyages d'alimentation significativement plus longs dans les 5 jours précédant la mort du poussin que les parents de poussins qui survivent (figure 2c; REML, racine carrée de la durée des voyages : statistique de Wald $F_{1,180} = 4.62$, $p < 0.050$, $n = 198$). La comparaison de la déviance entre les modèles, avec et sans la date, l'identité de l'adulte et le traitement comme facteurs aléatoires montre que l'effet temporel ($X^2 = 0.15$, d.f. = 1, $p = 0.280$) et du traitement ($X^2 = 1.49$, d.f. = 1, $p = 0.220$) ne sont pas significatifs, mais que l'effet individuel est significatif ($X^2 = 4.84$, d.f. = 1, $p < 0.050$), indiquant que la durée des voyages ne varie entre les dates et les traitements, mais que chaque individu tend à réaliser des voyages d'alimentation d'une durée similaire.

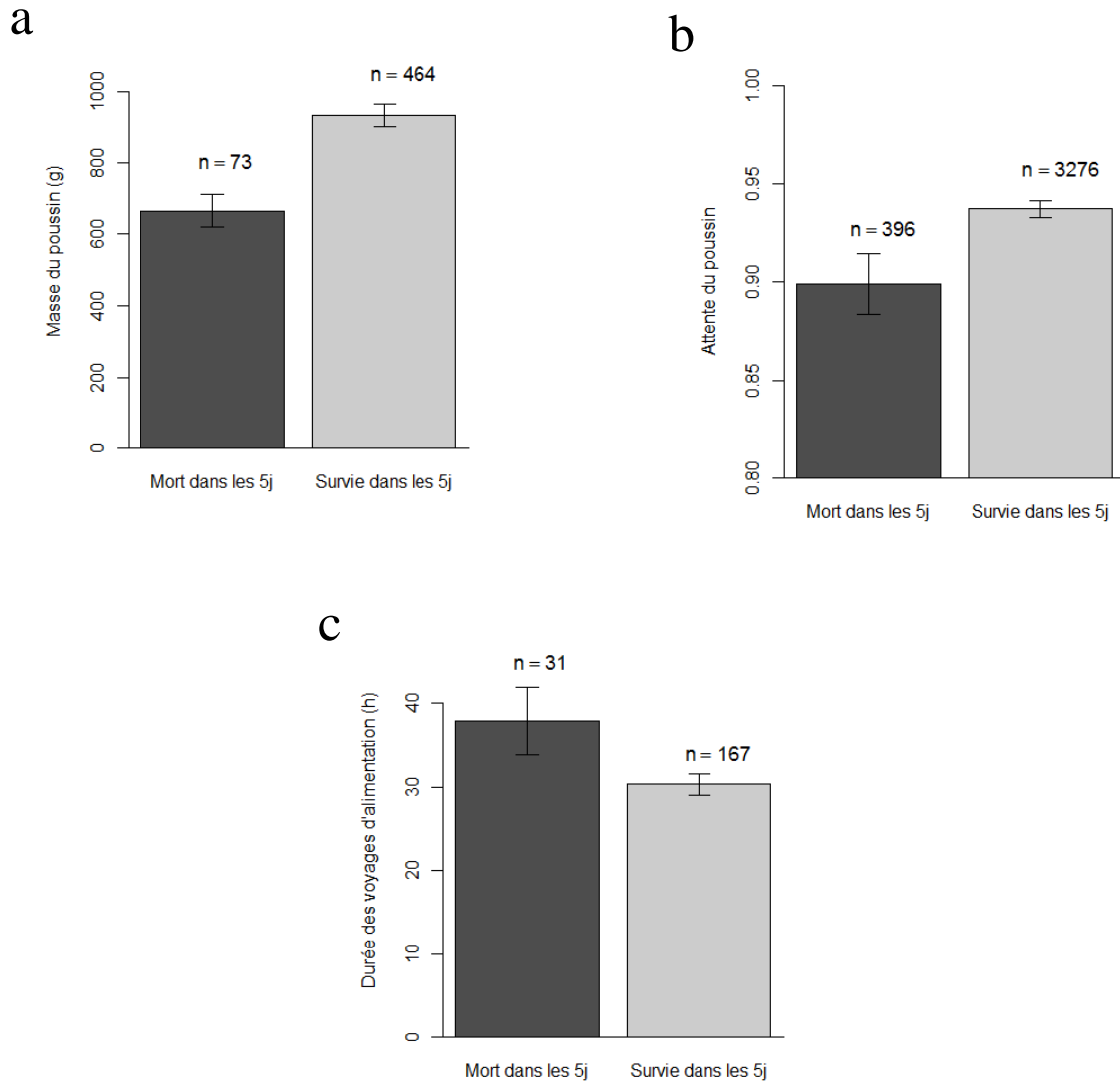


Figure 2 : Moyenne (+ s.e.) (a) de masse, (b) d'attente à la colonie par les parents (1 : présence d'au moins un parent surveillant le poussin au nid, 0 : absence des parents) et (c) de durée des voyages d'alimentation des parents de poussins fou de Bassan ayant survécu (histogramme gris foncé) et étant mort (histogramme gris foncé) dans les 5 jours suivant la mesure (n = nombre de poussins), pendant les 6 première semaines d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015

4.3 CROISSANCE DES POUSSINS

Un total de 770 mesures de masse et 760 mesures de longueur de l'aile ont été enregistrées sur 106 poussins (58 *témoin*, 18 *alimenté* et 30 *double*; 5 poussins sont morts avant d'avoir été mesurés).

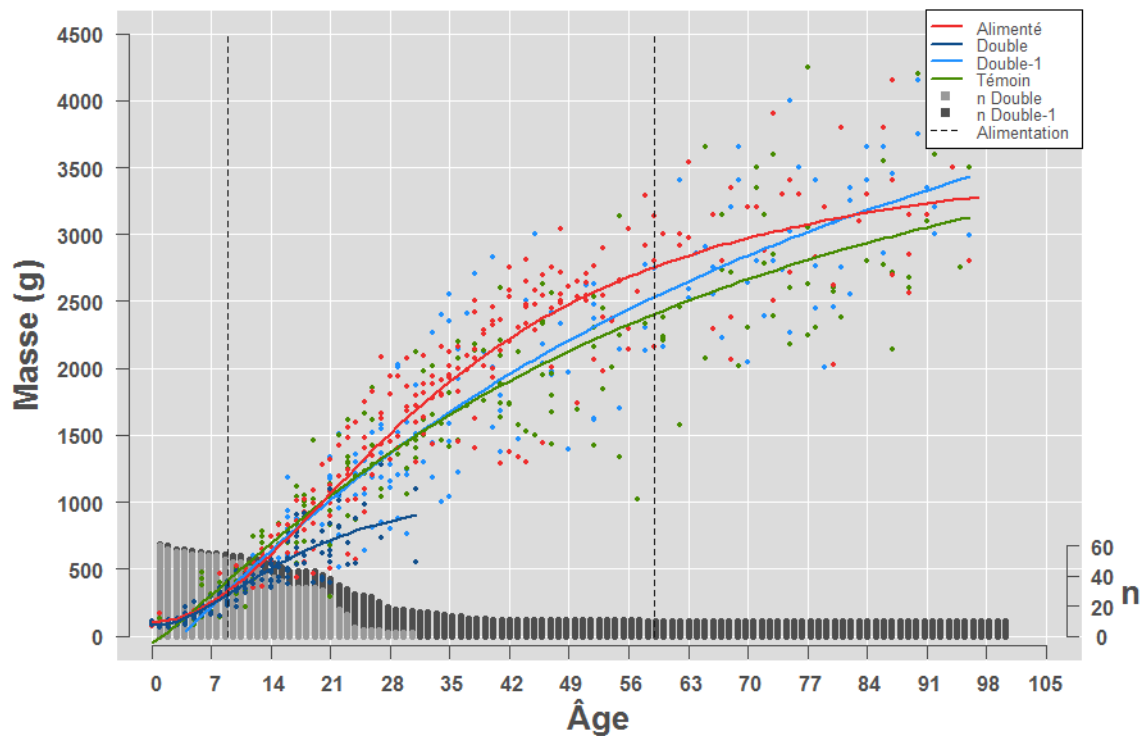


Figure 3 : Courbe de croissance (masse) des poussins fous de Bassan de chaque traitement (fonction log-logistique à quatre paramètres) en fonction de leur âge, en relation avec le nombre de poussins dans les couvées *double* (histogramme gris clair) et *double-1* (histogramme gris foncé), pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015

4.3.1 Alimenté / Témoin

Les poussins *alimenté* sont significativement plus lourds que les poussins *témoin* (figure 3; REML, racine carrée de la masse : statistique de Wald $F_{1,48} = 4.43$, $p < 0.050$, $n = 441$). Dans le même test, il y a également un effet significatif de la période sur la masse des

poussins (figure 3; REML, racine carrée de la masse : statistique de Wald $F_{4,94} = 162.24$, $p < 0.001$, $n = 441$), et une interaction significative entre le traitement et la période (figure 3; REML, racine carrée de la masse : statistique de Wald $F_{4,352} = 3.81$, $p < 0.010$, $n = 441$), indiquant que les poussins *alimentés* sont plus lourds que les poussins *témoin* à la fin de la période de supplémentation alimentaire (42 à 61 jours).

4.3.2 Double / Témoin

Les poussins *double* sont significativement plus légers que les poussins *témoin* (figure 3; REML, transformation logarithmique de la masse : statistique de Wald $F_{1,81} = 8.37$, $p < 0.010$, $n = 276$).

