

THESE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITE DES ANTILLES
Faculté des sciences exactes et naturelles
École doctorale pluridisciplinaire

Discipline : Physiologie et biologie des organismes-populations-interactions

Présentée par Carine PRECHEUR

Pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université des Antilles

Ecologie et conservation du puffin d'Audubon (*Puffinus lherminieri lherminieri*) de la réserve naturelle des îlets de Sainte-Anne (Martinique)

Sous la direction de Vincent BRETAGNOLLE et Alain ROUSTEAU



Soutenu le 17 décembre 2015 au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé

N : 2015AGUY0889

Jury :

Vincent BRETAGNOLLE, DR, CEBC-université la Rochelle, Directeur de thèse
Alain ROUSTEAU, MCF HDR, Université des Antilles, co-directeur de thèse
Pascal SAFFACHE, Professeur, Université des Antilles, Président
Eric VIDAL, DR, IRD, UMR IMBE, Rapporteur
Pierrick BOCHER, MCF-HDR, Université de la Rochelle, Rapporteur

A ma famille qui m'a toujours soutenu

A toi mon amour, durant cette étape de ma vie tu as été mon plus fervent supporter, merci !!!

Remerciements

Ça y est, cette sacrée aventure de thèse, pleine de rebondissements, que j'ai été contente d'accomplir, est achevée et bien sûr elle n'aurait pas été possible sans une foule de personnes et d'organismes entre la Martinique et la France. Un bon nombre de personnes à remercier et je m'en excuse par avance si j'en oublie certains.

Tout d'abord, cette thèse a eu pour objectif de répondre aux besoins de gestionnaires qui souhaitaient évaluer le statut démographique de la colonie de puffins d'Audubon et à partir de cela s'orienter vers des nouvelles mesures de conservation. Plusieurs organismes ont contribué à ce projet, le Parc Naturel Régional de la Martinique (PNRM), la DEAL Martinique (Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement), l'ONF Martinique (Office National des Forêts) que je remercie de leur confiance tout au long de ce projet et pour m'avoir permis de réaliser cette thèse dans de bonnes conditions. Merci de votre réactivité, votre bonne volonté pour favoriser des bonnes conditions de terrain et les échanges fructueux que l'on a pu avoir autour des résultats de travaux présentés au cours de diverses réunions. Je remercie particulièrement : Ronald Brithmer, Nadine Vénumière, Patrice Laune, Maurice Veilleur, Fred Martail, Jean-Claude Nicolas, Daniel Chomet, Cyrille Barnérias, Julien Mailles, Jean-Louis Vernier, Yvonne Remi, Rodrigue Doré.

Les travaux de la thèse ont été financé par la DEAL Martinique via les fonds européens de développement régional FEDER, les moyens logistiques apportés par le PNRM et l'ONF, et je remercie également le conseil régional de la Martinique de m'avoir accordé une bourse doctorale.

Merci à toi Vincent de m'avoir permis de faire cette thèse, d'avoir cru en mes capacités. Je me souviens du moment où je t'ai contacté pour la première fois lors de mon stage de M2 sur la dynamique de population des puffins d'Audubon de Martinique. Je t'ai juste contacté par email pour me donner un avis sur mes analyses CMR et sans même te l'avoir demandé tu as été mon encadrant officiel, et indispensable pour cette fin de stage.

Et puis même 3 ans après mon master 2, lorsque je t'ai contacté à nouveau (toujours que par email) pour savoir si tu pourrais être mon directeur de thèse pour continuer une étude sur le puffin d'Audubon, là encore tu as répondu favorablement !!!

Merci d'avoir pris le temps de venir me former sur les manips des puffins en Martinique; de m'avoir permis de participer à plusieurs workshops, et conférences, car certains moments n'étaient pas forcément les plus propices (par exemple, entre 2 sessions de terrain ou à la fin de la thèse) ; d'avoir appuyé régulièrement mes requêtes quand c'était nécessaire, merci pour ta réactivité même à 8000 km de distance ! Ça n'a pas toujours été évident, mais je t'exprime à nouveau ma gratitude et puis de toute façon la science n'a pas d'intérêt sans débat !!N'est-ce pas !

Alain Rousteau, je suis contente d'avoir pu profiter de ton expertise. Bien que tu ne sois pas spécialiste des oiseaux marins, tu as su être de bon conseil et être bon critique pour certains

de mes travaux. Merci pour ta disponibilité sans faille, ta réactivité, tes paroles rassurantes ; ces réunions avec toi ces derniers mois de thèse m'ont beaucoup apporté.

Merci à toi Pascal Saffache, pour l'appui auprès des organismes partenaires que tu m'as donné pour le début de ce projet de thèse. Malgré ton planning bien chargé, tu as su être disponible et être de bon conseil également, merci.

J'ai eu la chance de pouvoir compter sur des collaborateurs également indispensables pour la réalisation de mes travaux.

Merci énormément Christophe Barbraud pour ce temps que tu m'as consacré à m'appuyer dans les analyses démographiques (ça fait du bien d'être rassurée dans ce qu'on fait), et d'avoir collaboré sur l'article démo. Ça n'était pas du tout prévu au départ, merci pour ta pédagogie, ta patience, ta gentillesse et ton esprit positif (au-delà de mes doutes et insatisfactions).

Merci Karine Delord et David Pinaud, pour votre collaboration sur l'article foraging. Il n'est pas encore terminé (enfin près à soumettre), mais merci de m'avoir appuyé particulièrement dans les analyses. Merci pour votre enthousiasme !

Merci Eric Vidal et Pierrick Bocher d'avoir accepté d'être rapporteurs de ma thèse, à une période où vous étiez contraints par vos sessions de terrain. Merci pour votre patience.

Merci à toi, Rodolphe, frère pour tes remarques et suggestions judicieuses lors de la relecture de mon manuscrit (j'espère avoir bien pensé le Tao Lu !).

Merci à Pascal Saffache et Damien Chevallier d'avoir accepté également d'être respectivement président de jury et examinateur de ma thèse.

Une grosse partie de mon travail s'est basée sur l'analyse de la base de données capture-marquage-recapture de puffins d'Audubon créée depuis 1995 par un ensemble d'ornithologues passionnés en Martinique. Un grand merci au défunt Pierre de Mercey et à Fred Martail fortement impliqués pour la gestion de la base de données. Fred, si je me souviens bien tu as assuré la lourde tâche de la gestion de la base de données et de l'organisation des sessions de capture à partir de 2000 en tant que responsable du programme personnel. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir transmis les données, en cherchant à la rendre la plus complète possible ! Autour de vous, plusieurs bagueurs ou membres associatifs se sont mobilisés également de manière plus ou moins constante ces 20 dernières années : merci à Maurice Mian, Jean-Claude Nicolas, Ronald Brithmer, David Belfan, Béatrice Conde, Laurent Dubief, Guy Jary, Stéphane Jérémie, Gilles Leblond, Claude Moyon, Séverine Raigné, Georges Tayalay et aux associations d'ornithologues AOMA (Association ornithologique de Martinique) et le Carouge.

Durant cette thèse, j'ai eu la chance d'effectuer l'équivalent de 2 sessions $\frac{1}{2}$ (1 session=6mois) de captures de puffins d'Audubon sur la RNNISA mais cela n'aurait pas été possible sans l'implication de nombreux bénévoles, agents des organismes partenaires, associations.

Entre ceux qui assuraient le transport en bateau vers l'îlet Hardy, ceux qui capturaient les puffins à la sortie des grottes, ceux qui les amenaient aux bagueurs, et des fois le/les bagueurs avec moi : Bèbèche, Mr Doré, Catherine Cassildé, Thomas Alexandrine, Christophe Augustin, Gilles Leblond, Romain Burvenique, Geneviève Baral, Jean-Claude Nicolas, Christophe Barbet, Elisa Curot-Lodeon, Levy Maugée, Anthony Bahuaud, Hubert Curfs, JM Madkaud, Pascal Vatblé, Laurent Juhel, Grégory Jabol, Myriam Bouaziz, Kelly Thomas, Marc Gilabert, Jocelyne Mouriessse, Julie Gresser, Marcel Bourgade, Sébastien Batifoulier, Rozenn le Scao, Christelle Toustou, Cyrille Barnerias, Fred Martail, Clarisse Moscou, Christel Jean-Louis, Carolyn Jean-Louis, Maxine Concy, Christelle Nisas, Véronique Erimée, Laurine Pheso, Nadjie Charlotte, Nicolas Boulard, Christophe Simonin, Arnaud Alice, Patrick Riba, Rodrique Doré, Yohan Masee, Sebatién Khali, Dominique Mona, Georges Tayalay, Claire Vercken de Vreuschmen, David Belfan, Quentin Piget, Schuller Lisa, Marie-Claude Roussel, Christelle Beranger, Vanessa Corre, Ronald Brithmer, Katie Johnson, Sébastien Gréaux, Felix Bompy, Guillaume Tollu, Alexia, Maud, Dary, Georges, Khifor, Mike, Camille, Julie, Vanessa, Enora, Yoma, Jean-François, Jonathan Mona, Christelle, Samuela, Anne-Sophie Rosier, Johannes Schuller, David, Charlotte Gully, Aurélie Brena (désolé pour ceux que j'ai oublié !).

Merci au Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) pour les autorisations de capture et baguage sur les puffins.

Différents chercheurs ont pu nourrir mes réflexions sur mes travaux de thèse de manière ponctuelle ou/et m'apporter d'indispensables conseils techniques : merci à Charly Bost, Will Mackin, Patrick Jodice, Yves Chérel, Henry Weimerskirch, Patrick Duncan, Olivier Chastel, Ghislain Doremus, Jean-Raphaël Gros-Desormeaux, Marie Nevoux, Lionel Reynal, Josyane Ronchail.

J'ai eu l'occasion d'occuper 3 bureaux durant ma thèse dans différents instituts :

Merci au directeur Fred Célimène de mon ancien laboratoire CEREGMIA de m'avoir chaleureusement accueilli lors de mes furtifs passages en Martinique au début de ma thèse.

Merci au directeur Patrick Quénehervé de l'IRD Martinique de m'avoir très gentiment permis d'utiliser un de vos bureaux. Cette demande a été très généreusement appuyée par Jean-Raphaël Gros-Désormeaux, dans le but d'une collaboration (manque de temps on n'a pas pu travailler sur cette partie de ma thèse mais j'espère que ce sera possible dans le futur !).

Merci pour vos sympathies: Jean-Valérie Marc, Murielle Mantran, Agnès Aurore, Sonia Achille, Marie-Laure Cherchel, Justine Lordinot, Jean-Claude Rofallet, Georges Adele, Marc Morell, Maurice Adrassé, Luc Rangon, Patrick Martine.

Finalement, là où j'aurai passé le plus de temps durant ma thèse c'est au centre d'études biologiques de Chizé (CEBC). Merci à Xavier Bonnet et Christophe Guinet actuels directeurs de m'avoir également accueilli dans vos locaux.

Aussi bien au niveau de la cellule administrative, informatique, des analyses laborantines au CEBC, merci d'avoir été coopératifs lors de mes démarches (mine de rien ça compte beaucoup aussi dans la vie d'un doctorant) : merci à Annie Telias, Evelyse Rouby, Delphine Bonnet, Martine Lacalle, Stéphanie Ruault, André Mariani, Arnaud Philippe, Peyrol Hallee Pascale.

Et bien sûr sans compter la partie restauration : c'était un plaisir chaque jour de venir manger au resto merci Christophe Coiffet et Arnaud Viollet pour votre bonne bouffe, vos caractères bien trempés et votre énergie positive !!

Merci à l'équipe Agripop, entre chercheurs, thésards, stagiaires, contractuels nouveaux et anciens :

-Isabelle Badenhauer, Sylvie Houte, Nicolas Gross, Lucas Borger, Bertrand Gaudre, Patrick Duncan, Pascal Monestiez, Maryline Roncoroni, Alex Coles, Fanny Loesch, Doriane Raout, Hélène Legrand, Ronan Marrec, Paul Miguet, Vincent Tolon, Mathieu Liaigre, Romain Bonnet, Gildas Lemonnier, Alexandre Villers (merci pour tes conseils !), Elie Gaget, Edo Tedesco, Lucas Torres.

-Gaétane le Provost, Louis Gross, Thomas Perrot, Alexis Saintilain (merci encore pour tes pains au chocolat !), Laura Henckel (Barbara et ma ptite Laura ne font qu'une !), Thierry Fanjas-Mercere (Titi, toujours la pêche !), Aurélie Dupeyron (la ptite Aurélie !), Kevin le Rest, Ludovic Renaudet, Lara Millon, Pierrick Devoucoux, Almut Schlaich, Paul Deroulers, Marie Lestrade.

-en particulier, merci les amies, Licia Calabrese, ma Licita de Italia (le pays où tout est parfait !!hihi!! et Adriana Iglesias Vasquez (Adrianita) ma péruvienne, que calor, que calor, « à ce moment de ma vie » (plus que quelques mois, ma belle !) !!!! Travailler sur la même thématique nous a sûrement rapproché mais pas seulement ; merci pour votre pêche les filles, pour ces moments super sympa qu'on a pu vivre, on a su se serrer les coudes jusqu'au bout !!!

Et plus généralement,

-Joffrey Joumaa, Baptiste Picard, Yves Lebras, Philippine Chambault, Paul Tixier, Fay Remi, Héloïse Guillot, Fabrice le Bouard, Florient Orgeret, Meillere Alizée,

-Merci également pour ces moments bien chouette : Cécile Bon (c'est bientôt ton tour, accroche toi !!elle est trop mimi ta ptite Luccie!!), Pamela Michael, Gianinna Passuni, Julien Collet (yo, ça gaze mon pote!), Alex Génin, Xavier Meyer, Elodie Camprasse, Fabien Vivier, Loriane Mendez, Héloïse Guillot, Chloé,

-Fab el Klékenn, merci pour ton soutien, cher ancien collègue de l'ifremer !

- Et aussi mes proprio Dominique et Yannick Besson merci pour votre formidable sympathie ; ça a été un plaisir de vous connaître

Mes moments de détente m'ont bien aidé à tenir le rythme de la thèse :

Merci à Dominique et Joëlle pour vos cours de yoga, très efficace !

Merci pour ces petits moments à la poterie Nadine, Charline, Karine (merci pour ton esprit positif !), Gaétane et Licia

Un grand merci à mes amis du théâtre Emma, et les autres Audrey, Pascale, Olivier, Daniel, Lylie, Delphine. Ces cours ont été une sacrée bouffée d'oxygène !

Sylvie et Ludivine pour vos formidables cours de zumba !!

Et puis, merci à la forêt de Chizé, un plaisir de m'y promener tous les jours !

Je choisis de terminer sur les personnes qui comptent le plus dans ma vie :

-merci les amis Ingrid (ne t'inquiète pas, on pourra continuer nos longues et superbes conversations où l'on refait le monde !!), Christounette (je viens bientôt te voir en Guyane !), Antigone (j'admire ton courage, reste tel quel !), Véro (merci pour ton soutien sans faille !), ma ptite Clarisse (merci sista pour les bonnes vibes !!), Domi (ou sé an réel !!), Yohan, Catherine.

-ma famille proche, mes parents, mes frères et sœurs qui m'ont toujours soutenu (même si des fois ils remettaient en cause l'intérêt de tout ça !!), merci Rod, Véro, Audrey, Gilou et Philippe ! aussi à ma belle-famille qui m'a bien soutenu aussi : Venise, Anne-Sophie, Mamie ta, Harry !

-merci doudou pour tout !! Cette épreuve de 3 ans et 10 mois de thèse n'était pas de tout repos. On a réussi à tenir malgré la distance, tu m'as toujours encouragé dans ce projet depuis le début. Il y a eu pleins de moments sympa pendant ma thèse mais tu as aussi été là dans mes moments de détresse, tu m'as toujours fait prendre les choses avec du recul quand j'avais la tête dans le guidon; merci doudou, tu sais que j'ai du caractère et que je suis forte mais à plusieurs reprises (je ne vais pas compter) tu as su me donner encore plus de force et de ténacité pour tenir. Doudou mwen konten an pil di sa bon dié poté an la vi nou !! Je t'aime doudou et jusque dans les derniers mois, les derniers jours de la thèse tu as été super !!!

Et pour finir (je sais c'était long !), je remercie Dieu, de toutes ces belles choses que j'ai pu accomplir et vivre durant ma thèse !!

*« Nous ne savons pas ce que nous faisons dans la nature tant que nous ne savons pas ce que
la nature aurait fait si nous n'avions rien fait »*

Wendell Berry

«... et il reste à l'Homme à conquérir toute interdiction immobilisée aux coins de sa ferveur »

Aimé Césaire

*« nous savons maintenant que le soleil tourne autour de notre Terre éclairant la parcelle
qu'à fixée notre volonté seule et que toute étoile chute de ciel en terre à notre commandement
sans limite »*

Aimé Césaire

« Fout fanm fo lè fanm fè tan fè fos pou fo »

Joby Bernabé

AVANT PROPOS

Cette thèse répondant principalement à des besoins de gestionnaires, a été réalisée avec la collaboration du Parc Naturel Régional de la Martinique (PRNM), la Direction de l'environnement, de l'Aménagement et du Logement (DEAL), l'Office National des Forêts (ONF), le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC) et l'Université des Antilles.

Le fonctionnement de la thèse a été financé par la DEAL Martinique via les fonds européens de développement régional FEDER. Les moyens logistiques (personnel pour les missions de terrain et/ou prise en charge du transport vers la réserve) ont été apportés par le PNRM et l'ONF. Une bourse doctorale du conseil régional de la Martinique m'a été octroyée pendant la durée de la thèse.

Ce manuscrit est composé de cinq parties, dont deux rédigées sous forme d'articles. Dans la première partie, nous resituons notre étude autour de la thématique de la biologie de la conservation, le cadre conceptuel de notre étude, pour ensuite détailler le contexte général de l'étude. Ensuite, nous présentons de manière succincte notre site et notre modèle d'étude ainsi qu'un détail non exhaustif des données récupérées et également les données acquises durant ma thèse. La partie 3 est un article soumis qui traite de la dynamique de population, de l'analyse de la viabilité de la population et de l'effet des variations climatiques sur la survie des puffins d'Audubon. La partie 4 est un article en cours de finalisation qui apporte des premiers éléments sur l'écologie alimentaire de cet oiseau, également une caractérisation de l'habitat d'alimentation ainsi qu'une évaluation des habitats potentiels.

Dans la dernière partie (partie 5), une synthèse et une discussion générale de l'ensemble des axes traités durant cette thèse sont abordés ainsi que différents éléments de perspective.

Pendant cette thèse, j'ai eu la chance de participer à différents groupes de travail et conférences:

- **2nd World Seabird Conference**, October 26 – 30, 2015, South Africa, talk: "How Audubon's shearwater from Caribbean region are impacted by environmental variation?"

-**Séminaire de restitution Life plus CAP DOM**, 30 juin-1er juillet 2015, Paris, intervention dans un débat : « Améliorer les connaissances sur des espèces grâce à des outils innovants pour l'outre-mer »

- **3rd International Marine Conservation Congress**, 14-18 August 2014, Glasgow, Scotland, UK, talk: "Climate variability effect on a tropical seabird: the case of Audubon's shearwater from the nature reserve of Martinique",

-**Réunion mission d'étude pour la création d'un parc naturel marin en Martinique**, juin 2014, présentation "les oiseaux marins en Martinique:enjeux, cas du puffin d'Audubon",

-**Matrix models for conservation and management of populations Workshop**, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), in Montpellier, France, 24-28 March 2014,

- Modelling Individual Histories with State Uncertainty Workshop, 18-22 March 2013, CEFE, Montpellier, France,

- **Satellite Tagging Workshop**, 15-23 October 2012, the Society for the Conservation and Study of Caribbean Birds, Jamaica.

Tout au long de ma thèse, particulièrement lors des sessions de capture des puffins, j'ai également eu à réaliser différentes réunions de restitution des avancées de ma thèse avec les partenaires du projet et d'autre part avec les bénévoles ainsi que des rapports des missions de terrain. J'ai également rédigé la partie sur les puffins d'Audubon dans le rapport « *Analyse Des Populations D'oiseaux Marins de La Réserve Naturelle Nationale Des îlets de Sainte-Anne: Dynamique Des Effectifs, Stratégie de Gestion Conservatoire et Suivi Scientifique* » écrit avec Vincent Bretagnolle.

Sommaire

I. Introduction générale	17
I.1. Cadre conceptuel.....	17
I.1.1. La biologie de conservation, une science de crise	17
I.1.2. Les espaces protégés: un outil au service de la conservation de la biodiversité	18
I.1.3. Les espèces parapluies, une alternative aux réserves pour la gestion de la biodiversité ?.....	19
I.1.4. Les stratégies de conservation face au changement global.....	20
I.2. Les oiseaux marins tropicaux dans des espaces fragilisés, les îles	22
I.2.1. Les différentes menaces qui pèsent sur les oiseaux marins	23
I.2.2. Les traits d’histoire de vie des pétrels.....	26
I.3. Le diagnostic démographique	27
I.4. Evaluation de la niche alimentaire pour la prise en compte des autres menaces potentielles hors de la réserve	29
I.5. Problématique de la thèse.....	31
I.6. Cadre général de la thèse.....	33
I.6.1. Contexte hydrodynamique dans les Petites Antilles, hotspot pour les oiseaux marins	33
I.6.2. La réserve des îlets de Sainte-Anne	35
I.6.3. Les enjeux de conservation autour du puffin d’Audubon.....	37
Situation taxonomique et biogéographique	37
Distribution spatiale et statut de conservation	39

II. Site d'étude et modèle biologique	54
II.1. La zone d'étude	54
II.1.1. L'îlet Hardy, dans la réserve des îlets de Sainte-Anne	54
II.1.2. Localisation des puffins d'Audubon	54
II.2. Les oiseaux marins : focus sur les procellariiformes	55
II.3. Modèle d'étude : le puffin d'Audubon.....	56
II.3.1. Description morphologique	56
II.3.2. Phénologie de la reproduction et éléments caractéristiques	57
II.3.3. Fidélité au site de ponte, aux partenaires	59
II.3.4. Philopatrie	59
II.3.5. Régime alimentaire et comportement de chasse	59
II.3.6. Activité du poussin	60
II.3.7. Sélection du site de reproduction.....	60
II.3.8. Effet de la lumière ambiante et de la colonie sur l'activité vocale	61
II.3.9. Distinction entre le mâle et la femelle	61
II.3.10. La mue des puffins.....	61
II.4. Description de l'ensemble des données utilisées pour l'analyse démographique et l'analyse de l'écologie alimentaire du puffin d'Audubon.....	62
II.4.1. Suivi des nids	62
II.4.2. Fréquence des visites des nids	62
II.4.3. Campagnes de baguage.....	63

II.4.4.	Données des géolocalisateurs et capteurs de plongée utilisés	66
II.5.	References	68
III.	Diagnostic démographique	71
III.1.	Some like it hot: effect of environment on population dynamics of a small tropical seabird in the Caribbean region.....	71
III.1.1.	Résumé.....	71
III.1.2.	Abstract	73
III.1.3.	Introduction.....	73
III.1.4.	Materials and methods	75
Study site and species	75	
Capture-mark-recapture data sets	77	
Modeling demographic parameters and the influence of environmental covariates	78	
Modeling population dynamics.....	81	
III.1.5.	Results.....	83
Effect of climate and environment on adult survival rates	83	
Fecundity and age-specific survival.....	85	
Modeling population dynamics.....	86	
III.1.6.	Discussion	86
Audubon’s shearwater demographic parameters	87	
Effects of environmental parameters on adult survival	90	
III.1.7.	Acknowledgements.....	92

III.1.8. References.....	93
III.1.9. Supporting information.....	103
IV. Ecologie alimentaire du puffin d’Audubon.....	116
IV.1. Year round at-sea distribution of Audubon’s shearwater <i>Puffinus l. lherminieri</i> , from the Lesser Antilles (Martinique Is.).	116
IV.1.1. Résumé.....	116
IV.1.2. Abstract.....	117
IV.1.3. Introduction.....	118
IV.1.4. Material and methods.....	120
Study area and species	120
Tracking data	121
Geolocation and diving-depth analyses	122
Environmental variables and habitat selection analysis.....	124
IV.1.5. Results.....	124
Comparative at-sea distribution according to periods, sex and individuals.....	127
Marine habitat selection and species distribution modelling.....	131
IV.1.6. Discussion.....	135
Regional movements in a region highly influenced by Amazonian rivers.....	135
Comparison with the Bahamas population and other shearwaters	135
Diet and feeding behavior.....	136
Implications for marine management considerations	136

IV.1.7. Acknowledgements.....	137
IV.1.8. References.....	137
IV.1.9. Appendix.....	142
V. Discussion générale.....	154
V.1. Synthèse.....	154
V.2. Implications pour la gestion et la conservation du puffin d’Audubon.....	157
V.3. Perspectives.....	160
V.3.1. Vers une gestion intégrée des écosystèmes marins, suggérant une gestion à plus large échelle, celle des Petites Antilles.....	161
V.4. References.....	162

Partie 1

Introduction générale

I. Introduction générale

I.1. Cadre conceptuel

I.1.1. La biologie de conservation, une science de crise

Depuis l'ère d'industrialisation dans les années 1870, le déclin des espèces a été fulgurant, expliqué principalement par la surexploitation des espèces, la dégradation et la fragmentation des habitats, l'introduction d'espèces invasives et les extinctions en chaîne (evil quartet : (Diamond 1989; Millennium Ecosystem Assessment 2005; Prescott *et al.* 2012) . La perte et la dégradation d'habitats ont affecté 89% des oiseaux menacés, 83% de mammifères et 91% des plantes menacées (IUCN 2007) et expliquent aussi la dégradation de 60% des services écosystémiques (Millennium Ecosystem Assessment 2005).

L'accroissement de la population humaine impliquant de forts besoins en ressources naturelles est le principal facteur de l'effondrement de l'abondance en populations animales et végétales menant à l'extinction de nombreuses espèces (Millennium Ecosystem Assessment 2005).

De plus, l'influence du réchauffement climatique, déjà manifeste, aura un impact égal ou même plus important que les pressions anthropiques dans les prochaines décennies (Dawson *et al.* 2011) et certains auteurs suggèrent que la sixième extinction est déjà en route (Pimm & Raven 2000; Barnosky *et al.* 2011).

Dans cette situation de crise, la biologie de la conservation, science interdisciplinaire, a émergé dans les années 70, comme une réponse de la communauté scientifique à la perte alarmante de la diversité biologique. Elle se base sur l'étude de l'écologie, de la biogéographie, de la génétique des populations mais aussi sur l'économie, les sciences politiques, la sociologie, l'anthropologie et la géographie (Meffe & Viederman 1995). Elle vise le maintien de la biodiversité dans sa complexité et s'intéresse aux espèces, aux écosystèmes menacés ou en déclin, déclin causés directement ou indirectement par les activités humaines (Soulé 1985). L'objectif est d'assurer l'équilibre entre les activités humaines et la préservation de la nature ainsi que la gestion durable des ressources et des habitats naturels, tout en maintenant la diversité des espèces biologiques et la fonctionnalité des écosystèmes.

Une phase marquante dans l'avancée de la conservation a été l'engagement de 178 pays à travers la convention de Rio en 1992 pour la protection à large échelle de la biodiversité,

considérée comme un bien commun. Différentes directives environnementales ont alors suivi, notamment celles concernant la mise en place de nombreuses aires protégées (Primack, Sarrazin & Lecomte 2012).

I.1.2. Les espaces protégés: un outil au service de la conservation de la biodiversité

Les réserves naturelles constituent un outil de base important pour la conservation de la biodiversité (Sinclair, Mduma & Arcese 2002). Elles ont pour but le maintien voir le recouvrement des populations ou des espèces présentes en diminuant voir en éliminant les menaces auxquelles elles sont exposées, menaces souvent directement ou indirectement liées aux activités anthropiques. De plus en plus, les réserves intègrent également comme objectif dans leur plan de gestion, le maintien ou la restauration des processus écologiques, de la diversité des taxons, de l'approvisionnement et les services de régulation. Le mode de gestion de ces espaces fait encore néanmoins l'objet d'un débat intrinsèquement lié à la place de l'Homme dans la gestion des espaces naturels (Barthod 2010; Miller, Minter & Malan 2011; Minter & Miller 2011). En effet, plusieurs approches s'affrontent :

À quel niveau doit-on exclure l'Homme pour assurer la préservation de la biodiversité dans la réserve et ainsi est-il pertinent d'avoir des réserves intégrales ? Doit-on distinguer les besoins économiques de la société de la gestion des espaces naturels ?

Ainsi, d'un côté on trouve l'approche « conversationniste sociale », largement étendue, et qui est axée sur une gestion active de la biodiversité dite « naturelle et culturelle » qui peut être dictée par des choix subjectifs en dépit d'une nécessité « naturelle » (Schnitzler, Génot & Wintz 2008). La conservation des espaces naturels serait un avantage pour promouvoir un développement durable économique et permettre de réduire la pauvreté et les inégalités sociales (West, Igoe & Brockington 2006; Sachs *et al.* 2009). La difficulté économique des nations entraîne souvent une moins grande considération pour la conservation de la biodiversité et cela peut rendre inefficace la gestion des espèces transfrontalières comme certains oiseaux marins par exemple (Jodice & Suryan 2010).

De l'autre côté on trouve une vision plus radicale. En effet l'impact très fort des activités anthropiques sur l'accélération de la perte des espèces et des habitats surtout dans les régions tropicales peut justifier une idéologie alternative, celle des « protectionnistes de la nature » qui voient dans les aires protégées des habitats où la présence et l'influence de l'Homme doit être minimale et où la nature serait autonome. Les aires protégées seraient les meilleurs

moyens de protéger les différentes composantes de la biodiversité (i.e. gènes, populations, habitats) (Miller *et al.* 2011). La réduction des habitats et la fragilité des espèces rendent alors pertinente l'existence des réserves intégrales, sites où l'accès de l'Homme est exclu. Cette approche se focalise ainsi sur la préservation de la fonction des écosystèmes et considère également que toutes les composantes biologiques ont la même valeur, aussi bien les espèces rares, communes, autochtones, qu'exotiques (Terborgh 2000; Sanderson & Redford 2003). Bien qu'elles ne permettent à elles seules une préservation de la biodiversité à large échelle, les réserves peuvent constituer un outil écologique de base pour une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes dans lesquels l'action de l'Homme est minimisée, voir exclue, et ainsi favoriser la capacité de gestion à une plus large échelle (Arcese & Sinclair 1997; Sinclair *et al.* 2002). Aujourd'hui, face aux pressions anthropiques, les réserves naturelles sont un des moyens les plus efficaces pour tenter de conserver de façon viable des espaces représentatifs d'écosystèmes englobant les habitats et les espèces (Margules & Pressey 2000). En théorie, les réserves devraient être un indicateur de progrès de la conservation de la biodiversité mondiale ou tout du moins ralentir le taux d'extinction (Chape *et al.* 2005). En réalité, la limite des fonds économiques alloués à la conservation des écosystèmes (James, Gaston & Balmford 1999) amène à prioriser les habitats à préserver, tout en les considérant comme une partie de l'environnement global (Hamblen 2004).

I.1.3. Les espèces parapluies, une alternative aux réserves pour la gestion de la biodiversité ?

Les réserves constituent de fait, des échantillons peu représentatifs de la biodiversité de la région donnée avec un choix des sites restreint en général à des zones qui ne rentrent pas en concurrence trop forte avec l'expansion des activités économiques (Margules & Pressey 2000). La localisation des réserves ainsi que leur caractéristiques (taille, moyens de gestion...) ne sont malheureusement pas corrélés avec les priorités de conservation identifiées. Dans le cas des îles à faible superficie, les situations économiques précaires rendent difficiles une gestion raisonnée des territoires ainsi qu'une préservation des écosystèmes avec un fort taux d'endémisme (Myers *et al.* 2000).

Le choix de conservation des espèces parapluies qui assurent la conservation des biocénoses ou biotopes en favorisant le maintien de la structure ainsi que la diversité biologique au sein du réseau trophique, permet alors de pallier aux limites de moyens de protection d'un grand nombre d'habitats.

La protection des espèces parapluies permet alors de prendre en compte la complexité des interactions biologiques dans les écosystèmes et ainsi protéger beaucoup d'autres espèces qui sont dépendantes de celle-ci (Mills, Soulé & Doak 1993; Desmet & Cowling 2004).

Ces espèces peuvent constituer des indicateurs biologiques de la qualité de leur écosystème, leur variation d'abondance pouvant entraîner des conséquences très néfastes, pouvant mener à des extinctions en chaîne ou au déséquilibre du réseau trophique. Les gestionnaires de la conservation utilisent alors un petit nombre d'espèces parapluies pour les aider à faire face aux problèmes de conservation (Bibby *et al.* 1992). Ces espèces sont alors utilisées pour indiquer l'influence des différents types de pression anthropique ou suivre les variations des populations d'autres espèces (Caro & O'Doherty 1999). Bien que la gestion des réserves puisse se baser sur le suivi d'espèces représentatives, une réflexion en amont affinée sur le plan de gestion et les actions à mener est nécessaire car en général les objectifs de conservation ne peuvent être assurés par le suivi d'une seule espèce parapluie (Lambeck 1997; Andelman & Fagan 2000; Roberge & Angelstam 2004).

Les gestionnaires de la conservation se basent souvent sur l'expérience et le bon sens pour identifier les actions à mener mais cela peut présenter un certain risque car ces actions peuvent se révéler inadéquates et peuvent même ralentir la mise en place des mesures effectives (Sutherland, Newton & Green 2004). Une gestion des réserves avec un suivi scientifique rigoureux permettent alors de se baser sur des évidences et non sur des anecdotes pour évaluer les causes du déclin (Pullin & Knight 2003; Sutherland *et al.* 2004). L'étude de la réponse des populations aux actions de conservation est également un moyen fiable pour évaluer l'efficacité de celles-ci (Caughley 1994). En général, les réserves sont déterminées pour protéger les espèces à des phases cruciales de leur cycle de vie, par exemple, pendant la reproduction, dans les zones d'hivernage (Norris & Pain 2002). Cependant, les espèces peuvent être aussi affectées dans les zones non protégées (Baillie *et al.* 2000). L'apport de connaissances sur les risques potentiels dans d'autres phases du cycle de vie de l'espèce, et se déroulant hors réserve, permettrait alors d'optimiser leur préservation.

I.1.4. Les stratégies de conservation face au changement global

De 2001 à 2010, a été observée la plus grosse élévation de température jamais enregistrée (référence 1850), avec 0.79 °C d'augmentation de température sur la surface de la Terre. Les prévisions futures annoncent en 2100 (1980-2000 période de référence) des augmentations de

température de 1.8°C à 4°C (Solomon *et al.* 2007), avec des évènements climatiques extrêmes plus intenses et plus fréquents.

De nombreuses études ont montré que les variations climatiques ont déjà un impact significatif sur les espèces et les écosystèmes (Stenseth *et al.* 2002; Walther *et al.* 2002). Ces effets s'opèrent à travers les variations des conditions physiques tels la température, le régime des vents, des pluies, sur les épisodes neigeux, et les courants océaniques, majoritairement influencés par les phénomènes climatiques à large échelle tels l'oscillation El Nino (ENSO) et l'oscillation Nord-Atlantique (NAO). Ces variations entraînent des modifications dans le transfert de la chaleur et de vapeur d'eau qui influencent la croissance, le recrutement et la migration des individus (Stenseth *et al.* 2002). Cela impacte la végétation terrestre (Root *et al.* 2003), les herbivores et carnivores (Walther *et al.* 2002), et la faune marine par des effets directs ou indirects, avec des changements sur la distribution spatiale, la reproduction (période, productivité), la survie, la taille de la population et autres paramètres démographiques, à des degrés différents suivant la zone géographique (tropicales, tempérées ou polaires). De plus, dans des habitats fragilisés, l'occurrence plus importante et fréquente des évènements extrêmes diminue la capacité de résilience des populations (Stenseth *et al.* 2002a).

Les prédictions climatiques montrent quant à elles, que l'on pourrait assister à une 6^{ième} extinction massive si l'augmentation de température excède 2°C entraînant des modifications importantes (de l'ordre de 50 à 70%) de la surface des océans (Beaugrand *et al.* 2015). Dans les régions chaudes, on s'attend à une érosion importante du nombre d'espèces (10%, scénario moyen) tandis que dans les régions tempérées et polaires, on prévoit une augmentation de la richesse spécifique de 30% à 300% (régions polaires). Les modifications de la biodiversité ne seraient pas uniformes et on assisterait à une réorganisation des systèmes écologiques à l'échelle de la planète qui se répercuteraient sur le fonctionnement des écosystèmes, l'approvisionnement et la régulation des services qu'ils rendent. Cela souligne l'importance de la compréhension des effets des changements climatiques sur la biodiversité, difficile à évaluer dans le milieu marin (Harvell *et al.* 2002; Beaugrand *et al.* 2015).

En réponse aux effets des changements climatiques actuels et à venir, les gestionnaires des réserves doivent également réfléchir aux besoins futurs des populations protégées. Soumises aux modifications du milieu causées par des perturbations climatiques à long terme, les « stratégies adaptatives » peuvent en réduire les effets négatifs de ces perturbations (Hannah *et al.* 2002; Mawdsley, O'Malley & Ojima 2009).

Les résultats des suivis scientifiques à long terme, constituent une information pertinente dans cette période de changement climatique rapide au niveau mondial (Fischlin *et al.* 2007) et peuvent être également utilisés comme des outils de prédiction de l'état des systèmes écologiques, outil indispensable pour la mise en place de stratégies d'adaptation. La connaissance des potentialités de sites favorables pour l'espèce dans une région donnée permet également de valoriser une conservation à plus large échelle.

I.2. Les oiseaux marins tropicaux dans des espaces fragilisés, les îles

Depuis quelques siècles, l'arrivée de l'Homme sur les îles, même les plus isolées, a été fortement associée à la destruction, la déforestation massive, et autres facteurs comme l'introduction volontaire ou accidentelle d'espèces envahissantes ou la surexploitation des populations (Blackburn *et al.* 2004). Les grandes îles accueillant des populations de plus grande taille sont moins exposées aux extinctions que les petites îles, la taille des écosystèmes jouant un rôle de tampon face aux variations environnementales (Diamond *et al.* 1976).

De leur endémisme élevé ainsi que la proportion élevée de pertes d'habitats sur des petits territoires, tous les archipels d'îles dans les régions tropicales sont englobés dans les zones « hotspot » et constituent alors des enjeux forts de conservation (Myers *et al.* 2000).

De plus, fortement influencés par l'augmentation des gaz à effet de serre de 1960 à 2009, les changements climatiques ont provoqué des modifications importantes de la biodiversité de près de 30 % sur l'ensemble des océans (Beaugrand *et al.* 2015).

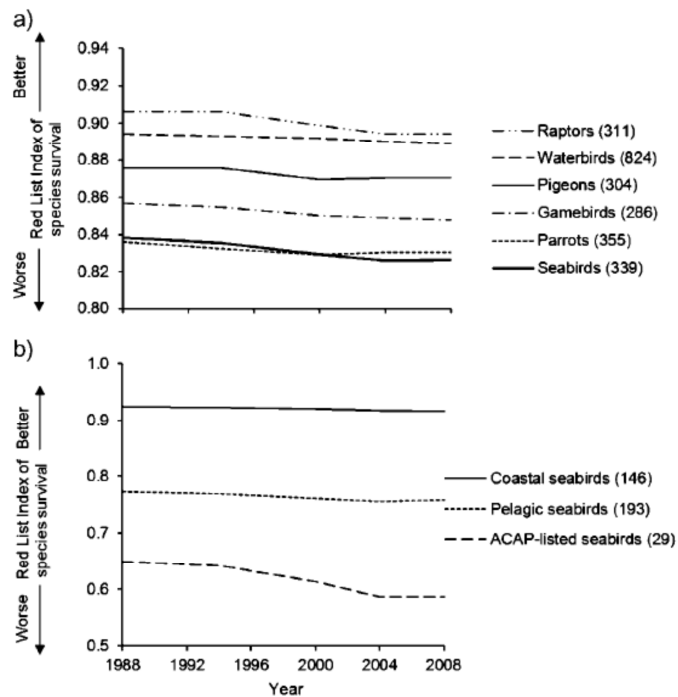


Figure I-1 Indices de liste rouge pour (a) les oiseaux marins et les autres espèces ; (b) espèces côtières, pélagiques et les espèces d’albatros et pétrels en danger (ACAP, Agreement on the Conservation of Albatross and Petrels). Source :Croxall et al. 2012.

Dans ce contexte, les oiseaux marins qui, pour se reproduire, choisissent majoritairement les sites côtiers (dont les falaises), les îles ou les îlets isolés, peu fréquentés par l’Homme, sont alors fragilisés avec 28% des espèces d’oiseaux marins menacées (IUCN 2012) (**Figure I-1**). Les oiseaux pélagiques comme les pétrels (réunissant les puffins et pétrels) sont plus menacés que les oiseaux côtiers contraints en raison d’une plus faible fécondité (taille de ponte=1 œuf) et d’une reproduction plus tardive associée à leur plus grande longévité (Weimerskirch 1992). Combinés à une plasticité comportementale réduite, ces traits reproductifs rendent les oiseaux pélagiques plus vulnérables aux impacts négatifs des activités anthropiques. Le choix résultant de la taille des aires protégées, leur structure ainsi que la taille de la population ciblée sont autant de paramètres, fonction de l’écologie de l’espèce suivie, pour optimiser la viabilité de cette population. Dans le cas des métapopulations, l’intégration de différents patches, corridors permettent d’optimiser le maintien des fonctions de l’écosystème.