Il n'y a pas de différence dans la masse des poussins α et β ($t_{28} = 0.922$, $p = 0.364$). Néanmoins, lorsque qu'un seul poussin meurt dans une couvée *double*, celui qui survit est significativement plus lourd que celui qui meurt ($t_{22} = 3.179$, $p < 0.010$). Dans 11 nids, c'est le poussin α qui meurt en premier, dans 14 nids, c'est le poussin β .

4.3.3 Double-1 / Témoin

Il n'y a pas de différence dans la masse des poussins *double-1* et *témoin* (figure 3; REML, masse : statistique de Wald $F_{1,43} = 0.68$, $p = 0.414$, $n = 274$). Dans le même test, il y a cependant un effet significatif de la période sur la masse des poussins (figure 3; REML, masse : statistique de Wald $F_{3,68} = 116.54$, $p < 0.001$, $n = 274$), et une interaction significative entre le traitement et la période (figure 3; REML, masse : statistique de Wald $F_{3,222} = 3.89$, $p < 0.010$, $n = 274$), indiquant que les poussins *double-1* sont plus lourds que les poussins *témoin* avant leur envol (84 à 104 jours).

La comparaison de la déviance entre les modèles, avec et sans l'âge et l'identité du poussin comme facteur aléatoire montre que l'effet temporel ($X^2 = 580.00$, d.f. = 1, $p < 0.001$) et individuel ($X^2 = 214.00$, d.f. = 1, $p < 0.001$) sont hautement significatifs, indiquant que la masse des poussins varie également avec l'âge et entre les individus.

4.4 ATTENTE A LA COLONIE

Un total de 5250 mesures de présence/absence des parents au nid ont été enregistrées sur la totalité de nids (31 *témoin*, 18 *alimenté* et 31 *double*).

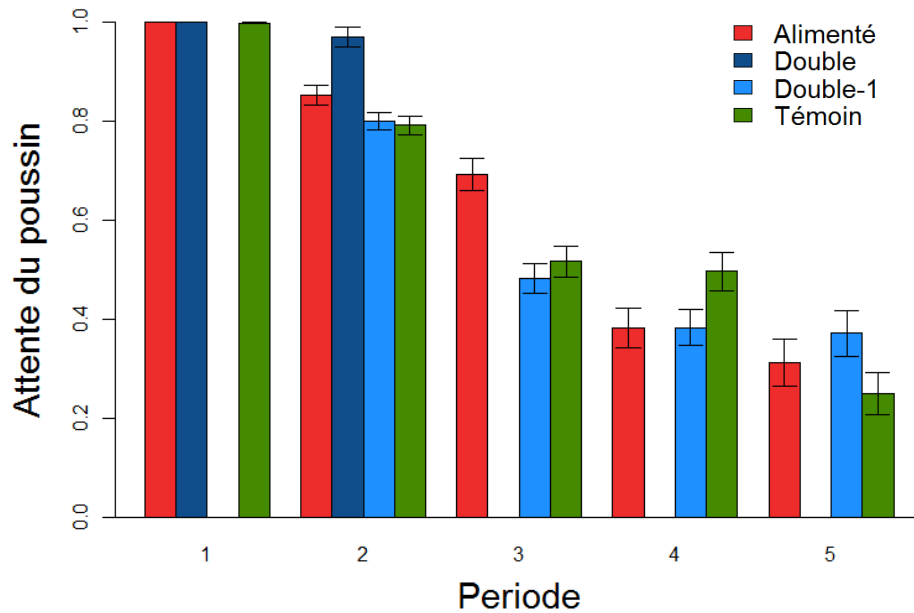


Figure 4 : Moyenne (+ s.e.) de l'attente des parents fou de Bassan à la colonie (1 : présence d'au moins un parent surveillant le poussin au nid, 0 : absence des parents) en fonction de la période (période 1, 0-2 semaines; 2, 3-5 semaines; 3, 6-8 semaines; 4, 9 à 11 semaines; 5, 12 à 14 semaines), pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015

Le premier poussin observé sans surveillance est âgé de 23 jours (21 juillet) dans les couvées *témoin*, de 25 jours (26 juillet) dans les couvées *alimenté*, de 30 jours (2 août) dans les couvées *double* et de 22 jours (24 juillet) dans les couvées *double-1*. En moyenne, les poussins sont observés seuls pour la première fois lorsqu'ils sont âgés de 30.87 jours (s.d. \pm 7.06), sans différence significative entre les traitements *témoin* et *alimenté* ($t_{19} = 1.276$, $p = 0.218$), ni entre *témoin* et *double-1* ($t_{36} = 0.813$, $p = 0.545$). Ils pèsent alors 1511.32 g (s.d. \pm 532.23), là aussi sans différence entre les traitements *témoin* et *alimenté* (test de Wilcoxon,

$W_{19,11} = 137$, $p = 0.173$), ni entre *témoin* et *double-1* (test de Wilcoxon, $W_{19,22} = 228$, $p = 0.636$). Dans les couvées *double*, un poussin n'a été observé sans surveillance des parents qu'à une seule occasion.

4.4.1 Alimenté / Témoin

Il n'y a pas de différence dans l'attente à la colonie des parents de couvées *alimenté* et *témoin* (figure 4; GLMM, présence/absence d'un parent à la colonie : statistique de Wald $X^2 = 0.00$, d.f. = 1, $p = 0.988$, $n = 3196$). Dans le même test, il y a cependant un effet significatif de la période sur l'attente des parents à la colonie (figure 4; GLMM, présence/absence d'un parent à la colonie : statistique de Wald $X^2 = 41.48$, d.f. = 4, $p < 0.001$, $n = 3196$), et une interaction significative entre le traitement et la période (figure 4; GLMM, présence/absence d'un parent à la colonie : statistique de Wald $X^2 = 16.85$, d.f. = 4, $p < 0.010$, $n = 3196$), indiquant que les poussins *alimenté* sont plus souvent observés avec un adulte au nid que les poussins *témoin* pendant la période de supplémentation alimentaire (périodes 2 et 3).

4.4.2 Double / Témoin

Les poussins de couvées *double* sont plus souvent observés avec un adulte au nid que les poussins de couvées *témoin* (figure 4; GLMM, présence/absence d'un parent à la colonie : statistique de Wald $X^2 = 4.23$, d.f. = 1, $p < 0.050$, $n = 1959$). Néanmoins, avec la mortalité précoce de la plupart des couvées, peu de données d'attente ont été récoltées lors de la période 2 pour le traitement *double*.

4.4.3 Double-1 / Témoin

Il n'y a pas de différence dans l'attente à la colonie des parents de couvées *double-1* et *témoin* (figure 4; GLMM, présence/absence d'un parent à la colonie : statistique de Wald $X^2 = 3.28$, d.f. = 1, $p = 0.070$, $n = 2079$). Dans le même test, il y a cependant un effet significatif de la période sur l'attente des parents à la colonie (figure 4; GLMM,

présence/absence d'un parent à la colonie : statistique de Wald $X^2 = 21.36$, d.f. = 3, $p < 0.001$, $n = 2079$), et une interaction significative entre le traitement et la période (figure 4; GLMM, présence/absence d'un parent à la colonie : statistique de Wald $X^2 = 11.64$, d.f. = 3, $p < 0.010$, $n = 2079$), indiquant que les poussins *double-1* sont plus souvent observés sans adulte au nid que les poussins *témoin* pendant la période 4, mais que l'inverse survient pendant les trois semaines avant l'envol.

La comparaison de la déviance entre les modèles, avec et sans la date et l'identité du nid comme facteur aléatoire montre que l'effet temporel ($X^2 = 207.30$, d.f. = 1, $p < 0.001$) et individuel ($X^2 = 75.90$, d.f. = 1, $p < 0.001$) sont hautement significatifs, indiquant que l'attente des parents à la colonie varie entre les dates et les individus.

4.5 DEPLACEMENTS

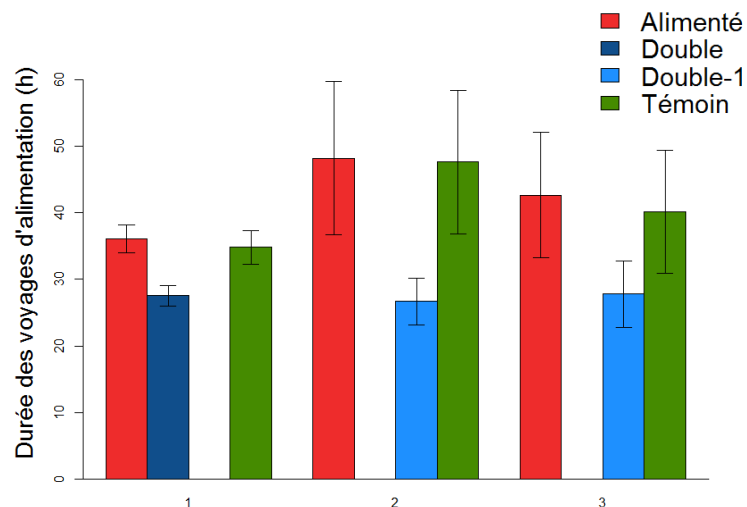


Figure 5 : Durée (+ s.e.) moyenne des voyages d'alimentation des parents fou de Bassan (h) en fonction de la période (période 1, 0-2 semaines; 2, 3-5 semaines; 3, 6-8 semaines), pour chaque traitement, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015

Un total de 272 voyages d'alimentation a été enregistré sur 39 adultes en période de reproduction (13 *témoin*, 8 *alimenté* et 18 *double*). Lors de ces enregistrements, les

poussins sont âgés de 1 à 54 jours. Sur les 68 GPS déployés, 45 ont pu être exploités, 6 ont été perdus par les oiseaux, 4 étaient défaillants et 13 n'ont pas pu être récupérés sur des individus qui ont perdu leur poussin au cours du déploiement et sont devenus moins territoriaux, donc plus difficiles à capturer.

4.5.1 Alimenté / Témoin

Il n'y a pas de différence dans la durée des voyages d'alimentation des parents de couvées *alimenté* et *témoin* (figure 5a; REML, racine carrée de la durée des voyages : statistique de Wald $F_{1,17} = 0.28$, $p = 0.869$, $n = 128$). Dans le même test, il n'y a également pas d'effet significatif de la période sur la durée des voyages d'alimentation (figure 5a; REML, racine carrée de la durée des voyages : statistique de Wald $F_{2,68} = 1.01$, $p = 0.369$, $n = 128$), ni d'interaction significative entre le traitement et la période (figure 5a; REML, racine carrée de la durée des voyages : statistique de Wald $F_{2,68} = 0.01$, $p = 0.990$, $n = 128$).

4.5.2 Double / Témoin

Les parents de couvées *double* effectuent des voyages d'alimentation d'une durée significativement plus courte que les parents de couvées *témoin*, quand la durée moyenne des voyages par individu est utilisée pour comparer les deux traitements (figure 5a; $t_{10} = -2.271$, $p < 0.050$).

4.5.3 Double₋₁ / Témoin

Il n'y a pas de différence dans la durée des voyages d'alimentation des parents de couvées *double₋₁* et *témoin* (figure 5a; REML, racine carrée de la durée des voyages : statistique de Wald $F_{1,15} = 2.73$, $p = 0.120$, $n = 86$). Dans le même test, il n'y a également pas d'effet significatif de la période sur la durée des voyages d'alimentation (figure 5a; REML, racine carrée de la durée des voyages : statistique de Wald $F_{1,82} = 0.25$, $p = 0.615$, $n = 86$), ni d'interaction significative entre le traitement et la période (figure 5a; REML, racine carrée de la durée des voyages : statistique de Wald $F_{1,82} = 0.50$, $p = 0.480$, $n = 86$).

À partir de la période 2, la proportion de temps passé en mer par les parents est supérieure à 50%. Les parents passent donc en moyenne plus de temps en mer qu'à la colonie et le poussin se retrouve parfois seul à la colonie, sans surveillance.

La comparaison de la déviance entre les modèles, avec et sans la date et l'identité de l'adulte comme facteur aléatoire montre que l'effet temporel n'est pas significatif ($X^2 = 0.00$, d.f. = 1, $p = 1.000$), mais que l'effet individuel est significatif ($X^2 = 4.37$, d.f. = 1, $p < 0.050$), indiquant que la durée des voyages d'alimentation ne varie pas avec entre les dates, mais que chaque individu tend à réaliser des voyages d'alimentation d'une durée similaire.

Lorsque les appareils sont retirés moins de 5 jours après le dernier voyage enregistré, il y a une relation significative négative entre la durée des périodes passées à la colonie entre deux voyages d'alimentation et la différence de poids des adultes entre le déploiement et la récupération des appareils (figure 6; Régression linéaire simple, méthode des moindres carrées $F_{1,25} = 5.65$, $p < 0.050$, $n = 27$). Il n'y a cependant pas de relation significative entre la durée des voyages d'alimentation et la différence de poids des adultes (figure 6; Régression linéaire simple, méthode des moindres $F_{1,25} = 0.02$, $p = 0.891$, $n = 27$).

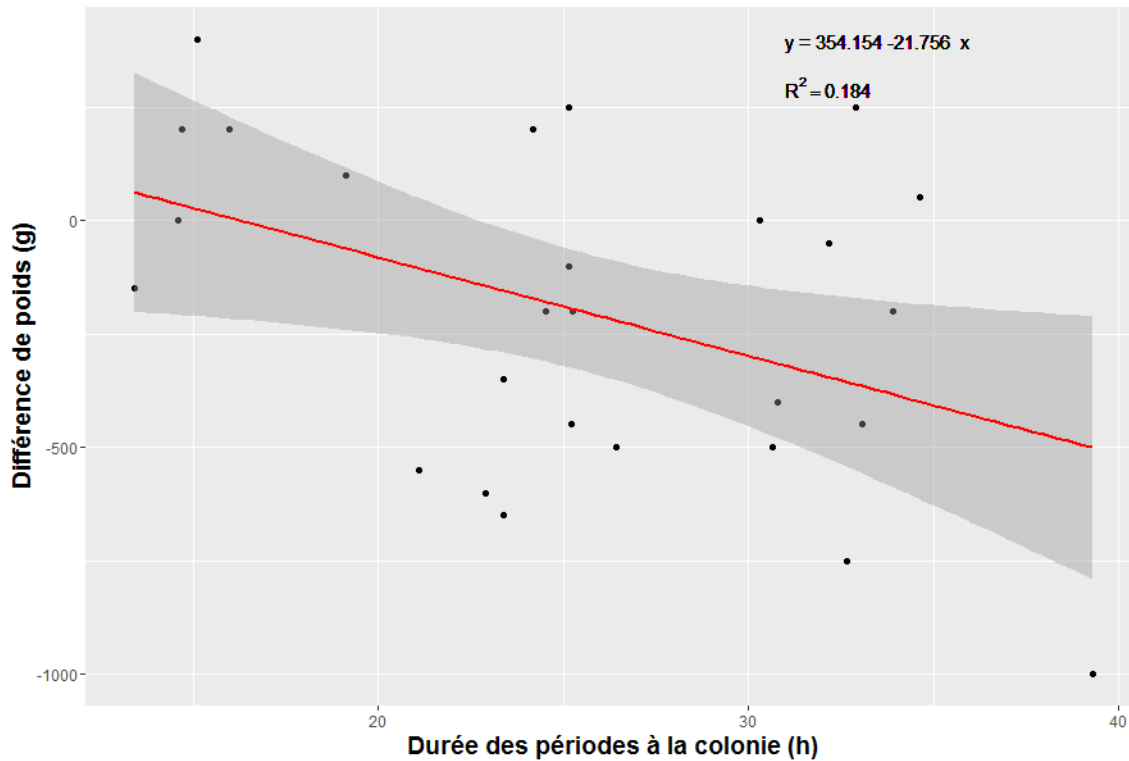


Figure 6 : Variation de la masse des adultes fous de Bassan, du déploiement à la récupération des GPS, en fonction de la durée moyenne des périodes passées à la colonie, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015

4.6 FREQUENCE DE QUEMANDE ET ALIMENTATION

Un total de 234 périodes d'observations a été réalisé sur 30 nids en période de reproduction (14 *témoin*, 11 *alimenté* et 15 *double*).

Pendant leur première semaine, les deux poussins de couvées *double* sont capables de s'alimenter en même temps dans le bec du parent. Les parents alimentent principalement leur poussin dans l'heure suivant le retour de leur voyage d'alimentation.

4.6.1 Alimenté / Témoin

Les poussins de couvées *alimenté* quément moins fréquemment, mais pas de manière significative que les poussins de couvées *témoin* (tableau 2; test de Wilcoxon, $W_{54,47} = 1097$, $p = 0.197$). Néanmoins, les poussins des couvées *alimenté* sont alimentés significativement moins fréquemment que ceux des couvées *témoin* (tableau 2; test de Wilcoxon, $W_{54,57} = 1351$, $p < 0.050$). En effet, aucune alimentation de ces derniers par leurs parents n'a été relevée lors des sessions d'observations après le 26 juillet, lorsque ces poussins étaient âgés de plus de 29 jours.

4.6.2 Double / Témoin

Les poussins de couvées *double* quément plus fréquemment, mais pas de manière significative que les poussins de couvées *témoin* (tableau 3; test de Wilcoxon, $W_{43,19} = 488$, $p = 0.213$). Il n'y a pas non plus de différence dans la fréquence d'alimentation par les parents (tableau 3; test de Wilcoxon, $W_{69,29} = 1105$, $p = 0.220$).

Les parents ont aussi souvent alimenté le poussin α que le poussin β (31:30) ($X^2 = 0.00$, d.f. = 1, $p = 1.000$). Aucune agression d'un poussin n'a entraîné l'exclusion du nid ou la mort de l'autre poussin. Les agressions ne sont pas plus initiées par le poussin α que par le poussin β (test de Wilcoxon, $W_{36,36} = 613$, $p = 0.568$).

4.6.3 Double-1 / Témoin

Il n'y a pas de différence significative dans la fréquence de quémante des poussins des couvées *double-1* et *témoin* (tableau 4; test de Wilcoxon, $W_{44,36} = 860$, $p = 0.493$), ni dans la fréquence d'alimentation par les parents (tableau 4; test de Wilcoxon, $W_{45,36} = 729$, $p = 0.196$).