Les enjeux de conservation sont alors double, à la fois sur les sites de reproduction à terre, et en mer dans les zones d’alimentation, d’hivernage exposés à différents types de menaces.

I.2.1. Les différentes menaces qui pèsent sur les oiseaux marins

Bien qu'ils restent peu de temps à terre lors de la reproduction, les oiseaux marins restent étroitement connectés à l'habitat terrestre avec des périodes de reproduction longues (de 6 mois à 12 mois pour les albatros à reproduction annuelle ou biennale) (Hamer, Schreiber & Burger 2002).

Depuis quelques siècles, beaucoup de ces sites de reproduction ont été utilisés par l'Homme pour des activités variées (agriculture, élevage, pêche) et récemment pour des activités de tourisme. L'introduction d'espèces nocives invasives sur les sites de reproduction constitue de loin le principal facteur responsable du déclin de nombreux oiseaux marins (75% des espèces menacées) (Croxall *et al.* 2012).

La qualité de leur habitat est réduite face à des prédateurs invasifs à forte capacité d'expansion comme les rats (stratégie reproductive rapide de type r, avec une forte fécondité et une durée de vie courte), les chats ou les mangoustes. De plus, les oiseaux marins n'ont pas développé des défenses contre ces prédateurs, qui initialement n'étaient pas présents sur le site (Harper & Bunbury 2015).

La prédation par les rats est bien connue et répandue sur les poussins, plus rarement sur les œufs et les adultes. On observe que les espèces d'oiseaux marins de petite taille et celles nichant dans des terriers ou crevasses comme les pétrels, sont davantage impactées que les espèces plus grandes (Jones *et al.* 2008).

Les herbivores tels les chèvres, moutons, lapins ont également contribué à la modification de l'habitat par piétinement des nids ou altération de la structure végétale (Boersma *et al.* 2002).

La coexistence avec les autres espèces natives (32% sur l'ensemble des menaces), comme la compétition interspécifique est aussi un autre facteur important influant sur le déclin des populations (Boersma *et al.* 2002), certaines espèces pouvant être avantagées par des modifications d'habitat.

Les populations d'oiseaux marins ont également été fragilisées par l'exploitation directe ou indirecte des hommes (27%) pour l'exploitation du guano pendant 2 siècles, la récolte des œufs, des poussins toujours présents bien que fortement réduites. L'aménagement des côtes, îles ou îlets pour des activités permanentes ou du tourisme (14%), a réduit les sites disponibles pour la reproduction et gêné également la tranquillité des oiseaux plus ou moins sensibles selon les espèces au dérangement (Croxall *et al.* 2012).

En mer, les captures accidentelles (bycatch) liées aux pêcheries intensives constituent la première menace auxquels sont exposés les oiseaux marins (41%) et de manière indirecte la

réduction du stock de poissons causée par la surpêche (10%) impacte les populations (Croxall *et al.* 2012). Les pêches au filet maillant ont un impact plus important que les pêches à la palangre. Ces pêches sont à elles deux responsables de 560 000 à 720 000 captures accidentelles d'oiseaux marins par an (Anderson *et al.* 2011; Žydelis, Small & French 2013). Sur le globe, les guillemots, manchots et canards marins sont les plus impactés par les pêcheries au filet maillant (Žydelis *et al.* 2013) tandis que les pêches à la palangre impactent plus lourdement les albatros, pétrels et puffins de moyenne et grande taille (Anderson *et al.* 2011). Les espèces des régions sub-polaires et tempérées semblent plus impactées que celles des régions tropicales, bien que l'on déplore un manque d'informations dans beaucoup de régions tropicales.

De manière conséquente également, le réchauffement climatique et les événements climatiques extrêmes (40%) sont responsables d'une forte mortalité chez les oiseaux marins. Des tempêtes et des fortes inondations peuvent perturber la reproduction voir entraîner la mort de poussins et d'adultes (Schreiber 2002). De manière indirecte, les variations climatiques vont influencer la disponibilité en ressources alimentaires, ce qui peut entraîner des perturbations pendant la reproduction, allant même vers le report à une autre année ou/et affectant leur survie (Oro 2014).

Les pollutions, comme par exemple les marées noires, les pollutions aux métaux lourds par bioamplification dans le réseau trophique et bioaccumulation, font également partie des grandes menaces (31%) auxquelles sont exposés les oiseaux marins (Croxall *et al.* 2012). La marée noire récente la plus importante jamais enregistrée, celle du Golfe du Mexique causée par la fuite de la plate-forme Deepwater Horizon a eu un effet manifeste. Elle a fragilisé 12 espèces d'oiseaux marins nichant dans la Caraïbe (dont le puffin d'Audubon, le pélican brun, le fou masqué) populations qui étaient déjà en déclin avant la catastrophe (Mackin *et al.* 2013).

En tant que prédateur marin supérieur, on suppose que les oiseaux marins intègrent les variations physiques et trophiques de l'océan. Alors de manière indirecte, les phénomènes océano-climatiques comme El niño et NAO, peuvent entraîner une faible disponibilité en proies pour les oiseaux marins et perturber leur reproduction (succès de reproduction, condition corporelle des poussins) voir impacter leur survie (Jenouvrier, Barbraud & Weimerskirch 2003a; Sandvik *et al.* 2005; Devney, Short & Congdon 2009; Ancona *et al.* 2011). Les conséquences de ces phénomènes dans les régions tropicales restent cependant

encore mal connues, relativement aux zones tempérées et polaires (Sydeman, Thompson & Kitaysky 2012a).

I.2.2. Les traits d'histoire de vie des pétrels

La survie et la reproduction structurés par l'âge sont les plus importants traits démographiques qui vont influencer sur la croissance ou la décroissance d'une population, suivis par le recrutement et la migration (Weimerskirch 2002).

Pendant la reproduction, en cas de mauvaises conditions environnementales, les oiseaux marins, longévifs vont favoriser leur survie au détriment de la reproduction ce qui impacte lourdement le taux de renouvellement de la population, qui est déjà bas (Weimerskirch 2002). Il n'en est donc que plus important de réduire les menaces à terre, notamment celles d'origine anthropique. Les oiseaux pélagiques tels que les pétrels sont caractérisés par des traits extrêmes relativement aux oiseaux côtiers. La forte philopatrie des pétrels (les individus nés sur le site y reviennent pour s'y reproduire), leur fidélité au site de reproduction, leur faible taille de ponte (1 œuf/an) limitent leur plasticité et leurs capacités d'adaptation face aux changements environnementaux.

Ces prédateurs marins supérieurs évoluent dans un environnement marin, dont on assume qu'il est généralement pauvre en ressource, avec des ressources regroupées en patch (limitation spatiale des zones de qualité), peu prédictibles avec des proies à forte mobilité. La recherche alimentaire est alors coûteuse en énergie, nécessitant des trajets longs.

De plus, en matière de comportement alimentaire, ces espèces sont des « central place foragers » (Wetterer 1989), contraints dans leur recherche alimentaire par leur retour régulier à la colonie pendant la reproduction. Ces oiseaux pélagiques sont davantage contraints que les oiseaux côtiers, dans l'ajustement de leur trajet alimentaire par rapport à la distance de la colonie aux ressources ciblées.

Maintenir un succès de reproduction élevé est un élément important dans la gestion des populations d'oiseaux marins mais pour ces espèces longévives, la survie des adultes est le paramètre qui va le plus influencer les variations de la taille de la population. Améliorer les conditions lors de la reproduction réduit les risques indirects de mortalité qui agissent sur le ralentissement de la reproduction avec la présence des prédateurs, l'effort de reproduction qui peut être plus conséquent. Néanmoins, la disponibilité en ressources alimentaires, les risques liés aux pêcheries (direct/indirect), aux pollutions (marée noire...), et aux phénomènes

climatiques (tempêtes, variations des conditions marines qui va jouer sur la disponibilité en proies) vont être plus impactant sur la survie.

Les périodes d'hivernage (hors reproduction) seraient aussi des périodes délicates pour les oiseaux marins, périodes pendant lesquelles le risque de mortalité serait plus important. La disponibilité en proies est moins importante que durant la période de reproduction, et la mue durant cette période représente un coût énergétique important chez les oiseaux marins.

Ainsi de multiples facteurs rentrent en jeu, et l'analyse des menaces chez les populations d'oiseaux marins nécessite une analyse cas par cas, prenant en compte l'écologie de l'espèce dans son environnement spécifique.

I.3. Le diagnostic démographique

La gestion des populations en déclin implique une réflexion au cas par cas des diverses causes de déclin (Diamond 1989; Millennium Ecosystem Assessment 2005), à l'opposé des populations de petite taille principalement influencées par les processus stochastiques (Caughley 1994).

Dans le prolongement de l'analyse de la viabilité de la population initiée par Shaffer (1978, 1981), le développement de méthodes démographiques pour des études à long terme, proposé par Caswell (2001), a permis de compléter la base théorique nécessaire à la conservation des populations en déclin. Cette méthode évalue dans un cadre déterministe, les facteurs pouvant influencer les processus démographiques. Nettement moins explorée que le paradigme des populations de petites tailles (Caughley 1994), l'outil pour la réflexion sur les populations en déclin permet de modéliser leur dynamique, en reliant le cycle de vie (décrit par une matrice de Leslie) à son environnement. La variation de l'effectif dans le temps sera liée à la variation de survie, de succès de reproduction et à la dispersion des individus selon l'équation suivante.

$$N_{t+1} = N_t + B + I - M - E$$

L'effectif (N) au temps t+1 est égal à l'effectif au temps t, augmenté du nombre d'individus nés (B) ou immigrés (I) durant l'intervalle de temps considéré, retranché du nombre d'individus morts (M) et émigrés (E) durant le même intervalle de temps.

Grâce aux méthodes statistiques récentes, la précision des effectifs (Buckland *et al.* 2001; Thompson & Grosbois 2002) et celle des paramètres démographiques tels que le succès de reproduction (Aebischer 1999) et les taux de survies par classe d'âge (Lebreton *et al.* 1992) est évaluée en se basant sur des données de suivis temporels. Les méthodes d'observation

permettant de telles modélisations, incluent les suivis de transects, les suivis de nids et le radio-tracking, ainsi que les procédures de capture-marquage-réobservation ou capture-marquage-recapture (CMR). Le taux de croissance λ défini par le rapport des effectifs à des temps successifs ($\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t}$) est un critère décisif dans l'évaluation du statut de la population. L'analyse des facteurs ayant causé les fluctuations démographiques *via* un diagnostic rétrospectif peut permettre également une réflexion sur l'influence des différentes actions menées pour le rétablissement de la population. Cette méthode comparative (Norris & Pain 2002) est basée sur des tests de corrélations entre les facteurs externes et les paramètres démographiques, dans la mesure où on dispose d'une connaissance préalable de l'écologie de l'espèce, de son habitat d'alimentation et de son site de reproduction.

Dans un objectif de restauration des populations, l'évaluation des seuils des paramètres démographiques permettant de maintenir la population à un niveau stable (viabilité de la population minimale) permet d'envisager des actions de conservation ciblées. L'élasticité de λ en fonction d'un paramètre démographique a_i défini comme la dérivée partielle $\delta \log(\lambda) / \delta \log(a_i)$ obtenue à partir de la matrice de Leslie (De Kroon, Van Groenendael & Ehrlén 2000) varie selon la stratégie d'histoire de vie de l'espèce.

Pour les espèces longévives caractérisées par une reproduction tardive (stratégie K), le paramètre faisant varier le plus le taux de croissance est la survie des adultes tandis que pour les espèces à courte durée de vie (stratégie r), c'est la fécondité qui sera la plus déterminante dans l'évolution de la population (Boyce 1992). Identifier le paramètre démographique ayant le plus d'influence sur le taux de croissance permet alors aux gestionnaires d'orienter les actions de conservation. Néanmoins, augmenter le taux de survie des adultes reste difficile car les causes de variation de la survie adulte rendent souvent impossibles ou très coûteuses les actions de préservation tandis qu'il est plus facile et généralement moins coûteux d'améliorer le recrutement à travers la productivité ou la survie des immatures (Norris & Pain 2002).

Néanmoins, on fait face à certaines limites, lorsque l'on utilise des modèles démographiques ; se basant sur une croissance exponentielle de la population alors qu'il est connu que les populations à une certaine densité subissent des processus de régulation expliqués par les phénomènes de densité-dépendance. Ainsi lorsque la densité de la population est forte, la compétition entre individus est plus intense, l'acquisition des ressources alimentaires ou la recherche d'un partenaire sexuel plus difficiles, ou le taux de prédation plus élevé. Des

facteurs limitant « indépendants de la densité » peuvent aussi jouer un rôle dans la régulation des populations comme la disponibilité en ressources alimentaires, et des sites de reproduction disponibles.

Nécessaire aux gestionnaires pour une planification de la gestion future, différents scénarios prévisionnels prennent en compte le caractère stochastique des conditions environnementales avec la variabilité des paramètres démographiques ainsi que l'influence des facteurs externes ayant une influence significative sur le taux de croissance. Les phénomènes stochastiques dans un environnement actuel très changeant vont être déterminants dans les populations en déclin. Dans les populations de grande taille, la stochasticité environnementale, prédominante dans la dynamique du taux de croissance (**Figure I-2**), mettra en jeu l'influence des fluctuations de l'environnement.

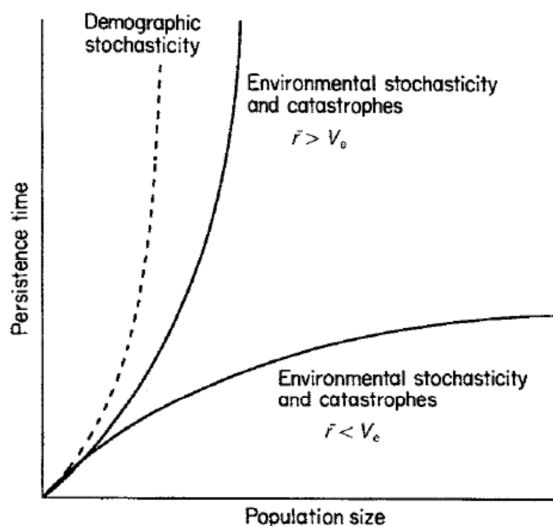


Figure I-2 La persistance dans le temps en fonction de la taille de la population sous l'influence de la stochasticité démographique et environnementale. V_e est la variance du taux de croissance attribuable aux fluctuations de l'environnement et r le taux d'augmentation moyen. (Caughley 1994).

I.4. Evaluation de la niche alimentaire pour la prise en compte des autres menaces potentielles hors de la réserve

Les conservationnistes ont habituellement été focalisés sur la sélection et le maintien des aires protégées, dont la gestion s'est souvent opérée de manière isolée par rapport au milieu environnant. Pourtant si le milieu environnant s'avère être d'une importance cruciale dans le maintien de la population ciblée, il devient alors difficile d'être efficace dans la préservation de celle-ci juste en considérant la gestion de zones réduites (Paradis *et al.* 2000; Baillie *et al.*

2000). A ce jour, les principaux sites de reproduction de nombreuses espèces d'oiseaux marins sont bien connus, et certains font déjà l'objet d'une protection efficace. En revanche, leurs habitats marins restent souvent mal connus alors que ces espaces sont déterminants pour la survie de ces espèces inféodées au milieu marin (Lascelles *et al.* 2012).

Cela est d'autant plus vrai pour des espèces sensibles aux « carry-over effects ». Les événements hors période de reproduction peuvent alors affecter les conditions et les performances durant la reproduction qui suit (Marra, Hobson & Holmes 1998). Les conditions sur les sites de mue, ou durant les différentes escales lors des migrations (stop-over migration) vont être alors déterminantes également pour le maintien de ces populations comme montré sur le puffin fouquet (Catry *et al.* 2011) et le puffin des anglais (Shoji *et al.* 2015).

Hors des réserves établies sur les sites de reproduction, des menaces anthropiques directes ou indirectes peuvent alors persister sur les zones d'alimentation des oiseaux marins qui peuvent être très distinctes pendant et hors reproduction.

La détermination de la niche alimentaire est donc un élément crucial pour la gestion des colonies d'oiseaux marins. La niche (Leibold 1995) résulte d'un ensemble de conditions environnementales pour l'espèce (Hutchinson 1957), et est fonction des performances physiologiques de l'espèce et des contraintes du milieu (niche fondamentale) et aussi de l'impact que l'espèce peut avoir sur son environnement, relié aux interactions et compétitions biotiques (niche réalisée) (MacArthur & Levins 1967). Le niveau de spécialisation de la niche par la population est un élément déterminant pour évaluer le niveau de vulnérabilité de l'espèce en fonction des pressions humaines et des variations de l'habitat potentiel liées aux changements climatiques. Développée initialement dans le domaine de l'écologie, la biogéographie et l'évolution, la prédiction de la distribution des espèces est un outil trouvé également son utilité dans la biologie de la conservation et l'impact des changements climatiques (Guisan & Thuiller 2005). Cet outil permet la quantification de la niche environnementale des espèces (Austin, Nicholls & Margules 1990a; Vetaas 2002), de favoriser la planification de la conservation et la délimitation des réserves (Ferrier *et al.* 2002; Araújo *et al.* 2004) et également avec un suivi de longue durée d'évaluer l'impact des variations climatiques, de l'occupation des territoires et des variations environnementales sur la distribution des espèces (Thomas *et al.* 2004; Thuiller 2004).

Il incombe donc aux chercheurs, gestionnaires et organismes environnementaux de contribuer à une meilleure compréhension de la distribution en mer des oiseaux marins afin de mener une réflexion sur la gestion appropriée des sites importants pour la conservation de ces espèces via les aires marines protégées (Camphuysen *et al.* 2012; Ronconi *et al.* 2012)

I.5. Problématique de la thèse

Depuis 1995, la création de la réserve naturelle des îlets de Sainte-Anne, gérée par le Parc Naturel régional de la Martinique, a permis de protéger des nuisances humaines de nombreuses espèces d'oiseaux marins, dont le puffin d'Audubon, venant y établir leur nid. L'une des principales menaces pendant la reproduction, à savoir la présence de rats sur le site de nidification a été maîtrisée depuis 2007 grâce à des opérations de dératisation et à d'autres mesures permettant de limiter le dérangement des oiseaux marins.

Bien que cette espèce nocturne ait fait l'objet de suivis de la reproduction (1998 à 2006), de suivis par des campagnes de Capture-Marquage-Recapture (CMR) (1995-2014) initié par un réseau d'observateurs passionnés, on ne connaît pas le statut de la colonie martiniquaise qui semble en nette diminution d'effectifs depuis les années 1950s et 1960s. Dans les années 1950 et 1960, la population était évaluée à 500 couples environ (Pinchon 1964). Elle a montré une claire diminution dans les années 2000 (comm. personnelle Fred Martail) bien que l'estimation de paramètres démographiques précis manque. Par ailleurs, si la population bénéficie d'un statut de protection à terre, et de connaissances assez approfondies quoiqu'incomplètes, on ne sait virtuellement rien de son écologie en mer, ni des menaces potentielles ou avérées.

Cette thèse porte donc sur l'écologie, aussi bien en mer qu'à terre, du puffin d'Audubon. Son objectif est aussi de répondre aux attentes et besoins des gestionnaires. La problématique générale est alors d'identifier les principaux facteurs qui pourraient affecter la dynamique spatiale et temporelle de cette colonie de petite taille. Plus globalement, la thèse questionne les connaissances d'un prédateur marin supérieur dans une région tropicale.

Dans un premier temps, il s'agit de réaliser un diagnostic démographique de la population pour répondre à différents types de sous-questions :

Quel est le statut de la colonie de puffins d'Audubon de l'îlet Hardy ? Depuis 20 ans, c'est-à-dire depuis la création de la réserve, comment la population a-t-elle évolué ? Quels sont les différents facteurs environnementaux ayant influé sur la dynamique de cette population ?

En tant que prédateur marin supérieur, on suppose que cette population intègre les variations physiques et trophiques de l'océan. Bien que les variations des conditions du milieu marin affectent davantage la reproduction et la distribution géographique de ces espèces longévives dont les traits d'histoire de vie amortissent l'effet des perturbations environnementales, plusieurs études ont montré, que la survie des adultes était également impactée (Piatt *et al.* 2007a).

Nous avons donc aussi cherché à savoir comment les variations océano-climatiques ont pu affecter la survie de cet oiseau marin tropical ? En vue des prédictions climatiques, comment la taille de la population va t'elle évoluer ?

Concernant l'écologie alimentaire des puffins, le deuxième volet de ce travail de thèse s'intéresse, à travers deux approches, descriptive et explicative, aux principales zones d'alimentation, sites d'hivernage, et comportement alimentaire de l'espèce. Quels sont les risques potentiels auxquelles la population pourrait être exposée ?

Comment l'activité des fleuves amazoniens influence t'elle la distribution géographique de l'espèce, et quels sont les autres facteurs qui permettraient de caractériser sa niche alimentaire ? Existe-t-il d'autres habitats d'alimentation potentiels pour l'espèce dans la Caraïbe ? Le niveau de spécialisation de l'habitat marin nécessite-t-il la création d'une nouvelle aire marine protégée ?

Cette thèse s'intéresse ainsi aux processus démographiques régis par le compromis des individus entre la survie et la reproduction et aux processus liés à la recherche alimentaire (**Figure I-3**). Elle s'inscrit dans la biologie de conservation, et a donc également pour finalité d'orienter les moyens de suivi de la reproduction, de la dynamique de population et le suivi télémétrique de l'espèce.

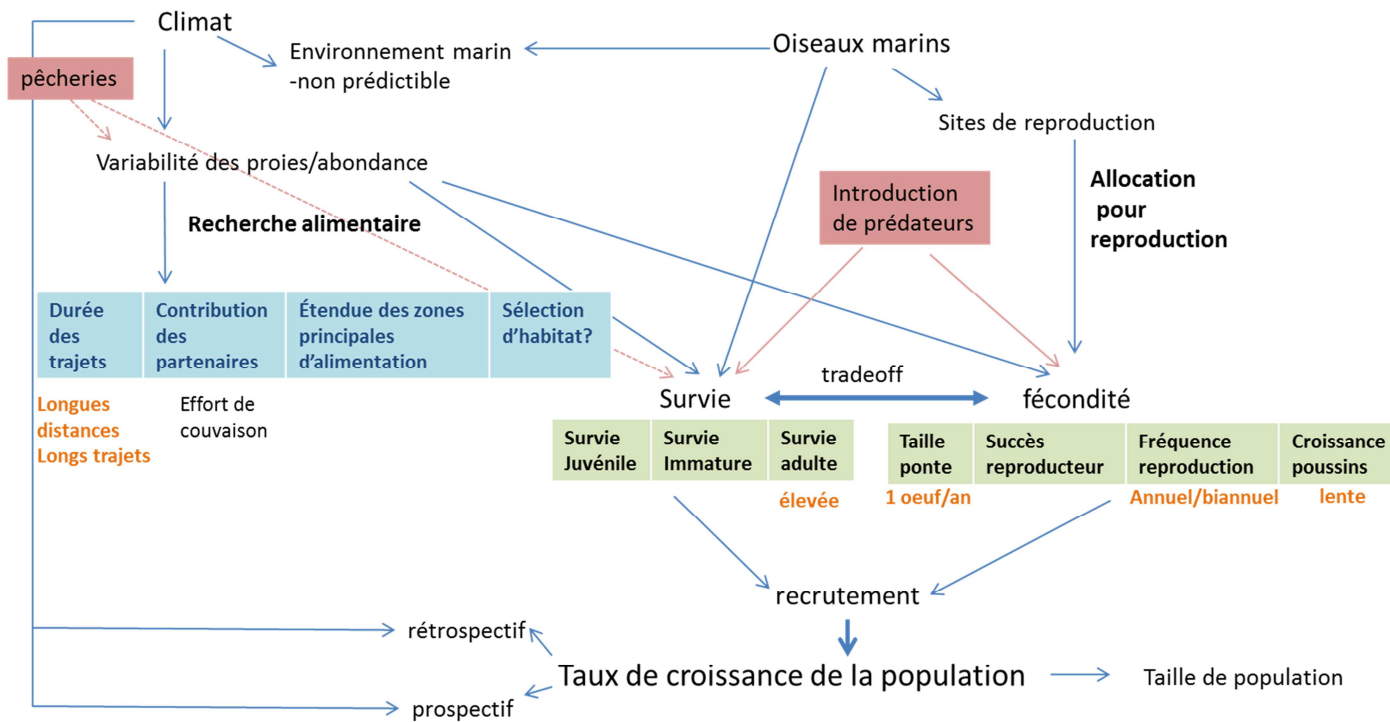


Figure I-3 Schéma récapitulatif des aspects traités dans ma thèse sur la démographie et l'écologie alimentaire du puffin d'Audubon de la RNNISA.

I.6. Cadre général de la thèse

I.6.1. Contexte hydrodynamique dans les Petites Antilles, hotspot pour les oiseaux marins

Située au sud de la Caraïbe, l'archipel les Petites Antilles, long de 1260 km et constitué d'une cinquantaine d'îles est une zone de *hotspot* pour les populations d'oiseaux marins. Ces dernières sont fragilisées par la perte d'habitat, l'invasion d'espèces nuisibles, l'anthropisation, la chasse des poussins et la récolte des œufs (persistant encore dans certaines îles), et possiblement par les impacts directs/indirects dues à la surpêche, aux pollutions et aux variations climatiques. On compte 11 espèces d'oiseaux marins menacées sur les 23 nichant dans la Caraïbe (Bradley 2009).

Le contexte hydrodynamique de la zone potentielle d'alimentation pour les oiseaux marins des Petites Antilles est très spécifique.

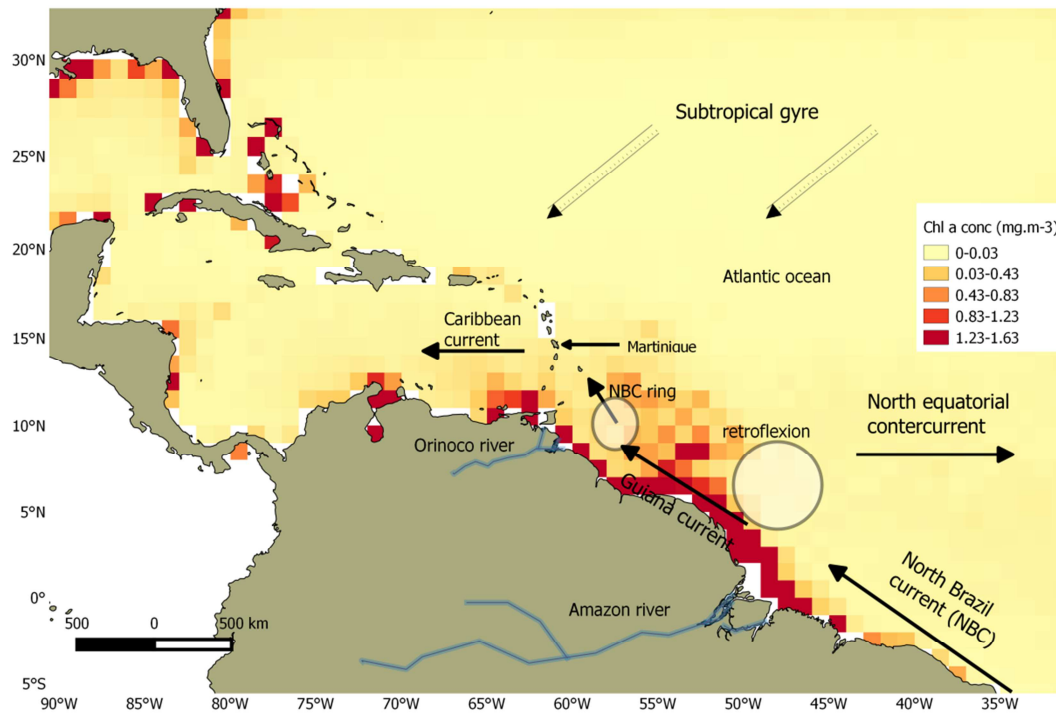


Figure I-4 Contexte océanographique de la Caraïbe et du nord de l'Amérique du Sud.

Sous un climat tropical, ces îles sont exposées aux Alizés, vents d'Est avec une température moyenne de 26°C et une bimodalité des précipitations, plus abondantes pendant l'« hivernage » ou saison des pluies (juillet à novembre) et plus sporadiques pendant la saison sèche (janvier à avril). Les eaux pélagiques des Petites Antilles généralement oligotrophes, avec une thermocline ou pycnocline permanente (Longhurst 2010), sont sous l'influence saisonnière très marquée des panaches des fleuves Orénoque et Amazone (Hu *et al.* 2004). Ces fleuves amazoniens (Amazone et Orénoque) sont, respectivement, les 1^{er} et 3^{ème} fleuves mondiaux pour le débit et sont responsables de près de 20% des apports fluviaux dans l'océan mondial (Gaertner & Gaertner-Medina 1999), ce qui va fortement favoriser la productivité marine dans la zone. La saisonnalité inter-annuelle des conditions hydrodynamiques est fortement favorisée par la position de la zone intertropicale de convergence qui influe sur le régime des pluies et des vents (Longhurst 2010). Les crues des fleuves Orénoque (juillet à septembre) et Amazone (Avril à juin) (Hu *et al.* 2004; Molleri, Novo & Kampel 2010) sont suivies d'une dispersion de leurs panaches d'alluvions et de matière organique principalement de mai à août dans les Petites Antilles. Cela est favorisé par un changement de direction des vents de SE à NE, un fort transport par le courant Nord Brésil (NBC) et par le courant de Guyane (Molleri *et al.* 2010) (**Figure I-4**). Ce Courant Nord Brésil (NBC) alimente d'une part le Contre-Courant Equatorial Nord (NECC) en

réalisant une rétroflexion entre 6 et 8° N et remonte d'autre part le long des côtes d'Amérique du Sud sous la forme du Courant de Guyane (GC). La rétroflexion de ce courant engendre de larges tourbillons d'eau superficielle chaude qui se translatent vers le Nord-Ouest pendant 3 à 4 mois (Hu *et al.* 2004) en direction de la Caraïbe et le courant de Guyane. La majorité des « anneaux » issus de la rétroflexion du NBC (NBCR) est détruite au contact de l'arc des Petites Antilles, mais le passage de l'un d'entre eux sans perte de structure sur l'île de Barbade a été observé (Fratantoni & Glickson 2002). Une moyenne de 5 à 6 anneaux par an a été observée de 1992 à 2000, avec un rayon moyen horizontal de 100 km (Fratantoni & Glickson 2002; Hu *et al.* 2004) et une extension verticale estimée de 600 m (Fratantoni & Glickson 2002). Ces anneaux seraient responsables de plus d'un tiers du transport inter-hémisphérique des masses d'eau dans la cellule de recirculation méridionale de l'Atlantique (MOC) (Goni & Johns 2001).

Le long de la côte Sud-américaine (Trinidad, Vénézuéla, Colombie) en connexion avec la mer des Caraïbes, on constate également des zones d'upwelling (zones de remontées d'eaux froides riches en nutriments) favorisées par des vents forts de janvier à mai. Ce système d'upwelling du sud de la Caraïbe est une autre source de production marine importante dans la zone des Petites Antilles.

I.6.2. La réserve des îlets de Sainte-Anne

Certains îlets de Martinique, située dans les Petites Antilles, ont été le lieu d'activités primaires (agriculture, élevage, pêche...) dès le 17^e siècle et plus récemment depuis la fin du 20^e siècle, l'expansion non maîtrisée du tourisme a fragilisé ces espaces déjà soumis à des conditions climatiques et hydrodynamiques marines rudes (pluviométrie basse, vents forts, houle...). La protection de certains îlets de Sainte-Anne par la création en 1995 d'une réserve intégrale, la Réserve Naturelle Nationale des Îlets de Sainte-Anne (RNNISA), a permis de maintenir l'un des sites les plus importants de reproduction pour l'avifaune marine de la Martinique mais aussi des Petites Antilles. L'intérêt de ce site pour la reproduction des oiseaux marins avait été souligné dès les années 1950 par le Père R.Pinchon (Pinchon 1964), site déjà fragilisé par les prélèvements d'œufs importants pour la consommation ainsi que la fréquentation régulière des personnes sur les îlets. Des campagnes de sensibilisation auprès de la population avaient permis l'arrêt progressif de la pratique du ramassage des oeufs, mais la quiétude des oiseaux marins n'était pas assurée avec les fréquentations humaines, ce qui a justifié également la création de la réserve.

Située au Sud-Est de la Martinique, en communication avec l'océan Atlantique, cette réserve de 5.7 hectares est formée de quatre îlets, dont le plus vaste est l'îlet Hardy (2.63 ha ; altitude maximale : 13m) et les trois autres sont les îlets Percé (0.54 ha ; altitude maximale : 6 m), Burgaux (0.49 ha ; altitude maximale : 7 m) et Poirier (2.10 ha ; altitude maximale : 8 m) (**Figure I-5**).

Ce site désormais protégé, est le lieu de reproduction de 5 espèces d'oiseaux marins : le puffin d'Audubon (*Puffinus lherminieri*), le Paille en queue (*Phaeton aethereus*), le noddin brun (*Anous stolidus*), la sterne fuligineuse (*Sterna fuscata*), la sterne bridée (*Sterna anaethetus*).

La réserve intégrale RNNISA est administrée par deux organismes, le Parc Naturel Régional de la Martinique (PNRM) assurant les missions principales de gestion, et l'Office National des Forêts (ONF), qui appuie le gestionnaire pour la surveillance et l'aménagement. L'accès à la réserve est interdit, excepté à ceux affectés à la surveillance, la gestion et le suivi scientifique et également pour les services de l'état et la police municipale de Sainte-Anne dans le cadre de missions de police spécifiques. L'arrêté préfectoral de 2009, a permis d'élargir la RNNISA à un périmètre de 100 m autour des îlets. Ce périmètre de protection ne s'étendait qu'à 50 m en 2005. L'interdiction du mouillage forain dans un périmètre de 300 m est en vigueur depuis 2005.

Les suivis scientifiques permettent d'assurer le suivi de la reproduction, de l'effectif des populations et pour certaines espèces de mieux comprendre la dynamique de population à travers des campagnes de baguage. Les campagnes de baguage nocturne des puffins d'Audubon opérées depuis 1995, ont nécessité l'implication de beaucoup de bénévoles. Cet exemple de science participative est aussi un moyen fort d'appropriation du patrimoine naturel par la population et favorise l'efficacité des mesures de conservation.

Les premiers résultats des suivis scientifiques, dès 1997 indiquèrent une diminution des effectifs de la plupart des oiseaux nicheurs. La présence des rats a été un facteur important de nuisance pour la reproduction de ces oiseaux, ces prédateurs décimant les poussins, plus rarement les œufs et les adultes. Cela a donné lieu en 1999 (mais les rats étaient semble-t-il présents avant) aux premières campagnes de dératisation, permettant de diminuer considérablement leur population dès les premières années (revue de rapports non publiés dans Bretagnolle & Precheur 2012).



Figure I-5 La Réserve Naturelle Nationale des îlets de Sainte-Anne : périmètre de protection et localisation des bouées.

I.6.3. Les enjeux de conservation autour du puffin d’Audubon

Le puffin d’Audubon est un oiseau marin pélagique appartenant à l’ordre des Procellariiformes. Cet ordre ne regroupe que des oiseaux marins et est composé de 4 familles : Diomedidae, Hydrobatidae, Pelecanoididae, Procellariidae. La famille des Procellariidae compte environ 79 espèces réunies en 14 genres (Brooke 2004). L’espèce appartient au genre *Puffinus* qui comprend les puffins de petite et moyenne taille. Celle-ci est étroitement liée à au genre *Calonectris* qui réunit deux puffins de grande taille.

Situation taxonomique et biogéographique

La détermination de beaucoup d’espèces de pétrels est très controversée (Bretagnolle 1995; Austin 1996) à cause de leur forte ressemblance morphologique. C’est le cas également pour le complexe des petits puffins (*Puffinus assimilis-lherminieri*) qui est largement répandu dans les zones tropicales, subtropicales et les eaux sub-antarctiques, avec des puffins de couleur

noire au-dessus et blanc en dessous, se reproduisant entre les latitudes 38°N et 50°S (Mougin, Jouanin & Roux 1992).

Ce complexe était généralement divisé en deux espèces, *P. assimilis* et *P. lherminieri* (Jouanin & Mougin 1979; Brooke 2004), basé sur des critères morphologiques (coloration des lores, les parties supérieures, couvertures sous-caudales, la coloration des pattes) et la zone océanographique dans laquelle les populations nicheuses se trouvent (Murphy 1927). Cependant, il existe des taxons qui présentent simultanément des caractères de différentes sous-espèces, et certains ont été dénommés 'intermédiaires'. La forme la plus problématique du complexe est sans doute celle des îles du Cap-Vert, qui présente à la fois des caractères *lherminieri* et *assimilis* : *boydi* possède des sous caudales sombres avec des primaires et secondaires ressemblant à celle de *P. lherminieri* (Fleming *et al.* 1943; Robb *et al.* 2008), mais il a les pattes bleues ce qui le rattache à *assimilis* (Murphy 1927).

Une étude phylogénétique moléculaire récente d'Austin, Bretagnolle & Pasquet en 2004, a alors permis de différencier 3 clades majeurs : un clade comprenant les taxons tropicaux, dans les océans Indiens et Pacifique; un clade du sud avec les taxons attribués à *P. assimilis* (dans l'océan austral et l'Australie), et un clade de l'Atlantique Nord avec trois taxons (*lherminieri*, *baroli*, *boydi*). Dans l'atlantique certains nichent au nord-est (les Açores, Madère, les Canaries, les îles du Cap-vert), dans la Caraïbe ou dans l'Atlantique Ouest.

Les limites entre espèces et sous-espèces restent floues, particulièrement pour le clade de l'Atlantique Nord, pour lesquels quatre arrangements différents ont été récemment proposés par divers auteurs (Hazevoet 1995; Austin *et al.* 2004; Olson 2010a; Onley & Scofield 2013). Austin *et al.* (2004) suggèrent que des preuves supplémentaires seront nécessaires pour résoudre les limites entre les 3 sous-populations, mais Olson (2010) suggère que l'existence et la disparition d'une espèce aux Bermudes (*P. parvus*), indistinguable de *boydi* sur la base de l'ostéologie, et le fait que *P. lherminieri* a colonisé les Bermudes uniquement après l'extinction de *P. parvus*, et prouve que *P. parvus* (et donc *P. boydi*) et *P. lherminieri* sont deux espèces. Olson (2010) a également fait valoir que *P. baroli* diffère autant ou plus de *P. boydi* et *P. lherminieri* et que *P. baroli* devrait donc également être considérée comme une espèce distincte. Toutefois, ce point de vue n'a pas été appuyé par aucune analyse quantitative détaillée.

De récentes découvertes de colonies de puffins et une ré-identification de cette espèce de puffin d'Audubon au Brésil (Efe & Musso 2001; Soto & Filippini 2003; Silva & Olmos

2010), relancent le débat sur la présence du taxon *P. loyemilleri*, un quatrième taxon considéré comme non valide par Austin *et al.* en 2004. Des analyses morphologiques ont montré une différence significative de longueur d'aile entre les puffins de la Caraïbe et ceux de Fernando de Noronha (Brésil) qui ont des ailes plus petites. En utilisant les caractéristiques des sites de reproduction de puffins d'Audubon connus dans le nord et dans le sud de l'Amérique, Lopes, Vital & Efe en 2014) ont pu identifier d'autres habitats potentiels de reproduction sur la côte du Brésil pour cette espèce *P. loyemilleri* nocturne difficile à localiser ce qui permet d'envisager de plus efficaces actions de conservation.

Quoiqu'il en soit, le taxon *P. lherminieri*, des Caraïbes, représente un taxon différencié, que nous considérerons comme tel dans la suite de ce document, et dont l'aire géographique est restreinte à la partie Ouest de l'Atlantique Nord.

Distribution spatiale et statut de conservation

Le Puffin d'Audubon au sens large (ancien) a une large distribution mondiale avec une surface de nidification globale estimée entre 50 000 et 100 000 km² (**Figure I-6**). Les oiseaux de ce complexe d'espèces sont présents dans la zone intertropicale des trois océans : océan Atlantique, Indien et Pacifique. La population globale des puffins d'Audubon est de 500 000 individus (Brooke 2004). L'IUCN avec l'indice liste rouge considère le puffin d'Audubon comme une espèce à préoccupation mineure (« Least Concern ») c'est-à-dire à faible probabilité d'extinction. L'évaluation de ce taxon manque cependant de données relatives à l'évolution des effectifs de la population mondiale.

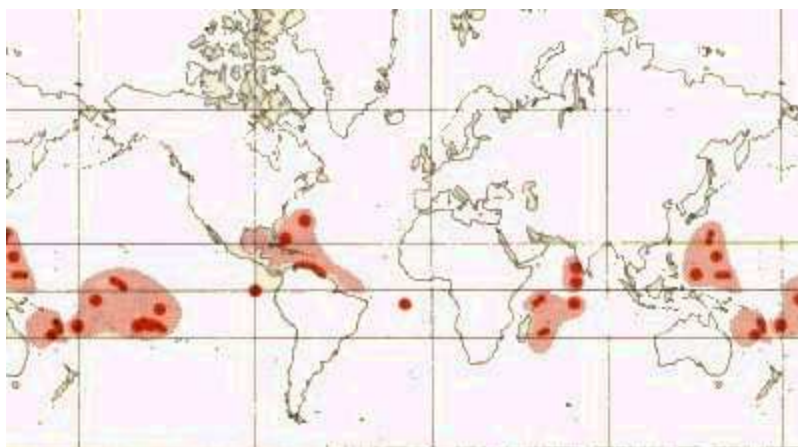


Figure I-6 Distribution mondiale de Puffinus lherminieri. Source : http://www.scricciolo.com/w_paleartic/procellariidae5.htm

La situation est différente dans la région Caraïbe, les puffins d'Audubon du taxon *P. lherminieri* ont été recensés sur 157 îles parfois à l'état fossile, prouvant que d'anciennes colonies se sont éteintes. Ces extinctions sont probablement imputables à la perte de qualité des sites de reproduction (**Figure I-7**). Des Grandes Antilles aux Petites Antilles, soit une distance de 3500 km, cet oiseau marin reste présent.