4.7 MASSE DES ADULTES

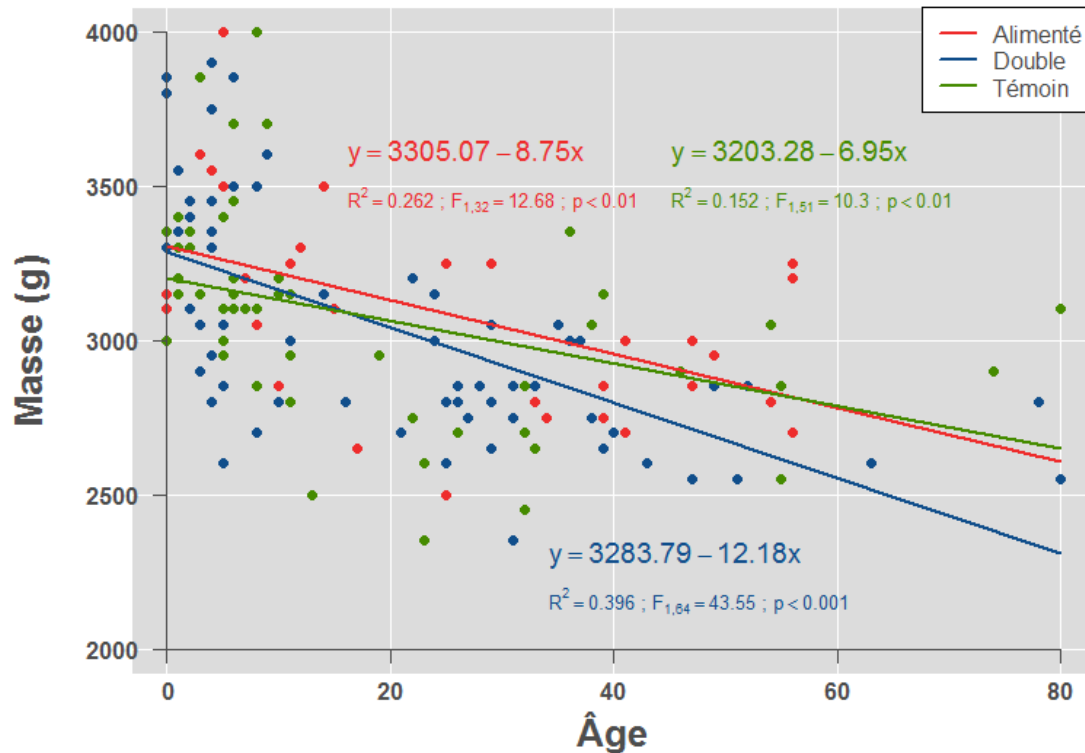


Figure 7 : Relation entre la masse des adultes et l'âge des poussins fous de Bassan, pendant la période d'élevage du poussin à l'île Bonaventure en 2015

Un total de 153 mesures de masse a été enregistré sur 92 adultes en période de reproduction (32 *témoin*, 21 *alimenté* et 39 *double*).

Jusqu'au 5 juillet (poussins âgé de 0 à 10 j), il n'y a pas de différence de masse entre les parents de couvées *alimenté* et *témoin* (figure 7; *témoin* : 3253 g, $n = 17$, s.d. ± 248 ; *alimenté* : 3375 g, $n = 10$, s.d. ± 291 ; $t_{17} = 1.111$, $p = 0.282$), ni entre les parents de couvées *double* et *témoin* (figure 7; *double* : 3326 g, $n = 17$, s.d. ± 278 ; $t_{32} = 0.813$, $p = 0.422$).

Au-delà du 16 août (poussins âgé de plus de 43 j), il n'y a pas de différence de masse entre les parents de couvées *alimenté* et *témoin* (figure 7; *témoin* : 2838 g, $n = 4$, s.d. ± 210 ;

alimenté : 2964 g, $n = 7$, s.d. ± 204 ; $t_6 = 0.975$, $p = 0.366$). Cependant, malgré l'échantillon de petite taille, les parents de couvées *double* sont significativement plus lourds que les parents de couvées *témoin* (figure 7; *témoin* : 2892 g, $n = 6$, s.d. ± 193 ; *double* : 2669 g, $n = 8$, s.d. ± 139 ; $t_9 = -2.398$, $p < 0.050$).

4. DISCUSSION

Au vu de cette étude, ajouter un œuf sur le point d'éclore dans un nid au même stade de reproduction n'instaure pas une domination irréversible, dès l'éclosion, du poussin le plus âgé sur le poussin le plus jeune, qui défavoriserait ce dernier. La différence d'âge de moins d'un jour induit en effet une faible différence de masse entre les poussins, qui est parfois inversée au cours de leur croissance. De plus, très peu d'interactions agressives entre les poussins sont observées, et celles-ci ne mènent ni à la mort, ni à des blessures, ni à l'exclusion du nid. Enfin, les parents acceptent un poussin provenant d'un autre nid. Le fou de Bassan semblerait avant tout prendre soin d'un territoire, son nid et tout ce qui s'y trouve.

Après la perte d'un poussin, le poussin qui survit rattrape son retard de croissance et les parents retrouvent un comportement d'alimentation normal.

5.1 DISPONIBILITE EN NOURRITURE

Dans une étude menée par Nelson (1964) sur l'île de Bass Rock, les fous de Bassan ont été capables d'augmenter leurs efforts d'approvisionnement en nourriture de manière à répondre à la demande en nourriture élevée des couvées de taille augmentée. Ces couvées ont ainsi produit un plus grand nombre de poussins jusqu'à l'envol que les couvées naturellement composées d'un seul poussin. À l'île Bonaventure, dans les couvées de taille augmentée, la croissance des poussins est très faible. Au moins un des deux poussins meurt avant d'atteindre l'âge de 31 jours. Chez le fou austral et le fou du Cap, une mauvaise disponibilité en nourriture aurait été à l'origine d'une réussite également moindre des couvées de taille augmentée (Jarvis, 1974; Nelson, 1978).

En théorie, 67% des œufs pondus devraient mener à un poussin survivant jusqu'à son envol (Chapdelaine et al., 1987). Dans cette étude, seulement 26% des poussins survivent jusqu'à l'envol.

Dans une étude chez le fou du Cap, la supplémentation alimentaire de certains poussins n'a pas augmenté leur masse. Cette population bénéficiait alors d'une bonne disponibilité en nourriture et l'auteur a émis l'hypothèse que, dans ces conditions de satiété, les poussins réguleraient leur prise alimentaire (Navarro, 1991). Dans notre expérience, la supplémentation alimentaire de quelques poussins du fou de Bassan augmente leur masse jusqu'à leur envol.

Concernant l'attente des parents à la colonie, les poussins fous de Bassan de neuf colonies anglaises et irlandaises n'ont jamais été observés sans surveillance d'un parent entre leur 5^{ème} et leur 10^{ème} semaine (Lewis *et al.*, 2001). Dans le cas de cette étude, des poussins sont observés sans surveillance après leur 3^{ème} semaine, et cela, de plus en plus régulièrement jusqu'à leur envol.

Enfin, la durée moyenne des voyages d'alimentation du fou de Bassan varie selon les études. À la colonie de Bass Rock, elle a été de 19h en 2000 (Lewis *et al.*, 2001), de 27h en 1998 (Hamer *et al.*, 2000) et de 23h en 2001 (Lewis *et al.*, 2002). Elle n'a néanmoins jamais été aussi élevée que dans cette étude, où les adultes ne recevant aucun traitement effectuent en moyenne des voyages d'alimentation de 38 ± 3 h.

Si on s'en tient à l'évolution des paramètres de reproduction en fonction de la disponibilité en nourriture proposé par Cairns (1988), une faible disponibilité en nourriture pour la colonie de fou de Bassan de l'île Bonaventure semble être à l'origine des données recueillies dans cette étude, à savoir : un succès à l'envol très faible, une croissance non-optimale des poussins, des poussins observés seuls au nid, des longs voyages d'alimentation et un échec dans l'élevage d'une couvée plus grande, qui requiert plus de nourriture.

Un lien peut être établi entre toutes ces observations. Il a en effet été démontré que plus la durée des voyages d'alimentation augmente, plus la progéniture est laissée à elle-même et plus elle est exposée aux agressions de son environnement (Hamer *et al.*, 2007; Wanless *et al.*, 2005). De plus, dans les colonies de grande taille, la charge des aliments ramenés aux poussins diminue à mesure que la durée des voyages d'alimentation augmente (Ainley *et al.*, 1998). La croissance non-optimale des poussins serait ainsi due aux longs voyages d'alimentation des parents, suite auxquels ils consommeraient plus de nourriture qu'ils n'en restitueraient à leur progéniture, en particulier quand deux poussins doivent être alimentés. Dans ce cas, les poussins ont effectivement une croissance faible, alors qu'ils sont alimentés aussi fréquemment que les poussins de couvées témoins.

5.2 SUCCES DE REPRODUCTION

Les longs voyages d'alimentation, l'absence de surveillance par l'un des parents au nid et un retard de croissance sont trois facteurs susceptibles de mettre en péril la survie des poussins, et donc d'affecter le succès de reproduction de la colonie. Il a déjà été démontré que le succès de reproduction des oiseaux marins diminue au cours des années où leur nourriture est rare (Monaghan *et al.*, 1989). La réduction importante du nombre de couples fou de Bassan qui viennent se reproduire sur l'île Bonaventure depuis près d'une décennie (Montevocchi *et al.*, 2013) serait donc expliqué par une réduction de la disponibilité en nourriture, qui affecterait des paramètres de reproduction auxquels la survie des poussins est sensible.