Les estimations d'effectif pour cette espèce nocturne sont très fluctuantes, à cause d'un manque d'information ou de l'imprécision des informations disponibles. Cette espèce nidifie dans des sites difficiles d'accès tels les falaises et les îlots ce qui limite leur étude en général. Il n'y a donc pas beaucoup d'estimations d'effectif de cette espèce.

En 1984, van Halewyn & Norton 1984 estiment l'effectif des puffins d'Audubon des Antilles à 5 000 couples ; en 2000, Lee comptabilise 3000 à 5000 couples de puffins d'Audubon et en 2009, 2700 couples sont recensés (Bradley 2009). Des études plus poussées en 2010 et 2012 aux Bahamas (particulièrement à Cay Sal bank et Exuma Cays), qui compte la plus importante population de la Caraïbe avec plus de 50% de la population globale, a permis de réévaluer l'effectif à 9000 couples (Mackin *et al.* 2013). Les autres grandes îles où la présence des puffins est avérée, sont St. Giles (22 ha), Little Tobago (102 ha, rattachée à Trinidad et Tobago), los Roques, île du Vénézuéla, situées dans les Petites Antilles, mais les estimations de densité ne sont pas encore connues.

Dans la région, les puffins sont exposés à une très forte prédation des rats et à la perte d'habitats dus aux activités anthropiques. De plus, le puffin d'Audubon compte parmi les 12 espèces d'oiseaux marins touchés par la grande marée noire survenue avec la fuite de pétrole sur la plate-forme Horizon Deep Stream en 2010. Bien que les valeurs d'effectif aient été positivement réévaluées, le nombre de sites de reproduction délaissés par l'espèce a augmenté au fil des années tandis que les autres menaces évoquées plus haut n'ont cessé de s'intensifier. Ces motifs nous amènent à penser que *Puffinus lherminieri lherminieri* reste néanmoins menacé et que la taille de sa population, initialement limitée, continue à diminuer (Schreiber & Lee 2000).

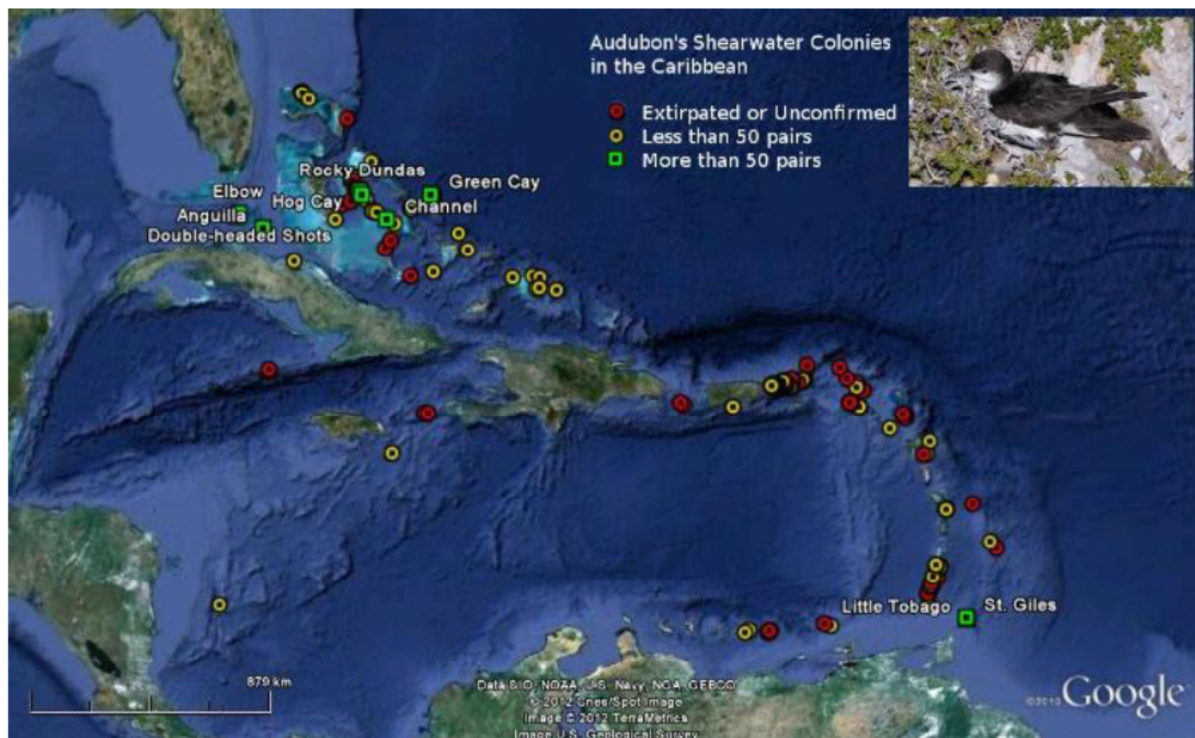


Figure I-7 Localisations des colonies de puffin d’Audubon dans la Caraïbe. Les points rouges indiquent les sites délaissés ou non confirmés. Les sites en jaune indiquent des colonies de petite taille bien que beaucoup n’ont pas fait l’objet de suivis. Les sites en vert indiquent des colonies de grande taille et leur nom a été indiqué. Source :(Mackin *et al.* 2013).

En Martinique, le Puffin d’Audubon est protégé par l’Arrêté Ministériel du 17 février 1989. Dans les Antilles françaises, il est également observé en Guadeloupe, à la Désirade et à Marie-Galante (Leblond 2003). Il est présent également à Saint-Barthélemy et Saint-Martin. L’effectif reproducteur exact n’est cependant pas connu.

En Martinique, actuellement aucun autre site de nidification n’est observé à part celui de la Réserve Naturelle des Ilets de Sainte-Anne. Il avait été signalé la présence de cette espèce sur le rocher du Diamant (Pinchon 1964) mais elle n’a pas été vérifiée lors de l’inventaire en 2005 (Levesque 2005). Pourtant, V. Bretagnolle a retrouvé et confirmé l’existence de cette population, sans doute de taille très modeste (moins de 10 couples), sur le Rocher du Diamant en Janvier 2012. En 2014 et 2015, un ou deux terriers actifs ont été localisés près du sommet (L. Jamet, com. Pers. V Bretagnolle).

Références

- Aebischer, N.J. (1999) Multi-way comparisons and generalized linear models of nest success: extensions of the Mayfield method. *Bird Study*, 46, S22–S31.
- Ancona, S., Rodri, C., Drummond, H. & Sa, S. (2011) El Nino in the WarmTropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies. , 799–808.
- Andelman, S.J. & Fagan, W.F. (2000) Umbrellas and flagships: efficient conservation surrogates or expensive mistakes? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 5954–5959.
- Anderson, O.R.J., Small, C.J., Croxall, J.P., Dunn, E.K., Sullivan, B.J., Yates, O. & Black, A. (2011) Global seabird bycatch in longline fisheries. *Endangered Species Research*, 14, 91–106.
- Araújo, M.B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L. & Williams, P.H. (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global change biology*, 10, 1618–1626.
- Arcese, P. & Sinclair, A.R.E. (1997) The role of protected areas as ecological baselines. *The Journal of wildlife management*, 587–602.
- Austin, J.J. (1996) Molecular phylogenetics of *Puffinus* shearwaters: preliminary evidence from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 6, 77–88.
- Austin, J.J., Bretagnolle, V. & Pasquet, E. (2004) A global molecular phylogeny of the small *Puffinus* shearwaters and implications for systematics of the Little-Audubon's Shearwater complex. *the Auk*, 121, 847–864.
- Austin, M.P., Nicholls, A.O. & Margules, C.R. (1990) Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological monographs*, 60, 161–177.
- Baillie, S.R., Sutherland, W.J., Freeman, S.N., Gregory, R.D. & Paradis, E. (2000) Consequences of large-scale processes for the conservation of bird populations. *Journal of Applied Ecology*, 37, 88–102.

- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B. & Ferrer, E. a. (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51–57.
- Barthod, C. (2010) Le retour du débat sur la wilderness. *Revue Forestière Française*, 66–70.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Raybaud, V., Goberville, E. & Kirby, R.R. (2015) Future vulnerability of marine biodiversity compared with contemporary and past changes. *Nature Climate Change*, 5, 695–701.
- Bibby, C.J., Collar, N.J., Crosby, M.J., Heath, M.F., Imboden, C., Johnson, T.H., Long, A.J., Stattersfield, A.J. & Thirgood, S.J. (1992) Putting Biodiversity on the Map: Priority Areas for Global Conservation.
- Blackburn, T.M., Cassey, P., Duncan, R.P., Evans, K.L. & Gaston, K.J. (2004) Avian Extinction and Mammalian Introductions on Oceanic Islands. *Science*, 305.
- Boersma, P.D., Clark, J.A., Hillgarth, N., Schreiber, E.A. & Burger, J. (2002) Seabird conservation. *Biology of Marine Birds*, 559–579.
- Boyce, M.S. (1992) POPULATION VIABILITY. , 481–506.
- Bradley, P.E. (2009) Conservation of Caribbean seabirds. An inventory of breeding seabirds of the Caribbean. Gainesville: University Press of Florida.
- Bretagnolle, V. (1995) Systematics of the Soft-plumaged Petrel *Pterodroma mollis* (Procellariidae): new insight from the study of vocalizations. *Ibis*, 137, 207–218.
- Bretagnolle, V. & Precheur, C. (2012) Analyse Des Populations D'oiseaux Marins de La Réserve Naturelle Nationale Des îlets de Sainte-Anne: Dynamique Des Effectifs, Stratégie de Gestion Conservatoire et Suivi Scientifique. http://www.martinique.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/2012_rapport_CNRS-_V-Bretared_cle04c11f.pdf.
- Brooke, M. (2004) Albatrosses and Petrels Across the World. Oxford University Press, USA.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L. & Thomas, L. (2001) Introduction to distance sampling estimating abundance of biological populations.
- Camphuysen, K. (C. J.), Shamoun-Baranes, J., Bouten, W. & Garthe, S. (2012) Identifying ecologically important marine areas for seabirds using behavioural information in combination with distribution patterns. *Biological Conservation*, 156, 22–29.

- Caro, T.M. & O'Doherty, G. (1999) On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology*, 13, 805–814.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models*. Wiley Online Library.
- Catry, P., Dias, M.P., Phillips, R. a. & Granadeiro, J.P. (2011) Different means to the same end: Long-distance migrant seabirds from two colonies differ in behaviour, despite common wintering grounds. *PLoS ONE*, 6, 4–9.
- Caughley, G. (1994) Directions in Conservation Biology. *The Journal of Animal Ecology*, 63, 215.
- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M. & Lysenko, I. (2005) Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 443–455.
- Croxall, J.P., Butchart, S.H.M., Lascelles, B., Stattersfield, A.J., Sullivan, B., Symes, A. & Taylor, P. (2012) Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International*, 22, 1–34.
- Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C. & Mace, G.M. (2011) Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science*, 332, 53–58.
- Desmet, P. & Cowling, R. (2004) Using the Species – Area Relationship to Set Baseline Targets for Conservation Ecology and Society : Using the species – area relationship to set baseline t ... *Ecology and Society*, 9, 1–16.
- Devney, C.A., Short, M. & Congdon, B.C. (2009) Sensitivity of tropical seabirds to El Niño precursors. *Ecology*, 90, 1175–1183.
- Diamond, J.M. (1989) The Present , Past and Future of Human-caused Extinctions. *The Royal Society*, 325, 469–477.
- Diamond, J.M., Terborgh, J., Whitcomb, R.F., Lynch, J.F., Opler, P.A., Robbins, C.S., Simberloff, D.S. & Abele, L.G. (1976) Island Biogeography and Conservation: Strategy and Limitations. *Science (New York, N.Y.)*, 193, 1027–1032.
- Efe, M.A. & Musso, C.M. (2001) Primeiro registro de *Puffinus lherminieri* Lesson, 1839 no Brasil. *Nattereria*, 2, 21–23.

- Ferrier, S., Watson, G., Pearce, J. & Drielsma, M. (2002) Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modelling. *Biodiversity & Conservation*, 11, 2275–2307.
- Fischlin, a., Midgley, G.F., Price, J.T., Leemans, R., Gopal, B., Turley, C., Rounsevell, M.D. a., Dube, O.P., Tarazona, J. & Velichko, A. a. (2007) Ecosystems , their properties , goods and services. *Change*, 48, 211–272.
- Fleming, C.A., Wellington, N.Z., Serventy, D.L. & Sydney, N.S.W. (1943) The Races of *Puffinus assimilis* in Australia and New Zealand. *The Emu*, 113–125.
- Fratantoni, D.M. & Glickson, D.A. (2002) North Brazil Current Ring Generation and Evolution Observed with SeaWiFS*. *Journal of Physical Oceanography*, 32, 1058–1074.
- Gaertner, D. & Gaertner-Medina, M. (1999) An overview of the tuna fishery in the southern Caribbean sea. *Proceedings of the International Workshop on fishing for Tunas associated with floating objects* (Compiled by MD Scott, WH Bayliff, CE Lennert-Cody and KM Schaefer). IATTC, Special report pp. 66–86.
- Goni, G.J. & Johns, W.E. (2001) A census of North Brazil Current rings observed from TOPEX/POSEIDON altimetry: 1992--1998. *Geophysical Research Letters*, 28, 1–4.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- van Halewyn, R. & Norton, R.L. (1984) The status and conservation of seabirds in the Caribbean. *Status and conservation of the world's seabirds*. ICBP Technical Publication, 169–222.
- Hambler, C. (2004) *Conservation*. Cambridge University Press.
- Hamer, K.C., Schreiber, E.A. & Burger, J. (2002) Breeding biology, life histories, and life history--environment interactions in seabirds. *Biology of marine birds*, 217–261.
- Hannah, L., Midgley, G.F., Lovejoy, T., Bond, W.J., Bush, M., Lovett, J.C., Scott, D. & Woodward, F.I. (2002) Conservation of Biodiversity in a Changing Climate. *Conservation Biology*, 16, 264–268.
- Harper, G. a. & Bunbury, N. (2015) Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. *Global Ecology and Conservation*, 3, 607–627.

- Harvell, C.D., Mitchell, C.E., Ward, J.R., Altizer, S., Dobson, a P., Ostfeld, R.S. & Samuel, M.D. (2002) Climate warming and disease risk for terrestrial and Marine Biota. *Science*, 296, 2158–2162.
- Hazevoet, C.J. (1995) The birds of the Cape Verde islands. *British Ornithologists' Union Check List*, 13, 1–192.
- Hu, C., Montgomery, E.T., Schmitt, R.W. & Muller-Karger, F.E. (2004) The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51, 1151–1171.
- Hutchinson, G.E. (1957) The multivariate niche. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol* pp. 415–421.
- IUCN. (2007) *Species Extinction – The Facts*. International Union for the Conservation of Nature, 4.
- IUCN. (2012) *Worrying declines for world's seabirds*
- James, A.N., Gaston, K.J. & Balmford, A. (1999) Balancing the Earth's accounts. *Nature*, 401, 323–324.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology*, 72, 576–587.
- Jodice, P.G.R. & Suryan, R.M. (2010) Landscape-scale conservation planning. *Landscape-Scale Conservation Planning*, 1–427.
- Jones, H.P., Tershy, B.R., Zavaleta, E.S., Croll, D.A., Keitt, B.S., Finkelstein, M.E. & Howald, G.R. (2008) Severity of the Effects of Invasive Rats on Seabirds: A Global Review. *Conservation Biology*, 22, 16–26.
- Jouanin, C. & Mougín, J.L. (1979) Order Procellariiformes. *Check-list of birds of the world*, 1, 48–121.
- De Kroon, H., Van Groenendael, J. & Ehrlén, J. (2000) Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, 81, 607–618.
- Lambeck, R.J. (1997) Focal species: A multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, 11, 849–856.

- Lascelles, B.G., Langham, G.M., Ronconi, R.A. & Reid, J.B. (2012) From hotspots to site protection: Identifying Marine Protected Areas for seabirds around the globe. *Biological Conservation*, 156, 5–14.
- Leblond, G. (2003) Les Oiseaux Marins Nicheurs de Guadeloupe, de Saint-Martin et de Saint-Barthélemy. Rapport BIOS/DIREN.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118.
- Lee, D.S. (2000) Status and conservation priorities for Audubon's shearwaters in the West Indies. In: Schreiber EA, Lee DS, eds. *Status and Conservation of West Indian Seabirds*. Society of Caribbean Ornithology Spec. Pub. No. 1, Ruston, LA pp. 25–30.
- Leibold, M.A. (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76, 1371–1382.
- Levesque, A. (2005) Les Oiseaux Marins Migrateurs De L' Est De L ' Archipel Guadeloupeen.
- Longhurst, A.R. (2010) *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press.
- Lopes, A.C.P.A., Vital, M.V.C. & Efe, M.A. (2014) Potential geographic distribution and conservation of Audubon's shearwater, *Puffinus lherminieri* in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 54, 293–298.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American naturalist*, 377–385.
- Mackin, W.A., Wheeler, J.A., Jodice, P.G.R., Haney, J.C., Sorenson, L.G. & Sutton, A.H. (2013) *Strategies for Protecting and Restoring Populations of Seabirds of the Caribbean : A Prioritization for Conservation Funds from the Deepwater Horizon Spill*.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243–253.
- Marra, P.P., Hobson, K.A. & Holmes, R.T. (1998) Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*, 282, 1884–1886.

- Mawdsley, J.R., O'Malley, R. & Ojima, D.S. (2009) A review of climate-change adaptation strategies for wildlife management and biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 23, 1080–1089.
- Meffe, G.K. & Viederman, S. (1995) Combining science and policy in conservation biology. *Wildlife Society Bulletin*, 23, 327–332.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005) *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis* (ed Island Press). Washington, DC.
- Miller, T.R., Minter, B. a. & Malan, L.C. (2011) The new conservation debate: The view from practical ethics. *Biological Conservation*, 144, 948–957.
- Mills, L.S., Soulé, M.E. & Doak, D.F. (1993) The keystone_Species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43, 219–224.
- Minter, B. a. & Miller, T.R. (2011) The New Conservation Debate: Ethical foundations, strategic trade-offs, and policy opportunities. *Biological Conservation*, 144, 945–947.
- Moller, G.S.F., Novo, E.M.L.D.M. & Kampel, M. (2010) Space-time variability of the Amazon River plume based on satellite ocean color. *Continental Shelf Research*, 30, 342–352.
- Mougin, J.L., Jouanin, C. & Roux, F. (1992) Chronologie de la reproduction chez les Petits Puffins *Puffinus assimilis* Gould et *P. lherminieri* Lesson. *Oiseau Rev. Fr. Ornithol*, 62, 247–277.
- Murphy, R.C. (1927) On certain forms of *Puffinus assimilis* and its allies. *American museum novitates*, 276.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Norris, K. & Pain, D.J. (2002) *Conserving Bird Biodiversity: General Principles and Their Application*. Cambridge University Press.
- Olson, S.L. (2010) Stasis and turnover in small shearwaters on Bermuda over the last 400 000 years (Aves: Procellariidae: *Puffinus lherminieri* group). *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, 699–707.
- Onley, D. & Scofield, P. (2013) *Albatrosses, Petrels and Shearwaters of the World*. Bloomsbury Publishing.

- Oro, D. (2014) Seabirds and climate: knowledge, pitfalls, and opportunities. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, 1–12.
- Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J., Dudley, C., Crick, H.Q.P. & Gregory, R.D. (2000) Large-scale spatial variation in the breeding performance of song thrushes *Turdus philomelos* and blackbirds *T. merula* in Britain. *Journal of Applied Ecology*, 37, 73–87.
- Piatt, J.F., Harding, A.M.A., Shultz, M., Speckman, S.G., van Pelt, T.I., Drew, G.S. & Kettle, A.B. (2007) Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. *Marine Ecology-Progress Series*-, 352, 221.
- Pimm, S.L. & Raven, P. (2000) Extinction by numbers. *Nature*, 403, 843–845.
- Pinchon, R. (1964) *Faune Des Antilles françaises. Les Oiseaux*. Fort-de-France, Martinique.
- Prescott, G.W., Williams, D.R., Balmford, A., Green, R.E. & Manica, A. (2012) Quantitative global analysis of the role of climate and people in explaining late Quaternary megafaunal extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 4527–4531.
- Primack, R.B., Sarrazin, F. & Lecomte, J. (2012) *Biologie de La Conservation*. Dunod Paris.
- Pullin, A.S. & Knight, T.M. (2003) Support for decision making in conservation practice: an evidence-based approach. *Journal for Nature Conservation*, 11, 83–90.
- Robb, G.N., McDonald, R.A., Chamberlain, D.E. & Bearhop, S. (2008) Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 476–484.
- Roberge, J.-M. & Angelstam, P. (2004) Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology*, 18, 76–85.
- Ronconi, R.A., Lascelles, B.G., Langham, G.M., Reid, J.B. & Oro, D. (2012) The role of seabirds in Marine Protected Area identification, delineation, and monitoring: Introduction and synthesis. *Biological Conservation*, 156, 1–4.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. & Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57–60.
- Sachs, J.D., Baillie, J.E.M., Sutherland, W.J., Armsworth, P.R., Ash, N., Beddington, J., Blackburn, T.M., Collen, B., Gardiner, B., Gaston, K.J. & others. (2009) Biodiversity conservation and the millennium development goals. *Science*, 325, 1502–1503.

- Sanderson, S.E. & Redford, K.H. (2003) Contested relationships between biodiversity conservation and poverty alleviation. *Oryx*, 37, 389–390.
- Sandvik, H., Erikstad, K.E., Barrett, R.T. & Yoccoz, N.G. (2005) The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology*, 74, 817–831.
- Schnitzler, A., Génot, J. & Wintz, M. (2008) Espaces Protégés : De La Gestion Conservatoire Vers La Non-Intervention. *Courrier de l'environnement de l'INRA*, 56, 29–43.
- Schreiber, E.A. (2002) Climate and weather effects on seabirds. *Biology of marine birds*, 179–216.
- Schreiber, E.A. & Lee, D.S. (2000) Status and Conservation of West Indian Seabirds. Society of Caribbean Ornithology Ruston, Louisiana.
- Shaffer, M.L. (1978) Determining Minimum Viable Population Sizes: A Case Study of the Grizzly Bear (*Ursus Arctos* L.). Duke University.
- Shaffer, M.L. (1981) Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 31, 131–134.
- Shoji, A., Culina, A., Fayet, A., Kirk, H., Padget, O., Boyle, D., Nakata, T., Perrins, C.M. & Guilford, T. (2015) Breeding phenology and winter activity predict subsequent breeding success in a trans-global migratory seabird.
- Silva, R. & Olmos, F. (2010) Notes on the biology and morphology of Audubon ' s Shearwaters *Puffinus lherminieri* (Procellariiformes : Procellariidae) from Fernando de Noronha , northeast Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 18, 139–145.
- Sinclair, A.R.E., Mduma, S.A.R. & Arcese, P. (2002) Protected areas as biodiversity benchmarks for human impact : agriculture and the Serengeti avifauna. *The Royal Society*, 2401–2405.
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. & Miller, H.L. (2007) IPCC, 2007: Summary for Policymakers, *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*.
- Soto, J.M.R. & Filippini, A. (2003) Ocorrencia e reproducao da pardela-de-Audubon, *Puffinus lherminieri* Lesson, 1839 (Procellariiformes, Procellariidae), no Arquipélago

Fernando de Noronha, com a revisao dos registros de *P. Iherminieri* e *P. assimilis* no Brasil. *Ararajuba*, 11, 137–140.

Soulé, M.E. (1985) What is Conservation Biology ? *BioScience*, 35, 727–734.

Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297, 1292–1296.

Sutherland, W.J., Newton, I. & Green, R. (2004) *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press.

Sydeman, W.J., Thompson, S.A. & Kitaysky, A. (2012) Seabirds and climate change : roadmap for the future. , 454, 107–117.

Terborgh, J. (2000) The fate of tropical forests: a matter of stewardship. *Conservation biology*, 14, 1358–1361.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C. & Erasmus, B.F.N. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.

Thompson, P.M. & Grosbois, V. (2002) Effects of Climate Variation on Seabird Population Dynamics. *Directions in Science*, 50–52.

Thuiller, W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, 10, 2020–2027.

Vetaas, O.R. (2002) Realized and potential climate niches: a comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography*, 29, 545–554.

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.

Weimerskirch, H. (1992) Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos*, 464–473.

Weimerskirch, H. (2002) Seabird demography and its relationship with the marine environment. In: Schreiber, E.A., Burger, J. (Eds.), *Biology of Marine Birds* CRC Press, Boca Raton, Florida.

West, P., Igoe, J. & Brockington, D. (2006) Parks and Peoples: The Social Impact of Protected Areas. *Annual Review of Anthropology*, 35, 251–277.

Wetterer, J. (1989) Central Place Foraging Theory: When Load Size Affects Travel Time. *Theoretical population biology*, 36.

Žydelis, R., Small, C. & French, G. (2013) The incidental catch of seabirds in gillnet fisheries: A global review. *Biological Conservation*, 162, 76–88.

Partie 2

Site d'étude et modèle biologique



II. Site d'étude et modèle biologique

II.1. La zone d'étude

II.1.1. L'îlet Hardy, dans la réserve des îlets de Sainte-Anne

Le puffin d'Audubon niche sur trois des îlets de la Réserve Naturelle Nationale des Ilets de Sainte-Anne (RNNISA), les îlets Hardy, Burgaux et Percé. Dans cette étude, on ne s'intéressera qu'à la colonie de puffins présents sur l'îlet Hardy représentant de loin la majorité de la colonie de la RNNISA.

L'îlet Hardy de 2.63 ha est un plateau corallien exondé dont le substrat calcaire est pourvu de nombreuses dépressions tapissées d'argile de décalcification ; ce relief est de type karstique. Il est en partie cerné de falaises abruptes, de terrasses ou dalles rocheuses (en sous bassement, le plus souvent colonisées par des algues), de gros blocs rocheux, de bancs sableux, de plateaux de dépressions, des grottes et cavités. Ce relief constitue un habitat disponible, un biotope, pour la nidification des oiseaux marins chaque année. Les deux tiers de la couverture végétale des îlets sont constitués par des formations basses rampantes, herbacées ou arbustives prostrées (Lurel 2008). L'espèce végétale dominante est le pourpier bord de mer (*Sesuvium portulacastrum*). Cette végétation et ce relief témoignent des conditions arides du milieu, où les îlets sont exposés au vent à une forte évaporation éolienne et aux embrunts. La présence de rats (*Rattus rattus*) a été établie en 1999 (mais les rats étaient semble-t-il présents avant) et l'éradication a permis de diminuer considérablement leur population (De Mercey & Jeremie 1999) et depuis 2007, seulement deux rats ont été capturés (comm personnellement Nadine Vénumière).

II.1.2. Localisation des puffins d'Audubon

Les puffins d'Audubon nichent en majorité dans les galeries souterraines de l'îlet Hardy (Figure II-1) situées sur la façade Est. Le réseau de galeries souterraines de l'îlet Hardy est long de 350 mètres avec une superficie de 675 m². La hauteur des galeries ne dépasse pas 1m. Le substrat est meuble.

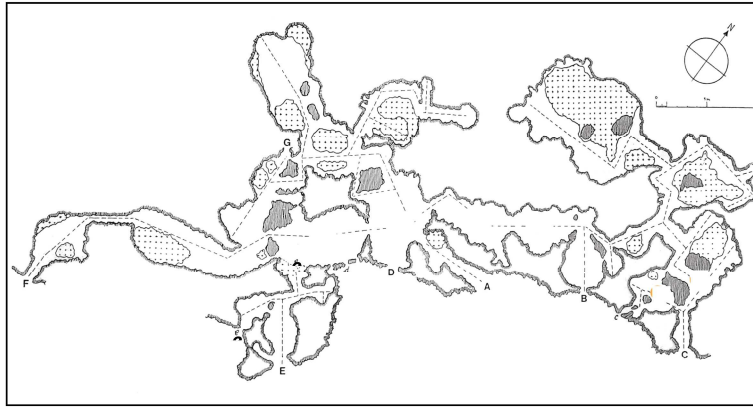


Figure II-1 Plan de la galerie souterraine occupée principalement par les puffins d'Audubon (Pinchon 1964).

II.1. Les oiseaux marins : focus sur les procellariiformes

Le groupe des oiseaux marins est marqué par une grande diversité morphologique et physiologique répartis dans les quatre coins du globe. Les 346 espèces sont réparties en 4 ordres, les sphénisciformes (manchots) et procellariiformes (albatros, pétrels, puffins, océanites soit 1/3 des espèces) regroupant la majorité des espèces pélagiques, les pélicaniformes (frégates, pélicans, fous...) et charadriiformes (mouettes, sternes, guillemots, labbes...). Les oiseaux marins sont longévifs et suivent une stratégie de type « K » (Pianka 1970) avec une faible taille de ponte (1 à 7 œufs), une maturité sexuelle retardée et une faible mortalité. La **théorie d'histoire de vie** prédit que les organismes de grande taille aient une plus faible croissance par rapport aux plus petits (Stearns 1992) et cette stratégie induit un faible renouvellement de la population. Leur âge tardif pour la première reproduction suggère que pour ces espèces longévives, les capacités efficaces de recherche alimentaire sont difficiles à atteindre et/ou le coût énergétique pour les poussins est élevé (Orlans 1969; Weimerskirch 2002).

L'ordre des procellariiformes rassemble les oiseaux marins les plus longévifs bien que présentant une forte diversité interspécifique en terme de taille corporelle. Toutes les espèces ne pondent qu'un seul œuf chaque année généralement sauf les plus longévifs qui se reproduisent tous les 2 ans. Lack en 1968, explique cette faible taille de ponte chez les procellariiformes, comme la résultante du faible taux d'approvisionnement des poussins dû à la distance aux zones de « foraging » (**théorie de la taille de ponte**) et cela serait donc relié aux contraintes extrêmes de leur environnement (Ashmole, Farner & King 1971). En effet, ces prédateurs marins supérieurs évoluent dans un environnement marin, dont on assume qu'il est généralement pauvre en ressource, avec des ressources regroupées en patch

(limitation spatiale des zones de qualité), peu prédictibles avec des proies à forte mobilité. La recherche alimentaire est alors coûteuse en énergie, nécessitant des trajets longs.

La période d'élevage des poussins varie pour les sternes (Sternidae) de 18 à 60 jours, période plus courte que pour les Procellariidae (pétrels, puffins, prions) durant de 47 à 130 jours (Bried & Jouventin 2002). Ces derniers se nourrissent plus au large avec des poussins ayant des besoins énergétiques plus importants que les sternes.

Face à ces contraintes intrinsèques et aux contraintes du milieu environnant, ces espèces vont favoriser la fidélité au site de ponte, la fidélité entre partenaires, la reproduction en colonie, la forte philopatrie (retour sur le site de naissance pour s'y reproduire) (Bried & Jouventin 2002). Les espèces les plus longévives tendent à avoir une fidélité aux partenaires plus élevée mais on observe pas de corrélation trouvée entre fidélité aux partenaires et fidélité au site (Bried, Pontier & Jouventin 2003). Les albatros et pétrels prospectent sur des zones où les proies sont plus dispersées, avec une plus grande variété de techniques de chasses, capturant depuis la surface ou allant jusqu'à poursuivre leur proies en plongeant. Des régions polaires aux régions tropicales, on observe que les pétrels ont une masse grasseuse plus importante dans les pôles et que les espèces tropicales ont une envergure et une surface des ailes plus grandes (Shealer 2002). Les différentes conditions environnementales (des régions tropicales aux régions polaires, de la côte au large) ont particulièrement façonnées leur morphologie (forme de leur ailes), leur comportement (durée des trajets alimentaires), leur écologie (régime alimentaire), ceux-ci adaptés pour optimiser leur fitness. Nous disposons de peu d'informations sur l'écologie des petites espèces de procellariiformes, d'autant plus dans les régions tropicales pour confirmer ou infirmer certaines tendances observées chez d'autres espèces du même ordre.

II.2. Modèle d'étude : le puffin d'Audubon

Nous apportons ici une partie des connaissances non exhaustives sur l'espèce issues de la colonie de Martinique, à partir des suivis scientifiques et d'études opérés par le gestionnaire, et sur des axes variés de la biologie de l'espèce plus largement dans la Caraïbe et sur des espèces similaires de puffins dans d'autres régions du monde. L'autre partie est directement comparée aux résultats de notre étude.

II.2.1. Description morphologique

Le Puffin d'Audubon (*Puffinus lherminieri*) est semblable au petit puffin (*Puffinus assimilis*) et au puffin des Anglais (*Puffinus puffinus*). Il est blanc ou clair dessous, son dos est brun foncé et les sous-caudales marron noir. Son bec crochu (ramphotèque) est grand et ses pattes rosâtres. Il mesure généralement jusqu'à 30 cm environ et il a de longues ailes effilées avec une queue courte d'envergure comprise entre 64 et 74 cm. Il pèse environ 200g. On ne peut pas distinguer morphologiquement les sexes. Le poussin porte un duvet grisâtre dessus, et blanc en dessous (Figure II-2). Les juvéniles ressemblent aux adultes, avec un plumage neuf plus foncé.

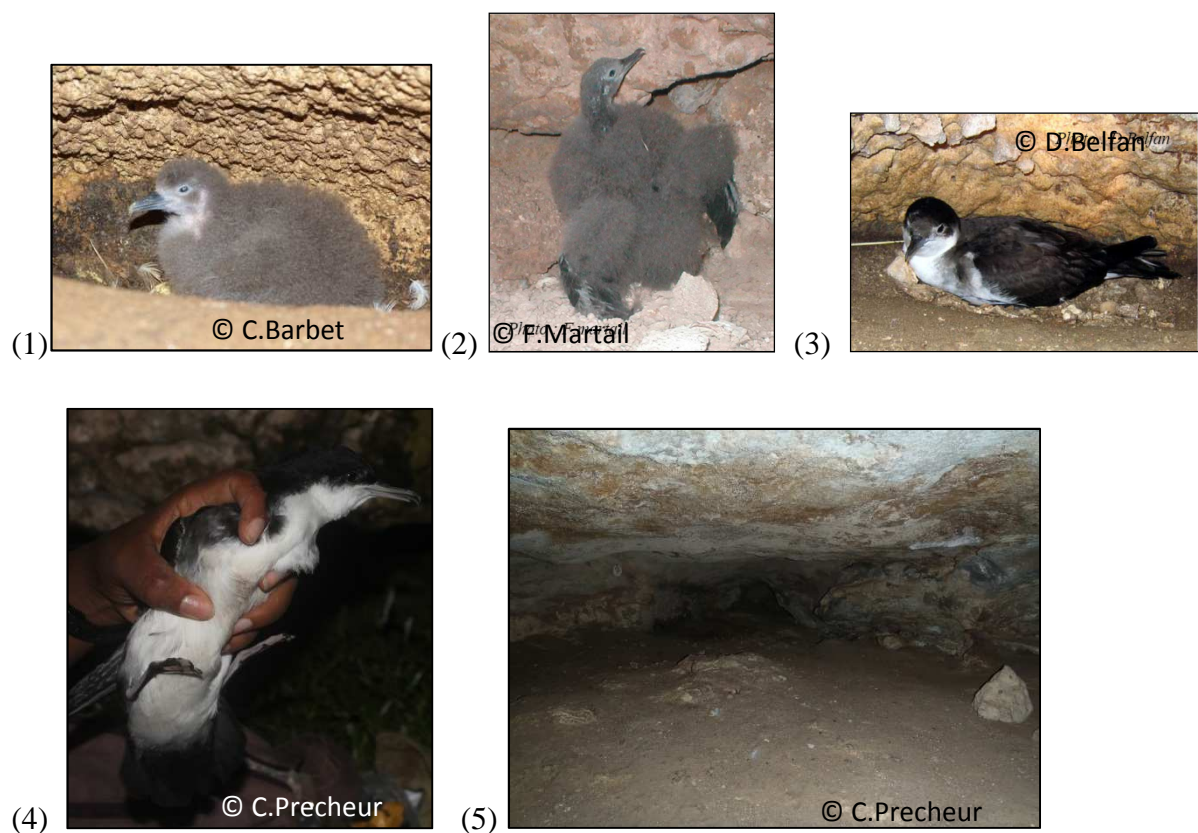


Figure II-2 Le Puffin d'Audubon ; Photos : (1) et (2) : stade poussins du puffin d'Audubon; (3) et (4): stade adulte ; (5) : aperçu de la galerie souterraine de l'îlet Hardy.

II.2.2. Phénologie de la reproduction et éléments caractéristiques

Cet oiseau pélagique ne revient à terre que pendant la saison de reproduction et aux Antilles, cet oiseau marin est considéré comme un nicheur localisé, peu commun et est rare en dehors de la période de nidification (Raffaele, Pedersen & Williams 1998).

Sur la RNNISA, il se reproduit en colonies de façon synchrone pendant 6 mois environ (Figure II-3). La phénologie de reproduction a été établie à partir des suivis de la

reproduction effectués entre 1997 et 2007 (hors 2005 et 2006). Les puffins arrivent à la colonie vers novembre –décembre. Leur nid est peu élaboré avec une simple dépression dans le sol et les femelles pondent entre janvier et février un seul œuf blanc.

L'éclosion des œufs est entre mars et avril avec une période d'incubation de 54 jours et au bout de 70 jours environ, l'envol des jeunes s'effectue (entre mai et juin) (revue de rapports non publiés Bretagnolle & Precheur 2012). Les relais d'incubation chez les puffins des Galapagos se sont produit en moyennes tous les 3.5 jours (allant de 2.5 à 6.3 jours) et les poussins sont nourrit 3 jours sur 4.

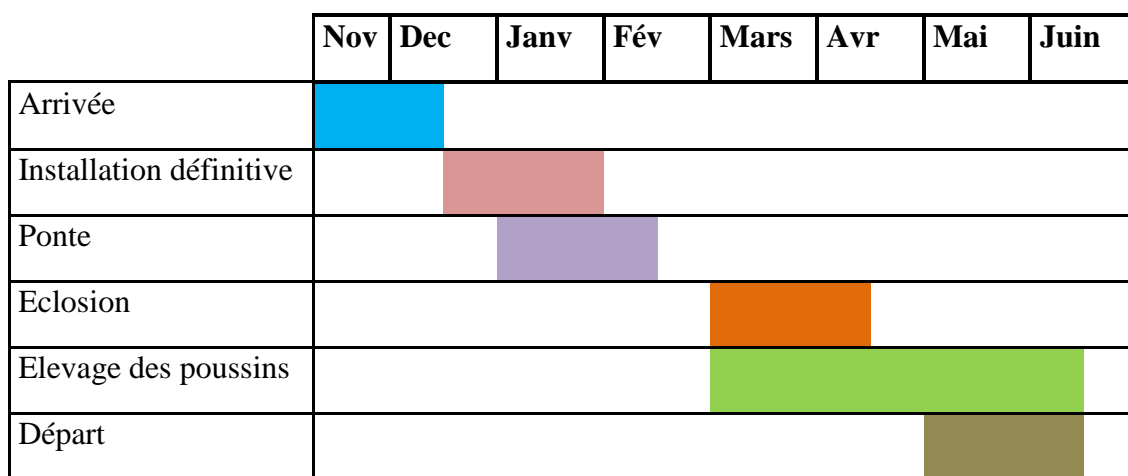


Figure II-3 Phénologie de la reproduction du puffin d'Audubon de la RNNISA.

Aux Bahamas, à 2000 km de la Martinique au Nord, la ponte a lieu 1-2 mois après (Lee D. S. & Clark 1994; Trimm 2004) alors qu'à Fernando de Noronha (NE Brésil), située à 3700 km de la Martinique, l'espèce *Puffinus lherminieri* pond 3-4 mois avant (Silva & Olmos 2010). Cela suppose une sélection différente des sites d'alimentation avec une période différente du pic de proies entre ces 3 colonies.

Dans d'autres régions, lorsque la disponibilité en ressources alimentaire est assurée toute l'année, on remarque la reproduction est asynchrone et réparti sur toute l'année (puffins des Galapagos, Harris 1969 ; puffins des Seychelles, Burger & Lawrence 2001). Pour les puffins des Galapagos, la durée de la reproduction similaire est de 9 mois (Snow 1965) et il y a néanmoins des périodes plus favorables pour la ponte avec la présence de pics très marqués ainsi que de creux.

Comme pour tous les oiseaux marins, on distingue 3 stades de vie chez le puffin d'Audubon : le stade juvénile, premier stade après l'envol où l'oiseau restera en mer tout le temps ; puis le

stade immature, période pendant laquelle l'oiseau sera amené à prospecter son site de reproduction, généralement celui où il est né (caractère philopatric) et à rechercher son partenaire. La tâche est ardue avec une défense territoriale forte de la part des reproducteurs établis et des nouveaux arrivés (Mackin 2005); le troisième stade correspond à celui de l'adulte reproducteur qui viendra se reproduire chaque année environ sur le même site.

II.2.3. Fidélité au site de ponte, aux partenaires

Selon Trimm (2004), 55% des nids sont réutilisés l'année suivante et on a 44% de fidélité au site de ponte. 75% des mâles et 25% des femelles sont vus dans le même nid l'année suivante. 60% des mâles ont des nouvelles partenaires l'année suivante et la fidélité au couple pour les femelles n'est pas connue (échantillon trop petit). Avec un fort taux de survie (0.80-0.92, Mackin, 2009) ces chiffres sont étonnants comparés à d'autres espèces similaires.

En effet, les puffins des anglais (*Puffinus puffinus*) quant à eux montrent une forte fidélité au nid (93.3%) et au partenaire (90.3%) (Bried & Jouventin 2002) également pour les puffins yelkouan (*Puffinus yelkouan*) respectivement 94.7% et 95.5%.

II.2.4. Philopatrie

Quelques études ont montré que la philopatrie chez les procelaridae était très variable selon les espèces allant de fortement philopatrics à faiblement philopatrics (Brooke 2004). Les puffins de grande taille comme les puffins cendrés (*Calonectris diomedea*) sont fortement philopatrics alors que pour le puffin à bec grêle (*Puffinus tenuirostris*), la moitié des oiseaux survivant émigrent pour se reproduire loin du site où ils sont nés et leur place est prise par autant d'immigrants (Serventy & Curry 1984).

Pour des plus petits puffins comme les puffins des Anglais (*Puffinus puffinus*), l'émigration des individus est très forte avec des femelles qui tendent à émigrer plus que les mâles (la moitié contre quelques-uns) (Brooke 1978).

II.2.5. Régime alimentaire et comportement de chasse

Le régime alimentaire du puffin d'Audubon de la RNNISA est peu connu mais les observateurs ayant vus quelques régurgitations de l'oiseau indiquent que beaucoup de proies étaient des petits pélagiques et des petits crustacés (comm personnellement Fred Martail).

Les puffins d'Audubon vus au large, à l'Est des Etats Unis sont fortement associés bancs dérivants de sargasse (algue brune endémique à l'océan Atlantique), où ils se nourrissent principalement des poissons de petite taille et d'une moindre ampleur de calmars (Moser &

Lee 2012). Parmi les poissons de petite taille, les poissons bourses juvéniles (*Monacanthus* sp at *Aluterus* sp) sont les proies favorites des puffins avec 81.3% d'occurrence et de taille comprise entre 15 et 50 mm. Ce sont des proies également ciblées par les thons. Les autres espèces de poissons pêchées sont les caranges (*Caranx* sp, 14.6%, taille entre 45 et 50 mm), et les poissons volants (*Exocoetidae*, 6.2%, taille entre 40 et 60mm).

Aux Galapagos, les puffins (*Puffinus subalaris*, une autre espèce) vont chasser en groupe et ils sont également retrouvés sur les bancs de thons occasionnellement, l'accès aux proies facilités car remontés à la surface pour éviter les thons (Harris 1969).

Les proies sont attrapées en plongeant juste sous la surface ou plus profondément (Trimm 2004).

II.2.6. Activité du poussin

L'activité du poussin a été étudiée par Trimm en 2001.

Des différences significatives sont constatées entre les poussins concernant la répartition de leur temps aux différentes activités qui sont dormir, s'alimenter, se toiletter, être actif. L'activité qui y contribue le plus est celle consistant à dormir. Ces différences de comportement peuvent être attribuées à leur différence d'âge, de comportement, d'état de santé. Les poussins n'ont été observés en train de s'alimenter qu'entre 16h et 4h du matin avec une plus grande fréquence entre 20h et minuit. Les adultes, à mœurs nocturnes, quand ils reviennent nourrissent leurs oisillons.

Cela est en adéquation avec le fait que les poussins ont tendance à dormir durant la journée plutôt que la nuit.

Au fil des semaines quand les premières plumes apparaissent, l'oisillon passe davantage de temps à se toiletter. Néanmoins, l'alimentation diminue à mesure que l'oisillon grandit ; les adaptations de l'oiseau évoluent.

Le taux de croissance diminue à mesure que le poussin grandit.

II.2.7. Sélection du site de reproduction

Selon Trimm(2001), la densité de couples de puffins sur l'île San Salvador (Bahamas) est expliquée par la quantité d'habitats disponibles sur le site. L'habitat disponible est défini dans ce cas par le pourcentage de couverture rocheuse dans chaque cay.

Les facteurs du microhabitat influençant le choix du site de reproduction de la colonie sont la taille de la roche autour du terrier et le pourcentage de couverture rocheuse à 1m de rayon.

La présence de végétation est le facteur prédominant qui caractérise le microhabitat des terriers (Trimm 2004).

Il n'y a pas de relation significative entre la densité de nids de puffins et les éléments du microhabitat. La survie des poussins n'est pas reliée aux éléments du microhabitat.

II.2.8. Effet de la lumière ambiante et de la colonie sur l'activité vocale

Le taux de vocalisations des puffins d'Audubon (moyenne : 9.39 appels/10min) des adultes (mâles et femelles confondus) devient plus important de 20h50 à 21h30 (16.96 appels/10min) et moins importants de 22h50 à 00h30. Le taux d'appels des poussins (15 appels/10min) est plus élevé que celui des adultes de 22h50 à 23h30 (Trimm 2004).

Le taux d'appels et la durée de l'activité vocale la nuit sont réduits quand la lune est visible.

Au Bahamas, le taux d'appels des puffins est corrélé négativement avec le fort éclairage lunaire ; on a donc un taux d'appel plus important les nuits sombres.

A la Réunion, il y a la même constatation. Il est remarqué également une distribution bimodale pour le taux d'appels. L'hypothèse avancée est l'arrivée à la colonie plus tard dans la nuit des oiseaux non reproducteurs (Bretagnolle, Attie & Mougeot 2000).

II.2.9. Distinction entre le mâle et la femelle

A partir du cri de l'oiseau, une distinction peut être faite entre le mâle et la femelle avec une différence de structure et de fréquence du cri. C'est le cas pour beaucoup d'espèces de l'ordre de Procellariiformes (Brooke, 1978 ; Taoka et al, 1989 ; Bretagnolle et al, 2000 ; Burger et Lawrence, 2001). Un critère morphologique permet également de faire la distinction des sexes : la longueur du bec (Trimm, 2004). La longueur du bec d'un mâle est en moyenne de 29.6 mm (± 1.3) et celle de la femelle de 28.7 mm (± 0.9). La reconnaissance des sexes avec la longueur du bec est vérifiée dans 63% des cas.

II.2.10. La mue des puffins

La mue des rémiges et des rectrices se ferait principalement pour les reproducteurs juste après la reproduction. Le remplacement des primaires peut même commencer à la fin de la reproduction (Harris 1969) alors qu'habituellement le remplacement des ailes et plumes de

queue se fait loin du site de reproduction et dans des zones très productives pour compenser le fort coût énergétique lié à la mue (Hedd *et al.* 2002).

II.3. Description de l'ensemble des données utilisées pour l'analyse démographique et l'analyse de l'écologie alimentaire du puffin d'Audubon

II.3.1. Suivi des nids

Le suivi des nids a été réalisé de 1998 à 2007, arrêté depuis cette date. Il a permis d'estimer plusieurs paramètres démographiques : caractérisation du cycle de reproduction (estimation de la durée de couvaison, dates d'éclosion et d'envol des petits, comportement entre partenaires...) et évaluation du succès de reproduction.

Les puffins d'Audubon étant des oiseaux assez sensibles au dérangement surtout pendant la période d'incubation, le protocole de suivi des nids a été adapté en ce sens.

Une vingtaine de nids environ a été suivi tout au long du cycle de reproduction. Lors de la visite des nids, les observateurs évitent d'éblouir les oiseaux avec leur lampe frontale. Ils restent à distance des oiseaux (un mètre) et avec une baguette, soulèvent délicatement les plumes du bas ventre de l'oiseau pour vérifier la présence d'un œuf sous son corps. Les nids sont marqués et positionnés sur la carte du réseau de galeries de l'îlet Hardy. Les numéros des nids ne sont pas fixes au fil des années.

Lors de ces visites, la présence de prospecteurs, de nicheurs, d'œufs, de poussins, de juvéniles sont notés. Le juvénile se différencie du poussin par l'apparition des premières plumes de l'oiseau. A un stade juvénile plus avancé, la proportion de plumes est plus importante que celle du duvet. Des cadavres ont été observés également durant ces suivis permettant une estimation de la prédation exercée sur les puffins.

II.3.2. Fréquence des visites des nids

Le suivi des nids des puffins d'Audubon s'est déroulé dans les galeries souterraines de l'îlet Hardy qui regroupent la majorité de l'effectif de la population de la réserve naturelle des îlets de Sainte-Anne. En général, suivant les périodes, 1 à 3 personnes pouvaient assurer les visites au nid. A plusieurs, le travail était réparti entre les différentes salles du protocole.

En moyenne, 55.5% des suivis effectués (n= 9 années, entre 1999 et 2007) ont débuté en janvier, les autres années un à trois mois plus tard. Les suivis ont été réguliers dans 66.7%

des cas (n=7), avec une périodicité de 15 jours en général (Table II-1). En 2005, l'intervalle entre les suivis est assez important mais cela est dû au fait que les observateurs amenés à passer très près des nids ont choisi de ne pas suivre les nids durant le mois d'avril pour éviter le dérangement des oiseaux (Carouge, 2006). Les deux dernières années (2006 et 2007), on observe une diminution du nombre de nid suivis avec 12 nids comptabilisés. Au fil des années, selon les observateurs, les nids étaient moins fréquents dans les salles du protocole et il était plus difficile d'obtenir une vingtaine de nids pour réaliser le suivi.

Table II-1Détail des suivis des nids des puffins d'Audubon réalisés dans les galeries souterraines de l'îlet Hardy (RNISA)

		1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
		*	*								
période des suivis		N.D	N.D	17/0 2 au 20/0 7	12/0 1 au 7/06	8/03 au 25/0 7	15/04 au 01/08	19/0 1 au 17/0 7	17/0 1 au 21/0 7	05/0 1 au 06/0 7	13/0 1 au 07/0 4
intervalle s entre les suivis (jours)	moyenn e	N.D	N.D	25	12	7	21	17	30	17	19
	écart type	N.D	N.D	9	6	3	17	7	22	9	6
Période des suivis (jours)		N.D	N.D	155	147	140	110	181	186	185	85
nombre de visites de nids		N.D	N.D	7	12	18	6	11	7	11	5
nombre de nids		17	18	23	20	24	19	20	12	12	D.I

* : données extraites (de Mercey & Jérémie, 1999) ; N.D : Non Détaillé (pas pris en compte dans les pourcentages) ; D.I : données insuffisantes.

II.3.3. Campagnes de baguage

Deux types de séances de baguage ont été effectués : le baguage au nid et le baguage au filet. La première méthode consiste à baguer les individus retrouvés dans la galerie souterraine de l'îlet Hardy. On essaye de capturer le maximum d'individus accessibles. Elle permet de capturer, en plus par rapport au baguage au filet, les poussins qui n'ayant pas la capacité de voler ne peuvent être capturés que dans leur nid. Le baguage au nid se déroule dans la journée alors que le baguage au filet est effectué à l'aube (de 3h et 5h du matin en général), profitant du départ en mer des puffins pour les capturer à la sortie des grottes. A partir de 1998, le baguage est effectué à l'aube plutôt que la nuit permet d'éviter que l'adulte régurgite la nourriture qu'il apporte à sa progéniture le soir.

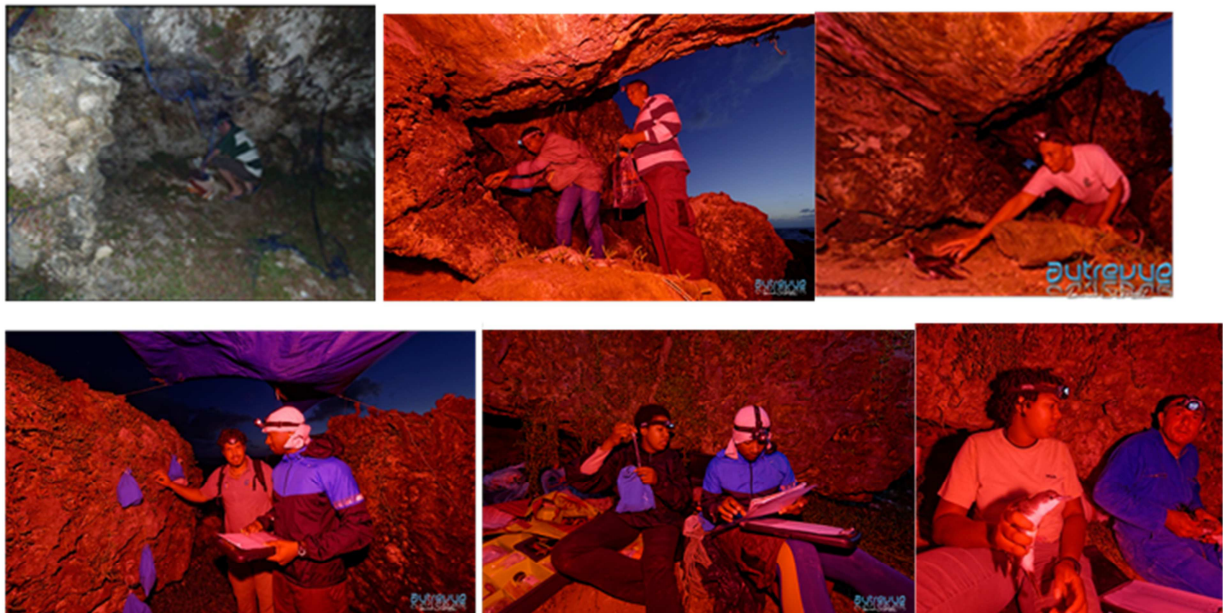


Figure II-4 Exemple de différentes actions faites lors des sessions de capture de puffin d'Audubon sur l'îlet Hardy.

Lors du baguage au filet, le maximum d'entrées des grottes doit être obstrué de manière à ce que les sessions de baguage soient comparables entre elles. Lors des séances de baguage, les bagueurs procèdent à la pose de la bague en acier au tarse de l'oiseau (si l'individu n'est pas déjà bague) et aux mesures biométriques suivantes : bec, tarse, aile pliée et poids. Les sessions de baguage au nid s'étalent durant la période de reproduction de janvier à juin. Les principales captures au filet ont été effectuées au mois de mai. C'est la période de transition poussin/juvénile, où la colonie est moins sensible au dérangement.

Un total de 1496 individus différents a été capturé pour 3561 captures de 1995 à 2014. De 1996 à 2011, le taux de contrôlés par an était en moyenne de 48% et de 75%/an de 2012 à 2014 (Table II-2). Cette dernière période l'effort de capture s'est intensifié, l'équivalent de 3 à 5 nuits de capture par mois pendant deux saisons ½ de reproduction. Les filets étaient posés entre 2h30 et 5h30-6h du matin avec environ 5 à 6 entrées obstruées (Figure II-4). On procédait aux mesures biométriques (aile pliée, tarse, bec, poids), prises de sang, et à la pose et/ou la recapture de traceurs.

Table II-2 Détail des captures-recaptures de puffin d'Audubon effectuées entre 1995 et 2014 sur l'îlet Hardy

Année	Nb de jours/nuits de capture	B	Proportion de contrôlés	Total général
1995	2	111	0.04	116
1996	2	138	0.14	160
1997	1	40	0.37	63
1998	14	148	0.36	231
1999	-	-	-	0
2000	3	31	0.48	60
2001	6	116	0.27	161
2002	4	111	0.32	164
2003	3	85	0.45	155
2004	3	88	0.53	186
2005	4	65	0.50	134
2006	3	73	0.49	143
2007	2	55	0.44	98
2008	1	25	0.71	87
2009	1	13	0.76	54

2010	1	21	0.72	75
2011	1	38	0.61	97
2012	11	71	0.67	212
2013	21	146	0.76	601
2014	20	121	0.84	764
Total	103	1496		3561

II.3.4. Données des géolocalisateurs et capteurs de plongée utilisés

Durant ces mêmes sessions de capture de puffins permettant de compléter la base de données CMR, nous avons également effectué la pose de géolocalisateurs et de capteurs de plongées. Les résultats décrits par la suite sont issus des données de 3 types de traceurs : MK18H, MK19S et LAT2900X (Table II-3 pour les caractéristiques et Figure II-5).

Table II-3 Caractéristiques des loggers utilisés.

logger	weight (g)	dimension (mm)	battery (year)	memory (year)	light (freq: min)	wet/dry activity(freq: min)	T°C	pressure (frequency : sec)	clock drift
MK18H	1.9	17*10*6.5	3	3	5	10	no	no	- 1 min/month; -5 min/year
MK19S	2.5	16*14*6	5	light:2-3; activity data: 1-2	5	10	after 25 min continuous wet	no	- 1 min/month; -5 min/year
LAT2900X	2.5	11*15*9	less than 1 y*	8 megabites	0.5	0.05	8 sec	2	



Figure II-5 Différents types de traceurs utilisés : (en bas de gauche à droite) MK18H, MK19S et LAT 2900X et actions de pose de gls.

Les tentatives de recapture des traceurs étaient faites également avec les captures au filet pour ne pas générer de dérangement au nid.

Sur les 91 déploiements effectués, 60,4% des oiseaux ayant porté un traceur ont été recapturés. En prenant en compte, la perte des traceurs, le défaut technique de certains loggers, 34 suivis d'oiseaux ont pu être analysés (Table II-4).

Table II-4 Récapitulatif des loggers déployés.

Type de traceur	Nb	Nb de déploiements	Nb récupérés avec des données	Oiseaux recapturés	Doublet (2 poses sur même oiseau)	Aucune donnée ou données mauvaises	Nb traceurs perdus	Oiseaux non recapturés
MK18H	35	47	20	30	1	2	8	18
MK19S	13	13	4	7	0	3	0	6
LAT 2900X	30	31	10	18	0	6	2	15
Total	78	91	34	55	1	11	10	39

II.4. References

- Ashmole, N.P., Farner, D.S. & King, J.R. (1971) *Avian Biology*. Academic Press New York.
- Bretagnolle, V., Attie, C. & Mougeot, F. (2000) Audubon's Shearwaters *Puffinus lherminieri* on Reunion Island, Indian Ocean: behaviour, census, distribution, biometrics and breeding biology. *Ibis*, 142, 399–412.
- Bretagnolle, V. & Precheur, C. (2012) *Analyse Des Populations D'oiseaux Marins de La Réserve Naturelle Nationale Des îlets de Sainte-Anne: Dynamique Des Effectifs, Stratégie de Gestion Conservatoire et Suivi Scientifique*. http://www.martinique.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/2012_rapport_CNRS-_V-Bretared_cle04c11f.pdf.
- Bried, J. & Jouventin, P. (2002) Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. *Biology of marine birds*, 263–305.
- Bried, L., Pontier, D. & Jouventin, P. (2003) Mate fidelity in monogamous birds : a re-examination of the Procellariiformes. , 235–246.
- Brooke, M. (1978) The dispersal of female Manx Shearwaters *Puffinus puffinus*. *Ibis*, 120, 545–551.
- Brooke, M. (2004) *Albatrosses and Petrels Across the World*. Oxford University Press, USA.
- Burger, A.E. & Lawrence, A.D. (2001) Census of Wedge-tailed shearwaters *Puffinus pacificus* and Audubon's Shearwaters *P. lherminieri* on Cousin Island, Seychelles using call-playback. *Marine Ornithology*, 29, 57–64.
- Harris, M.P. (1969) Food as a factor controlling the breeding of *Puffinus lherminieri*. *The IBIS*, 111.
- Hedd, A., Ryder, J.L., Cowen, L.L. & Bertram, D.F. (2002) Inter-annual variation in the diet, provisioning and growth of Cassin's auklet at Triangle Island, British Columbia: responses to variation in ocean climate. *Marine Ecology Progress Series*, 229, 221–232.
- Lack, D.L. (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*.
- Lee D. S. & Clark, M.K. (1994) Seabirds of the Bahamas Land and Sea Park. *Bahamas Journal of Science*, 2, 2–9.
- Lurel, F. (2008) *Cartographie de La Végétation 2ième Phase Réserve Naturelle Des îlets de Sainte-Anne*. Martinique.

- Mackin, W. a. (2005) Neighbor–stranger discrimination in Audubon’s shearwater (*Puffinus l. lherminieri*) explained by a “real enemy” effect. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 326–332.
- De Mercey, P. & Jeremie, S. (1999) Etude de L’avifaune de La Réserve Naturelle Des îlets de Sainte-Anne. Diagnostic écologique et Bilan de La Nidification 1997, 1998, 1999. Fort de France, Martinique, France.
- Moser, M.L. & Lee, D.S. (2012) Foraging over Sargassum by western North Atlantic seabirds. *The Wilson Journal of Ornithology*, 124, 66–73.
- Orians, G.H. (1969) Age and hunting success in the brown pelican (*Pelecanus occidentalis*). *Animal Behaviour*, 17, 316–319.
- Pianka, E.R. (1970) On r-and K-selection. *American naturalist*, 592–597.
- Pinchon, R. (1964) Faune Des Antilles françaises.Les Oiseaux. Fort-de-France, Martinique.
- Raffaele, H.A., Pedersen, T. & Williams, K. (1998) A Guide to the Birds of the West Indies. Princeton University Press Princeton, New Jersey.
- Serventy, D.L. & Curry, P.J. (1984) Observations on colony size, breeding success, recruitment and inter-colony dispersal in a Tasmanian colony of Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris* over a 30-year period. *Emu*, 84, 71–79.
- Shealer, D.A. (2002) Foraging behavior and food of seabirds. *Biology of marine birds*, 137–177.
- Silva, R. & Olmos, F. (2010) Notes on the biology and morphology of Audubon ’ s Shearwaters *Puffinus lherminieri* (Procellariiformes : Procellariidae) from Fernando de Noronha , northeast Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 18, 139–145.
- Snow, D.W. (1965) The breeding of Audubon’s Shearwater (*Puffinus lherminieri*) in the Galápagos. *The Auk*, 591–597.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- Trimm, N.A.J. (2004) Behavioral Ecology of Audubon’s Shearwaters at San Salvador, Bahamas.
- Weimerskirch, H. (2002) Seabird demography and its relationship with the marine environment. In: Schreiber, E.A., Burger, J. (Eds.), *Biology of Marine Birds* CRC Press, Boca Raton, Florida.

Partie 3

Diagnostic démographique



©C.Precheur

III. Diagnostic démographique

III.1. Some like it hot: effect of environment on population dynamics of a small tropical seabird in the Caribbean region

(submitted in Ecology)

Carine Precheur, Christophe Barbraud, Fred Martail, Maurice Mian, Jean-Claude Nicolas, Ronald Brithmer, David Belfan, Béatrice Conde & Vincent Bretagnolle

This work is dedicated to the memory of Pierre De Mercey

III.1.1. Résumé.

La gestion des populations d'oiseaux marins en déclin nécessite des diagnostics scientifiques permettant d'évaluer les causes du déclin, l'efficacité des actions de conservation menées.

Depuis 1995, la création de la réserve naturelle des îlets de Sainte-Anne, gérée par le Parc Naturel régional de la Martinique, a permis de protéger des nuisances humaines de nombreuses espèces d'oiseaux marins, dont le puffin d'Audubon, venant y établir leur nid. Cette espèce, protégée en Martinique depuis 1989, est considérée comme menacée dans la Caraïbe (Schreiber et Lee, 2000) car sa population de petite taille est en diminution. L'une des principales menaces pendant la reproduction, à savoir la présence de rats sur le site a été maîtrisée depuis 2007 avec des opérations de dératisation (début en 1999) et d'autres mesures permettant de limiter le dérangement des oiseaux marins ont été ajustées.

Bien que cette espèce nocturne ait fait l'objet de suivis de la reproduction (1998 à 2006), de suivis par des campagnes de capture marquage recapture (CMR) (1995-2014) initié par un réseau d'observateurs passionnés, on ne connaissait pas le statut de cette colonie.

Cette étude a alors consisté dans un premier temps à déterminer les principaux paramètres démographiques de la colonie (survie par classe d'âge, succès reproducteur, taille de population, taux de croissance), d'évaluer les facteurs pouvant influencer sur la dynamique de population ainsi que l'efficacité des actions de conservation mises en place sur le site.

Le taux de survie des adultes a augmenté durant ces 20 dernières années, atteignant 0.94 pour les oiseaux âgés de plus de 6 ans et le succès de reproduction moyen est de 76.2%. La population a connu deux phases : de 1995 à 2007 une décroissance de 3% par an et de 2008 à 2014 une croissance de 7% par an, période où les rats ont été exterminés et le suivi de la colonie réduit pour limiter le dérangement.

Dans un deuxième temps, le suivi des localisations en mer des puffins d'Audubon grâce aux géolocalisateurs (2012 à 2014), a permis d'apporter pour la première fois des connaissances sur l'écologie alimentaire de l'espèce et également de s'intéresser finement à l'effet des variations climatiques sur la survie des adultes. On observe que la diffusion des panaches des fleuves amazoniens (Orénoque et Amazone) va fortement influencer la distribution en mer des puffins d'Audubon très concentrée dans le sud des petites Antilles.

Les variations environnementales ont une forte influence sur la survie des adultes avec un effet positif surprenant de la SST hors reproduction ainsi qu'un effet positif du débit de l'Amazone avec un décalage d'un an. Ces deux dernières décennies, l'augmentation de la SST dans l'océan a favorisé les précipitations dans la partie nord-ouest de l'Amazone et ainsi augmenter la productivité marine dans la zone. De plus, hors reproduction, le risque de mortalité est accru chez les oiseaux marins et une amélioration des conditions marines va alors expliquer l'augmentation de la survie des puffins. De plus, lors de forts débits des fleuves amazoniens, la SST est positivement corrélée à la chlorophylle a ce qui souligne le rôle important des affluents des fleuves dans la productivité marine de la zone. Dans les 50 prochaines années, avec une augmentation de température de 0.4°C prévue par les prévisions climatiques, on augmenterait le taux de croissance passant de $\lambda=0.98$ (pas d'augmentation de T°C) à un $\lambda=1.02$.

Néanmoins, nous n'avons pas pris en compte l'effet négatif de la forte occurrence des cyclones annoncée également par les modèles climatiques et cet oiseau marin reste également exposé à d'autres menaces en mer telles les marées noires au sud des Petites Antilles. On dispose actuellement de peu d'informations sur le niveau d'impact de ces phénomènes.

III.1.2. Abstract

An understanding of how environmental changes affect life history traits and population dynamics is essential for predicting the effects of climate change, managing ecosystems and determining how species and habitats can best be preserved. This applies particularly to seabirds, which, as top marine predators, are often considered as indicators of marine ecosystem changes. Most studies have so far been conducted on seabirds found in polar or temperate regions. This study focuses on a tropical petrel, Audubon's shearwater *Puffinus l. lherminieri*, analyzing the relationship between climate change and the survival of adults, nesting success and population dynamics. The population studied breeds in Martinique, in the south of the Caribbean region, which is strongly influenced by the Amazon and Orinoco rivers. A data set for the period 1995 to 2014 was used to estimate the key demographic parameters, such as survival by age classes and breeding success, and to determine which climate parameters, local or global, most affected demographic parameters. The population dynamics were modeled to predict the retrospective and future growth rates in response to climate changes over the next 50 years. The annual adult survival rate has increased significantly over the last 20 years, currently standing at 94% for adult birds more than 6 years old. Adult survival increased with sea surface temperature (SST) during the non-breeding season as well as with Amazon River discharge with a lag of one year. The effect of SST is explained by the positive relationship between SST and chlorophyll *a* during years of high discharge from the Amazon and Orinoco. The population decreased between 1995 and 2007 at a rate of 3% yr⁻¹, and then increased between 2008 and 2014 at a rate of 7% yr⁻¹. The increase in adult survival observed during the study period should continue as temperatures increase in the future, and the population models predicted a stable or increasing population over the next 50 years ($\lambda=1.02$). These results contrast with the negative effect of increasing SST on seabird populations found in temperate and polar regions, emphasizing the need to study the impact of climate change on tropical seabirds.

III.1.3. Introduction

An understanding of how changes in the environment affect life history traits and population dynamics is essential to predict the effects of climate change, manage ecosystems and determine how species and habitats can best be preserved (Clark *et al.* 2001; Mccarty 2001; Mawdsley *et al.* 2009). Climate change has been shown to affect the physiology, behavior and demographic traits of marine organisms, from primary producers to top predators

(Walther *et al.* 2002; Root *et al.* 2003b; Doney *et al.* 2012). Such changes in life history traits have resulted in shifts in population size, distribution and seasonal abundance in polar and temperate oceans (Stenseth *et al.* 2002b; Doney *et al.* 2012). However, major changes are affecting tropical marine ecosystems including coral reef bleaching, ocean acidification, and shifts in mid-latitude upwelling systems (Hughes *et al.* 2003; Wilkinson 2008; Doney *et al.* 2012).

Seabirds are meso-scale marine predators that are mainly regulated by bottom-up processes through the abundance of their marine prey (Piatt *et al.* 2007a) which affects their fecundity and other population-specific vital rates (e.g. Cury, Shannon & Shin 2003; Frederiksen *et al.* 2006). Seabirds are, therefore, considered as indicators of global marine environmental conditions (Piatt, Sydeman & Wiese 2007b; Parsons *et al.* 2008), and changes in their demographic traits or population trajectories are often interpreted as responses to changes in oceanographic conditions (Jenouvrier, Barbraud & Weimerskirch 2003b; Sandvik *et al.* 2005; Nevoux, Weimerskirch & Barbraud 2010; Oro *et al.* 2010). Given that seabirds are generally long lived (Stearns 1992), fecundity parameters are the traits that are usually first affected by changing environmental conditions (Schreiber 2002), although in some cases adult survival rates are also affected (Jenouvrier *et al.* 2003b, 2009; Sandvik *et al.* 2005; Barbraud *et al.* 2008).

Large scale oceano-climatic events, such as El Niño Southern Oscillation (ENSO, (Philander 1989) and the North Atlantic Oscillation (NAO) have a strong effect on seabird breeding failure and mortality (Duffy 1990; Sandvik, Coulson & Sæther 2008). Furthermore, other climatic processes affect marine systems at smaller spatial scale, such as changes in sea surface temperature (SST) that affect the availability of food with consequences for mortality or fecundity (Barbraud *et al.* 2008; Grosbois *et al.* 2008; Cubaynes *et al.* 2011). Most studies on the response of seabirds to climate change have been conducted in temperate or polar environments (Draycott 2012; Sydeman, Thompson & Kitaysky 2012b), probably because warming of the atmosphere is more pronounced in higher latitudes. In marine oligotrophic environments such as tropical oceans, however, food availability is less predictable (Ballance & Pitman 1999; Weimerskirch *et al.* 2007), and so climate change may have a strong effect even though the magnitude of the changes is not as great as in polar regions.

Few studies have investigated how adult survival of tropical seabirds is affected by climate change (Beadell *et al.* 2003; Feare & Doherty 2004). This study assessed how a tropical pelagic seabird, Audubon's shearwater (*Puffinus lherminieri*), from the Caribbean

region, is responding to its changing environment. It analyzed the large and small scale effects of environmental changes on population parameters and predicted how the population may change in response to predicted environmental change. In this region, primary production, and, therefore, food availability for seabirds, is strongly influenced by the interaction between the southern upwelling system along the coast of South America in Caribbean Sea and the high nutrient supply from the Amazon and Orinoco rivers in the Lesser Antilles region (Taylor *et al.* 2012; Goes *et al.* 2014). ENSO and NAO also have a considerable impact on the Caribbean ecosystem and Northern South America, affecting trade winds, SST anomalies and rainfall, with various different time lags (Giannini, Kushnir & Cane 2000; Giannini *et al.* 2001; Anthony Chen & Taylor 2002).

The Audubon's shearwater used as a model for the study is a long-lived species, although the smallest of its genus. In the Caribbean, the Audubon's shearwater population is considered as Near Threatened (Schreiber & Lee 2000) because of its small population which has recently decreased. A 20 year data set was used to estimate (for the first time for this species) key demographic parameters, such as age-specific survival probabilities and fecundity rates. The study quantified the relative effects of large scale (ENSO, NAO) and local (SST, Amazon discharge) climate events on the adult survival rate which is the most sensitive determinant of the population growth rate in seabirds (Sæther, B. E., & Bakke 2000). Finally, to assess the current and future fates of this population and provide guidance on management actions, the population trajectory was analyzed and the viability of the population was modeled using matrix population models (Caswell 2001) to assess the population growth rate under various climatic scenarios over the next 50 years, taking account of changes in the environment.

III.1.4. Materials and methods

Study site and species

Audubon's shearwater is endemic to the North Atlantic (Austin *et al.* 2004). The Caribbean subspecies *lherminieri* breeds on small cays and cliff sites from the Bahamas to the Lesser Antilles and along the Caribbean and Atlantic Coasts of South America (Lee 2000; Efe & Musso 2001; Silva & Olmos 2010). The study colony was located in Martinique, Lesser Antilles, on Hardy islet (2.63 ha, 14.42°N; 60.83°W), a slightly elevated coral shelf (see Figure III-1). The islet has been managed as a nature reserve since 1995 (Réserve Naturelle des îlets de Sainte-Anne) by the Parc Naturel Régional de Martinique. An attempt was made

to eradicate rats in 1999 (Pascal et al. 2003). Yearly monitoring afterwards showed that rats recolonized the islet, and intensive trapping was carried out to eliminate the rats between 2001 and 2006. Only two rats were caught since 2007.

Audubon's shearwaters are fairly widespread in the Bahamas (Lee 2000; Trimm & Hayes 2005; Mackin 2009) and nest on sandy and rocky islets. They used to breed in Bermuda (Olson 2010b). Like other petrels, they usually dig burrows or use small natural cavities for breeding, but on Hardy islet, shearwaters nest exclusively in a network of caves covering an area of 675 m² (Pinchon 1964), with nests on bare soil on the floor of the caves. The size of the colony was estimated at several hundred pairs in the 1950s, but is now estimated at around 50-100 pairs (authors unpubl. data). The nearest known breeding colony is on Diamant islet, Martinique (Pinchon 1964) with fewer than 10 pairs (V. Bretagnolle, pers. obs.). Shearwaters return to Martinique in November and December and lay a single egg in January (Bretagnolle & Precheur 2012), about two months earlier than in the Bahamas (Lee & Clark 1994; Mackin 2009). The eggs hatch between March and April (incubation time 54 days) and chicks fledge from May to June (review of unpublished reports in Bretagnolle & Precheur 2012).

Audubon's shearwaters off the Eastern United States are closely associated with drifting banks of sargassum (floating macroalgae) where they feed mainly on small fish, and to a lesser extent, squid (Moser & Lee 2012). The foraging distribution for the Martinique colonies is currently not known (but see Jodice *et al.* 2010 for the Bahamas). Geolocators (MK18h) used between 2012 and 2014 (Biotrack, Wareham, UK) showed that breeding and non-breeding areas overlapped to some extent (see Figure III-1; Appendix A). During the breeding season (considered here to be from January to June inclusive), birds foraged mainly to the south of Martinique, off the Orinoco River between latitudes 10°N and 15°N. In the non-breeding season (from July to December), birds ranged off the arc of the Lesser Antilles and close to the coast of South America, between the Orinoco and Amazon Rivers between latitudes 6°N and 19°N (Figure III-1 and Appendix A).

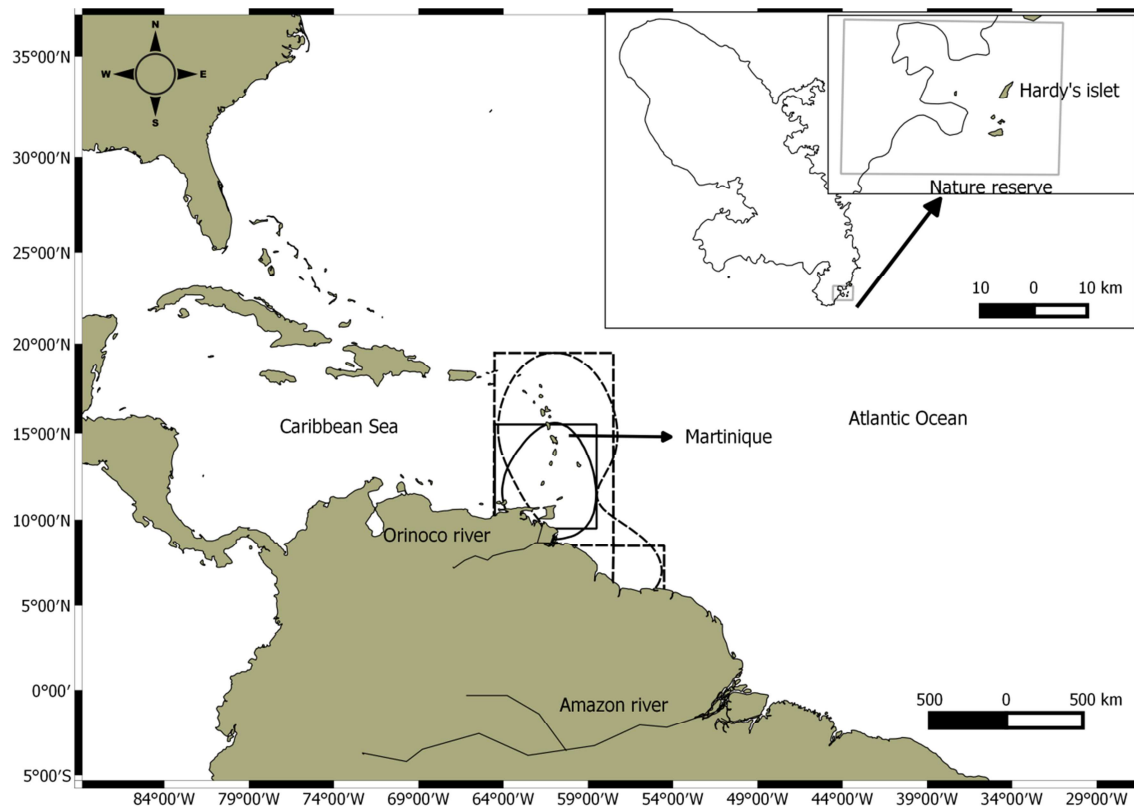


Figure III-1 Map showing the study area. Location of Hardy's islet within Martinique and the Caribbean. The location of the main foraging areas with 50% kernel contours based on 564 locations from light level geolocators fitted to 8 individuals (2012-2014). Solid curves enclose the breeding season areas (January to June) and dashed curves enclose the non-breeding season areas (July to December). The solid rectangle and the dashed rectangles represent the areas used to extract the SST variations during and out of the breeding season, respectively.

Capture-mark-recapture data sets

Ringling operations on Hardy started in the late 1950s, but regular banding and recapture started in 1995, mainly by dedicated birdwatchers. From 1995-1998 and 2000-2014, banding was carried out by blocking the exits from the caves with a mist net from 3 a.m. to 6 a.m. to catch adults as they left their nests. Chicks and a few adults were ringed inside the caves from 1995 to 2007, but this was discontinued after 2007 (see

Appendix B).

Mist-nets were mainly deployed in May (1 to 5 nights per year) up to 2011 but banding operations were intensified from 3 to 5 nights per month in 2012 (January, April, June), 2013 and 2014 (monthly from January to June). During mist netting operations, the breeding status and the sex of the birds caught were unknown. All birds caught (chicks and adults) were ringed with a stainless steel ring round the tarsus.

Two data sets were used for analysis. The survival of adults first captured as adults (unknown age) was used to test the effects of time and environmental conditions on adult survival. The second data set used shearwaters ringed as fledglings to estimate age-specific survival probabilities and model population trajectories in various climatic scenarios.

Modeling demographic parameters and the influence of environmental covariates

Cormack-Jolly-Seber (CJS) models (Lebreton *et al.* 1992) were used to estimate adult annual survival (ϕ) and recapture (p) probabilities from the data set of birds of unknown age. The initial model was model (ϕ_t, p_t) where adult survival and recapture probabilities were time dependent. The goodness of fit (GOF) of the CJS model was assessed using U-CARE 2.3 (Choquet *et al.* 2000). The GOF test indicated a lack of fit (global GOF test, $\chi^2_{105} = 137.5, p = 0.02$) mainly due to a trap-dependence effect in the form of trap-happiness (test 2CT, $\chi^2_{15} = 30.54, p < 0.01$), indicating that birds captured at time t were more likely to be captured at time $t+1$ than birds not captured at time t . To take account of this bias, a model (ϕ_t, p_{t+m}) based on trappability states (Pradel & Sanz-Aguilar 2012), was used which provided a better fit ($\chi^2_{90} = 106.95, p = 0.11$); see Appendix C).

As the capture effort (estimated as the number of days of capture using mist-nets and by entering the caves) varied from year to year (

Appendix B), and increased over the years (linear regression: $p=0.046$), we tested whether the temporal variation in recapture probability could be explained by a quadratic trend or by the capture effort. Linear and quadratic functions were used to model the variation in survival probability with time.