La mortalité des poussins survient principalement pendant le premier stade d'élevage, quand ils sont âgés de moins de 5 semaines, et en particulier de leur 3^{ème} à leur 5^{ème} semaine. Cela coïncide avec l'âge auquel certains poussins sont pour la première fois observés seuls au nid, sans protection des parents. À cette période, le poussin commence à être trop gros pour être couvé entièrement, alors qu'il développe encore sa faculté de thermorégulation. Il s'agit donc d'une période critique, pendant laquelle la protection par le parent doit être la meilleure possible (Bartholomew, 1966; Nelson, 1978; Kirkham et

Montevecchi, 1982). Au même moment, il commence à acquérir son autonomie comportementale (Kirkham et Montevecchi, 1982). Il est donc en mesure de quémander de la nourriture et stimuler la réponse alimentaire de ses parents en fonction de sa faim (Nelson, 1978). La demande grandissante en alimentation pourrait avoir encouragé le partenaire au nid à partir s'alimenter. La disponibilité en nourriture étant faible, le partenaire en mer ne serait pas encore revenu de sa quête alimentaire à ce moment-là, et le poussin se retrouverait sans surveillance à une période critique. Une autre explication serait que le partenaire resté à la colonie pour incuber son œuf ait atteint une masse critique, dans ces conditions de faible disponibilité en nourriture, et décide d'abandonner sa progéniture, comme cela a déjà été observé (Weimerskirch, 1999; Ojowski *et al.*, 2001; Lewis *et al.*, 2004). En effet, la masse des adultes diminue particulièrement entre l'éclosion et la 3^{ème} semaine d'élevage des poussins.

5.3 INFLUENCE DU BESOIN EN NOURRITURE SUR LES PARAMETRES DE REPRODUCTION DU FOU DE BASSAN

L'augmentation de la taille des couvées augmente la fréquence de quémante des poussins. À l'inverse, la supplémentation alimentaire diminue la fréquence de quémante des poussins. Ces deux traitements influencent donc la demande en nourriture de la couvée, et probablement la réponse des parents dans leurs efforts d'alimentation. La disponibilité en nourriture influence elle aussi les besoins en nourriture des couvées et les efforts d'alimentation des parents (Furness et Tasker, 2000). Il est donc supposable que les paramètres de reproduction des couvées de cette expérience évoluent de la même manière que lorsque les couvées sont exposées aux variations de la disponibilité en nourriture.

5.3.1 Augmentation des besoins en nourriture

Lorsque la disponibilité en nourriture diminue la durée des voyages d'alimentation des oiseaux marins est habituellement le premier paramètre qui augmente (Cairns, 1988; Becker et Beissinger, 2003; Pinaud *et al.*, 2005; Harding *et al.*, 2007; Pichegru *et al.*, 2010), suivi d'une diminution du temps passé au nid par les parents (Cairns, 1988; Hamer *et al.*,

2007; Wanless *et al.*, 2005). Dans notre expérience, c'est tout l'inverse qui se produit. Lorsque la demande en alimentation de la couvée augmente, la durée des voyages d'alimentation des parents diminue et l'attente des parents à la colonie augmente. Rappelons que les couvées de taille augmentée sont âgées au maximum de 4 semaines. À cet âge, le poussin n'a pas encore acquis son autonomie comportementale, sa capacité de thermorégulation et d'alimentation (Nelson 1964, 1978; Bartholomew, 1966; Kirkham et Montevecchi, 1982). L'augmentation de la taille des couvées aurait ainsi augmenté les besoins en protection, plutôt qu'en alimentation des couvées, contraignant les parents à réduire la durée de leurs voyages d'alimentation pour être présent à la colonie en permanence. Pendant les quatre premières semaines d'élevage du poussin, sa protection serait donc plus importante que son alimentation.

Le prochain paramètre affecté par une diminution de la disponibilité en nourriture qui se prolonge pendant plusieurs semaines est la croissance des poussins, puis le succès de reproduction de la colonie, sur plusieurs mois (Cairns, 1988). Ici, l'augmentation des besoins en nourriture des couvées mime une diminution de la disponibilité en nourriture. Dans les couvées où la demande en alimentation est augmentée, la croissance des poussins est en effet très faible et leur survie est réduite. Les parents, en privilégiant l'attente des poussins à la colonie seraient limités dans la durée de leurs voyages d'alimentation, et donc dans leur capacité d'approvisionnement en mer. Ils n'auraient pas ramené suffisamment de nourriture pour satisfaire les besoins alimentaires de leur progéniture.

En dessous d'un seuil de disponibilité en proies très faible, maintenu pendant plusieurs années, la survie des adultes peut être mise en danger (Cairns, 1988), bien que les espèces longévives favorisent leur survie plutôt que leur reproduction en cours (Erikstad *et al.*, 1998). La masse des adultes exposés à une demande en protection et en alimentation augmentée de leur couvée sont plus légers que les autres adultes reproducteurs à la fin de la saison de reproduction. En étant contraint de passer plus de temps à la colonie entre deux voyages d'alimentation pour protéger leurs poussins, ils auraient été limités dans leur approvisionnement en nourriture. En effet, malgré que le vol du fou de Bassan soit associé

à d'importantes dépenses énergétiques (Birt-Friesen *et al.*, 1989), le temps passé à la colonie, sans s'alimenter, affecterait plus la masse des adultes plus que la durée des voyages d'alimentation.

5.3.2 Diminution de la demande en nourriture

La diminution des besoins en nourriture des couvées influence globalement les paramètres de reproduction de la même manière qu'une diminution de la disponibilité en nourriture, hormis la durée des voyages d'alimentation.

Quand les besoins en alimentation diminuent, la durée des voyages d'alimentation des parents ne change pas, mais leur attente à la colonie augmente. Du fait de la faible disponibilité en nourriture, les adultes semblent devoir parcourir de grandes distances pour satisfaire leur propre alimentation, même si leur couvée demande moins de nourriture. Leurs réserves de pêches s'épuiseraient néanmoins moins rapidement, grâce à la réduction de l'alimentation du poussin, entraînant un besoin de retourner en mer moins régulièrement.

La croissance des poussins, tout comme leur survie augmentent, bien qu'ils soient moins fréquemment alimentés par leurs parents.

Enfin, la masse des adultes exposés à une demande en alimentation réduite de leur couvée n'est pas différente de celle des autres adultes à la fin de la période de reproduction. Le fou de Bassan favorise en effet sa survie, et sa masse serait l'un des derniers paramètres de reproduction affecté par les modifications de ses conditions de reproduction (Erikstad *et al.*, 1998).

5.3.3 Estimer la disponibilité en nourriture

Le fou de Bassan est sensible aux variations de son environnement pendant sa reproduction. Les expériences d'augmentation de la taille des couvées et de supplémentation alimentaire permettraient donc d'obtenir une estimation de la disponibilité

en nourriture pour une colonie de fou de Bassan en reproduction, sans posséder de connaissances a posteriori.

Lors de l'augmentation de la taille des couvées, la croissance des poussins et leur survie informent de la disponibilité en nourriture. Lorsque celle-ci est faible, les de couvées de taille augmentée ont une faible croissance et de ce fait, une probabilité de survie plus faible. Dans peu voire aucune couvée les deux poussins survivent jusqu'à l'envol. Lorsque la disponibilité en nourriture est bonne, l'augmentation de la taille des couvées ne modifie pas la croissance et la survie des poussins chez plusieurs espèces de Sulidés, dont le fou de Bassan (Nelson, 1964; Navarro, 1991; Bunce, 2001). Les couvées de deux poussins produisent un plus grand nombre de poussins jusqu'à l'envol que les couvées naturellement composées d'un seul poussin.

Lors de la supplémentation alimentaire des poussins, l'attente des parents à la colonie, la croissance des poussins et leur survie informe de la disponibilité en nourriture. Lorsque celle-ci est faible, les parents de couvées supplémentés en nourriture passent plus de temps au nid avec le poussin, les poussins ont une meilleure croissance et de ce fait, une probabilité de survie plus élevée. Lorsque la disponibilité en nourriture est bonne, l'augmentation de la taille des couvées ne modifie pas la croissance et la survie des poussins (Navarro, 2010).

5.4 TAILLE DE LA COUVEE

Chez certaines espèces d'oiseaux, les adultes reproducteurs subissent une diminution de leur masse corporelle suite à l'éclosion (Croll *et al.*, 1991; Norberg, 1981; Jones, 1994; Nagy *et al.*, 2007). Il peut alors s'agir d'une réponse à un stress physiologique de la reproduction (Nagy *et al.*, 2007), ou au contraire d'une perte de masse adaptative, programmée suite à l'éclosion. Celle-ci permettrait de réduire la charge alaire et ainsi les coûts liés au vol, qui augmentent avec la demande en alimentation du poussin (Croll *et al.*, 1991; Norberg, 1981; Jones, 1994). Dans cette étude, la masse des adultes reproducteurs diminue tout au long de la période d'élevage du poussin. En particulier, entre l'éclosion et

la 3^{ème} semaine. Cette diminution soudaine, survient au moment où le poussin est en mesure de quémander et stimuler la réponse alimentaire de ses parents en fonction de sa faim (Nelson, 1978). Il s'agirait donc d'une perte de masse adaptative, programmée suite à l'augmentation de la demande en nourriture de la couvée. En effet, une étude a déjà montré que la perte de poids des adultes au cours de la saison de reproduction serait adaptative, plutôt que sous-jacente à un stress (Barrett *et al.*, 1985).