We investigated the relationships between four environmental covariates potentially affecting survival rates. Two climate indices, the Southern Oscillation Index (SOI) and the North Atlantic Oscillation (NAO) index were obtained from the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) website (<http://www.esrl.noaa.gov/>). Both were used to describe large scale climatic effects on environmental conditions in the Caribbean region. Local environmental covariates were the sea surface temperature (SST) (<http://iridl.ldeo.columbia.edu/>, Reynolds *et al.* 2002), and the discharge of the Amazon River obtained online from the Environmental Research Observatory (ORE) HYBAM. Particular attention was paid to temporal effects, including time-lagged effects, which could be expected if environmental changes affected the survival rates of shearwaters through bottom-up effects. Time lags of 0, 1 and 2 years were used to model the effects of environmental covariates on annual survival in order to take account of the time taken for physical changes to affect the trophic web as well as the effect of previous breeding conditions (Oro 2014) (Appendix D). Attention was also paid to the spatial scale over which the environmental covariates were analyzed. The year was split into breeding and non-breeding seasons (6 months each) since foraging areas were different in the two seasons (Figure III-1). The SST was selected for the spatial sectors appropriate for the periods being modeled. A similar approach was used for the discharge from the Amazon out of breeding season (see Appendix D). It was not possible to test whether the presence of rats had any effect on survival or recapture, because despite the number of rats caught was obtained, no data was available on the rat capture effort.

To avoid model redundancy and co-linearity between variables, a subset of uncorrelated covariates (Grosbois *et al.* 2008) was selected, using a Pearson's correlation coefficients matrix with all environmental covariates. As 8 pairwise correlations exceeded 0.5 (out of 45 resulting from the 10 environmental covariates, Appendix E), four variables, NAO, SOI with a 1 year lag, SOI with a 2 year lag and SST during the breeding season, were excluded. Where a pair of environmental variables was correlated, local environmental variables were retained in preference to large scale climate indices, as little is known about the effects of large scale indices on the breeding and foraging habitats of shearwaters and local

environmental indices tend to be more explanatory. SST during the breeding season and SST during the non-breeding season were strongly correlated, and SST during the breeding season was excluded as some studies have shown that seabird survival tends to be more affected by climate during the non-breeding season (Barbraud & Weimerskirch 2003, Ballerini *et al.* 2009). The five remaining covariates, NAO with a 1 year lag, SOI, SST in the non-breeding season, and Amazon discharge in the non-breeding season with a 1 year lag, were then centered and normalized. As there was a time trend in adult survival (see Results below), these local covariates were also detrended, in order to analyze the effects of detrended variables on inter-annual variation in adult survival (Grosbois *et al.* 2008).

Model selection was performed using the Akaike Information Criterion corrected for differences in the effective sample size (AICc, Burnham & Anderson 2002). A model was selected when the difference in AICc was more than 2. The models were selected and the parameters estimated using Mark 7.1 (White & Burnham 1999). Analysis of deviance (ANODEV) was applied to determine the significance of covariate effects on adult survival, comparing the deviance between models with or without the given covariate (Grosbois *et al.* 2008). The proportion of variance explained by a given covariate, R^2 , was

$$\frac{\text{dev}(\text{model}(\cdot)) - \text{dev}(\text{model}(\text{cov}))}{\text{dev}(\text{model}(\cdot)) - \text{dev}(\text{model}(\text{t}))}$$

where dev is the deviance of the model, (.) constant, (cov) covariable, (t) time dependent (Skalski, Hoffmann & Smith 1993).

To assess the effect of age on recapture and survival probabilities, models were built where survival and recapture probabilities were age-dependent using the subset of birds ringed as chicks. Models with different age classes were compared starting from the general model with 10 age classes [$\phi(a1_a10)$, $p(a1=0, a2_a10)$]. We considered 10 age classes, because, after 10 years, the cumulative return rate of ringed chicks was >90% (Figure III-2). $p(a1)$ was set to 0 because juveniles stayed at sea during their first year and no individual was recaptured at this age. The survival rate at age 1 was arbitrarily set to 1. The GOF of this age-dependent model was assessed using a bootstrap method with 100 simulations which showed a good fit to the data ($P = 0.60$). Juvenile survival was estimated by taking the square root of the survival estimated over the first two years. Different models were then tested by decreasing sequentially the number of age classes on detection and survival probabilities and the best model was selected using AICc.

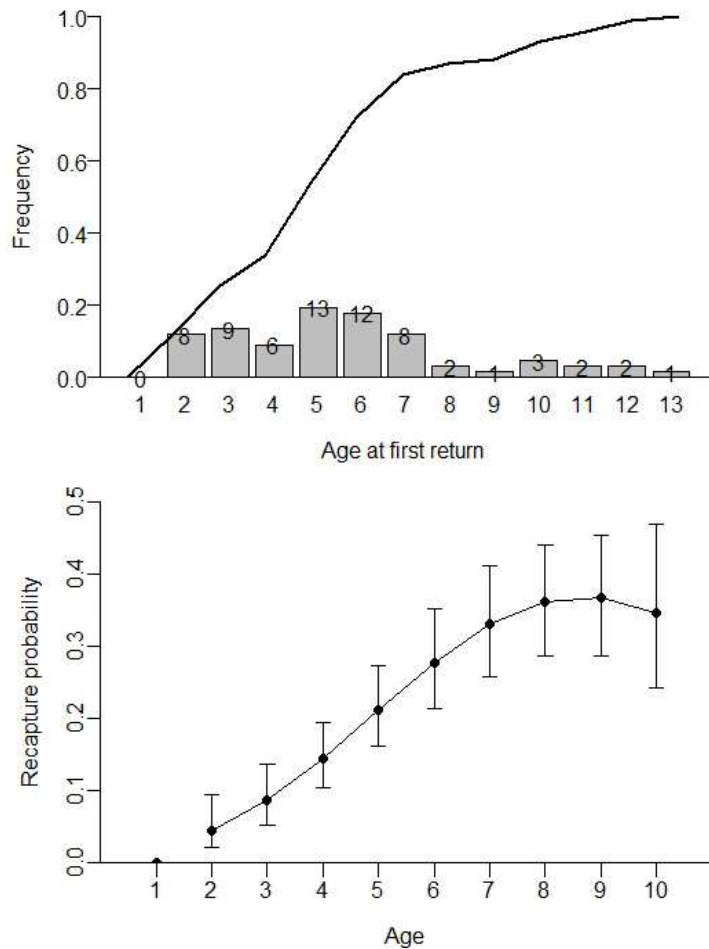


Figure III-2 Observed age at first return (a) and age-dependent recapture probabilities (b) of the Audubon’s shearwater from Hardy islet (Martinique Island): (a) cumulative frequency (*curve line*) and abundance expressed as the number of individuals returned (*histograms*); (b) the selected model includes a quadratic age effect on recapture probabilities (model2, appendix H). Error bars represent 95% CI.

Modeling population dynamics

Female-only, age-class, post-birth pulse matrix population models (Caswell 2001) were built to model population dynamics. The life cycle considered went up to eleven years, taking account of the age dependent survival model described above. The breeding age was set to 5 years (as in the Bahamas, Mackin 2009), and from 5 to 11 years, the proportion of breeders and age-specific fecundities were used. As no data were available on age-specific breeding proportions for the Audubon’s shearwater, the proportion of breeders for *Puffinus tenuirostris* was used (Bradley et al. 1999), as this was the only *Puffinus* species for which robust estimates of breeding proportions were available. Nest monitoring data for the colony managed by the *Parc Naturel Régional de la Martinique* from 1998 to 2005 was used to estimate the average fecundity (and its variance), defined as the average number of female fledglings produced per breeding female (i.e., that laid one egg). Nests were monitored every

15 days from January to July 1998 to 2005 (except 2003 where data were too scarce), with the average number of nests monitored being 19 ± 4 (range 12-23). In 1999, all incubating adults failed (N=19 nests monitored that year), presumably because of the extremely high population of black rats (*Rattus rattus*) that preyed on eggs or small chicks. Therefore, the breeding success was zero for this year. The breeding success of the colony was estimated as the proportion of eggs laid that produced a chick. Age-specific fertility was then estimated as the product of the proportion of breeders and the mean breeding success of the colony.

A deterministic model was first used, which assumed constant environmental conditions, by incorporating average demographic parameters. This model was used to calculate the deterministic growth rate, elasticity and sensitivity of the population growth rate in response to changes in the demographic parameters. Then, to account for more realistic conditions (i.e., stochastic variations in environmental parameters), the models were extended to calculate mean stochastic growth rates. The first scenario only included the process variance of the demographic parameters. The process variance of breeding success and survival parameters were estimated from the mark-recapture models following White (2000) and Morris & Doak (2002). Breeding success was assumed to follow a lognormal distribution, and survival parameters to follow a beta distribution. Since juvenile survival was estimated over two age categories, the yearly juvenile survival was estimated by taking its square root and its process variance was estimated using the delta method (Seber 1982): $\left[\frac{1}{2} \phi^{-\frac{1}{2}}\right]^2 \sigma^2$, where σ^2 is the process variance of juvenile survival.

A second scenario took account of predicted changes in environmental covariates affecting survival rates, as obtained from predictions in the Caribbean region made using global general circulation models (Angeles *et al.* 2007). Outputs from the general circulation models for the Caribbean region under three Intergovernmental Panel on Climate Change scenarios, i.e. the Business as Usual Scenario (BAUS), A2 and B2 scenarios, gave a predicted relative increase in SST of 0.4°C (SD: 0.17) between 2014 and 2064. In this case, changes in adult survival were modeled as a function of SST using the functional response of survival to SST obtained when modeling the demographic parameters. The original slope of the functional response was adjusted, owing to differences in estimates of adult survival between the two data sets (see Results). The initial abundance of females was fixed arbitrarily at 250 individuals (~4.5*number of breeding pairs; Brooke 2004; Dillingham & Fletcher 2011). The models did not consider the dependence of the demographic parameters on the population

size. Monte Carlo simulations were used to calculate population trajectories (1,000 runs) over 50 years, and extinction probabilities were estimated using the ULM program (Legendre & Clobert 1995).

Finally, in addition to the matrix models, Pradel models (Pradel 1996; Nichols *et al.* 2000) were used to estimate the retrospective population growth rate of marked birds (λ_{Pradel}) during the period 1995-2014. Tests were carried out to determine whether there was a significant difference in population growth rate between two different periods (before and after the rats had been quasi-exterminated), i.e. from 1995-2007 and 2008-2014.

III.1.5. Results

Effect of climate and environment on adult survival rates

Of the 1,138 adults ringed between 1995 and 2014, 51.5% were subsequently recaptured at least once. The recapture probability varied with time (model 1, Appendix I), being on average 0.398 ± 0.013 . The capture effort had a marginally significant positive effect (slope= 0.06 ± 0.01) on the recapture probability, which was then included in subsequent models. The apparent adult survival rate was time-dependent (model 6, Appendix I) with a significant positive temporal quadratic trend (linear slope $\beta_1 = 0.131 \pm 0.051$, quadratic slope $\beta_2 = -0.004 \pm 0.003$) and a mean survival rate of 0.822 ± 0.007 (95% CI 0.807-0.836). The SST had a significant positive effect (slope= 0.526 ± 0.078) on the survival rate in the non-breeding season (ANODEV, $P=0.002$), and Amazon discharge with a lag of one year also had a positive effect which was marginally significant (slope= 0.544 ± 0.122 ; ANODEV, $P=0.056$).

Table III-1 Modeling the effects of local and global climate covariates on Audubon’s shearwater adult survival (\emptyset) on Hardy’s islet, Martinique. The five local and global climate covariates used are: SST_nbr = Sea Surface Temperature during non-breeding season; Amazon disch_lag1y= Amazon discharge with a lag of one year; NAO_lag1y = North Atlantic Oscillation with a lag of one year; SOI_lag0y = Southern Oscillation Index with no lag. Other abbreviations in the models are: (t), time dependent model; (T²), quadratic time dependent model; (.), constant model. Np is the number of parameters, ΔAICc the difference of AICc between the current model and the best model; $P_{(\text{ANODEV})}$ is the p value of the analysis of deviance test, R^2 is the proportion of variance explained by the covariate, and slopes are on the logit scale. For all models the recapture probability was modeled as a function of the capture effort.

Model	Np	Deviance	ΔAICc	AICc Weight	$P_{(\text{ANODEV})}$	R^2	Slope
1. $\emptyset(t)$	22	1505.69	0.00	1			

2. \emptyset (SST_nbr+Amazon disch_lag1y)	7	1548.53	12.36	0	0.0028	0.542	0.508 0.275
3. \emptyset (SST_nbr)	6	1555.76	17.57	0	0.0018	0.465	0.526
4. \emptyset (T ²)	7	1569.32	33.15	0	0.0317	0.320	0.131 -0.004
5. \emptyset (Amazon disch_lag1y)	6	1579.60	41.42	0	0.0557	0.210	0.54
6. \emptyset (NAO_lag1y)	6	1583.48	45.29	0	0.0903		
7. \emptyset (Amazon disch_nbr)	6	1594.05	55.86	0	0.3449		
8. \emptyset (.)	5	1599.28	59.08	0			
9. \emptyset (SOI lag0y)	6	1599.07	60.88	0	0.8512		

Together, these two variables explained 54% of the temporal variance in survival (model 2, Table III-1) (Figure III-3) of which SST alone explained 47%. The slopes for the covariates were not significantly different (z test=1.75<1.96 at 5% level). Only the SST covariate remained significant and with the same sign when using the adjusted covariates (Appendix K). The presence of rats was extremely variable between years (from 0 to 178 captures), but visual inspection of Figure III-3a does not suggest any strong direct or lagged effect of rat abundance on shearwater survival.

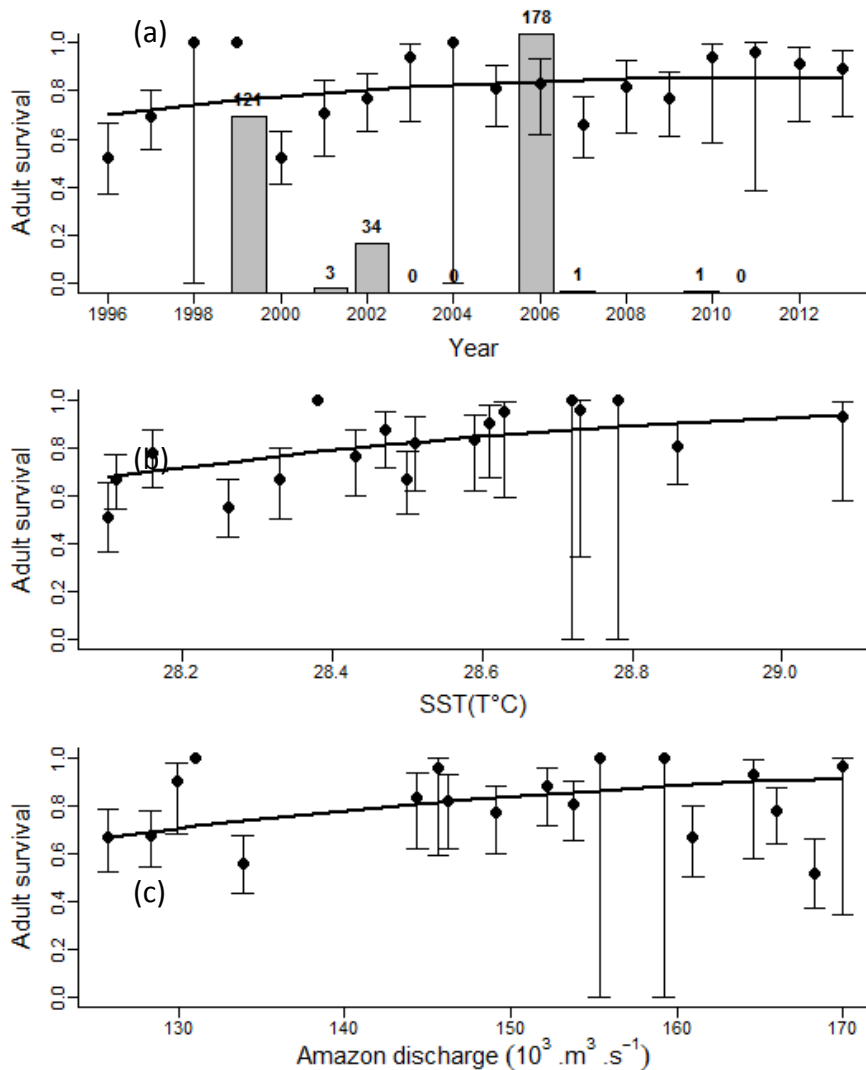


Figure III-3 Adult survival of the Audubon's shearwater on Hardy's islet (Martinique) and regression lines of the quadratic function as a function of (a) time (model 1, Table III-1), (b) SST during the non-breeding season (model 3, Table III-1) and (c) Amazon discharge with a lag of one year (model 5, Table III-1). Error bars represent 95% CI. The number of rats that were caught during eradication campaigns are shown as grey histogram bars on (a).

Fecundity and age-specific survival

The mean breeding success from 1998 to 2006 was $76.2\% \pm 16.9$ (N=8 years, excluding 1999) (Appendix G). Inter-annual variation was relatively low, with average breeding success varying from 55.0% (2003) to 100% (2005).

Of the 358 chicks ringed between 1995 and 2007, 18.7% were subsequently recaptured at least once before 2014. Recapture probabilities had a quadratic dependence on age (Appendix H, Figure III-2). The average recapture probability of shearwaters aged 2 years or more was 0.209 ± 0.021 (0.171-0.253). Using the model with the lowest AICc, the yearly apparent

survival age 1 and 2 was 0.685 ± 0.124 , the apparent survival from age 3 to 5 was 0.723 ± 0.227 , and the apparent survival from age 6 onward was 0.943 ± 0.063 .

Modeling population dynamics

Population growth rates estimated during the two periods (before and after rats had been eradicated in 2007) differed significantly, as estimated using Pradel's model, being $\lambda=0.967(0.951-0.983)$ and $\lambda=1.073(1.015-1.102)$ respectively, indicating an annual decrease of 3.3% until 2007 and an annual increase of 7.3% from 2008 onwards. The deterministic matrix population model gave an asymptotic growth rate of 1.018 over the complete study period (Table III-2) Elasticity and sensitivity analyses indicated that adult survival had a greater effect on the population growth rate than the fecundity rate, proportion of breeders and juvenile survival rate (Table III-2) Including stochastic variations in environmental parameters using the process variance of demographic parameters gave a mean growth rate of 0.982 ± 0.001 . When stochastic variations in environmental parameters were included in the model for the functional response of survival to changes in SST, simulating an increase of 0.40°C over the next 50 years, the growth rate was 1.018 ± 0.001 (Table III-2) with a corresponding adult survival rate of 0.987.

Table III-2. Population growth rates of the Audubon's shearwater colony on Hardy's islet (Martinique) obtained using Pradel's capture-mark-recapture models, deterministic matrix population models and stochastic matrix population models. SE: standard error of the mean growth rate.

Model	Retrospective		Prospective		
	Growth rate	SE	Growth rate next 50 years	Mean growth rate	SE
Pradel model (1995-2007)	0.967	0.0079	-	-	
Pradel model (2008-2014)	1.073	0.0153	-	-	
Deterministic	-		1.018	-	-
Stochastic environmental variations	-		-	0.982	0.0006
Stochastic environmental variations with predicted SST	-		-	1.018	0.0005

III.1.6. Discussion

Long-term demographic data on a tropical pelagic seabird was used to estimate its key demographic parameters and quantify the effects of environmental change on adult survival.

Over the period 1996-2014, the sea surface temperature (SST) affected adult survival, but unexpectedly, and conversely to almost all studies undertaken so far, increasing temperature was shown to have a positive effect during the non-breeding season of the shearwater. This effect, combined with a predicted increase in SST and the Amazon River discharge, probably explained the long term positive trend in both adult survival and, to a lesser extent, population size (though the increase in population probably also resulted from the eradication of rats in 1999). These results suggest that, unexpectedly, the rising sea surface temperature, predicted by climate models in the Caribbean region, may have a beneficial effect on the dynamics of this population.

Audubon's shearwater demographic parameters

Two of the most striking results of this study were the steady increase in adult survival rate with a ~15% increase in just 20 years, a parameter that usually does not vary to any great extent in long-lived organisms (Weimerskirch 2002), and the fact that adult survival was as high as 0.94 in birds more than 6 years old, which is comparable to the annual survival of larger species of albatrosses (e.g., Black-browed albatross *Thalassarche melanophris*: 0.91-0.95 for three distinct populations, Weimerskirch 2002). Three demographic parameters or issues were not included in the study, which may have biased the results. Firstly, the status of the birds (breeding *versus* non breeding) was not known, and so could not be accounted for in survival estimates, even though, for seabirds, breeders often have higher survival rates than non-breeders (Barbraud & Weimerskirch 2005). Secondly, it was not possible to quantify the dispersal rate, and so the results describe apparent survival rates. In smaller shearwater species, natal dispersal (and, therefore, permanent emigration) can be high (e.g., half of birds emigrate in *P. tenuirostris* (Serventy & Curry 1984). However, in such cases, dispersal should result in even higher survival values, and so, overall, we are confident that the survival estimates are not positively biased. Thirdly, the immature survival estimate showed a large sampling variation. This is probably due to the relatively low numbers of immature individuals recaptured, explaining in part the difference between the deterministic and mean stochastic growth rates.

Previous survival estimates for Audubon's shearwater in the Bahamas (Lee & Haney 1996; Mackin 2004, 2009) varied from 0.80 ± 0.02 SE (using CMR methods) to 0.92 (range 0.89-0.94), values that are slightly lower than the estimates in this study. No other value is available for similar-sized shearwaters, such as the little shearwater (*Puffinus assimilis*), tropical shearwater (*P. bailloni*), and Galapagos shearwater (*P. subalaris*). However, adult

survival rates have been produced for at least 7 other (larger) species of shearwater (Table III-3). Comparisons show a wide variability, with maximum rates (0.95) reached by *P. griseus* and some *Calonectris diomedea* populations, two species that are, however, much larger than *P. lherminieri* (Table III-3). Although body size variations within a species have been shown to affect survival rates in several shearwater species (e.g. Jenouvrier et al. 2008b, Fontaine et al. 2011) and other petrels (Barbraud et al. 1999), body size is not the only factor. Predation on adults, poaching, and the presence of invasive mammalian predators are also known to affect life history traits in petrels and shearwaters (review in Moors & Atkinson 1984, Jones et al. 2007). Part of the interspecific variability shown in Table III-3 may be accounted for by the presence of rats in study colonies, although rats do not prey on adult shearwaters (but see below). Eradicating rats was shown to increase the breeding success of Cory's shearwater from 45% to 86% in Corsica (Pascal et al. 2008). In Martinique, rat eradication since 1999 has allowed a sharp increase in breeding success, from 0 to 85-90% between 1999 and 2001 Pascal et al. (2003). The average breeding success found in our study, 64.5%, is slightly higher than the breeding success found in the Bahamas for the same species, between 48% and 61% where there were rats (Mackin 2009). The higher breeding success is likely to be a consequence of rat eradication and control, although other factors (such as food availability) may play some role. We suggest that recent rat management (almost to the point of complete eradication), in addition to improved breeding success, may have improved adult survival. Although the presence of rats is not thought to have a direct effect on adult survival in *Puffinus* species, as the adults are far too large to be prey for rats, there are at least three, indirect processes by which the presence of rats may decrease the apparent or actual adult survival. Firstly, rats may provoke a landscape of fear (for the adults), which may result in additional energy costs for adults and thus reduce their survival probability. Secondly, there are the delayed costs of failed breeding, with adults investing in unsuccessful breeding attempts regardless of oceanographic conditions and paying the cost of reproduction (Barbraud & Weimerskirch 2005; Sanz-Aguilar et al. 2008). Thirdly, successive breeding failures due to predation on eggs and/or chicks may increase temporary or permanent emigration from breeding colonies leading to apparent survival being underestimated. This indirect effect on the adult survival of shearwaters is supported by observations, for example, the apparent survival of *P. yelkouan* was 0.82 (Oppel et al. 2011) in a colony with rats, against 0.90 (Warham 1990) in the closely related, similar sized *P. puffinus* in a rat free colony. Although speculative at this stage, eradicating rats may have slightly increased the apparent adult survival (possibly through a reduction in permanent

emigration), but this on its own cannot account for the 15% increase in adult survival rate, as most of the increase occurred when rats were present (i.e. before 2007).

Table III-3. Demographic parameters of the genus *Puffinus* (shearwaters) taken from a literature review

Species	Average body weight	Region	Adult survival	Rat presence	Other threats	Source
<i>P. lherminieri</i>	207	Lesser Antilles (Caribbean)	0.82-0.94	First 11 years	None known	This study
<i>P. lherminieri</i>	190	Greater Antilles (Caribbean)	0.80-0.92	yes	Predation by owl <i>Tyto alba</i>	Mackin 2009
<i>P. puffinus</i>	473	United Kingdom	0.91	no	Unknown	Brooke 1990
<i>P. mauretanicus</i>	522	Mediterranean	0.78	Yes, but density of rats low so predation overlooked	Long line bycatch	Oro <i>et al.</i> 2004
<i>P. yelkouan</i>	383	Mediterranean	0.82-0.85	yes	Predation by cats, illegal shooting, light pollution, fisheries bycatch	Oppel <i>et al.</i> 2011
<i>P. huttoni</i>	364	New Zealand	0.93	no	Predation by stoat <i>Mustela erminea</i>	Cuthbert & Davis 2002
<i>P. griseus</i>	803	New Zealand	0.95	yes	Predation by stoats <i>Mustela erminea</i> , cats	Clucas, Fletcher & Moller 2008
<i>P. tenuirostris</i>	619	Australia	0.90-0.92	unknown	Unknown	Wooller <i>et al.</i> 1989; Wooller, Bradley & Croxall 1992
<i>P. carneipes</i>	609	New Zealand	0.93-0.94	no	Fisheries bycatch, plastics ingestion	Barbraud <i>et al.</i> 2014
<i>Calonectris diomedea</i>	840	Mediterranean	0.89 0.83-0.95	yes	None known	(Jenouvrier <i>et al.</i> 2008, 2009)
		Azores	0.87-0.88 0.93	no	Poaching	Fontaine, Gimenez & Bried 2011

Effects of environmental parameters on adult survival

Alternatively, the increasingly high adult survival rate may be related to an improvement in oceanographic conditions, especially if these improvements are during the non-breeding season when most seabird mortality occurs (Barbraud & Weimerskirch 2003). Though correlative, increasing SST was, surprisingly, found to have a positive effect on adult survival in the non-breeding season, whereas for most seabird species studied so far, an increase in SST has generally reduced adult survival (see, e.g., (Jenouvrier *et al.* 2003b; Grosbois & Thompson 2005; Sandvik *et al.* 2005), even in tropical regions (Carlos 2008; Oro *et al.* 2010). This unexpected relationship may be explained by the specific oceanographic and climatic conditions in the Caribbean region. The remote influence of ENSO on atmospheric and oceanographic conditions (rainfall and SST) in the Caribbean region (Saravanan & Chang 2000; Anthony Chen & Taylor 2002) has been well established. The region is also strongly influenced by the Amazon plume that can extend up to 1,000 km north of the Amazon delta in the Atlantic Ocean, increasing marine productivity (Hu *et al.* 2004; Moller *et al.* 2010). In situ and satellite data indicate that Amazon discharge has increased over the last 25 years, as has SST in the Caribbean region (Giannini *et al.* 2000; Saravanan & Chang 2000). The suggested cause of the increase in discharge is the increased SST which causes an increase in water vapor import from the tropical Atlantic Ocean (Gloor *et al.* 2013). It is, therefore, possible that the positive correlation between SST and adult survival may be an artifact caused by the rising SST increasing the discharge from the Amazon and Orinoco rivers that propagates to the lesser Antilles region through the north Brazil current and Guiana currents (Hu *et al.* 2004; Chérubin & Richardson 2007) which increases marine productivity and improves food availability. Jutla *et al.* (2011) found a positive association between SST and chlorophyll *a* concentrations during high levels of discharge from the four largest rivers in the world (and a negative relationship during months with low levels of discharge), highlighting the major role of these warmer river plumes in driving phytoplankton growth. The nutrients from these river plumes together with favorable hydrodynamic conditions contribute to the regional marine productivity (Goes *et al.* 2014) with reduced sea surface salinity and increased chlorophyll *a* concentrations (Hu *et al.* 2004). The positive effect of increased SST associated with the slightly positive effect of increased Amazon discharge is, therefore, consistent and confirms the hypothesis put forward by Duffy (1990) that the Amazon and Orinoco rivers might have an effect on regional seabird productivity.

Conservation outlook

The colony studied here was much larger in the 1950s and 1960s (about 500 pairs: Pinchon 1964), but dropped to a low of about 50-100 pairs in the 2000s, probably as a combined effect of human disturbance and rats. It is not known how many Audubon's shearwaters are currently breeding in the Lesser Antilles; although they were found to be breeding in at least 10 of the 16 countries or territories (Lowrie et al. 2012). So far as we are aware, this is the only known population of this species breeding only in caves, although this is found in other petrels that usually breed in burrows (e.g. *Hydrobates pelagicus* breeding in caves in Benidorm, Spain (Oro et al. 2005), *Puffinus mauretanicus* breeding in caves on the Balearic Islands, Oro et al. 2004). Currently, almost all breeding pairs are nesting at the limits of the cave, and have completely vanished from the large chambers where they were most abundant when the cave was discovered (Pinchon 1964). Since 2007, access to the colony has been banned (even for banding operations), and this ban has been continued under the new action plan of the Nature Reserve (2014). With rat eradication in 1999 (and permanent rat control since then) and a ban on access to the colony, the population should be recovering, and there are currently clear indications that this is the case: the population growth rate of the colony, as obtained from adult recaptures (using Pradel's method) suggests that, over the last 7 years, the annual population growth rate is about 7%. This is probably linked to very high fecundity rates since 2007 (nearly 75%) as well as to the exceptionally high apparent adult survival rate (94%). Reserve managers now expect that the increase in population size will lead to shearwaters breeding again in the open parts of the cave.

In the medium term, if the nesting conditions are maintained, the population should remain stable according to our modeled scenarios, especially given the predicted increase in SST. The scenarios were, however, imprecise due to high variance in immature bird survival and density dependence overcome. It would be useful to band more fledglings and improve the estimates of survival rates, because juveniles and immature birds account for more than 50% of the population of colonial seabirds and their demography is of primary importance in the dynamics of seabird populations (Votier et al. 2008). Although access to the cave is banned to avoid disturbing the birds, it would be possible to band fledglings if this were restricted to the very end of the breeding season, in June (though there would be a bias since early fledglings would have already left the colony) and during daylight to avoid any adult presence (adults only return at night to feed the chicks; and non-breeders already have left the colony in June).

In long-lived birds, adult survival is the parameter to which the population growth rate is the most sensitive (Lebreton & Clobert 1991; Hunter, Moller & Fletcher 2000), and thus should be targeted in management considerations. The positive effect of increasing SST in the Caribbean region on the Audubon's shearwater survival and population differs from the effect generally observed in temperate and polar regions. However, global climate models suggest that rising ocean sea-surface temperatures may increase the frequency and intensity of hurricanes in the northwest Atlantic Ocean (Mann & Emanuel 2006) which would have a severe effect on pelagic seabirds such as the black-capped petrel, *Pterodroma hasitata* (Hass, Hyman & Semmens 2012). Further studies should be undertaken in tropical regions to gain a better understanding of the impact of climate variability on tropical seabirds. Audubon's shearwaters are also threatened by human activities. Although the species should be normally be safe from commercial longline fishing owing to its small size, no detailed investigation of seabird bycatch in the Caribbean region has been undertaken (Bjorkland *et al.* 2007). Furthermore, there is ample evidence of massive mortality caused by the Deepwater Horizon oil spill in the Gulf of Mexico, which severely affected the population in the Bahamas (Mackin *et al.* 2013), and there are similar risks in the Lesser Antilles, with large oil fields around Trinidad and Tobago, an important foraging area for seabirds in general and Martinique's Audubon's shearwater in particular.

III.1.7. Acknowledgements

This study involved an extensive network of people, and we are very grateful to all of them - bird ringers, dedicated volunteers, associations and institutions in Martinique involved in seabird conservation including the Audubon's shearwater over the last 20 years. In particular, our thanks go to Laurent Dubief, Guy Jary, Stéphane Jérémie, Gilles Leblond, Claude Moyon, Séverine Raigné, GeorgesTayalay, Nadine Vénumière (the current manager of the Sainte-Anne islet nature reserve), Cyrille Barnérias (manager of the protected areas of Martinique at DEAL), the ornithological association of Martinique (AOMA) and Le Carouge. We should also like to thank Will Mackin who provided thoughtful constructive comments on earlier versions of the manuscript, and Tony Tebby for improving the English. The study was funded by the Parc naturel régional de la Martinique, the Office National des Forêts and the Direction de l'aménagement et du logement de la Martinique (DEAL). Permission for catching and banding birds was granted by the Centre de Recherches sur la Biologie des

Populations d'Oiseaux (CRBPO). Carine Prêcheur was supported by grants from the Conseil Régional de la Martinique and the DEAL Martinique.

III.1.8. References

Angeles, M.E., Gonzalez, J.E., Erickson, D.J. & Hernández, J.L. (2007) Predictions of future climate change in the Caribbean region using global general circulation models. *International Journal of Climatology*, 27, 555–569.

Anthony Chen, A. & Taylor, M.A. (2002) Investigating the link between early season Caribbean rainfall and the El Niño+ 1 year. *International Journal of Climatology*, 22, 87–106.

Austin, J.J., Bretagnolle, V. & Pasquet, E. (2004) A global molecular phylogeny of the small Puffinus shearwaters and implications for systematics of the Little-Audubon's Shearwater complex. *the Auk*, 121, 847–864.

Ballance, L.T. & Pitman, R.L. (1999) S34 . 4 : Foraging ecology of tropical seabirds. *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban

Barbraud, C., Marteau, C., Ridoux, V., Delord, K. & Weimerskirch, H. (2008) Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1460–1467.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2003) Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. , 2111–2116.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2005) Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in Blue Petrels. *Ecology*, 86, 682–692.

Beadell, J.S., Schreiber, E.A., Schreiber, R.W., Schenk, G.A. & Doherty Jr, P.F. (2003) Survival of brown boobies (*Sula leucogaster*) at Johnston Atoll: a long-term study. *The Auk*, 120, 811–817.

Bjorkland, R., Crowder, L.B., Eckert, K.L., Saladin, N., Dunn, D., Lester, L., Eckert, S. & Long, A.M.Y. (2007) A summary Review of Wider Caribbean Fisheries and their Relationships to Sea Turtles , Marine Mammals and Seabirds. 59th Gulf and Caribbean Fisheries Institute pp. 335–338.

- Bradley, J.S., Gun, M., Skira, I.J., Meathrel, C.E. & Wooller, R.D. (1999) Age-dependent prospecting and recruitment to a breeding colony of short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *Ibis*, 141, 277–285.
- Bretagnolle, V. & Precheur, C. (2012) Analyse Des Populations D’oiseaux Marins de La Réserve Naturelle Nationale Des îlets de Sainte-Anne: Dynamique Des Effectifs, Stratégie de Gestion Conservatoire et Suivi Scientifique. http://www.martinique.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/2012_rapport_CNRS-_V-Bretared_cle04c11f.pdf.
- Brooke, M. (1990) *The Manx Shearwater*. London, UK: T. and A. D. Poyser.
- Brooke, M. (2004) *Albatrosses and Petrels Across the World*. Oxford University Press, USA.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd Edition. New York: Springer-Verlag.
- Carlos, F. (2008) Environmental Impacts on the Population Dynamics of a Tropical Seabird in the Context of Climate Change: Improving Inference through Hierarchical Modeling.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models*. Wiley Online Library.
- Chérubin, L.M. & Richardson, P.L. (2007) Caribbean current variability and the influence of the Amazon and Orinoco freshwater plumes. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54, 1451–1473.
- Choquet, R., Reboulet, M., Pradel, R. & Lebreton, J.-D. (2000) *U-Care User’s Guide*. Montpellier: CEFÉ-CNRS.
- Clark, J.S., Carpenter, S.R., Barber, M., Collins, S., Dobson, A., Foley, J.A., Lodge, D.M., Pascual, M., Pielke, R., Pizer, W., Pringle, C., Reid, W. V, Rose, K.A., Sala, O., Schlesinger, W.H., Wall, D.H. & Wear, D. (2001) Ecological forecasts: an emerging imperative. *Science* (New York, N.Y.), 293, 657–660.
- Clucas, R.J., Fletcher, D.J. & Moller, H. (2008) Estimates of adult survival rate for three colonies of Sooty Shearwater (*Puffinus griseus*) in New Zealand. *Emu*, 108, 237.
- Cubaynes, S., Doherty, P.F., Schreiber, E. a & Gimenez, O. (2011) To breed or not to breed: a seabird’s response to extreme climatic events. *Biology letters*, 7, 303–306.
- Cury, P., Shannon, L. & Shin, Y. (2003) The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, 103–123.

- Cuthbert, R. & Davis, L.S. (2002) Adult survival and productivity of Hutton's Shearwaters. *Ibis*, 144, 423–432.
- Dillingham, P.W. & Fletcher, D. (2011) Potential biological removal of albatrosses and petrels with minimal demographic information. *Biological Conservation*, 144, 1885–1894.
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., others, Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J. & Talley, L.D. (2012) Climate change impacts on marine ecosystems. *Marine Science*, 4.
- Draycott, L. (2012) Climatic variation : effects on global seabird populations. *The Plymouth Student Scientist*, 5, 269–282.
- Duffy, D.C. (1990) Seabirds and the 1982-1984 El Niño-southern oscillation. Elsevier oceanography series, 52, 395–415.
- Duffy, D.C., Arntz, W.E., H, T.S., D, B.P. & Norton, R.L. (1988) A comparison of the effects of El Nino and the Southern Oscillation in Peru and the Atlantic Ocean. In: H. Ouellet (Editor), *Proceedings of the XIX International Ornithological Congress* pp. 1,740–741,746. National Museum of Natural History, Ottawa, Canada.
- Efe, M.A. & Musso, C.M. (2001) Primeiro registro de *Puffinus lherminieri* Lesson, 1839 no Brasil. *Nattereria*, 2, 21–23.
- Feare, C.J. & Doherty, P.F. (2004) Survival estimates of adult sooty terns *Sterna fuscata* from Bird Island, Seychelles. *Ibis*, 146, 475–480.
- Fontaine, R., Gimenez, O. & Bried, J. (2011) The impact of introduced predators, light-induced mortality of fledglings and poaching on the dynamics of the Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*) population from the Azores, northeastern subtropical Atlantic. *Biological Conservation*, 144, 1998–2011.
- Frederiksen, M., Edwards, M., Anthony, J., Halliday, N.C., Wanless, S., Richardson, A.J., Halliday, N.C. & Wanless, S. (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1259–1268.
- Giannini, A., Chiang, J.C.H., Cane, M.A., Kushnir, Y. & Seager, R. (2001) The ENSO Teleconnection to the Tropical Atlantic Ocean : Contributions of the Remote and Local SSTs to Rainfall Variability in the Tropical Americas *. , 4530–4544.

- Giannini, A., Kushnir, Y. & Cane, M.A. (2000) Interannual Variability of Caribbean Rainfall, ENSO, and the Atlantic Ocean*. *Journal of climate*, 13, 297–311.
- Gloor, M., Brienen, R.J.W., Galbraith, D., Feldpausch, T.R., Schöngart, J., Guyot, J.-L., Espinoza, J.C., Lloyd, J. & Phillips, O.L. (2013) Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophysical Research Letters*, 40, 1729–1733.
- Goes, J.I., Gomes, H. do R., Chekalyuk, A.M., Carpenter, E.J., Montoya, J.P., Coles, V.J., Yager, P.L., Berelson, W.M., Capone, D.G., Foster, R.A., Steinberg, D.K., Subramaniam, A. & Hafez, M.A. (2014) Influence of the Amazon River discharge on the biogeography of phytoplankton communities in the western tropical north Atlantic. *Progress in Oceanography*, 120, 29–40.
- Grosbois, V., Gimenez, O., Gaillard, J.M., Pradel, R., Barbraud, C., Clobert, J., Møller, A.P. & Weimerskirch, H. (2008) Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews*, 83, 357–399.
- Grosbois, V. & Thompson, P.M. (2005) North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos*, 109, 273–290.
- Hass, T., Hyman, J. & Semmens, B.X. (2012) Climate change, heightened hurricane activity, and extinction risk for an endangered tropical seabird, the black-capped petrel *Pterodroma hasitata*. *Oikos*, 117, 251–261.
- Hu, C., Montgomery, E.T., Schmitt, R.W. & Muller-Karger, F.E. (2004) The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51, 1151–1171.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., Lough, J.M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S.R., Pandolfi, J.M., Rosen, B. & Roughgarden, J. (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science (New York, N.Y.)*, 301, 929–933.
- Hunter, C.M., Moller, H. & Fletcher, D. (2000) Parameter uncertainty and elasticity analyses of a population model: Setting research priorities for shearwaters. *Ecological Modelling*, 134, 299–323.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology*, 72, 576–587.

- Jenouvrier, S., Tavecchia, G., Thibault, J.C., Choquet, R. & Bretagnolle, V. (2008) Recruitment processes in long-lived species with delayed maturity: Estimating key demographic parameters. *Oikos*, 117, 620–628.
- Jenouvrier, S., Thibault, J.C., Viallefont, A., Vidal, P., Ristow, D., Mougin, J.L., Brichetti, P., Borg, J.J. & Bretagnolle, V. (2009) Global climate patterns explain range-wide synchronicity in survival of a migratory seabird. *Global Change Biology*, 15, 268–279.
- Jodice, P., Mackin, W., Arnold, J., Phillips, R. & Carolina, S. (2010) Movement Patterns of Audubon 's Shearwaters and White-tailed Tropicbirds that breed in the Bahamas. World Seabird Conference, Victoria, Canada. September 7–11, 2010. Poster.
- Jutla, A.S., Akanda, A.S., Griffiths, J.K., Colwell, R. & Islam, S. (2011) Warming oceans, phytoplankton, and river discharge: Implications for cholera outbreaks. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 85, 303–308.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118.
- Lebreton, J.D. & Clobert, J. (1991) Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. *Bird population studies: Relevance to conservation and management*, 105–125.
- Lee, D.S. (2000) Status and conservation priorities for Audubon's shearwaters in the West Indies. In: Schreiber EA, Lee DS, eds. *Status and Conservation of West Indian Seabirds*. Society of Caribbean Ornithology Spec. Pub. No. 1, Ruston, LA pp. 25–30.
- Lee, D.S. & Clark, M.K. (1994) Seabirds of the Bahamas Land and Sea Park. *Bahamas Journal of Science*, 2, 2–9.
- Lee, D.S. & Haney, J.C. (1996) Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*). In Poole, A. and F. Gill, eds., *The Birds of North America*.
- Legendre, S. & Clobert, J. (1995) ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics*, 22, 817–834.
- Mackin, W. (2004) *Communication and Breeding Behavior of Audubon's Shearwater*. University of North Carolina.

- Mackin, W.A. (2009) Conservation of Audubon's Shearwater in The Bahamas: Status, Threats, and Practical Solutions. Proceedings of the 11th Symposium on the Natural History of the Bahamas (K. Sealey, K and E. Freid, eds.). Pp. --
- Mackin, W.A., Wheeler, J.A., Jodice, P.G.R., Haney, J.C., Sorenson, L.G. & Sutton, A.H. (2013) Strategies for Protecting and Restoring Populations of Seabirds of the Caribbean : A Prioritization for Conservation Funds from the Deepwater Horizon Spill.
- Mann, M.E. & Emanuel, K. a. (2006) Atlantic hurricane trends linked to climate change. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 87, 233.
- Mawdsley, J.R., O'Malley, R. & Ojima, D.S. (2009) A review of climate-change adaptation strategies for wildlife management and biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 23, 1080–1089.
- Mccarty, J.P. (2001) Ecological Consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology*, 15, 320–331.
- Moller, G.S.F., Novo, E.M.L.D.M. & Kampel, M. (2010) Space-time variability of the Amazon River plume based on satellite ocean color. *Continental Shelf Research*, 30, 342–352.
- Morris, W.F. & Doak, D.F. (eds). (2002) *Quantitative Conservation Biology*. Sunderland,MA:Sinauer Associates Inc.
- Moser, M.L. & Lee, D.S. (2012) Foraging over Sargassum by western North Atlantic seabirds. *The Wilson Journal of Ornithology*, 124, 66–73.
- Nevoux, M., Weimerskirch, H. & Barbraud, C. (2010) Long-and short-term influence of environment on recruitment in a species with highly delayed maturity. *Oecologia*, 162, 383–392.
- Nichols, J.D., Hines, J.E., Lebreton, J.-D. & Pradel, R. (2000) Estimation of contributions to population growth: a reverse-time capture-recapture approach. *Ecology*, 81, 3362–3376.
- Olson, S.L. (2010) Stasis and turnover in small shearwaters on Bermuda over the last 400 000 years (Aves: Procellariidae: *Puffinus lherminieri* group). *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, 699–707.

- Oppel, S., Raine, A.F., Borg, J.J., Raine, H., Bonnaud, E., Bourgeois, K. & Breton, A.R. (2011) Is the Yelkouan shearwater *Puffinus yelkouan* threatened by low adult survival probabilities? *Biological Conservation*, 144, 2255–2263.
- Oro, D. (2014) Seabirds and climate: knowledge, pitfalls, and opportunities. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, 1–12.
- Oro, D., Aguilar, J.S., Igual, J.M. & Louzao, M. (2004) Modelling demography and extinction risk in the endangered Balearic shearwater. *Biological Conservation*, 116, 93–102.
- Oro, D., de Leon, A., Minguez, E. & Furness, R.W. (2005) Estimating predation on breeding European storm-petrels (*Hydrobates pelagicus*) by yellow-legged gulls (*Larus michahellis*). , 0952836905, 421–429.
- Oro, D., Torres, R., Rodríguez, C. & Drummond, H. (2010) Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology*, 91, 1205–14.
- Parsons, M., Mitchell, I., Butler, A., Ratcliffe, N., Frederiksen, M., Foster, S. & Reid, J.B. (2008) Seabirds as indicators of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science*, 65, 1520–1526.
- Pascal, M., Lorvelec, O., Bretagnolle, V. & Culioli, J.M. (2008) Improving the breeding success of a colonial seabird: A cost-benefit comparison of the eradication and control of its rat predator. *Endangered Species Research*, 4, 267–276.
- Pascal, M., Lorvelec, O., Brithmer, R. & Venumiere, N. (2003) Conséquences sur l'avifaune nicheuse de la Réserve Naturelle des Ilets de Sainte-Anne (Martinique) de la récente invasion du rat noir (*Rattus rattus*), établies à l'issue d'une tentative d'éradication. *Revue d'écologie-la Terre et la Vie*.
- Philander, G. (1989) El Nino and La Nina. *American Scientist*, 77, 451–459.
- Piatt, J.F., Harding, A.M.A., Shultz, M., Speckman, S.G., van Pelt, T.I., Drew, G.S. & Kettle, A.B. (2007a) Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. *Marine Ecology-Progress Series*-, 352, 221.
- Piatt, J.F., Sydeman, W.J. & Wiese, F. (2007b) Introduction: A modern role for seabirds as indicators. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 199–204.
- Pinchon, R. (1964) Faune Des Antilles françaises. Les Oiseaux. Fort-de-France, Martinique.

- Pradel, R. (1996) Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 703–709.
- Pradel, R. & Sanz-Aguilar, A. (2012) Modeling trap-awareness and related phenomena in capture-recapture studies. *PLoS ONE*, 7, e32666.
- Reynolds, R.W., Rayner, N.A., Smith, T.M., Stokes, D.C. & Wang, W. (2002) An Improved In Situ and Satellite SST Analysis for Climate. *Journal Climate*, 15, 1609–1625.
- Root, T.L.T., Price, J.T.J., Hall, K.K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. & Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57–60.
- Sæther, B. E., & Bakke, Ø. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81, 642–653.
- Sandvik, H., Coulson, T. & Sæther, B.E. (2008) A latitudinal gradient in climate effects on seabird demography: Results from interspecific analyses. *Global Change Biology*, 14, 703–713.
- Sandvik, H., Erikstad, K.E., Barrett, R.T. & Yoccoz, N.G. (2005) The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology*, 74, 817–831.
- Sanz-Aguilar, A., Tavecchia, G., Pradel, R., Minguéz, E. & Oro, D. (2008) The cost of reproduction and experience-dependent vital rates in a small petrel. *Ecology*, 89, 3195–3203.
- Saravanan, R. & Chang, P. (2000) Interaction between Tropical Atlantic Variability and El Niño – Southern Oscillation. *American Meteorological Society*, 2177–2194.
- Schreiber, E.A. (2002) Climate and weather effects on seabirds. *Biology of marine birds*, 179–216.
- Schreiber, E.A. & Lee, D.S. (2000) Status and Conservation of West Indian Seabirds. *Society of Caribbean Ornithology* Ruston, Louisiana.
- Seber, G.A.F. (1982) *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. New York: MacMillan.
- Serventy, D.L. & Curry, P.J. (1984) Observations on colony size, breeding success, recruitment and inter-colony dispersal in a Tasmanian colony of Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris* over a 30-year period. *Emu*, 84, 71–79.

- Silva, R. & Olmos, F. (2010) Notes on the biology and morphology of Audubon ' s Shearwaters *Puffinus lherminieri* (Procellariiformes : Procellariidae) from Fernando de Noronha , northeast Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 18, 139–145.
- Skalski, J.R., Hoffmann, A. & Smith, S.G. (1993) Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. *Marked Individuals in the Study of Bird Population* (eds J.-D. Lebreton & P.M. North)
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- Stenseth, N.N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 292, 1292–1296.
- Sydeman, W.J., Thompson, S.A. & Kitaysky, A. (2012) Seabirds and climate change: roadmap for the future. *Marine Ecology Progress Series*, 454, 107–117.
- Taylor, G.T., Muller-Karger, F.E., Thunell, R.C., Scranton, M.I., Astor, Y., Varela, R., Ghinaglia, L.T., Lorenzoni, L., Fanning, K. a, Hameed, S. & Doherty, O. (2012) Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 19315–20.
- Trimm, N.A. & Hayes, W.K. (2005) Distribution of nesting Audubon's shearwaters (*Puffinus lherminieri*) on San Salvador Island, Bahamas. , 138–146.
- Votier, S.C., Bearhop, S., Attrill, M.J., Oro, D., Wynn, R.B., Josey, S. a, Martin, a. P., Johns, D.G. & Yesou, P. (2008) Is climate change the most likely driver of range expansion for a critically endangered top predator in northeast Atlantic waters? *Biology letters*, 4, 204–5; discussion 206–7.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Warham, J. (1990) *The Petrels: Their Ecology and Breeding Systems*. A&C Black.
- Weimerskirch, H. (2002) Seabird demography and its relationship with the marine environment. In: Schreiber, E.A., Burger, J. (Eds.), *Biology of Marine Birds* CRC Press, Boca Raton, Florida.

- Weimerskirch, H., Pinaud, D., Pawlowski, F. & Bost, C.-A. (2007) Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the wandering albatross. *The American naturalist*, 170, 734–43.
- White, G.C. (2000) *Population Viability Analysis: Data Requirements and Essential Analyses*. New York: Columbia University Press.
- White, G.C. & Burnham, K.P. (1999) Programme MARK: Survival Estimation from Populations of Marked Animals. *Bird Study*, 46 (Suppl.), 120-139.
- Wilkinson, C. (2008) *Status of Coral Reefs of the World: 2008*. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre p. 296. Townsville, Australia.
- Wooller, R.D., Bradley, J.S. & Croxall, J.P. (1992) Long-term population studies of seabirds. *Trends in ecology & evolution*, 7, 111–4.
- Wooller, R.D., Bradley, J.S., Skira, I.J. & Serventy, D.L. (1989) Short-tailed shearwater. *Lifetime reproduction in birds*, 405, 411.

III.1.9. Supporting information

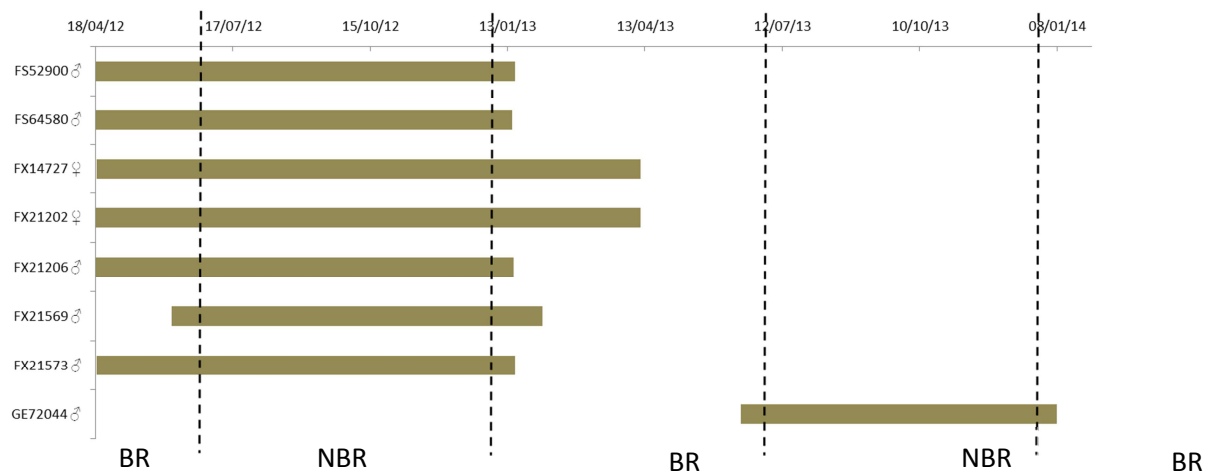
Appendix A. Determining breeding and non-breeding distribution at sea of Audubon's shearwater from Hardy's islet (Martinique) using geolocators.

One hundred geolocators were deployed on 97 shearwaters using 88 tracking devices of 4 types: MK18H, MK19S from Biotrack (Wareham, UK), LAT2900X from Lotek (Ontario, Canada) and C65H from Migrate Technology. 57 shearwaters were retrieved with geolocators, 42 of which contained data. The study was based on a subsample of 8 tracked individuals (6 males and 2 females) equipped with MK18H devices of 1.9g (less than 1-2% of the weight of the bird, that covered breeding and non-breeding periods (approximately 282 days) (Table). The device was attached to the metal ring on the bird's tarsus, fixed with 2 cable ties, mastic and Loctite 770 primer.

The geolocators measured ambient light intensity every minute and recorded the maximum light intensity within a 5 minute interval to determine sunset and sunrise and give two locations per day with an accuracy of 185 ± 115 km. The tripEstimation (Sumner, Wotherspoon & Hindell 2009) package in R was used, with a Bayesian method that gives the locations of the birds and their approximations in several steps. Primary locations were estimated using a template fitting method that uses the shape of twilight transition segments to provide a location with start location references obtained with post-calibration data. A subsequent model was used to relocate at sea some points initially estimated as being on land (South America) with a land mask using iterative adjustment by Metropolis-Hastings algorithm. Movement models constrained the trajectory of the seabird with a speed filter of 30 km/h (15 km/h (sd)) (Pinet et al. 2011) following a lognormal distribution. This method to generate the maximum likelihood distribution for the estimated locations takes account of equinox periods. Finally, Markov chain Monte Carlo simulations were used to determine the uncertainties in the estimates with no autocorrelation and convergence conditions.

The map (Figure III-1) includes the mean density of area of distribution of Audubon's shearwaters with 50% location occurrence (kernel density of 50%) set with a search radius of 200 km, geolocation error (Phillips, Anderson & Schapire 2006) and cell size of 0.2° .

Table. Tracking periods for 8 Audubon's shearwaters from Hardy's islet. BR: breeding, NBR: non-breeding period.



References

- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Pinet, P., Jaquemet, S., Pinaud, D., Weimerskirch, H., Phillips, R.A. & Le Corre, M. (2011) Migration, wintering distribution and habitat use of an endangered tropical seabird, Barau's petrel *Pterodroma baraui*. *Marine Ecology Progress Series*, 423, 291–302.
- Sumner, M.D., Wotherspoon, S.J. & Hindell, M.A. (2009) Bayesian Estimation of Animal Movement from Archival and Satellite Tags. *PLoS ONE*, 4, 19–22.

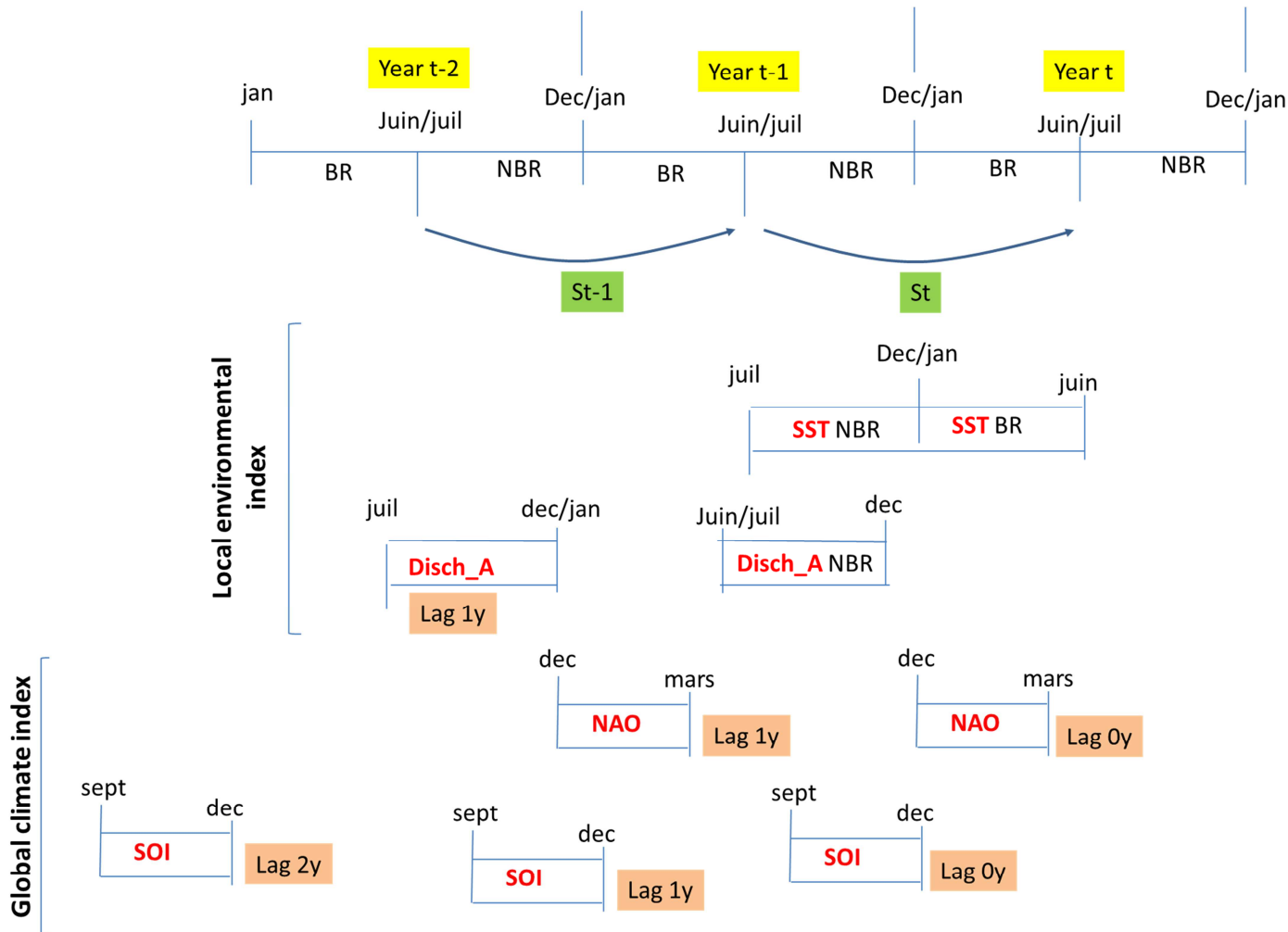
Appendix B. Capture effort (number of nights when birds of unknown age (UA) were captured using mist-netting or visiting the nests) for Audubon's shearwaters on Hardy's islet, Martinique. The second column gives the number of trapping sessions, the third column indicates the total number of birds UA trapped in mist nets, the fourth column gives the number of newly ringed birds UA, and the last column gives the number of chicks ringed each year in the nest.

Year	Trapping sessions of birds of unknown age (UA)	Total number of UA birds captured	Newly ringed UA birds	Number of fledgings ringed in the nest
1995	2	99	99	12
1996	2	143	126	11
1997	1	50	27	13
1998	12	173	116	30
1999	0	0	0	0
2000	2	51	22	9
2001	5	117	75	43
2002	3	110	61	50
2003	1	116	49	38
2004	2	131	38	49
2005	2	87	28	39
2006	2	98	35	38
2007	1	67	29	26
2008	1	74	25	0
2009	1	45	13	0
2010	1	62	21	0
2011	1	88	38	0
2012	11	139	71	0
2013	21	272	146	0
2014	20	306	119	0
Total	91	2228	1138	358

Appendix C. Goodness of fit of the Cormack-Jolly-Seber model for Audubon's shearwaters of unknown age.

	3SR	3SM	2CT	2CL	Sum of tests	
					general	without 2CT
chi2	13.83	45.37	30.54	47.76	137.50	106.95
df	17	32	15	41	105	90
p	0.729	0.059	0.004	0.217	0.018	0.11

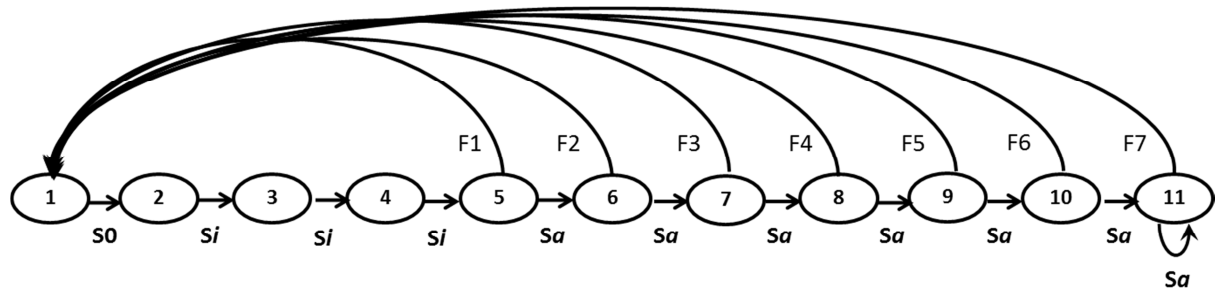
Appendix D. Description of explanatory variables used to model the effects of environmental variability on the annual survival in Audubon's shearwaters at Hardy's islet, Martinique. BR: breeding season, NBR: non breeding season, S: survival, disch_A: discharge of Amazon river, SST: Sea Surface Temperature, NAO: North Atlantic Oscillation, SOI: Southern Oscillation Index.



Appendix E. Correlation matrix of global and local climatic covariates. Pearson's coefficients are shown. Stars indicate significance levels of p-values: * ≤ 0.05 and ** < 0.01 . Abbreviations used: Amazon disch: Amazon discharge; br: breeding, nbr: non-breeding; lag6m: lag of 6 months, lag0y, 1y, 2y: lag of 0, 1, 2 years respectively; the other abbreviations were already described above.

Climatic and local covariates	NAO lag0y	SOI lag0y	SST nbr	SST br	Amazon disch lag1y	SOI lag2y	NAO lag1y	Amazon disch nbr	SOI lag1y
NAO lag0y	1								
SOI lag0y	0.26	1							
SST nbr	-0.41	-0.27	1						
SST br	-0.51*	-0.37	0.8**	1					
Amazon disch lag1y	-0.65**	-0.1	0.21	0.3	1				
SOI lag2y	-0.42	0.0086	0.14	0.082	0.49*	1			
NAO lag1y	-0.23	-0.27	-0.18	-0.2	0.11	0.025	1		
Amazon disch nbr	0.097	0.026	-0.069	-0.27	-0.075	0.13	0.08	1	
SOI lag1y	0.087	-0.062	0.13	0.11	-0.084	0.0068	0.082	0.5*	1

Appendix F. Life cycle representation of the female population model for Audubon's shearwaters on Hardy's islet (Martinique). Stage 1 is juvenile birds of age one, from stage 2 to stage 4 are corresponding immature birds of age two to four, from stage 5 to stage 10 are breeders and stage 11 are older breeders; fertility differs from stage 5 to stage 11 with proportion of breeders increasing with age. The sex ratio is 1.



Appendix G. Breeding success estimates from 1998 to 2006 (except 2003) for the Audubon's shearwater colony on Hardy's islet (Martinique): breeding success, hatching success, fledging success. ID: insufficient data.

Season	number of monitoring nests	breeding success(%)	hatching success(%)	number of hatched eggs	fledging success(%)	number of fledging birds
1998*	17	58.8	70.6	12	83.3	10
1999*	18	0.0	0.0	0	0.0	0
2000	23	63.0	69.6	16	90.6	14-15
2001	20	87.5	95.0	19	92.1	17-18
2002	24	85.4	95.8	23	89.1	19-22
2003	20	55.0	85.0	17	64.7	5-17
2004	19	68.4	84.2	16	81.3	13
2005*	10	100.0	100.0	10	100.0	10
2006*	12	91.7	100.0	12	91.7	11

*: results taken from review of unpublished reports in Bretagnolle & Precheur 2012.

Appendix H. Models of the effect of age on recapture probabilities (p) and survival probabilities (ϕ) of Audubon's shearwaters on Hardy's islet (Martinique). The abbreviations in the model definitions are: aI_aJ = constant survival from age I to age J; (.) = constant model, T = linear age dependent model; T² = quadratic age dependent model; Np = number of parameters; $\Delta AICc$ = difference in AICc between the model described and the best model; $P_{(ANODEV)}$ is the p value of analysis of deviance test and slopes are on the logit scale. At age 1, no shearwater was captured so $p(a1)=0$ and survival at age 2 was set to 1 to estimate the juvenile survival

Model	Np	Deviance	$\Delta AICc$	AICc Weights	$P_{(ANODEV)}$	slope
General model						
1. $\phi(a1_a10)p(a2_a10)p(a1)=0$	18	380.22	9.44	0.00		
Best recapture model						
2. $\phi(a1_a10)p(T^2(a2_a10)p(a1)=0$	13	390.53	9.03	0.00	0.0209	0.89 -0.06
3. $p(T(a2_a10)p(a1)=0$	12	397.58	13.97	0.00	0.0169	0.26
4. $p(a2_a10)(.)p(a1)=0$	11	428.66	42.94	0.00		
Best survival model						
5. $\phi(a1),\phi(a2)=1,\phi(a3_a5, a6_a10)$	6	396.11	0.00	0.43		
6. $\phi(a1),\phi(a2)=1,\phi(a3_a4, a5_a10)$	6	396.52	0.41	0.35		
7. $\phi(a1),\phi(a2)=1,\phi(a3_a6, a7_a10)$	6	398.30	2.19	0.15		
8. $\phi(a1),\phi(a2)=1,\phi(a3, a4_a10)$	6	400.45	4.34	0.05		
9. $\phi(a1_a10)$	13	390.53	9.03	0.00		
10. $\phi(a1_a10)(.)$	4	421.57	21.36	0.00		

Appendix I. Modeling recapture (p) and survival (\emptyset) probabilities of Audubon's shearwaters on Hardy's islet (Martinique). Abbreviations are: (t), time dependent model; (T), linear time dependent model; (T²), quadratic time dependent model; (.) constant model; m indicates trap-dependence; * indicates interactive effects; + indicates additive effects. Models are described with Np, the number of parameters; Δ AICc, the difference of AICc between the current model and the best model; AICc weights. P_(ANODEV) is the p value of analysis of deviance test and slopes are on the logit scale. For all models, the recapture probability was set to 0 and survival probability was set to 1 in 1999 (see Methods).

Model	Np	Deviance	Δ AICc	AICc Weights	P _(ANODEV)	R ²
Modeling recapture probability						
1. $\emptyset(t)$ p(t+m)	36	1457.87	0.00	1		
2. p(t*m)	53	1438.64	16.42	0		
3. p(capture effort+m)	22	1505.69	18.95	0	0.0029	0.57
4. p(T ² +m)	24	1524.34	41.70	0	0.1620	
5. p(m)	20	1568.20	77.36	0		
Modeling survival probability						
6. $\emptyset(t)$ p(capture effort+m)	22	1505.69	18.95	0		
7. $\emptyset(T)$	6	1571.20	51.96	0	0.0106	0.30
8. $\emptyset(T^2)$	7	1569.32	52.10	0	0.0317	0.32
9. $\emptyset(.)$	5	1599.28	78.03	0		

Appendix J. Models of the effects of global and local climate covariates on inter-annual variations of Audubon's shearwater adult survival on Hardy's islet (Martinique) taking account of the linear time dependence of adult survival. The five covariates used are: res_SST_nbr, residual value of Sea Surface Temperature during non-breeding season; res_Amazon disch_lag12m, residual value of Amazon discharge with a lag of 12 months; NAO_lag1y, North Atlantic Oscillation with a lag of one year; SOI_lag0y, Southern Oscillation Index with no lag.(t), time dependent model; (T²), quadratic time dependent model; (.), constant model; Ø(99)=1, survival at year 1999 fixed to 1. Np is the number of parameters, P_(ANODEV) is the p value of analysis of deviance test, R² is the proportion of variance explained by the covariate, and slopes are on the logit scale. For all models the recapture probability was modeled as a function of capture effort.

Model	Np	Deviance	ΔAICc	AICc Weights	P _(ANODEV)	R ²	slope
1. Ø(t)	20	1505.69	0.00	1			
2.Ø(T ² +res_SST_nbr)	8	1550.51	20.45	0	0.0445	0.296	0.508
3. Ø(T ² +res_Amazon disch_lag12m)	8	1561.08	31.02	0	0.2063		
4. Ø(T ² +NAO_lag1y)	8	1562.77	32.71	0	0.2632		
5. Ø(T ² +SOI lag0y)	8	1563.83	33.77	0	0.3080		
6. Ø(T ²)	7	1569.32	37.25	0			
7. Ø(T ² +res_Amazon disch_nbr)	8	1568.95	38.88	0	0.7933		
8. Ø(.)	5	1599.28	63.17	0			

Appendix K. Elasticities and sensitivities to the demographic parameters of the population growth rate of the Audubon's shearwater colony on Hardy's islet (Martinique).

Parameter	Estimate (sd)	Sensitivity	Elasticity
Fecundity	0.762 (0.169)	0.0683	0.0512
pB1	0.17	0.0044	0.0007
pB2	0.46	0.0041	0.0019
pB3	0.66	0.0038	0.0025
pB4	0.8	0.0035	0.0028
pB5	0.89	0.0033	0.0029
pB6	0.91	0.0030	0.0027
pB7	1	0.0384	0.0377
juvenile survival	0.685 (0.124)	0.0760	0.0512
immature survival	0.723 (0.227)	0.2161	0.1535
adult survival	0.943 (0.063)	0.8582	0.7953

Partie 4

Ecologie alimentaire du puffin d'Audubon



IV. Ecologie alimentaire du puffin d'Audubon

IV.1. Year round at-sea distribution of Audubon's shearwater *Puffinus l. herminieri*, from the Lesser Antilles (Martinique Is.).

Carine Precheur, David Pinaud, Karine Delord & Vincent Bretagnolle.

(in preparation)

IV.1.1. Résumé.

La protection du site principal de reproduction de la colonie de puffins d'Audubon est bien assurée avec la création de la réserve des îlets de Sainte-Anne depuis 1995. Néanmoins, pour cet oiseau marin dont on sait que les conditions marines vont le plus impacter sa survie, rien n'était connu sur ses habitats d'alimentation et son comportement alimentaire. Dans une politique de gestion efficiente de cette espèce d'oiseau marin, des premières investigations sur son écologie alimentaire étaient alors nécessaire. De plus à l'échelle de la Caraïbe, l'identification des principales zones d'alimentation des oiseaux marins est également un fort enjeu quand l'on sait que la moitié des espèces sont menacées et qu'elles peuvent être potentiellement impactés par les pêcheries de manière directe ou indirecte, les pollutions marines et par le réchauffement climatique, bien que non quantifiés. Cette étude a permis d'identifier les principales zones d'alimentation du puffin tout au long de l'année, en période de reproduction, de non-reproduction et les périodes pré-nuptiale. Nous avons également évalué d'autres habitats marins potentiels convenable pour l'espèce et aussi comparé sa distribution avec la distribution de la population de puffins de Bahamas. On observe que quelle que soit la saison, la distribution des puffins d'Audubon était assez proche de la région des Petites Antilles, ainsi que de la côte de l'Amérique du Sud. Cette sédentarité relative peut être expliquée par le fait que la zone est très productive tout au long de l'année.

Les zones de recherche alimentaire de nos puffins sont fortement influencées par la diffusion des fleuves Amazone et de l'Orénoque dans la région, avec des eaux chaudes de faible salinité. Nous avons également constaté une très forte ségrégation spatiale entre les deux populations de Bahamas et Martinique, avec pratiquement aucun chevauchement du tout, sauf pour la mer des Sargasses. Cela sous-entend probablement une ségrégation spatiale des niches. Les analyses génétiques permettront de clarifier les relations phylogénétiques entre

les populations. Quel que soit le résultat, la gestion de l'habitat marin des diverses populations de puffins d'Audubon devra tenir compte de la complexité de plusieurs territoires avec des politiques différentes de gestion des oiseaux marins dans la région des Caraïbes.

Néanmoins, dans les eaux martiniquaises, il nous reste à identifier avec des moyens plus précis les zones d'alimentation préférées des puffins quand ils effectuent des trajets courts et d'analyser les interactions avec les activités humaines. Ces éléments accompagneraient la réflexion actuelle menée sur la création d'un parc naturel marin.

IV.1.2. Abstract

Seabird conservation has much focused on protection of breeding site rather than protection of marine habitats although the at-sea conditions are most determinant for their survival. First informations on the marine habitat are needed as well as during breeding season than non-breeding season, each period having different constraints on seabird. In Caribbean region, such studies on foraging ecology of seabird are needed in this hotspot for seabird where almost half of seabirds are threatened. Identify key foraging areas is urgent as we know risk of mortality caused by direct or indirect impact of fisheries, pollution, and global warming climate are real, even not quantified. In our study, we are focused on the description of key areas used by the Audubon's shearwater *Puffinus l. lherminieri*, a tropical pelagic seabird from Martinique during breeding, non-breeding and pre-breeding periods. We also assessed potential suitable marine habitat for the specie and compare its distribution with Bahamas population distribution. Whatever the season, Audubon's shearwaters distribution was rather close to the Lesser Antilles region as well as off the coast of South America. This relative sedentarity may be explained by the highly productive area all around the year. The foraging niche of the seabird was highly influenced by the diffusion of Amazon and Orinoco rivers in the region, shaping the marine environment with high SST and low salinity waters. We also found a very strong spatial segregation between the two populations from Martinique and Bahamas, with virtually no overlap at all, except for the Sargassum sea, likely underlying some form of spatial niche partitioning. Genetic analyses will allow clarifying the phylogenetic relationships between populations. Whatever the result, management of marine habitat of the various populations species will imply taking into account the complexity of several territories with different policies in seabird management in the Caribbean region.

Keywords : foraging ecology, Audubon's shearwater, *Puffinus lherminieri*, suitable, description, sedentary.

IV.1.3. Introduction

Once being almost exclusively restricted to designing their breeding islands and colonies as nature reserve or managing invasive species populations (Croxall *et al.* 2012), seabird conservation eventually started including the establishment of marine protected areas (Lascelles *et al.* 2012; Thaxter *et al.* 2012). Sound strategies for designing marine protected areas however needs evidence-based information, such as knowledge of the marine habitat used as main foraging areas (Hyrenbach, Forney & Dayton 2000), both during breeding and non-breeding periods (Hooker & Gerber 2004). Though, most seabird studies either focus on one of these periods only (Becker & Beissinger 2003; Pinaud & Weimerskirch 2005; Skov *et al.* 2007) with only few of them investigating whether habitat selection differs between seasons (Thiebot *et al.* 2011). However, the ecological constraints faced by breeding adult seabirds, that must regularly return to the colony (as central place foragers; Wetterer 1989; Boyd *et al.* 2014), makes them highly selective in their choice of feeding areas, balancing between their energy expenditures journey times, and energy needs for their offspring (Hamer *et al.* 2002). Non breeders are usually free from central place foraging constraints, except for seabirds using roost in non-breeding periods (e.g. frigatebirds: Weimerskirch *et al.* 2006). Another constraining and often overlooked period is moulting, that generally occurs just after breeding, during which seabirds require low predation risk areas since many are not able to fly when molting primary feathers, and high energy inputs despite they usually forage in less productive areas than for the breeding period (Hamer *et al.* 2002). Post-breeding molting areas are therefore also highly selective in general (Hedd *et al.* 2012), and sometimes very localized. Therefore, seabird distribution at sea, both in space and time, generally results from strong selective pressures from environmental drivers acting on preferred habitat (Ballance, Pitman & Fiedler 2006).

The general processes that drive habitat use have thus been the focus of many recent studies, which showed that physical characteristic of marine environment such as SST, mesoscale features as eddies, salinity, bathymetry, and chlorophyll a (as an index of ocean productivity) are useful proxies of prey availability and its variation in space or time. Much recent knowledge has been made available for high latitude seabirds, but less is known for tropical marine environment (Amorim *et al.* 2009)), which are less seasonal and less productive than their temperate or polar counterparts. Knowledge about seabird marine ecology has expanded

very fast in recent decades owing to the developing technology made available with bio-logging. However, weight of the devices being a limitation, most species studied so far are the larger bodied ones. For instance in procellariiforms (albatrosses and petrels), GPS and Argos technology started with the largest albatrosses, though is being currently available for larger petrels, while GLS technology was very recently used for species around 200 grams. In recent years, these telemetry devices allowed mapping foraging areas even for the smaller petrels (González-Solís *et al.* 2007; Guilford *et al.* 2009).

Shearwaters (genera *Calonectris* and *Puffinus*) encompass large as well as smaller species, body weight ranging from 900 to 180 gr. Most shearwater species studied so far highlighted the importance of coastal marine areas (*Puffinus Yelkouan*, Péron *et al.* 2013; *P. mauretanicus*, (Guilford *et al.* 2012; *Calonectris diomedea*: Ramos *et al.* 2013 ; *P. puffinus* Guilford *et al.* 2009). There is however very little information for the smallest species of the genus, such as Audubon's Shearwater (*P. lherminieri*), which is restricted to the North Atlantic (Austin *et al.* 2004). Within the Caribbean, this taxon as well as other seabirds are currently exposed to reduction in their breeding habitat, by the presence of invasive species (rats, cats ...) but also at sea by direct and indirect impact of fisheries, pollution, global warming climate or even, egg harvesting. This region is a hotspot area for seabirds, with 11 of the 23 nesting species being currently threatened (Bradley 2009; Fanning, Mahon & McConney 2011). The Audubon's shearwater population of the Caribbean scale is indeed considered as threatened (Lee 2000), despite some breeding colonies showed recent increase, such as in Martinique (currently population growth rate of 7%, Precheur *et al.* in review). The first foraging study on the species, in the Bahamas, suggested that during breeding, birds are mostly concentrated around their breeding colony, using the Gulf Stream off the Carolinas; in the non-breeding season, they are mainly present north from Bermuda up to Nova Scotia (Jodice *et al.* 2010). In the Caribbean compared to Bahamas, food sources for seabird are expected to differ because of Bahamas is closer to Sargassum Sea, while Martinique lies within the upwelling system along the coast of South America, and with Amazon and Orinoco rivers providing huge nutrients supply. Our main objectives in this study were thus to describe the foraging ecology of the Audubon's shearwater from Martinique, and (1) identify the key areas used by Audubon's shearwaters during breeding, non-breeding and pre-breeding periods, (2) investigate whether habitat selection differs between periods, individuals and sex (3) describe at-sea activity patterns and provide some information on foraging behavior (4) assess other suitable habitats in the Caribbean region for the seabird.

Finally we compare our results to the case study in the Bahamas, and analyze to which extant different oceanographic conditions may generate different foraging strategies.

IV.1.4. Material and methods

Study area and species

Audubon's shearwater (*Puffinus lhermineiri*), endemic to the North Atlantic (following taxonomy in Austin, Bretagnolle & Pasquet 2004) is a small size tropical petrel, and the subspecies *lherminieri* has a breeding range restricted to the Caribbean region. Audubon's shearwaters off the Eastern United States are highly associated with drifting reefs of Sargassum (floating algae, endemic to Atlantic ocean), where they mainly feed on small fish, and to a lesser extent, squids (Moser & Lee 2012). Fieldwork was conducted in Martinique, Lesser Antilles, on Hardy islet (2.63 ha, 14.42°N; 60.83°W), a slightly elevated coral shelf (see Figure IV-1). The islet is managed as a nature reserve since 1995 (Réserve Naturelle des îlets de Sainte-Anne) by the Parc Naturel Régional de la Martinique. Between 50 and 100 pairs breed on the islet (Precheur et al., in review), from December to June. Egg laying is in January, hatching between March-April (incubation lasts 54 days) and chicks fledge from May until June (Bretagnolle & Precheur 2012, Precheur et al. in review).

The pelagic waters off the Lesser Antilles (south of the Caribbean region) are generally oligotrophic, with a permanent thermocline (Longhurst 2010). There is a high seasonality, which is driven mainly by the Amazon and Orinoco plumes (Hu *et al.* 2004). These Amazonian rivers are respectively, the first and third rivers of the world with the highest discharge rates, and are responsible near from 20% of freshwater fluvial transport in the world ocean (Gaertner & Gaertner-Medina 1999), that highly enhances the marine productivity in the area (Goes *et al.* 2014).

This inter-annual seasonality of hydrodynamic conditions is governed by the position of the intertropical convergence zone that affects rainfall and wind patterns (Longhurst 2010). Floods of Orinoco (July to September) and Amazon rivers (April-June) (Hu *et al.* 2004; Moller *et al.* 2010) produce water plumes in the Lesser Antilles mainly from May to August. This is aided by a change in direction of SE to NE winds, a strong transport by the North Brazil Current (NBC), retroflexion of this current which generates large eddies of water to the northwest towards the Caribbean and the current of Guyana (Moller *et al.* 2010). Retroflexion of this current generates large eddies warm surface water that translate to the Northwest for three to four months (Hu *et al.* 2004) towards the Caribbean and French

Guiana current. An average of five rings per year can be observed, with a horizontal mean radius of 100 km (Fratantoni & Glickson 2002; Hu *et al.* 2004). These rings are responsible for over a third of the inter-hemispheric transport of water masses in the Southern recirculation cell Atlantic (OMC) (Goni & Johns 2001).

In addition, along the South American coast (Trinidad, Venezuela, Colombia) in connection with the Caribbean Sea, there is also upwelling areas favored by strong winds from January to May. This upwelling system of the south of the Caribbean is another important source of marine production in the Lesser Antilles area (Rueda-roa & Muller-karger 2013).