Néanmoins, les adultes ayant une couvée de taille augmentée sont plus légers que les autres adultes à la fin de la saison de reproduction. Cette perte de masse plus élevée pourrait être la conséquence d'un stress causé par l'élevage d'une couvée plus grande. Lors de son expérience d'augmentation de la taille des couvées, Nelson (1964) a précisé que l'avantage de plus grandes couvées ne doit pas être compensé par une baisse de la longévité et de la productivité des parents. Le fou de Bassan n'élèverait donc naturellement qu'un seul poussin pour ne pas affecter sa propre survie en période de faible disponibilité en nourriture. Cela rejoint la théorie selon laquelle la taille d'une couvée correspondrait au nombre au nombre d'œufs que les parents peuvent élever correctement de la couvaison à l'envol du poussin, sans influencer la probabilité de survie après l'envol du poussin, son recrutement, et la survie des adultes (Lack, 1954; Nelson, 1964; Jarvis, 1974). Élever deux poussins augmenterait ainsi la productivité du fou de Bassan pendant une période, mais épuiserait plus rapidement les stocks de nourriture, par l'alimentation d'un poussin supplémentaire. Sa survie et son succès de reproduction seraient alors affectés. À long terme, cette stratégie serait peut-être moins favorable à la croissance de ses populations.

5. CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude apporte une explication à la taille des couvées du fou de Bassan, composée d'un seul poussin pour éviter un élevage trop coûteux qui affecterait l'intégrité des parents dans les périodes où la nourriture est peu disponible.

Elle met également en évidence que les priorités des parents diffèrent en fonction de l'âge du poussin. Jusqu'à ce que le poussin atteigne environ trois semaines, l'effort est axé sur sa protection. Au-delà, l'effort de protection diminue, pour permettre à l'effort d'alimentation d'augmenter. À ce stade, la masse des adultes semble soudainement diminuer.

Une expérience d'augmentation de la taille des couvées et/ou de supplémentation alimentaire couplée à la mesure de la croissance et de la survie des poussins a permis de mettre en évidence une mauvaise disponibilité en nourriture pour le fou de Bassan, de manière rapide, sans avoir de connaissance a priori sur la colonie. Dans le cas de la supplémentation alimentaire, les poussins ont une croissance et une survie augmentées par le traitement. Dans le cas de l'augmentation de la taille des couvées, c'est l'inverse.

La disponibilité en nourriture est faible pour le fou de Bassan de l'île Bonaventure. Néanmoins, cet oiseau marin est sensible aux variations de disponibilité en nourriture de son environnement, qui affectent ses paramètres de reproduction. Cette sensibilité entraîne des longs voyages d'alimentation en mer, pendant lesquels il n'est pas en mesure de remplacer son partenaire au nid dans la garde et le nourrissage du poussin. Son partenaire se voit exposé au risque d'inanition pendant cette période de privation et quitte alors le nid pour s'alimenter à son tour. Son poussin est laissé seul au nid, sans alimentation, ni protection contre les agressions de ses voisins. La croissance de ce

dernier est ralentie et il risque de mourir d'inanition, des agressions de ses voisins, ou de l'interaction de ces deux facteurs.

Il serait maintenant intéressant de connaître la cause de cette réduction de la disponibilité en nourriture dans l'aire de reproduction du fou de Bassan. Il pourrait s'agir du dérangement des proies à proximité de la colonie qui diminuerait la profitabilité des bancs de poisson pendant la période de reproduction, du fait de la taille importante de la colonie de fou de Bassan, qui est l'une des plus grandes au monde. Il pourrait aussi s'agir de la conséquence des changements environnementaux globaux sur l'environnement, par laquelle les proies du fou de Bassan aurait changé de distribution, en migrant plus en profondeur dans la colonne d'eau, en se déplaçant vers des eaux de températures favorables, ou bien changé d'abondance, après avoir été surexploitées par la pêche commerciale, ou d'une interaction tous ces phénomènes. Dans le cas de la surexploitation des ressources marines, l'étude des stocks de poissons pélagiques couplée à la mesure des paramètres de reproduction sur plusieurs années permettrait d'estimer les seuils de disponibilité en différentes proies à partir desquels la disponibilité devient faible pour le fou de Bassan, et de proposer ainsi des mesures en termes de gestion de la pêche pour que la dynamique des populations de fou de Bassan ne soit pas affectée par ces activités.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AINLEY, D.G., C.A. RIBIC, G. BALLARD, S. HEATH, I. GAFFNEY, B.J. CARL, K.J. BARTON, P.R. WILSON et S. WEBB. 2004. « Geographic structure of Adélie Penguin populations: Overlap in colony-specific foraging areas ». *Ecological monographs*, volume 74, numéro 1, pp. 159-178.

AINLEY, D.G., P.R. WILSON, K.J. BARTON, G. BALLARD, N. NUR et B. KARL. 1998. « Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea ». *Polar Biology*, volume 20, numéro 5, pp. 311-319.

ASHMOLE, N.P. 1963. « The regulation of numbers of tropical oceanic birds ». *Ibis*, volume 103, numéro 3, pp. 458-473.

BALLANCE, L.T., D.G. AINLEY, G. BALLARD, et K. BARTON. 2009. « An energetic correlate between colony size and foraging effort in seabirds, an example of the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* ». *Journal of Avian Biology*, volume 40, numéro 3, pp. 279-288.

BARANGE, M., J.G. FIELD, R.P. HARRIS, E.E. HOFMANN, R.I. PERRY et F. WERNER. 2010. *Marine ecosystems and global change*. New York, NY, USA : Oxford University Press.

BARRETT, R.T., R. FIELER, T. ANKER-NILSSEN et F. RIKARDBSEN. 1985. « Measurements and weight changes of norwegian adult puffins *Fratercula arctica* and kittiwakes *Rissa tridactyla* during the breeding season ». *Ringing and Migration*, volume 6, numéro 2, pp. 102-112.

BARTHOLOMEW, G.A. 1966. « The role of behavior in the temperature regulation of the masked booby ». *The Condor*, volume 68, numéro 6, pp. 523-535.

BECKER, B.H. et S.R. BEISSINGER. 2003. « Scale-dependent habitat selection by a nearshore seabird, the Marbled Murrelet, in a highly dynamic upwelling system ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 256, pp. 243-255.

BIJLEVELD, A.I. et R.H.E. MULLERS. 2009. « Reproductive effort in biparental care: an experimental study in long-lived Cape gannets ». *Behavioral Ecology*, volume 20, numéro 4, pp. 736-744.

BIRKHEAD, T.R., et R.W. FURNESS. 1985. « Regulation of seabird populations ». Dans *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*, sous la dir. de (R.M. Sibly et R.H. Smith), pp. 145-167. Oxford : Blackwell Scientific Publications.

BIRT, V.L., T.P. BIRT, D. GOULET, D.K. CAIRNS et W.A. MONTEVECCHI. 1987. « Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 40, numéro 3, pp. 205-208.

BIRT-FRIESEN, V.L., W.A. MONTEVECCHI, D.K. CAIRNS et S.A. MACKO. 1989. « Activity-specific metabolic rates of free-living northern gannets and other seabirds ». *Ecology*, volume 70, numéro 2, pp. 357-367.

BOERSMA, P.D. 1978. « Breeding patterns of Galapagos penguins as an indicator of oceanographic conditions ». *Science*, volume 200, numéro 4349, pp. 1481-1483.

BOLKER, B.M., M.E. BROOKS, C.J. CLARK, S.W. GEANGE, J.R. POULSEN, M.H.H. STEVENS et J.S.S. WHITE. 2009. « Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution ». *Trends in Ecology & Evolution*, volume 24, numéro 3, pp. 127-135.

BRIERLEY, A.S. et P.G. FERNANDES. 2001. « Diving depths of northern gannets: acoustic observations of *Sula bassana* from an autonomous underwater vehicle ». *The Auk*, volume 118, numéro 2, pp. 529-534.

BUNCE, A. 2001. « Effects of supplementary feeding and artificial twinning on nestling growth and survival in Australasian gannets (*Morus serrator*) ». *Emu*, volume 101, numéro 2, pp. 157-162.

BUNCE, A., F.I. NORMAN, N. BROTHERS, et R. GALES. 2002. « Long-term trends in the Australasian gannet (*Morus serrator*) population in Australia: the effect of climate change and commercial fisheries ». *Marine Biology*, volume 141, numéro 2, pp. 263-269.

BURGER, A.E. 1981. « Time budgets, energy needs and kleptoparasitism in breeding lesser sheathbills (*Chionis minor*) ». *Condor*, pp. 106-112.

CAIRNS, D.K. 1988. « Seabirds as indicators of marine food supplies ». *Biological Oceanography*, volume 5, numéro 4, pp. 261-271.

CAIRNS, D.K. 1992. « Bridging the Gap between Ornithology and Fisheries Science: Use of Seabird Data in Stock Assessment Models ». *The Condor*, volume 94, numéro 4, pp. 811-824.

CHAPDELAINÉ, G. 1995. « Le Fou de Bassan ». Dans *Les Oiseaux nicheurs du Québec : Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional*, sous la dir. de (J. Gauthier et Y. Aubry), pp. 224-227. Montréal : Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux et le Service canadien de la faune, Environnement Canada - région du Québec.

CHAPDELAINÉ, G., P. LAPORTE et D.N. NETTLESHIP. 1987. « Population, productivity and DDT contamination trends of Northern Gannets (*Sula bassanus*) at

Bonaventure Island, Québec, 1967–1984 ». *Canadian Journal of Zoology*, volume 65, numéro 12, pp. 2922-2926.

CHARDINE, J.W., J.F. RAIL et S. WILHELM. 2013. « Population dynamics of Northern gannets in North America, 1984–2009 ». *Journal of Field Ornithology*, volume 84, numéro 2, pp. 187-192.

CHASTEL, O., H. WEIMERSKIRCH, et P. JOUVENTIN. 1995. « Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species ». *Ecology*, volume 76, numéro 7, pp. 2240-2246.

COOK, M.I. et K.C. HAMER. 1997. « Effects of supplementary feeding on provisioning and growth rates of nestling Puffins *Fratercula arctica*: evidence for regulation of growth ». *Journal of Avian Biology*, pp. 56-62.

COOPER, J. 1978. « Energetic requirements for growth and maintenance of the Cape gannet (Aves: Sulidae) ». *Zoologica Africana*, volume 13, numéro 2, pp. 305-317.

CRAWFORD, R.J.M., P.J. BARHAM, L.G. UNDERHILL, L.J. SHANNON, J.C. COETZEE, B.M. DYER, T.M. LESHORO et L. UPFOLD. 2006. « The influence of food availability on breeding success of African penguins *Spheniscus demersus* at Robben Island, South Africa ». *Biological Conservation*, volume 132, numéro 1, pp. 119-125.

CRAWFORD, R.J.M. et P.A. SHELTON. 1978. « Pelagic fish and seabird interrelationships off the coasts of South West and South Africa ». *Biological Conservation*, volume 14, numéro 2, pp. 85-109.

CRICK, H.Q. 2004. « The impact of climate change on birds ». *Ibis*, volume 146, numéro s1, pp. 48-56.

CROLL, D.A., A.J. GASTON et D.G. NOBLE. 1991. « Loss of Mass in Thick-Billed Murres ». *Condor*, volume 93, numéro 3, pp. 496-502.

CSIRKE, J. et J.A. ULLAND. 1988. « Small shoaling pelagic fish stocks ». *Fish population dynamics: the implications for management*, pp. 271-302.

DIAMOND, J.M., W.H. KARASOV, D. PHAN et F.L. CARPENTER. 1986. « Digestive physiology is a determinant of foraging bout frequency in hummingbirds ». *Nature*, volume 320, numéro 6057, pp. 62-63.

DONEY, S.C., M RUCKELSHAUS, J.E DUFFY, J.P. BARRY, F. CHAN, C.A. ENGLISH, H.M. GALINDO, J.M. GREBMEIER, A.B. HOLLOWED, N. KNOWLTON, J. POLOVINA, N.N. RABALAIS, W.J. SYDEMAN et L.D. TALLEY. 2012. « Climate change impacts on marine ecosystems ». *Ann Rev Mar Sci*, volume 4, pp. 11-37.

DRENT, R. H. et S. DAAN. 1980. « The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding 1 ». *Ardea*, volume 68, pp. 225-252.

DURANT, J.M., N.C. STENSETH, T. ANKER-NILSSEN, M.P. HARRIS, P.M. THOMPSON et S. WANLESS. 2004. « Marine birds and climate fluctuation in the North Atlantic ». Dans *Marine Ecosystems and Climate Variation: the North Atlantic – a Comparative Perspective*, sous la dir. de (N.C. Stenseth, G. Ottersen, J.W. Hurrell et A. Belgrano), pp. 95–105. Oxford : Oxford University Press.

ELSTON, D.A., G.W. HORGAN et E.A. HUNTER. 2001. *Introduction to REML for scientists*. Edinburgh : BioSS.

ERIKSTAD, K.E., P. FAUCHALD, T. TVERAA et H. STEEN. 1998. « On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability ». *Ecology*, volume 79, numéro 5, pp. 1781-1788.

FAIR, J.M. 2010. Dans *Guidelines to the Use of Wild Birds in Research*, sous la dir. de (J. Jones), p. 38 et p. 75. Washington. DC, USA : Ornithological Council.

FREDERIKSEN, M., S WANLESS, M.P. HARRIS, P. ROTHERY et L.J. WILSON. 2004. « The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North

Sea black-legged kittiwakes ». *Journal of Applied Ecology*, volume 41, numéro 6, pp. 1129-1139.

FURNESS, R.W. 2007. « Responses of seabirds to depletion of food fish stocks ». *Journal of Ornithology*, volume 148, numéro 2, pp. 247-252.

FURNESS, R.W. et T.R. BIRKHEAD. 1984. « Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season ». 1984. *Nature*, volume 311, pp. 655-656.

FURNESS, R.W. et K.C.J. CAMPHUYSEN. 1997. « Seabirds as monitors of the marine environment ». *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, volume 54, numéro 4, pp. 726-737.

FURNESS, R.W. et J. COOPER. 1982. « Interactions between breeding seabird and pelagic fish populations in the Southern Benguela region ». *Marine Ecology Progress Series. Oldendorf*, volume 8, numéro 3, pp. 243-250.

FURNESS R.W. et J.J.D. GREENWOOD. 1993. *Birds as monitors of environmental change*. London : Chapman & Hall London, 1901 p.

FURNESS, R.W. et M.L. TASKER. « Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitivity of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea ». 2000. *Marine Ecology Progress Series*, volume 202, pp. 253-264.

GARTHE, S., S. BENVENUTI et W.A. MONTEVECCHI. 2000. « Pursuit plunging by northern gannets (*Sula bassana*)" feeding on capelin (*Mallotus villosus*)" ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, volume 267, numéro 1454, pp. 1717-1722.

GARTHE, S., N. GUSE, W.A. MONTEVECCHI, J.F. RAIL et F. GREGOIRE. 2014. « The daily catch: Flight altitude and diving behavior of northern gannets feeding on Atlantic mackerel ». *Journal of Sea Research*, volume 85, pp. 456-462.

GARTHE, S., W.A. MONTEVECCHI et G.K. DAVOREN. 2007. « Flight destinations and foraging behaviour of northern gannets (*Sula bassana*) preying on a small forage fish in a low-Arctic ecosystem ». *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, volume 54, numéro 3, pp. 311-320.

GILL, F.B. 2007. *Ornithology*. 3^e edition. New York : W.H. Freeman and Company, p.245-271.

GREGOIRE, F., J.L. BEAULIEU, M.H. GENDRON et I. LEVESQUE. 2013. *Le maquereau bleu (Scomber scombrus L.) des sous-régions 3 et 4 de l'OPANO en 2011*. Ottawa Ontario : Secrétariat canadien de consultation scientifique, 49 p.

GRÉMILLET, D., L. PICHEGRU, F. SIORAT et J.Y. GEORGES. 2006. « Conservation implications of the apparent mismatch between population dynamics and foraging effort in French northern gannets from the English Channel ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 319, pp. 15-25.

GULLAND, J.A. 1983. *Fish Stock Assessment: A Manual of Basic Methods*. New York : J. Wiley, 223 p.

HAMER, K.C., E.M. HUMPHREYS, S. GARTHE, J. HENNICKE, G. PETERS, D. GRÉMILLET, R.A. PHILLIPS, M.P. HARRIS et S. WANLESS. 2007. « Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: flexibility, consistency and constraint ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 338, pp. 295-305.

HAMER, K.C., R.A. PHILLIPS, J.K. HILL, S. WANLESS et A.G. WOOD. 2001. « Contrasting foraging strategies of gannets *Morus bassanus* at two North Atlantic colonies: foraging trip duration and foraging area fidelity ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 224, pp. 283-290.

HARDING, A.M.A., J.F. PIATT et J.A. SCHMUTZ. 2007. « Seabird behavior as an indicator of food supplies: sensitivity across the breeding season ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 352, pp. 269-274.

HARRIS, M.P. 1978. « Supplementary feeding of young puffins, *Fratercula arctica* ». *The Journal of Animal Ecology*, pp. 15-23.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE IPCC. 2013. *Climate Change 2013 The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA : Cambridge University Press.

JARVIS, M.J.F. 1974. « The Ecological Significance of Clutch Size in the South African Gannet (*Sula capensis* (Lichtenstein)) ». *The Journal of Animal Ecology*, pp. 1-17.

JONES, G.M. et J.A. VALE. 2000. « Mechanisms of toxicity, clinical features, and management of diquat poisoning: a review ». *Journal of Toxicology: Clinical Toxicology*, volume 38, numéro 2, pp. 123-128.

KIRK, R.E., 1982. *Experimental design: procedures for the behavioral sciences*. Monterey, CA, USA : Brooks-Cole.

KIRKHAM, I.R. et W.A. MONTEVECCHI. 1982. « Growth and thermal development of Northern Gannets (*Sula bassanus*) in Atlantic Canada ». *Colonial Waterbirds*, pp. 66-72.

KORPIMÄKI, E. et K. NORRDAHL. 1989. « Predation of Tengmalm's owls: numerical responses, functional responses and dampening impact on population fluctuations of microtines ». *Oikos*, pp. 154-164.

KREBS, C.J. 2002. « Two complementary paradigms for analysing population dynamics ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, volume 357, numéro 1425, pp. 1211-1219.

LACK, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford : Clarendon Press.

LACK, D. 1966. *Population studies of birds*. Oxford : Clarendon Press.

LEWIS, S., S. BENVENUTI, L. DALL-ANTONIA, R. GRIFFITHS, L. MONEY, T.N. SHERRATT, S. WANLESS et K.C. HAMER. 2002. « Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, volume 269, numéro 1501, pp. 1687-1693.

LEWIS, S., D. GREMILLET, F. DAUNT, P.G. RYAN, R.J. CRAWFORD et S. WANLESS. 2006. « Using behavioural and state variables to identify proximate causes of population change in a seabird ». *Oecologia*, volume 147, numéro 4, pp. 606-614.

LEWIS, S., K.C. HAMER, L. MONEY, R. GRIFFITHS, S. WANLESS et T.N. SHERRATT. 2004. « Brood neglect and contingent foraging behavior in a pelagic seabird ». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, volume 56, numéro 1, pp. 81-88.