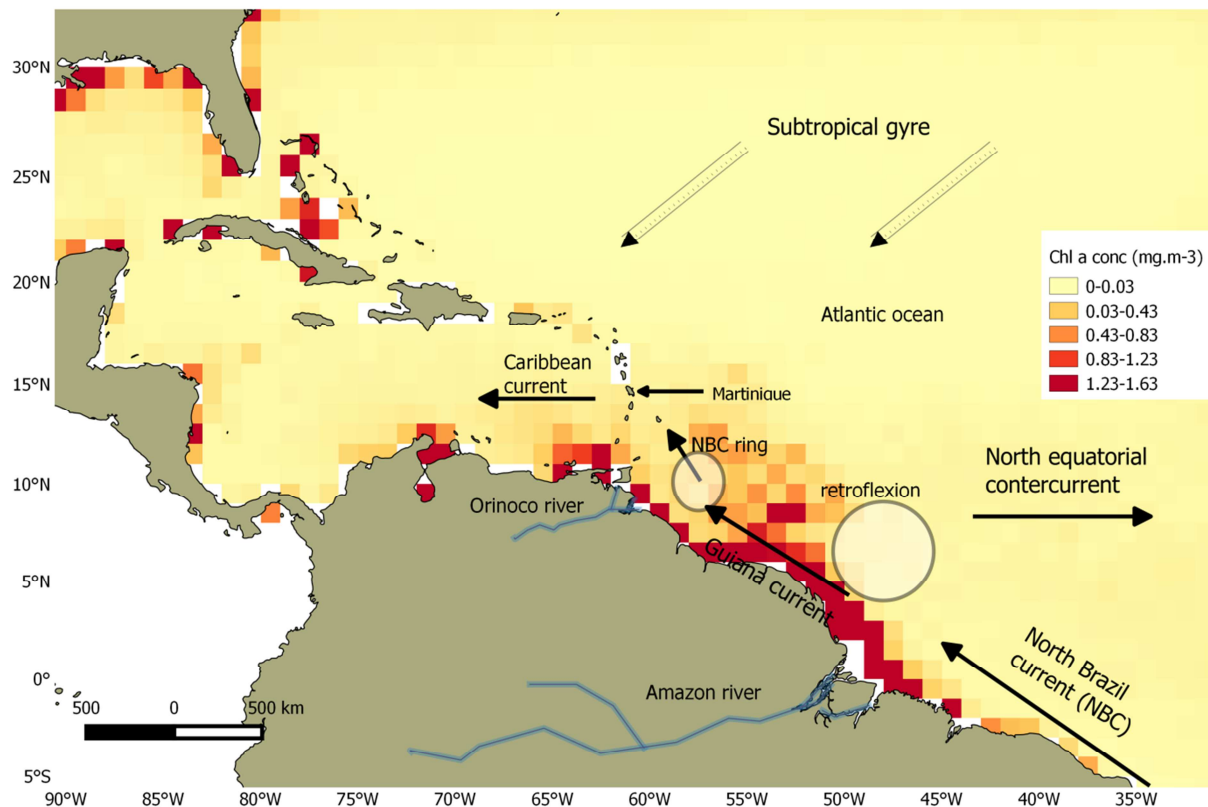


Figure IV-1 Oceanographic context of the Caribbean region and North of South America.

Tracking data

Ninety one loggers were deployed (of which one bird twice) in 2012 (April, June), 2013 and 2014 (monthly from January to June; Table IV-1). To limit disturbance at the colony and in accordance with the Action Plan of the Nature Reserve, we did not capture birds at their nest, but used mist-netting sessions to catch them at the entrance of the caves between 3 and 6 AM when shearwaters depart at sea. These deployments were made on 90 shearwaters using 81 loggers of three types: MK18H of 1.9g (dimension of 17*10*6.5 mm), MK19S of 2.5g

(dimension of 16*14*6 mm), both from Biotrack (Wareham, UK), and LAT 2900X of 2.5g (dimension 11*15*9mm) from Lotek (Ontario, Canada). The loggers MK18H and MK19S measured light intensity every minute and recorded the maximum light level for 5 minutes period. The light levels intensity permits to determine sunset and sunrise and to obtain two locations per day. To determine subsequent locations from the sun elevation angle of the departure position we did ground calibration of the loggers was done before or after the deployment of the bird. All loggers weighed less than 1-2% of the weight of the bird and were fixed on the metal ring situated on the tarsus of the bird, with 2 cable ties, mastic and glue Loctite. Using molecular methods, all but one shearwater were sexed from blood sample (Fridolfsson & Ellegren 1999) collected on the foot vein.

Geolocation and diving-depth analyses

We used tripEstimation (Sumner, Wotherspoon & Hindell 2009; Thiebot & Pinaud 2010) package in R, which uses Bayesian framework for providing bird locations with an estimated accuracy of the location. Primary locations were first estimated with a template fitting method (from calibration dataset). A subsequent model permitted to reallocate some observations being on land (in South America) to at-sea positions using a land mask and iterative adjustment by Metropolis-Hastings algorithm already used in location estimations. Movement models constrained the trajectory of the seabird with a maximum speed filter of 30 km/h (average 15 ± 15 km/h) obtained from similar species (Catry *et al.* 2009; Pinet *et al.* 2011) under a lognormal distribution. This method generates a maximum likelihood distribution for the location estimates permitting to consider equinox periods as well. Finally, Markov Chain Monte Carlo simulations permitted to get the approximation of the estimations (respecting convergence and no autocorrelation). Using birds at known locations (with Argos PTT), the accuracy of the geolocators was estimated by Phillips *et al.* (2004) to 185 ± 115 km and Shaffer *et al.* (2005) to 202 ± 171 km.

Based on preliminary examination of the data and tracks, we considered three periods: (1) breeding (BR) from January to June, (2) non-breeding (NBR) from July to October and (3) pre-breeding period (PBR) from November to December. The breeding status of the bird was unknown since they were caught at mist-nets. However, the movements around the colony during the breeding season are indicative of the constraint of breeders to return to the colony, and the long trip after breeding season was also determinant to suggest that all birds monitored were breeders.

We first performed kernel analysis to delineate the distribution area of Audubon's shearwaters with 50% (core area), 70% and 95% density distribution, for each individual and for the pooled data. The package "adehabitatHR" was used with smoothing parameters set with a search radius of 200 km ($h=1.8$), i.e. the geolocation error (Phillips, Anderson & Schapire 2006) with a cell size of 0.2° . We used the kerneloverlap function between the kernels 50, 70 and 95% density distributions to assess the differences in areas used between sexes and individuals (Hyrenbach, Fernández & Anderson 2002). Immersion data (wet/dry), hereafter activity of the bird were measured by loggers with different sampling rates between MK19S (record the exact time a state change wet/dry (of more than 6 sec) occurs and MK18H (measured every 3 seconds, value recorded every 10 minute period ranges from zero (always dry) to 200 (always wet)), and therefore had to be standardized in order to obtain the amount of time spent on water (wet). Using twilight hours from light censor data, we calculated daily time spent on water and in flight (dry) during either darkness or daylight. Individuals spending day in the colony caves were easily detected, this occurring mainly during pre-breeding and incubation periods, for long periods (>24h). Generalized linear model (GLM) or generalized linear mixed model (GLMM) were performed: to investigate differences in activity pattern between the three periods (PBR, BR and NBR) but we have a little bias during pre-breeding and beginning of breeding period where ; differences in activity pattern between sexes and months from May to September. We did not consider the other months since we could not distinguish all burrow visits during breeding, even in the previous analysis we considered all the year, being aware of a little bias. GLM were used also to assess the influence of moon on diving depth according to sex. We distinguished equal periods between new moon, full moon and quarters moon phases. In GLMM, we used bird identity in random effect in order to take into account lack of independence between the values. Selected models were checked for assumptions (constancy of variance and residual normality). We used a stepwise process in the selection of generalized linear mixed models. The selection of the best model was assessed comparing AIC of different models. A quasibinomial distribution was used to analyze the proportion of wet activity and a poisson distribution for maximum depth. We used the "lme4" and "nlme" package in R_ 3.1.2 software (R Development Core Team 2014) to run the GLM and GLMM analyses.

A possible effect of carrying the logger was checked by comparing body weights, between birds carrying, or not, loggers, and for the same birds before and after having carried a logger (Appendix A).

Environmental variables and habitat selection analysis

We used five large-scale environmental variables expected to be determinant in shearwater foraging decisions, and good proxies of the prey availability in the area: Sea surface Temperature (SST), chlorophyll a, bathymetry, salinity obtained from NASA website (<http://neo.sci.gsfc.nasa.gov>), and the slope derived from bathymetry data. These parameters were calculated for each three periods. Given low sample sizes, we pooled the 4years (2012 to 2015) using average environmental parameters. Spatial grids used were 1° grid, taking into account the spatial accuracy of the loggers and the resolution grid of the environmental data.

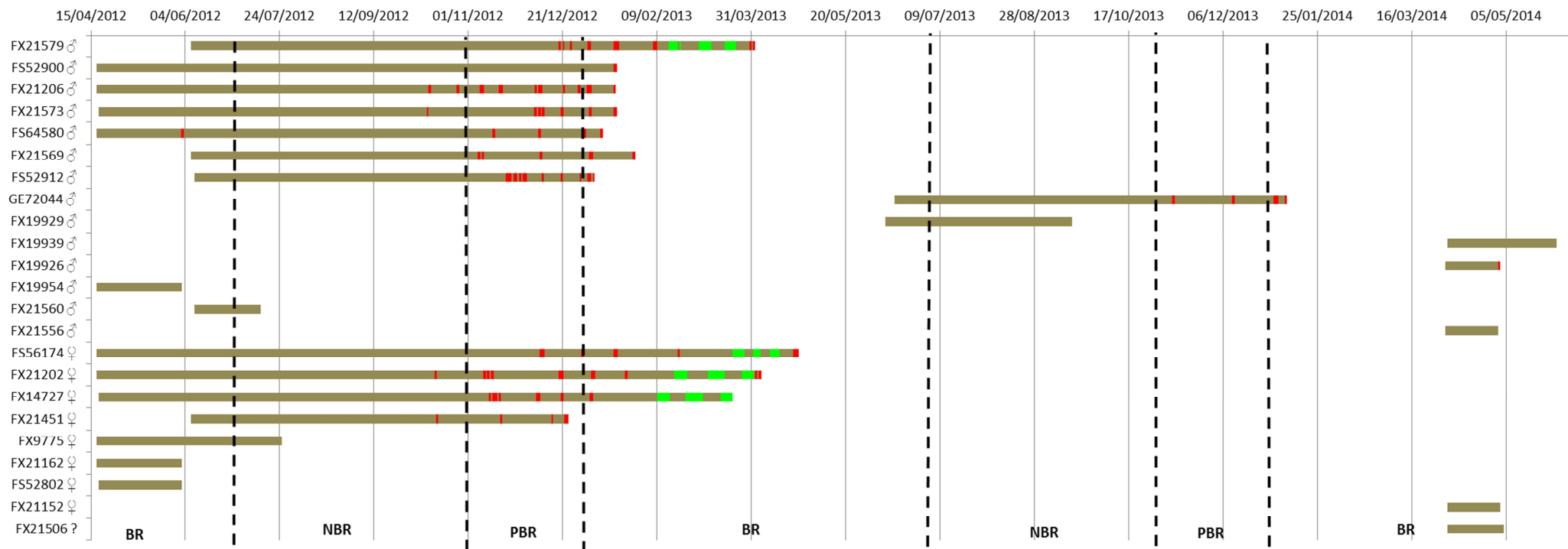
The first step consisted in characterizing the ecological niche of Audubon's shearwater, using only presence data as obtained with the GLS (see also Skov *et al.* 2007 and Thiebot *et al.* 2011 for similar procedure). The spatial extent of the analysis was restricted to the southern limit of Brazil (10°S) and the northern limit of Nova Scotia (45°N) in the Western Atlantic. We used two complementary analytical methods: the ecological niche factor analysis (ENFA; Hirzel *et al.* 2002) and the Mahalanobis distance factor analysis (MADIFA; Calenge *et al.* 2008). ENFA is a multivariate method that details species focal niche, providing a measure of marginality (the difference between mean distribution of available habitat and mean distribution of habitat used by the species) on the first axis, and a measure of specialization on second axis, niche breadth (the ratio between variance of available conditions and variance of used conditions; Hirzel *et al.* 2002). MADIFA provides a combined measure of habitat selection, using both marginality and specialization, as the distance for each grid cell between local multidimensional environmental parameters and the mean of the species niche optimum (i.e., centroid of the species distribution; Calenge *et al.* 2008). The smaller the distance, the more similar the habitat is to the niche. Habitat Suitability Map (HSM) can be then derived from MADIFA (Calenge *et al.* 2008).

IV.1.5. Results

A total of 37 shearwaters were recaptured on 60 deployments, of which 8 had lost their GLS, and 14 males, 9 females and one of unknown sex provided data (see Table IV-1 for details). The tracking period ranged from 18 April 2012 to 01 February 2015, with varying tracking duration from 29 to 569 days (average 185 ± 146). During breeding period (BR) from January to June, 24 shearwaters were available for analyses, 16 individuals during non-breeding (NBR) from July to October, and 13 for pre-breeding period (PBR). Concerning the depth recorder data, eighteen on 18 of 31 shearwaters tracked with LAT loggers were recaptured

(comprising two with lost loggers) among which, 10 provided data. No deleterious effect due to carrying logger was detected on the birds (Appendix L).

Table IV-1 Tracking periods of 24 Audubon's shearwaters from Hardy's islet. Breeding phases are detailed using activity data: day visits (red color), incubation period (green color). Using phenology data, we distinguished three different periods: NBR: non-breeding period (July to October), PBR: pre-breeding period (November to December), BR: breeding (January to June)



Comparative at-sea distribution according to periods, sex and individuals

Whatever the periods, Audubon's shearwater distribution encompassed the Lesser Antilles archipelago up to the coast of South America, especially around Orinoco and Amazon estuaries (until to 2°S), spanning around 16° in latitude (Appendix M). During pre-breeding and breeding, shearwaters stayed around the colony, moving in a radius of 500 km maximum from the colony, and 1300 km from Amazon and Orinoco mouths (during breeding season). However, during breeding, shearwaters tended to feed mostly in the south of the breeding islet around Trinidad and Tobago region, whereas during pre-breeding, they foraged mostly North of Martinique, up to Anguilla (Appendix M). During the non-breeding season, shearwaters moved towards south, foraging around Trinidad and Tobago (core areas showing 22% overlap with breeding season). Most birds spent non-breeding time along the coast of South America. At the end of the non-breeding season, some made long trips along the Lesser Antilles coast and further to the north (Figure IV-2). There were, however, large inter-individual differences; for instance, a few birds spent winter in Caribbean sea near the upwelling system, another spent its time east of Brazil and a third one spent non breeding season in Sargassum sea, known to be a favorite feeding area by the shearwaters from Bahamas.

Audubon's shearwaters from Martinique showed overall distribution areas of 360000 and 386000 km² (kernel 50%) during breeding and pre-breeding periods respectively, while the distribution area in non-breeding extended at 1296000 km², i.e. three times larger (Appendix M). The overlap between sexes (at 50% kernel) was very high, 85.7%, suggesting no sex-related differences in the core areas (Appendix J). Individual birds did not differ from each other (see Figure IV-3). The core area used between breeding and pre-breeding, however, overlapped very little (17 %), suggesting that mating and egg formation raised some constraints on foraging trips.

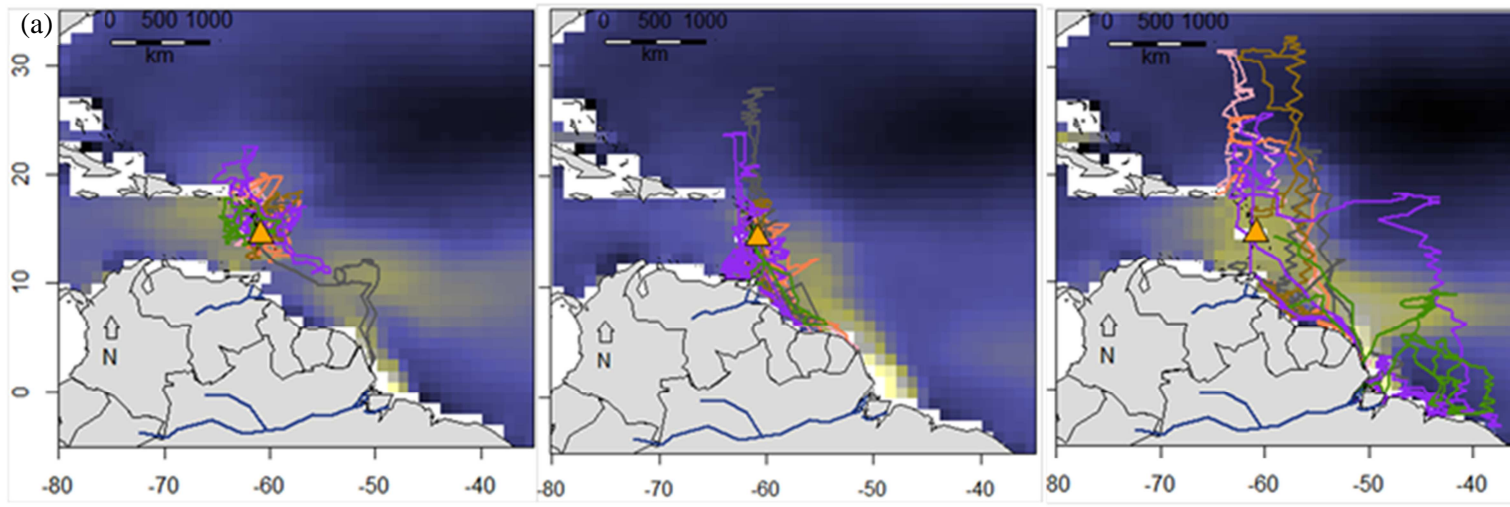
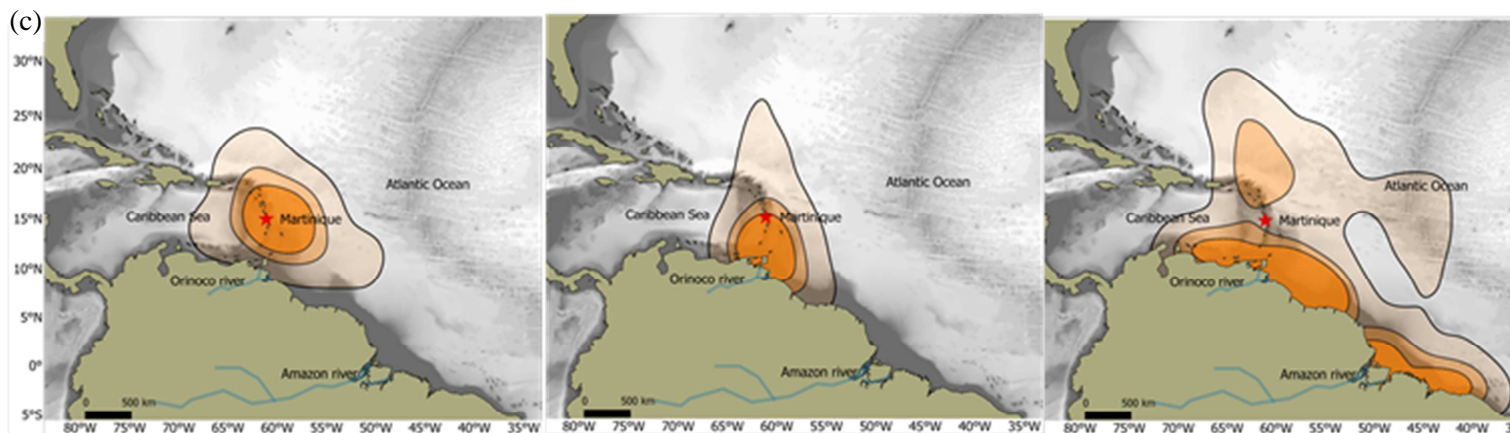
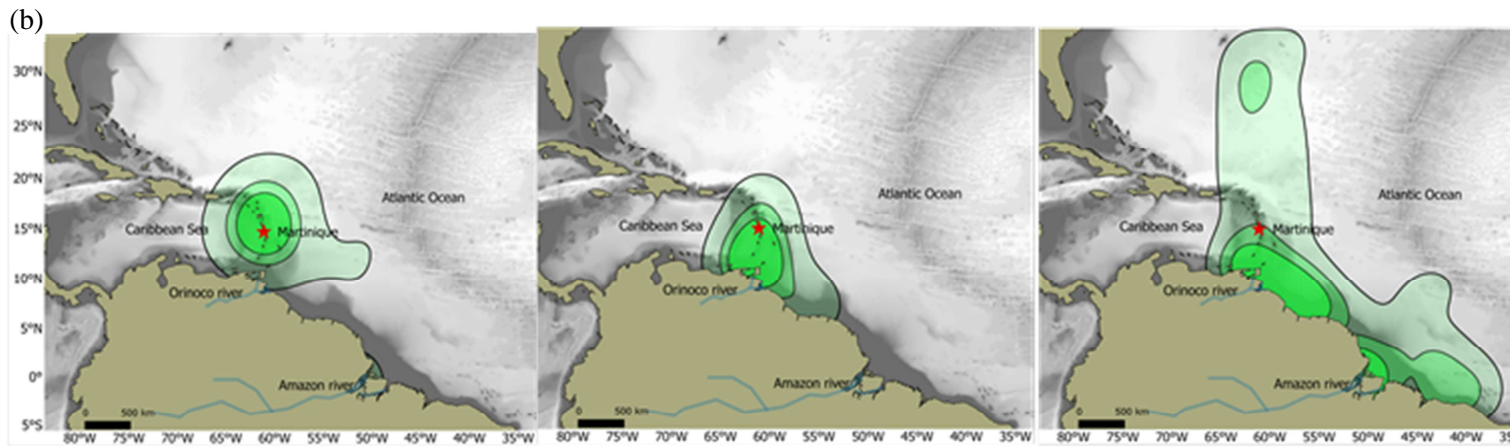


Figure IV-2 Geolocation tracking of 6 adult Audubon's shearwater from the Hardy's islet (Martinique) overlap with salinity maps (a) and at-sea density distribution density (kernels) of males (green color, b) and females (orange color, c) Audubon's shearwater from left to right side during pre-breeding season, breeding and non-breeding season; colony location (orange triangle and red star)



Pre-breeding trips were slightly longer than incubation trips (16.42 ± 4.9 and 12.19 ± 4.4 days) though the difference was not significant (Wilcoxon rank sum test, $W=327$, $P=0.64$, $N=43$ and 14), despite maximum distance travelled differed significantly (544 ± 157 km vs 965 ± 451 km) (Fig.2, Appendix N, Appendix O). Females pre-laying exodus showed quite different movement types: one went to the Sargassum sea, another made circular movements suggesting foraging around eddies, while the third foraged nearby the colony (Appendix P). At incubation, mean shifts duration was 5.8 ± 2.1 d, with four burrow visits on average. Foraging behavior

Moon phase affected diving behavior of Audubon's shearwater during chick rearing. Adults had a diving behavior significantly different during full moon periods and new moon (12.51 ± 4.95 m vs 10.53 ± 4.63 m, $P < 0.0001$, 0.003 respectively) and tended to dive deeper during full moon (Appendix T). In addition, females dive deeper than males (12.17 ± 4.71 m vs. 10.29 ± 4.71 m, $P=0.0002$; see Figure IV-4). Average maximum diver depth (per individual) was 19.4 ± 1.2 m for females and 16.8 ± 3.3 m for males. Shearwaters spent significantly more time on water during non-breeding than during breeding season (75.7% vs 57.3% , $P= 6.00E-07$; Appendix Q). From May to September, they reduced significantly their flight time, with males spending more time on water than females ($p < 0.0001$ for all months; Appendix R). During daylight, activity patterns were less variable (between individuals) than during night. Time spent on water during night was higher than during day, suggesting either that shearwaters may also feed at night, or that they rest at night (Appendix S). After the breeding period, a higher proportion of time was spent on water, just one month after fledging time.

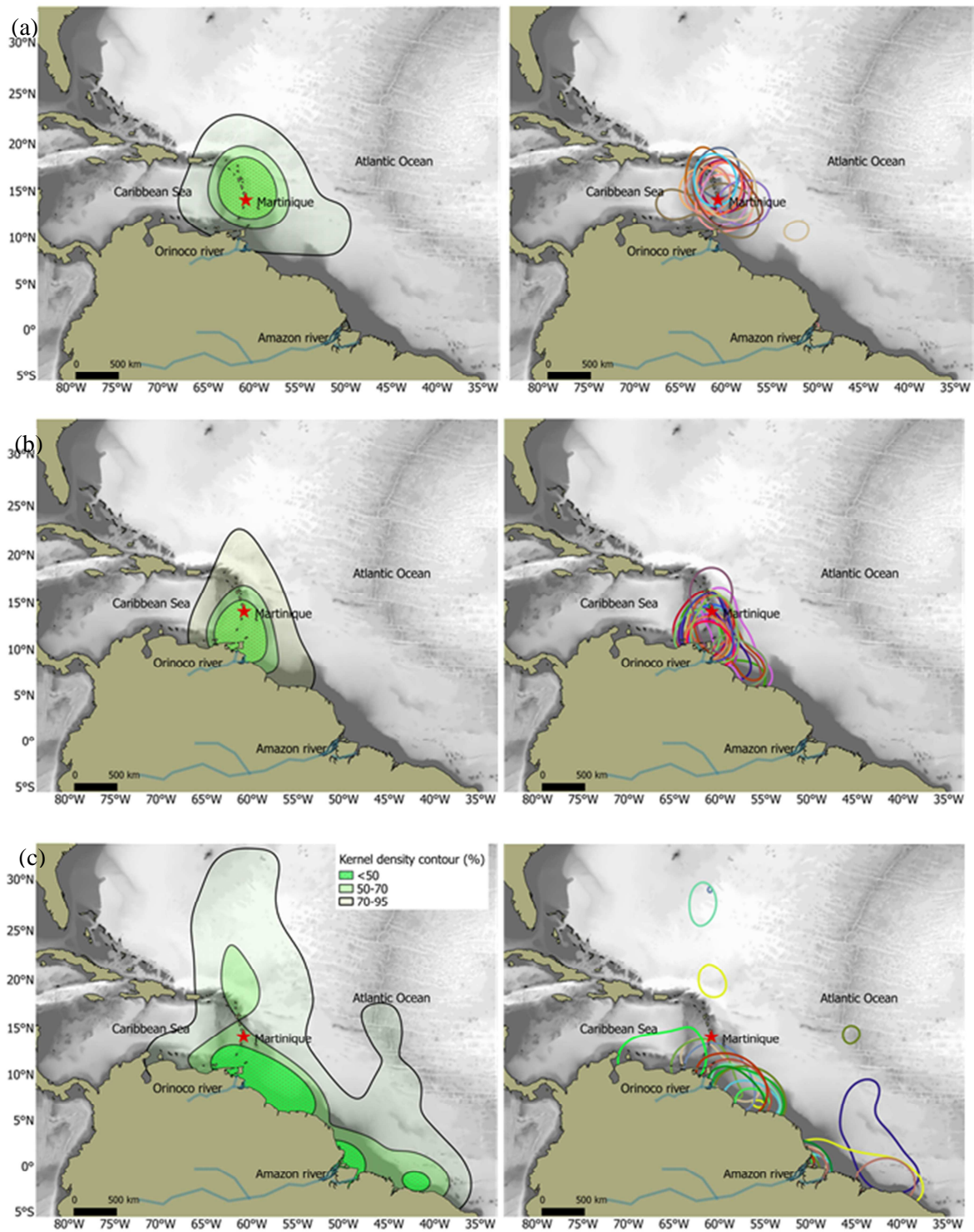


Figure IV-3. At-sea density distribution density (kernels) of pooled birds (left side) and each individual (right side) during the 3 different periods pre-breeding season (PBR) (a), breeding season (BR) (b), non-breeding season (NBR) (c).

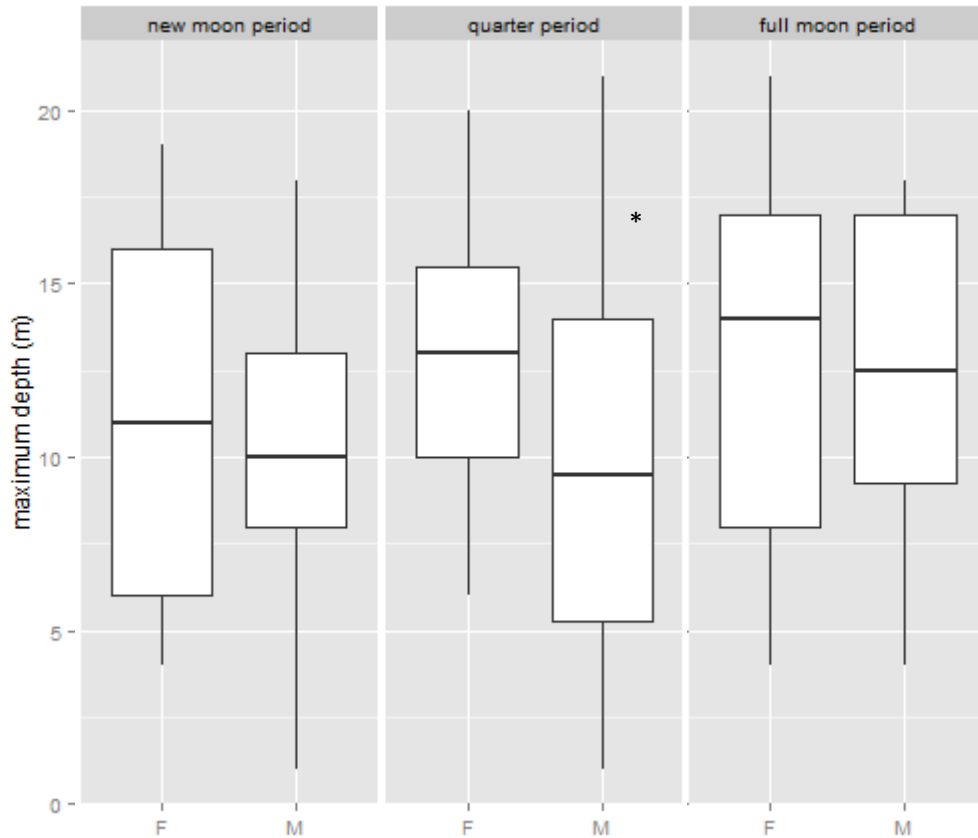


Figure IV-4. Boxplot of Audubon's shearwater maximum depth during lunar phases for both sexes. The box plots show the median and 25th and 75th percentiles.

Marine habitat selection and species distribution modelling

Oceanographic characteristic of the areas used by Audubon's shearwater during the three different periods are given in Table IV-2. We found that shearwaters foraged in areas with low slope ($<1^\circ$), but showed preferences for water depth, chlorophyll a concentration, salinity or SST that depended on season. They used significantly colder and deeper waters during non-breeding than during breeding (27.1°C vs. 29°C ; <1500 m vs. 2941 m, $p=0.001$, post hoc Tukey test). They also apparently used more productive waters during non-breeding ($p=0.04$), with lower salinity ($p=0.002$), in accordance with being closer to river plumes.

Table IV-2. Kernel area and oceanographic characteristic of marine habitat used during the three different periods (PBR, BR, NBR).

		Pre-breeding (km²)	Breeding (km²)	Non- breeding (km²)
Tracking period (days)	N ind.	16	24	13
	Mean (sd)	60.8 (±17.5)	74.3 (±57.2)	116.1 (±50.7)
	Range	50-118	22-228	13-243
Area (km²)	Kernel 50	386. 10 ³	360. 10 ³	1 296. 10 ³
	Kernel 70	721. 10 ³	666. 10 ³	2 801. 10 ³
	Kernel 95	2 501. 10 ³	1 962. 10 ³	7 391. 10 ³
Marine habitat	Water depth (m)	-2941 ±1758	-1480 ±852	-1672 ±1351
	Chlorophyll a (mg.m-3)	0.09 ±0.04	0.31 ±0.35	1.16 ±2.40
	Salinity (psu)	34.9 ±0.5	35.1 ±0.4	34.2 ±1.4
	SST (°C)	28.2 ±0.2	27.1 ±0.1	29.0 ±0.6
	Slope (°)	0.64 ±0.3	0.51 ±0.18	0.58 ±0.3

MADIFA models over all three periods were dominated by SST (99%, 98% and 91% respectively, of the total variance explained by the first axis). Salinity had the main coefficient on the second axis and also chlorophyll a during non-breeding season. Indeed, during the three seasons, the niche characteristics of Audubon's shearwaters were similar (Appendix). Ecological niche factor analysis (ENFA) indicated that the species niche was highly specialized (64% on the first axis of specialization) selecting a small range of salinity and SST during pre-breeding and non-breeding, whereas during breeding only SST (57%) was affecting the niche. The marginality factor indicated that the niche of Audubon's shearwater was restricted to areas of low bathymetry, though only during breeding season. The habitat suitability map derived for pre-breeding suggested potential areas much further than the ones actually used, e.g. around 10-20°N both in Caribbean Sea and Atlantic Ocean

(Figure IV-5). The suitable habitats (60% to 100%) that represent 4.8% of available habitats in the Caribbean region were well used by shearwaters (62.2%).

During the period of reproduction, poor other suitable habitats were revealed, the other small area showing the high prey availability for the seabird in the retroflexion area of the North Brazil current (Figure IV-5). The suitable habitats were very parsimonious over the study area (1.2%) with a high use by the seabird (53.5%).

Suitable habitats during the non-breeding season showed huge variation in SST, ranging from 30°C to 5°C (from North of Carolina towards the south of Brazil, Figure IV-5). Suitable habitats included The substantial contributions in fluvial freshwater that is a major source of marine production in the area played an important role also in high suitability areas. Audubon's shearwaters had a good use of suitable habitats with 46.7% of utilization of habitat that are available at 24% on the study area.

The first main suitable habitat is particularly used by the bird, at the Atlantic side near the Lesser Antilles archipelago, the north Brazil current retroflexion (which transports high volumes of fluvial freshwaters), the Caribbean Sea (still influenced by plumes of Orinoco and Amazon rivers), and finally the Sargassum Sea, close to the Bahamas.

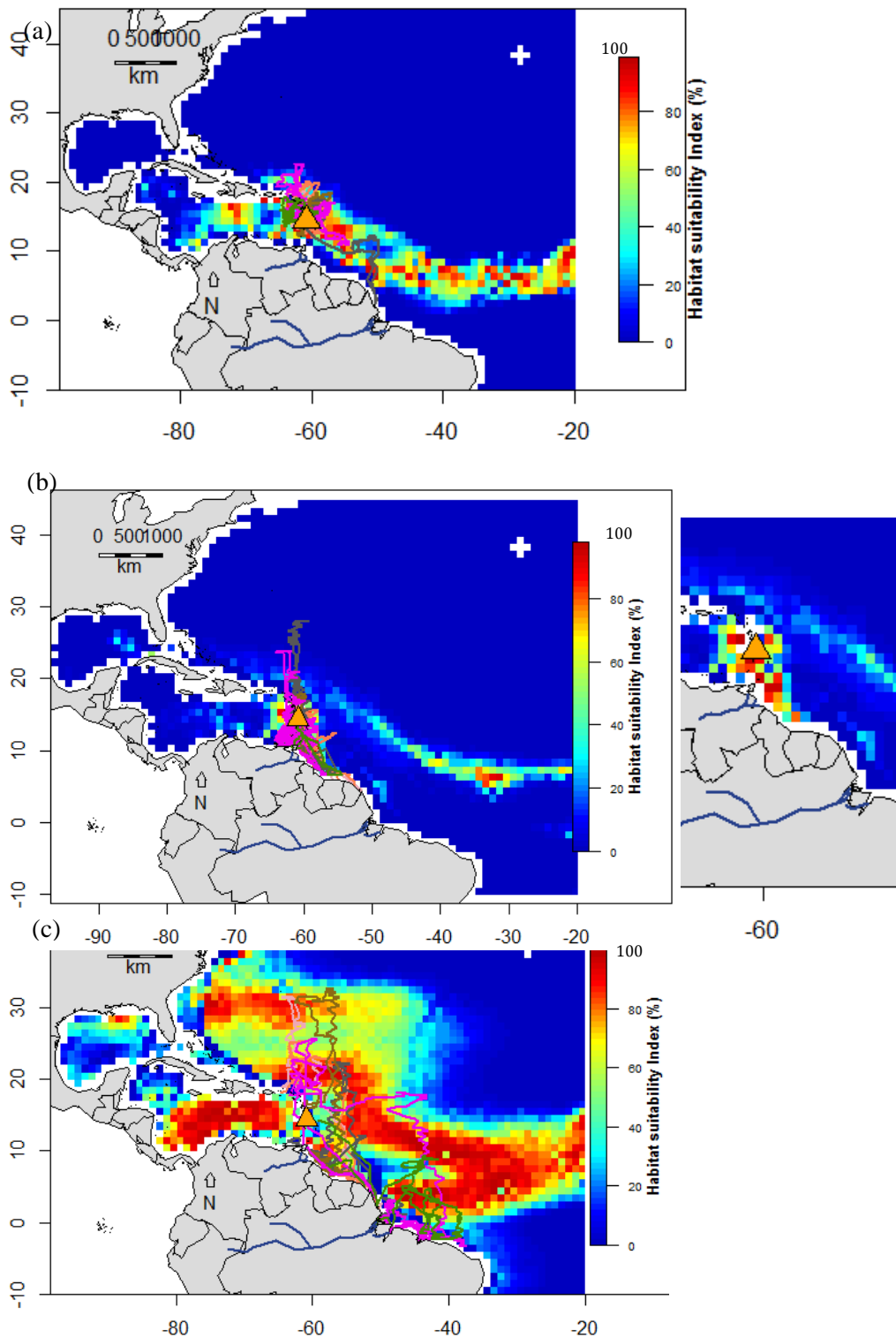


Figure IV-5. Habitat suitability map for Audubon's shearwater from Hardy's islet (Martinique) during the pre-breeding (a), breeding (b), non-breeding season (c) with 6 bird tracking locations.

IV.1.6. Discussion

Regional movements in a region highly influenced by Amazonian rivers

This study provides the first complete year around at-sea ecology of the Audubon's shearwater, from Caribbean region. Whatever the season, Audubon's shearwaters distribution was rather close to the Lesser Antilles region as well as off the coast of South America. This relative sedentarity may be explained by the highly productive area all around the year. The primary production is low overall in the Lesser Antilles, but increases seasonally with the influence of Amazonian river plumes between May and October (Hu *et al.* 2004). Primary production is higher in the extreme south of the Lesser Antilles given the influences of rivers and coastal upwelling, and indeed we found that Audubon's shearwaters foraged precisely there. Amazon and Orinoco rivers are stronghold for nurseries for juvenile fishes, those preyed by Audubon's shearwater. The foraging niche of the seabird was highly influenced by the diffusion of Amazon and Orinoco rivers in the region, shaping the marine environment with high SST and low salinity.

Comparison with the Bahamas population and other shearwaters

The Audubon's shearwater population from Bahamas is the only other population that has been studied so far. The two populations differ in their breeding phenology, with a lag of nearly two months earlier in Martinique than in the Bahamas (Lee & Clark 1994; Mackin 2009). First, we found a very strong spatial segregation between the two populations, with virtually no overlap at all, except for the Sargassum sea (Jodice *et al.* 2010), likely underlying some form of spatial niche partitioning (Ratcliffe *et al.* 2014). In addition, Bahamas birds during non-breeding season move up to 2000 km from their colony, reaching the cold waters of Nova Scotia. In comparison, Martinique birds were rather sedentary, moving up to 1300 km from their colony and along the coast of South America. The continental shelf of North of Carolina is known to concentrate many seabirds, being much richer than offshore waters, which show high abundance of sooty shearwater in June-July (Croxall 1987). Despite strong spatial segregation, both populations showed, however, similar selected oceanographic parameters, i.e. similar maximum depth (21 ± 14 m, Trimm, 2004 vs 18.1 ± 2.69 m). During non-breeding season, both populations show similar habitat preferences.

Lopes, Vital & Efe 2014 investigated Audubon's shearwaters breeding habitat selection, and found preference for warm and saline waters. *Puffinus bailloni* (Indian Ocean) forages over

much larger distances (Calabrese et al. Ms in review), despite being of the same size. They forage in shallow waters, conversely to the sympatric breeding Wedge-tailed shearwater (Catry, 2009), but in accordance with the Cory's shearwater (Ramos *et al.* 2013). The movements of Yelkouan shearwater showed also a coastal foraging habitat (Péron *et al.* 2013).

The higher proportion of time was spent on water after breeding period, suggests molting period has started ((Bridge 2006; Cherel et al, submitted)).

Diet and feeding behavior

Despite most feeding activity was during daytime (i.e., most diving occurred during daylight), as found by Catry (2009) for the wedge tailed shearwater *Puffinus pacificus*, wet activity recorder and diving behavior suggested that Audubon's shearwater feed also partly at night. The species is known to associate with top-predators such as tunas and dolphins, especially on Sargassum reefs where juvenile filefish (Monacanthidae), a favorite prey, can be found. Some petrels are known to be more active during the moonlight nights (Pinet *et al.* 2012), probably in relation to vertical migration diel of prey fish (Benoit-Bird, Au & Wisdom 2009). Audubon's shearwaters indeed dived deeper during full moon, presumably because fish stay in deeper water column. Conversely, shallower diving occurred at new moon period. Females showed higher foraging effort than males apparently, with deeper diving depths during chick rearing period, possibly suggesting higher parental investment as has been shown for other seabirds (Bried & Jouventin 2002).