LEWIS, S., T.N. SHERRATT, K.C. HAMER et S. WANLESS. 2001. « Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird ». *Nature*, volume 412, numéro 6849, pp. 816-819.

LINDEN, M. et A.P. MØLLER. 1989. « Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds ». *Trends in Ecology and Evolution*, volume 4, numéro 12, pp. 367-371.

LOTZE, H.K., H.S. LENIHAN, B.J. BOURQUE, R.H. BRADBURY, R.G. COOKE, M.C. KAY, S.M. KIDWELL, M.X. KIRBY, C.H. PETERSON et J.B.C. JACKSON. 2006. « Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas ». *Science*, volume 312, numéro 5781, pp. 1806-1809.

MARKONES, N., V. DIERSCHKE et S. GARTHE. 2010. « Seasonal differences in at-sea activity of seabirds underline high energetic demands during the breeding period ». *Journal of Ornithology*, volume 151, numéro 2, pp. 329-336.

MONAGHAN, P. et R.G. NAGER. 1997. « Why don't birds lay more eggs? ». *Trends in Ecology and Evolution*, volume 12, numéro 7, pp. 270-274.

MONAGHAN, P., J.D. UTTLEY, M.D. BURNS, C. THAINE et J. BLACKWOOD. 1989. « The relationship between food supply, reproductive effort and breeding success in Arctic Terns *Sterna paradisaea* ». *The Journal of Animal Ecology*, pp. 261-274.

MONAGHAN, P. et B. ZONFRILLO. 1986. « Population dynamics of seabirds in the Firth of Clyde ». *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*, volume 90, pp. 363-375.

MONTEVECCHI, W.A. 2007. « Binary dietary responses of northern gannets *Sula bassana* indicate changing food web and oceanographic conditions ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 352, pp. 213-220.

MONTEVECCHI, B., J. CHARDINE, J.F. RAIL, S. GARTHE, D. PELLETIER, P. REGULAR, C. BURKE, A. HEDD, L.M. TRANQUILLA, S. BENNETT, C. MOONEY, K. POWER, T. POWER, H. HOGAN, P.Y. DAOUST, J. LAWSON, L. ROGERS, S. WILHELM, M. MONTEVECCHI et A. LANG. 2013. « Extreme Event in a Changing Ocean Climate: Warm-Water Perturbation of 2012 Influences Breeding Gannets and Other Marine Animals in the Northwest Atlantic and Gulf of St. Lawrence ». *The Osprey*, volume 44, pp. 14-19.

MONTEVECCHI, W.A. et R.A. MYERS. 1997. « Centurial and decadal oceanographic influences on changes in northern gannet populations and diets in the north-west Atlantic: implications for climate change ». *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, volume 54, numéro 4, pp. 608-614.

MOWBRAY, T.B. 2002. « Northern Gannet (*Morus bassanus*) ». Dans *The Birds of North America*, sous la dir. de (A. Poole et F. Gill). Philadelphia, PA, USA : The Birds of North America, Inc.

MULLERS, R.H.E. et R.A. NAVARRO. 2010. « Foraging behaviour of Cape gannets as an indicator of colony health status ». *Endangered Species Research*, volume 12, numéro 3, pp. 193-202.

NAGY, L.R., D. STANCULESCU et R.T. HOLMES. 2007. « Mass loss by breeding female songbirds: food supplementation supports energetic stress hypothesis in black-throated blue warblers ». *The Condor*, volume 109, numéro 2, pp. 304-311.

NAVARRO, R.A. 1991. « Food addition and twinning experiments in the Cape gannet: effects on breeding success and chick growth and behavior ». *Colonial Waterbirds*, pp. 92-102.

NELSON, J. B. 1964. « Factors influencing clutch-size and chick growth in the North Atlantic Gannet *Sula bassana* ». *Ibis*, volume 106, numéro 1, pp. 63-77.

NELSON, B. 1978. *The Sulidae: gannets and boobies*. Vermillion, SD, USA : Oxford University Press, 336 p.

NORBERG, R.A. 1981. « Temporary weight decrease in breeding birds may result in more fledged young ». *The American Naturalist*, volume 118, numéro 6, pp. 838-850.

OJOWSKI, U., C. EIDTMANN, R. FURNESS et S. GARTHE. 2001. « Diet and nest attendance of incubating and chick-rearing northern fulmars (*Fulmarus glacialis*) in Shetland ». *Marine Biology*, volume 139, numéro 6, pp. 1193-1200.

ORIAN, G.H. et N.E. PEARSON. 1979. « On the theory of central place foraging ». Dans *Analysis of ecological systems*, sous la dir. de (D.J. Horn, R.D. Mitchell et G.R. Stairs), pp. 155-177. Columbus, OS, USA : Ohio State University Press.

PATTERSON, H.D. et R. THOMPSON. 1971. « Recovery of inter-block information when block sizes are unequal ». *Biometrika*, volume 58, pp. 545-554.

PERRINS, C.M. « The timing of birds 'breeding seasons ». 1970. *Ibis*, volume 112, numéro 2, pp. 242-255.

PETTEX, E. 2011. « Ecologie alimentaire du fou de Bassan *Morus bassanus* en Atlantique Nord à des échelles spatio-temporelles multiples ». Thèse de doctorat, Université Montpellier II, 182 p.

PICHEGRU, L., P.G. RYAN, R.J.M. CRAWFORD, C.D. VAN DER LINGEN et D. GREMILLET. 2010. « Behavioural inertia places a top marine predator at risk from environmental change in the Benguela upwelling system ». *Marine Biology*, volume 157, numéro 3, pp. 537-544.

PINAUD, D., Y. CHEREL et H. WEIMERSKIRCH. 2005. « Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 298, pp. 295-304.

POULIN, J.M. 1968. « Reproduction du Fou de Bassan, île Bonaventure, Québec.(Perspective écologique) ». Thèse de doctorat, Université Laval, pp. 110.

R CORE TEAM. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <<http://www.r-project.org/>>.

RADLINSKI, M.K., M.A. SUNDERMEYER, J.J. BISAGNI et S.X. CADRIN. 2013. « Spatial and temporal distribution of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) along the northeast coast of the United States, 1985-1999 ». *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, p. 11.

RAIL, J.F. 2009. « Les fous de Bassan du parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé: situation actuelle et opportunités de recherche ». *Naturaliste Canadien*, volume 133, numéro 3, pp. 33-38.

REID, W.V., H.A. MOONEY, A. CROPPER, D. CAPISTRANO, S.R. CARPENTER, K. CHOPRA, P. DASGUPTA, T. DIETZ, A.K. DURAIAPPAH, R. HASSAN, R. KASPERSON, R. LEEMANS, R.M. MAY, A.J. MCMICHAEL, P. PINGALI, C. SAMPER, R. SCHOLLES, R.T. WATSON, A.H. ZAKRI, Z. SHIDONG, N.J. ASH, E. BENNETT, P. KUMAR, M.J. LEE, C. RAUDSEPP-HEARNE, H. SIMONS, J. THONELL et N.B. ZUREK. 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Washington, DC : Island Press, 138 p.

RICKLEFS, R.E. 1983. « Avian postnatal development ». Dans *Avian biology*, sous la dir. de (D.S. Farner, J.R. King et K.C. Parkes), pp. 1-83. Volume 7. New York, NY, USA : Academic Press.

ROFF, D. 1993. *Evolution of life histories: theory and analysis*. New York, NY, USA : Chapman and Hall.

STEARNS, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. New York, NY, USA : Oxford University Press.

UTTLEY, J.D., P. WALTON, P. MONAGHAN et G. AUSTIN. 1994. « The effects of food abundance on breeding performance and adult time budgets of guillemots *Uria aalge* ». *Ibis*, volume 136, numéro 2, pp. 205-213.

VANDER WERF, E. 1992. « Lack's Clutch Size Hypothesis: An Examination of the Evidence Using Meta-Analysis ». *Ecology*, volume 73, numéro 5, pp. 1699-1705.

WAGHORN, E.J. 1982. « Population changes of the Australasian Gannet *Morus serrator* (Gray) at the Motu Karamarama Gannetry, Hauraki Gulf, New Zealand ». *Emu*, volume 82, numéro 5, pp. 286-295.

WANLESS, S., M. FREDERIKSEN, F. DAUNT, B.E. SCOTT et M.P. HARRIS. 2007. « Black-legged kittiwakes as indicators of environmental change in the North Sea: evidence from long-term studies ». *Progress in Oceanography*, volume 72, numéro 1, pp. 30-38.

WANLESS, S., M.P. HARRIS, S. LEWIS, M. FREDERIKSEN et S. MURRAY. 2008. « Later breeding in northern gannets in the eastern Atlantic ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 370, pp. 263-269.

WANLESS, S., M.P. HARRIS, P. REDMAN et J.R. SPEAKMAN. 2005. « Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 294, pp. 1-8.

WEHLE, D.H.S. 1983. « The food, feeding, and development of young Tufted and Horned Puffins in Alaska ». *Condor*, pp. 427-442.

WEIMERSKIRCH, H. 1999. « The role of body condition on breeding and foraging decisions in albatrosses and petrels ». Dans *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress*, sous la dir. de (N.J. Adams et R.H. Slotow), pp. 1178-1189. Johannesburg, South Africa : BirdLife.

YOM-TOV, Y. 1974. « The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying date of the crow (*Corvus corone L.*) ». *The Journal of Animal Ecology*, pp. 479-498.