Implications for marine management considerations

Lesser Antilles and north of South America are an important bird area (IBA) for the marine species breeding there, being furthermore highly attractive to other procellariidae species such as *Puffinus puffinus*, *P. gravis*, *Calonectris diomedea* (Bordin *et al.* 2012; Guilford *et al.* 2012; Freeman *et al.* 2013). The fact that foraging habitats of two nearby populations of Audubon's shearwater and also potential suitable habitats differ strongly suggests that attention should be given to local specific origin and ecology of these populations. Indeed genetic analyses (currently underway) will allow clarifying the phylogenetic relationships between populations. Whatever the result, management of the various populations species will imply taking into account the complexity of several territories with different policies (Jodice & Suryan 2010). The establishment of international marine protected areas using seabirds can be used as conservation umbrellas for the multi-trophic conservation of ocean

biota and constitute a good tool for ecosystem based management (Fanning *et al.* 2011; Arcos *et al.* 2012). Massive mortality was caused by the Deepwater Horizon oil spill in the Gulf of Mexico, which severely affected the population in the Bahamas (Mackin *et al.* 2013). For Lesser Antilles, similar risk exist since large oil fields around Trinidad and Tobago are present.

IV.1.7. Acknowledgements

This study was carried out at Hardy islet (Martinique) with the logistical and financial support of Parc naturel régional de la Martinique, the Office National des Forêts and the Direction de l'aménagement et du logement de la Martinique (DEAL). We thank all the volunteers, bird ringers, le Carouge that participated to fieldwork, in particular Thomas Alexandrine, Alice Arnaud, Christophe Augustin, Christophe Barbet, David Belfan, Ronald Brithmer, Romain Burvenique, Béatrice Conde, Marc Gilabert, Gilles Leblond, Fred Martail, Levy Maugee, Maurice Mian, Jean-Claude Nicolas, Kelly Thomas, Georges Tayalay and Pascal Vatble, Stéphanie Ruault for molecular sexing and Nadine Vénumière (manager of the Sainte-Anne islet nature reserve), Cyrille Barnérias (manager of the protected areas of Martinique at DEAL). Many thanks to C.-A. Bost, Will Mackin and Patrick Jodice who shared their knowledge on GLS settings: especially, C.-A. Bost without his help and advice, we would not have been able to carry out the program. Permission for catching and banding birds was granted by the Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO). Carine Prêcheur was supported by grants from the Conseil Régional de la Martinique and the DEAL Martinique.

IV.1.8. References

- Amorim, P., Figueiredo, M., Machete, M., Morato, T., Martins, A. & Serrao Santos, R. (2009) Spatial variability of seabird distribution associated with environmental factors: a case study of marine Important Bird Areas in the Azores. *ICES Journal of Marine Science*, 66, 29–40.
- Arcos, J.M., Bécares, J., Villero, D., Brotons, L., Rodríguez, B. & Ruiz, A. (2012) Assessing the location and stability of foraging hotspots for pelagic seabirds: An approach to identify marine Important Bird Areas (IBAs) in Spain. *Biological Conservation*, 156, 30–42.
- Austin, J.J., Bretagnolle, V. & Pasquet, E. (2004) A global molecular phylogeny of the small Puffinus shearwaters and implications for systematics of the Little-Audubon's Shearwater complex. *the Auk*, 121, 847–864.
- Ballance, L.T., Pitman, R.L. & Fiedler, P.C. (2006) Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 360–390.

- Becker, B.H. & Beissinger, S.R. (2003) Scale-dependent habitat selection by a nearshore seabird, the marbled murrelet, in a highly dynamic upwelling system. *Marine Ecology-Progress Series*, 256, 243–255.
- Benoit-Bird, K.J., Au, W.W.L. & Wisdom, D.W. (2009) Nocturnal light and lunar cycle effects on diel migration of micronekton.
- Bordin, A., Pracontal, N., Hauselman, A., Rinaldi, R. & Renaudier, A. (2012) Résultats de L' inventaire Pélagique 2011/2012. Traitement et Analyse Des Données D' Observation D' Oiseaux Marins et de Cétacés Dans La ZEE Guyanaise. Rapport GEPOG/DEAL.
- Boyd, C., Punt, A.E., Weimerskirch, H. & Bertrand, S. (2014) Movement models provide insights into variation in the foraging effort of central place foragers. *Ecological Modelling*, 286, 13–25.
- Bradley, P.E. (2009) Conservation of Caribbean seabirds. An inventory of breeding seabirds of the Caribbean. Gainesville: University Press of Florida.
- Bretagnolle, V. & Precheur, C. (2012) Analyse Des Populations D'oiseaux Marins de La Réserve Naturelle Nationale Des îlets de Sainte-Anne: Dynamique Des Effectifs, Stratégie de Gestion Conservatoire et Suivi Scientifique. http://www.martinique.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/2012_rapport_CNRS-_V-Bretared_cle04c11f.pdf.
- Bridge, E.S. (2006) Influences of morphology and behavior on wing-molt strategies in seabirds. *Marine Ornithology*, 34, 7–19.
- Bried, J. & Jouventin, P. (2002) Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. *Biology of marine birds*, 263–305.
- Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, a. & Jullien, J.-M. (2008) the Factorial Decomposition of the Mahalanobis Distances in Habitat Selection Studies. *Ecology*, 89, 555–566.
- Catry, T., Ramos, J., Le Corre, M. & Phillips, R. (2009) Movements, at-sea distribution and behaviour of a tropical pelagic seabird: the wedge-tailed shearwater in the western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 391, 231–242.
- Croxall, J.P. (1987) *Seabirds: Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems*. Cambridge University Press.
- Croxall, J.P., Butchart, S.H.M., Lascelles, B., Stattersfield, A.J., Sullivan, B., Symes, A. & Taylor, P. (2012) Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International*, 22, 1–34.
- Fanning, L., Mahon, R. & McConney, P. (2011) *Towards Marine Ecosystem-Based Management in the Wider Caribbean*. Amsterdam University Press.
- Fratantoni, D.M. & Glickson, D.A. (2002) North Brazil Current Ring Generation and Evolution Observed with SeaWiFS*. *Journal of Physical Oceanography*, 32, 1058–1074.
- Freeman, R., Dean, B., Kirk, H., Leonard, K., Phillips, R.A., Perrins, C.M. & Guilford, T. (2013) Predictive ethoinformatics reveals the complex migratory behaviour of a pelagic seabird , the Manx Shearwater Predictive ethoinformatics reveals the complex migratory behaviour of a pelagic seabird , the Manx Shearwater.
- Fridolfsson, A.-K. & Ellegren, H. (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of avian biology*, 116–121.
- Gaertner, D. & Gaertner-Medina, M. (1999) An overview of the tuna fishery in the southern Caribbean sea. Proceedings of the International Workshop on fishing for Tunas associated with floating objects (Compiled by MD Scott, WH Bayliff, CE Lennert-Cody and KM Schaefer). IATTC, Special report pp. 66–86.
- Goes, J.I., Gomes, H. do R., Chekalyuk, A.M., Carpenter, E.J., Montoya, J.P., Coles, V.J., Yager, P.L., Berelson, W.M., Capone, D.G., Foster, R.A., Steinberg, D.K., Subramaniam, A. & Hafez, M.A. (2014) Influence of the Amazon River discharge on the biogeography of

- phytoplankton communities in the western tropical north Atlantic. *Progress in Oceanography*, 120, 29–40.
- Goni, G.J. & Johns, W.E. (2001) A census of North Brazil Current rings observed from TOPEX/POSEIDON altimetry: 1992–1998. *Geophysical Research Letters*, 28, 1–4.
- González-Solís, J., Croxall, J.P., Oro, D. & Ruiz, X. (2007) Trans-equatorial migration and mixing in the wintering areas of a pelagic seabird. *Frontiers in Ecology and Evolution*.
- Guilford, T., Meade, J., Willis, J., Phillips, R. a, Boyle, D., Roberts, S., Collett, M., Freeman, R. & Perrins, C.M. (2009) Migration and stopover in a small pelagic seabird, the Manx shearwater *Puffinus puffinus*: insights from machine learning. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276, 1215–23.
- Guilford, T., Wynn, R., McMinn, M., Rodríguez, A., Fayet, A., Maurice, L., Jones, A. & Meier, R. (2012) Geolocators reveal migration and pre-breeding behaviour of the critically endangered balearic shearwater *Puffinus mauretanicus*. *PLoS ONE*, 7, 1–8.
- Hamer, K.C., Schreiber, E.A. & Burger, J. (2002) Breeding biology, life histories, and life history--environment interactions in seabirds. *Biology of marine birds*, 217–261.
- Hedd, A., Montevecchi, W.A., Otley, H., Phillips, R.A. & Fifield, D.A. (2012) Trans-equatorial migration and habitat use by sooty shearwaters *Puffinus griseus* from the South Atlantic during the nonbreeding season. , 449, 277–290.
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83, 2027–2036.
- Hooker, S.K. & Gerber, L.R. (2004) Marine Reserves as a Tool for Ecosystem-Based Management: The Potential Importance of Megafauna. *BioScience*, 54, 27.
- Hu, C., Montgomery, E.T., Schmitt, R.W. & Muller-Karger, F.E. (2004) The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51, 1151–1171.
- Hyrenbach, K.D., Fernández, P. & Anderson, D.J. (2002) Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. *Marine Ecology Progress Series*, 233, 283–301.
- Hyrenbach, K.D., Forney, K. a & Dayton, P.K. (2000) Marine protected areas and ocean basin management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 10, 437–458.
- Jodice, P., Mackin, W., Arnold, J., Phillips, R. & Carolina, S. (2010) Movement Patterns of Audubon 's Shearwaters and White-tailed Tropicbirds that breed in the Bahamas. *World Seabird Conference*, Victoria, Canada. September 7–11, 2010. Poster.
- Jodice, P.G.R. & Suryan, R.M. (2010) Landscape-scale conservation planning. *Landscape-Scale Conservation Planning*, 1–427.
- Lascelles, B.G., Langham, G.M., Ronconi, R.A. & Reid, J.B. (2012) From hotspots to site protection: Identifying Marine Protected Areas for seabirds around the globe. *Biological Conservation*, 156, 5–14.
- Lee, D.S. (2000) Status and conservation priorities for Audubon's shearwaters in the West Indies. In: Schreiber EA, Lee DS, eds. *Status and Conservation of West Indian Seabirds*. Society of Caribbean Ornithology Spec. Pub. No. 1, Ruston, LA pp. 25–30.
- Lee, D.S. & Clark, M.K. (1994) Seabirds of the Bahamas Land and Sea Park. *Bahamas Journal of Science*, 2, 2–9.
- Longhurst, A.R. (2010) *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press.
- Lopes, A.C.P.A., Vital, M.V.C. & Efe, M.A. (2014) Potential geographic distribution and conservation of Audubon's shearwater, *Puffinus lherminieri* in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 54, 293–298.

- Mackin, W.A. (2009) Conservation of Audubon's Shearwater in The Bahamas: Status, Threats, and Practical Solutions. Proceedings of the 11th Symposium on the Natural History of the Bahamas (K. Sealey, K and E. Freid, eds.). Pp. _- _
- Mackin, W.A., Wheeler, J.A., Jodice, P.G.R., Haney, J.C., Sorenson, L.G. & Sutton, A.H. (2013) Strategies for Protecting and Restoring Populations of Seabirds of the Caribbean : A Prioritization for Conservation Funds from the Deepwater Horizon Spill.
- Moller, G.S.F., Novo, E.M.L.D.M. & Kampel, M. (2010) Space-time variability of the Amazon River plume based on satellite ocean color. *Continental Shelf Research*, 30, 342–352.
- Moser, M.L. & Lee, D.S. (2012) Foraging over Sargassum by western North Atlantic seabirds. *The Wilson Journal of Ornithology*, 124, 66–73.
- Péron, C., Grémillet, D., Prudor, A., Pettex, E., Sarau, C., Soriano-redondo, A., Authier, M. & Fort, J. (2013) Importance of coastal Marine Protected Areas for the conservation of pelagic seabirds : The case of Vulnerable yelkouan shearwaters in the Mediterranean Sea. , 168, 210–221.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Phillips, R., Silk, J., Croxall, J., Afanasyev, V. & Briggs, D. (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 266, 265–272.
- Pinaud, D. & Weimerskirch, H. (2005) Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology*, 74, 852–863.
- Pinet, P., Jaeger, A., Cordier, E. & Corre, M. Le. (2011) Celestial Moderation of Tropical Seabird Behavior. , 6.
- Pinet, P., Jaquemet, S., Phillips, R. a. & Le Corre, M. (2012) Sex-specific foraging strategies throughout the breeding season in a tropical, sexually monomorphic small petrel. *Animal Behaviour*, 83, 979–989.
- Ramos, R., Granadeiro, J.P., Rodríguez, B., Navarro, J., Paiva, V.H., Bécas, J., Reyes-González, J.M., Fagundes, I., Ruiz, A., Arcos, P., González-Solís, J. & Catry, P. (2013) Meta-population feeding grounds of cory's shearwater in the subtropical atlantic ocean: Implications for the definition of marine protected areas based on tracking studies. *Diversity and Distributions*, 19, 1284–1298.
- Ratcliffe, N., Crofts, S., Brown, R., Baylis, A.M.M., Adlard, S., Horswill, C., Venables, H., Taylor, P., Trathan, P.N. & Staniland, I.J. (2014) Love thy neighbour or opposites attract ? Patterns of spatial segregation and association among crested penguin populations during winter. , 1183–1192.
- Rueda-roa, D.T. & Muller-karger, F.E. (2013) Deep-Sea Research I The southern Caribbean upwelling system : Sea surface temperature , wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep-Sea Research Part I*, 1–13.
- Shaffer, S.A., Tremblay, Y., Awkerman, J.A., Henry, R.W., Teo, S.L.H., Anderson, D.J., Croll, D.A., Block, B.A. & Costa, D.P. (2005) Comparison of light- and SST-based geolocation with satellite telemetry in free-ranging albatrosses. *Marine Biology*, 147, 833–843.
- Skov, H., Humphreys, E., Garthe, S., Geitner, K., Grémillet, D., Hamer, K.C., Hennicke, J., Parner, H. & Wanless, S. (2007) Application of habitat suitability modelling to tracking data of marine animals as a means of analyzing their feeding habitats. *Ecological Modelling*, 212, 504–512.
- Sumner, M.D., Wotherspoon, S.J. & Hindell, M.A. (2009) Bayesian Estimation of Animal Movement from Archival and Satellite Tags. *PLoS ONE*, 4, 19–22.

- Thaxter, C.B., Lascelles, B., Sugar, K., Cook, A.S.C.P., Roos, S., Bolton, M., Langston, R.H.W. & Burton, N.H.K. (2012) Seabird foraging ranges as a preliminary tool for identifying candidate Marine Protected Areas. *Biological Conservation*, 156, 53–61.
- Thiebot, J., Lescroël, A., Pinaud, D., Trathan, P.N. & Bost, C.-A. (2011) Larger foraging range but similar habitat selection in non-breeding versus breeding sub-Antarctic penguins. *Antarctic Science*, 23, 117–126.
- Thiebot, J. & Pinaud, D. (2010) Quantitative method to estimate species habitat use from light-based geolocation data. *Endangered Species Research*, 10, 341–353.
- Weimerskirch, H., Le Corre, M., Marsac, F., Barbraud, C., Tostain, O. & Chastel, O. (2006) Postbreeding Movements of Frigatebirds Tracked with Satellite Telemetry. *The Condor*, 108, 220–225.
- Wetterer, J. (1989) Central Place Foraging Theory: When Load Size Affects Travel Time. *Theoretical population biology*, 36.

IV.1.9. Appendix

Appendix L. Logger effect on shearwaters : case of Audubon's shearwaters with loggers retrieved in january 2013

We didn't detect any difference in weight between shearwaters retrieved with loggers in january 2013 and birds without loggers in january 2013 (Wilcoxon test, $W = 149$, $p\text{-value} = 0.2349$). We also didn't detect any difference in weight between shearwaters retrieved with loggers in january 2013 and birds without gelocators in april 2012, period where the birds were equipped ($W = 227$, $p\text{-value} = 0.6171$) (Fig.).

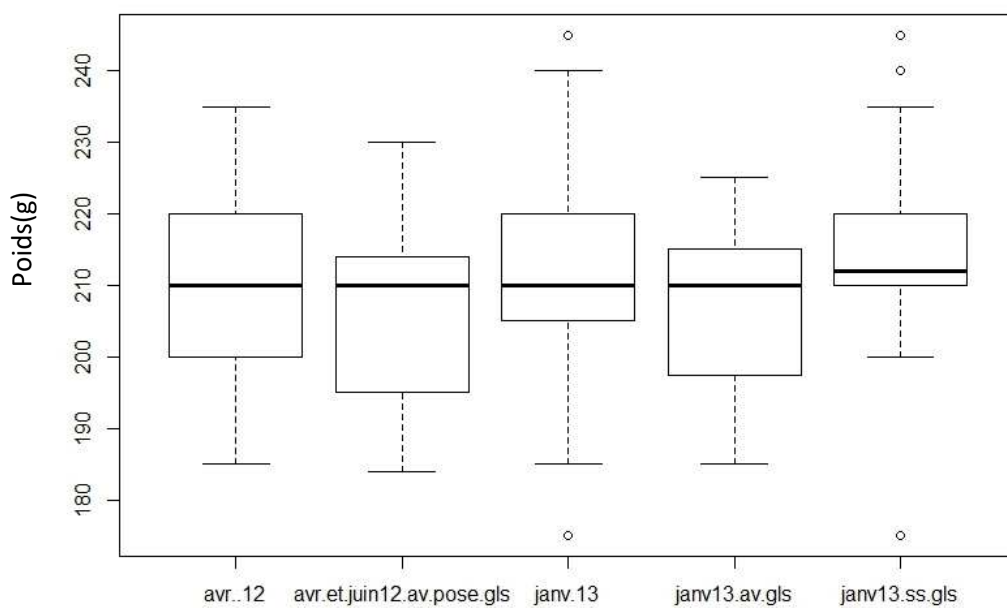
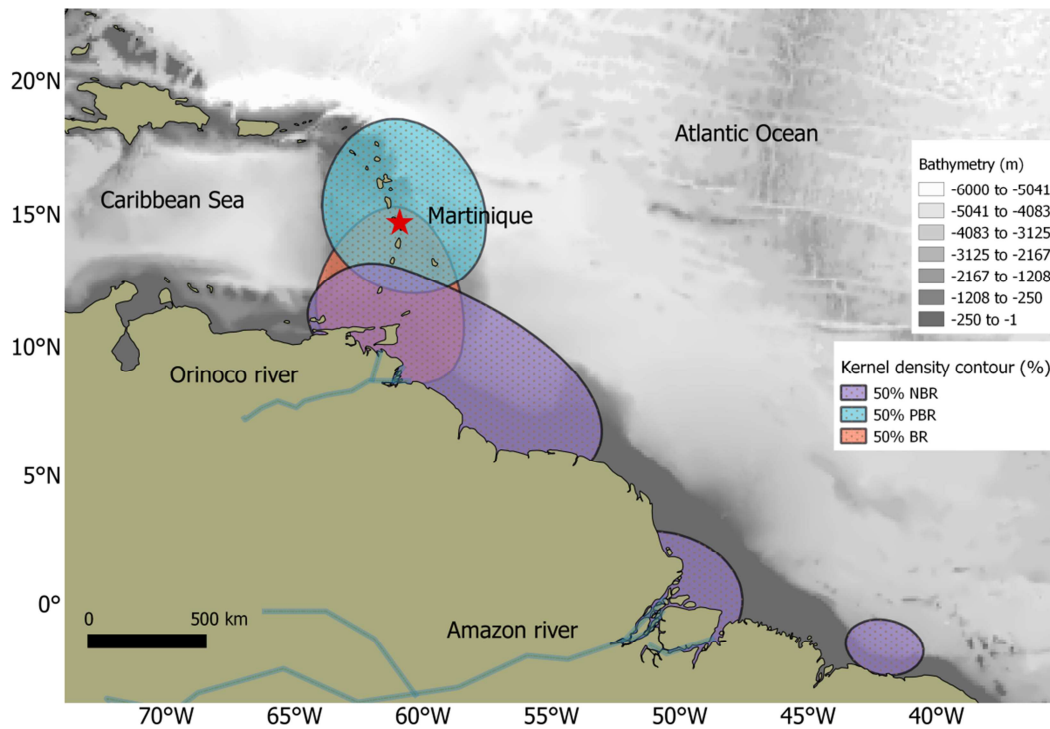


Figure. Shearwaters weight at different periods.



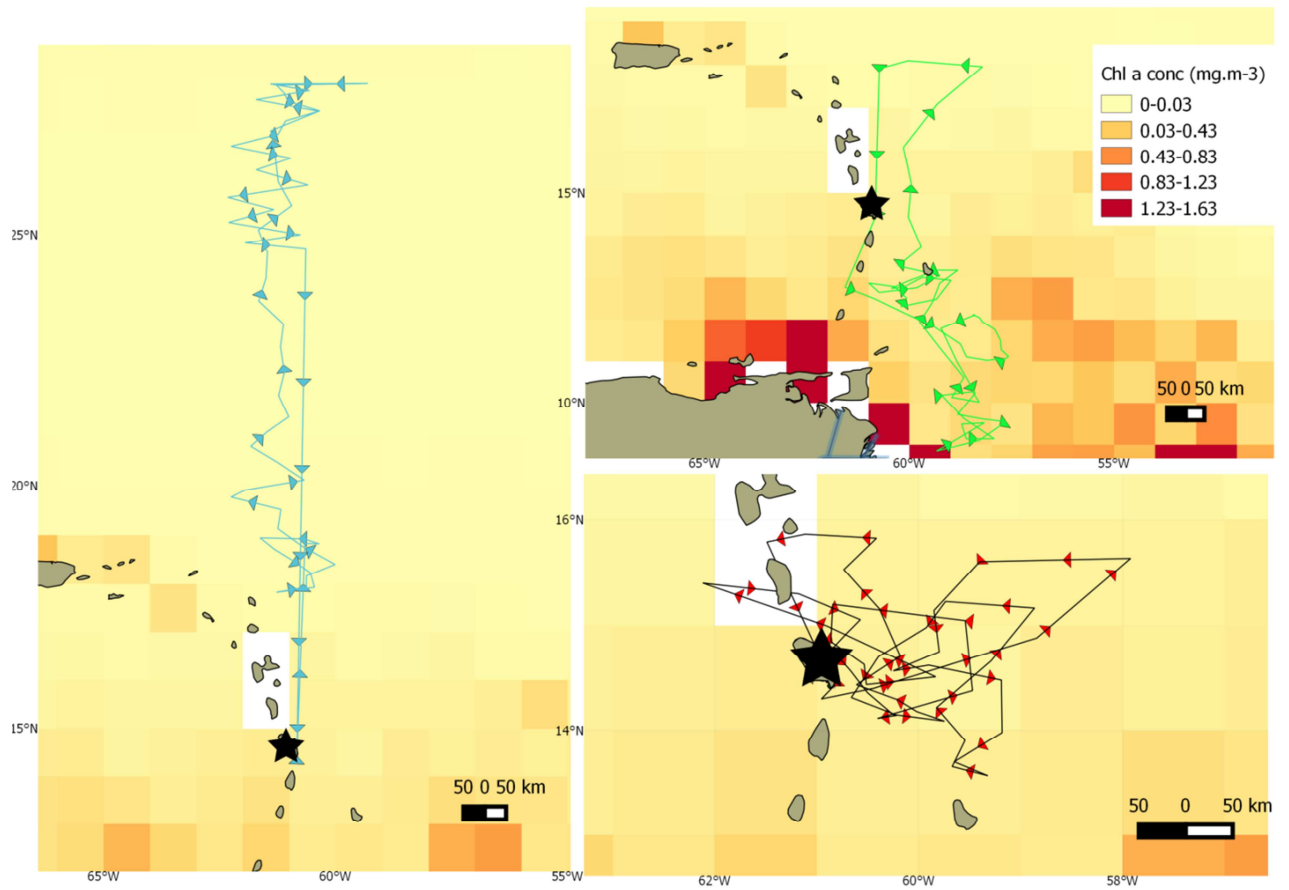
Appendix M. Core areas (kernel 50%) distribution of Audubon's shearwater from Hardy's islet (Martinique) during pre-breeding season (November to December), breeding season (January to June), non-breeding season (July to October) with corresponding bathymetric details.

Appendix N. Tracking duration, mean maximum distance travelled from the colony, mean total distance travelled during pre-breeding.

Bird	Tracking duration (days)	Mean Maximum distance travelled (km)	Mean total distance travelled (km)
FS56174	22.34	431.09	10090.23
FS64580	17.55	393.85	7154.46
FX14727	8.98	358.69	5577.48
FX21202	15.19	635.88	11814.60
FX21206	9.06	494.74	6365.04
FX21569	18.95	545.43	10176.83
FX21573	15.09	483.64	8847.66
GE72044	18.22	716.50	16951.24
GE72004	22.43	834.72	12206.13

Appendix O. Tracking duration, mean maximum distance travelled from the colony during incubation

Bird	Tracking duration (days)	Mean Maximum distance travelled (km)
FS56174	11.20	1502.350563
FX14727	17.30	861.6135427
FX21202	14.89	419.2133071
GE72004	11.82	1078.222424



Appendix P. Pre-laying exodus of 3 females.

Appendix Q. Audubon's shearwater activity during the three different periods.

Table. Summary of GLM results (model wet activity~period) (n=50) of proportion of time spent on water of Audubon's shearwater during three periods.

Parameter	Std.		t value	Pr(> t)	
	Estimate	Error			
(Intercept)	0.29553	0.08442	3.501	0.00103	**
Activity during non breeding	0.84317	0.14615	5.769	6.00E-07	***
activity during pre-breeding	0.1365	0.15702	0.869	0.38907	

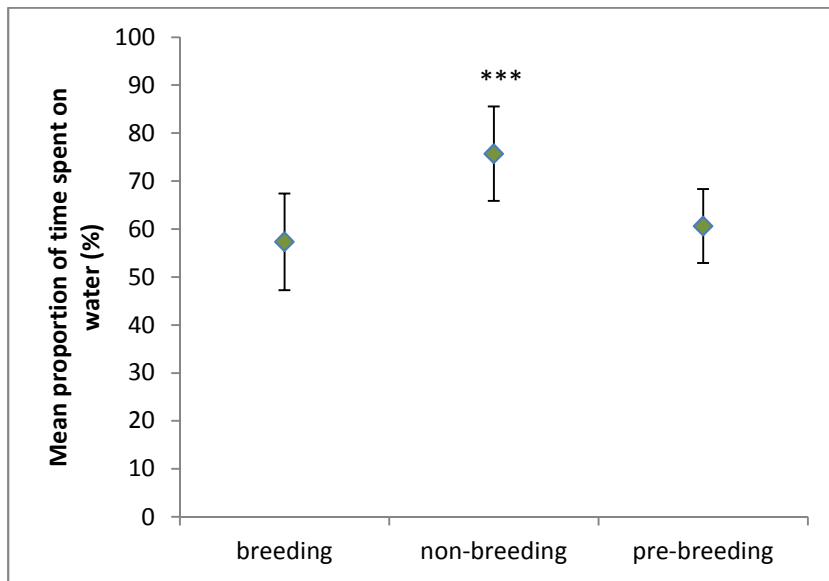


Figure. Mean proportion of time spent on water of Audubon's shearwater during three periods all year around.

Appendix R. Audubon’s shearwater activity from May to September between sexes.

The best model takes into account variability among month and sex and interaction between both to explain variation in proportion of wet activity ($\Delta AIC= 35.5$) (Table 1).

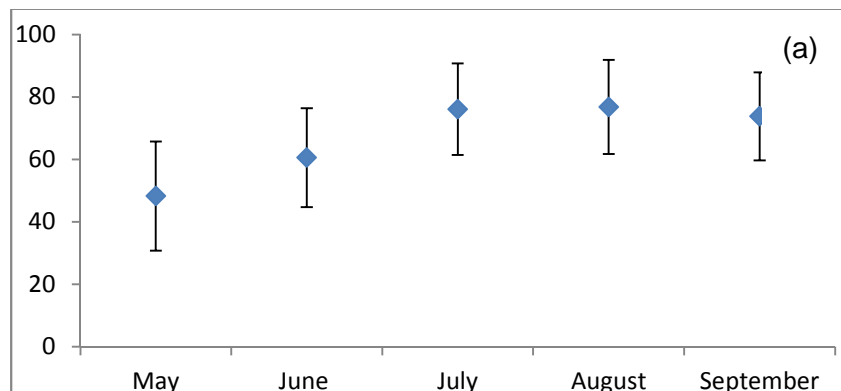
Table 1. Model selection for wet activity pattern using a stepwise process in a generalized linear mixed model.

Model	AIC	BIC	logLik
Proportion of wet activity ~month+sex+			
month:sex	-1909.618	-1841.776	966.8088
Proportion of wet activity ~month+sex	-1874.086	-1828.858	945.0429
Model null	-1036.796	-1019.835	521.3978

We detected a significant difference among months and also the activity pattern of males differs of that of female all months except august (Table 2, Fig.).

Table 2. Factors influencing the activity pattern between sexes from May to September

Factors	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
Fixed effects					
(Intercept)	0.7726888	0.03052064	2078	25.316929	0
month-june	0.123411	0.01644035	2078	7.506592	0
month-july	0.302752	0.01646083	2078	18.392265	0
month-august	0.331483	0.01833336	2078	18.08086	0
month-september	0.2912707	0.01849959	2078	15.744712	0
SexeM	0.0813167	0.04015749	20	2.024944	0.0564
month-june:SexeM	0.0563065	0.02255177	2078	2.496768	0.0126
month-july:SexeM	0.0517615	0.02245625	2078	-2.304994	0.0213
month-august:SexeM	0.0248382	0.02430649	2078	-1.021877	0.307
month-september:SexeM	0.0663234	0.02487124	2078	2.66667	0.0077
Random effect					
bird		0.15			



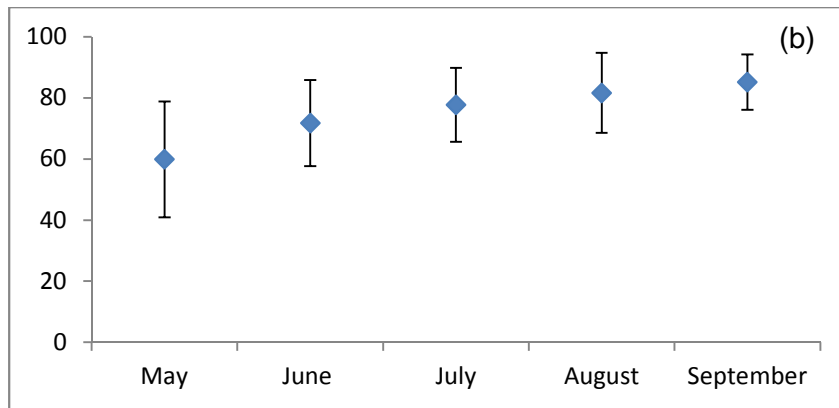
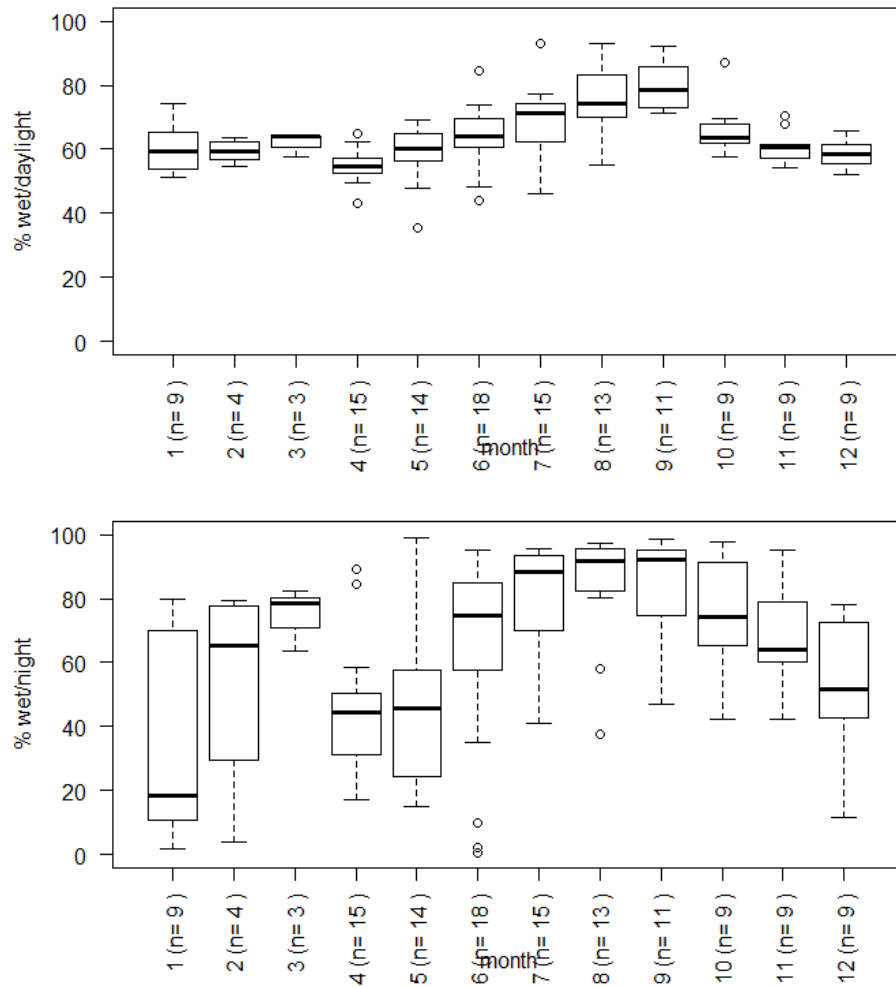


Figure . Proportion of time spent on water from May to September for female (a) and male (b) (mean \pm sd).



Appendix S. Proportion of time spent on water during daylight (a) and night (b) all year around by month of Audubon's shearwater from Hardy islet (Martinique).

Appendix T. Diving behavior of Audubon's shearwater.

We used 10 tracking of diving behavior of Audubon's shearwater over the chick rearing period (Table 1).

Table 1. Maximum depth of 10 Audubon's shearwaters from Hardy's islet.

Bird	Sex	Maximum depth (m)	Mean(sd) of maximum depth/day	Duration of tracking (days)	Period
FX19913	F	21.00	13 (5.22)	26	14/04/13 to 09/05/13
FX21166	F	20.00	10.22 (4.30)	23	14/04/13 to 06/05/13
FS56173	F	18.00	12.69 (3.79)	13	11/05/13 to 23/05/13
FX21595	F	19.00	13.09 (5.13)	11	13/05/13 to 23/05/13
FX19902	F	19.00	13 (4.31)	8	18/05/13 to 25/05/13
FX21571	M	18.00	9.38 (5.33)	29	13/04/13 to 11/05/13
GE72012	M	21.00	11.69 (4.02)	29	13/04/13 to 12/05/13
FX14643	M	18.00	10.25 (4.65)	12	17/05/13 to 28/05/13
FX19906	M	14.00	8.6 (4.93)	5	12/05/13 to 16/05/13
FX9740	M	13.00	9 (3.92)	4	13/05/13 to 16/05/13

The best model explaining variation in maximum depth took into account moon phase and sex variability ($\Delta AIC=2.3$) (Table 1), even was equivalent to the model (maximum depth ~ moon + Sexe + moon:Sexe).

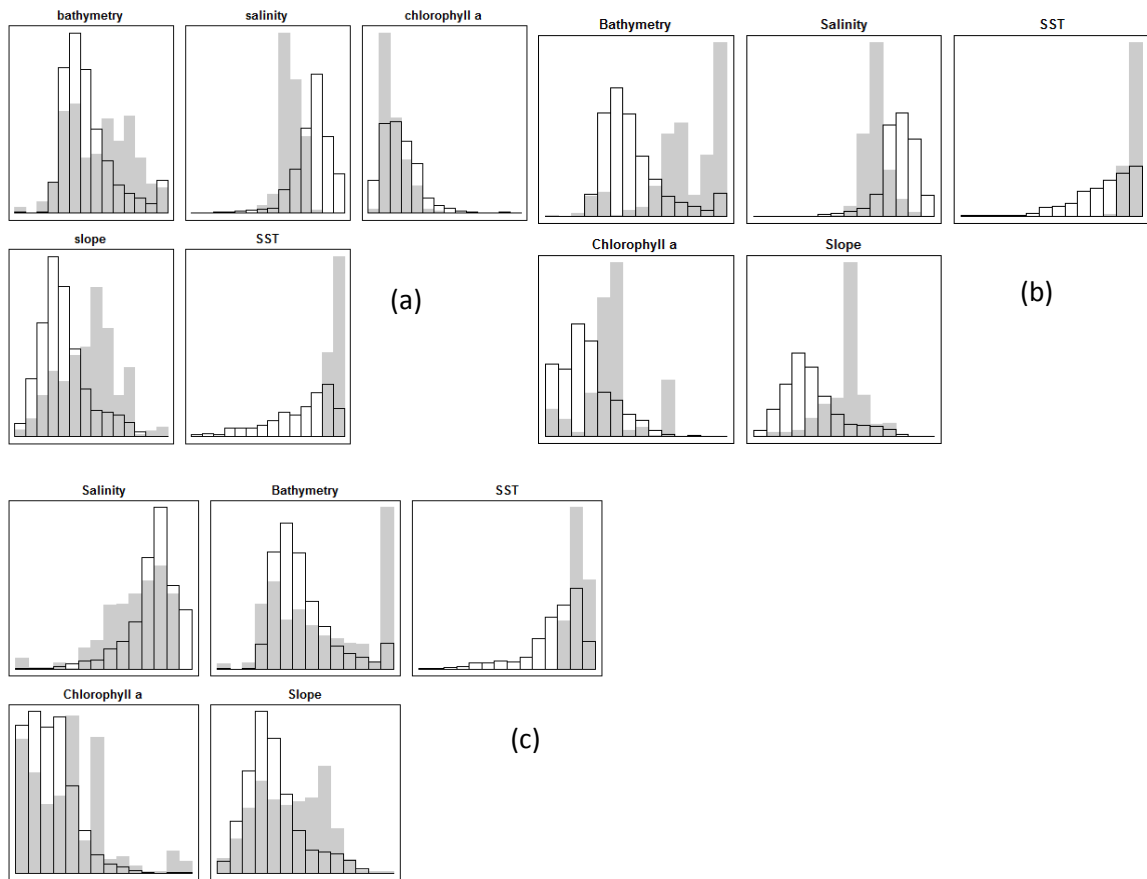
Table 2. Model selection to describe diving behavior using a stepwise process in a generalized linear model.

Model	Deviance	AIC
maximum depth ~ moon + Sexe	336.19	1008.5
maximum depth ~ moon + Sexe + moon:Sexe	329.85	1006.2
model null	357.66	1024

A significant difference during full moon, new moon and among sexes was detected (Table 2).

Table 3. Summary of GLM results (model maximum depth ~ moon + Sexe) (n=160) of proportion of time spent on water of Audubon's shearwater during three periods.

Factor	Estimate	Std.Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.61452	0.05277	49.549	<2.00E-16	***
New moon period	-0.18987	0.06348	-2.991	0.002782	**
Quarter moon period	-0.10841	0.0597	-1.816	0.06937	
SexeM	-0.17813	0.04765	-3.738	0.000185	***



Appendix J. Niche distribution of Audubon's shearwater from Hardy's islet (Martinique) (grey histogram) on the availability habitat during pre-breeding season (a), breeding season (b) and non-breeding season (c).

Partie 5

Discussion générale

V. Discussion générale

V.1. Synthèse

Dans un contexte de crise aigüe de la biodiversité, les réserves naturelles constituent un outil de base important dans la gestion des populations fragilisés par l'expansion des activités humaines (Sinclair *et al.* 2002; Chape *et al.* 2005). Les gestionnaires des réserves à travers les plans de gestion cherchent à maintenir ou rétablir des populations fragilisées par la perte ou la dégradation d'habitats (Margules & Pressey 2000). Mais l'évaluation de l'efficacité des actions de conservation menées ne peut être évaluée sans un diagnostic scientifique approfondi (Pullin & Knight 2003). Il est également nécessaire dans une optique de gestion à long terme de mieux connaître l'écologie de l'espèce afin de mieux prévoir les besoins futurs en prévision des changements climatiques.

L'étude réalisée dans le cadre de cette thèse a eu le mérite de reposer sur des questions de recherche qui répondent aux préoccupations des gestionnaires (les questions ont d'ailleurs été élaborées conjointement), ce qui est assez rarement le cas puisqu'on observe souvent un décalage entre les scientifiques de la conservation et les acteurs de la conservation (Knight *et al.* 2008). Elle a permis en plus d'un diagnostic sur le statut de la colonie d'apporter de nouvelles connaissances sur l'écologie de la sous-espèce endémique de la Caraïbe, afin de mieux comprendre les interactions entre les individus et leur environnement, en particulier l'environnement marin pour ces espèces pélagiques passant le plus clair de leur temps en mer. En effet, dans un environnement exposé à des changements rapides, des outils basés sur des études scientifiques rigoureuses sont nécessaires pour une planification de la conservation adaptée (Sutherland *et al.* 2004). Notre étude a permis dans un premier temps de réaliser un diagnostic démographique de la population de puffins d'Audubon de la réserve des îlets de Sainte-Anne avec une vision éclairée de l'évolution de la population passée, présente et future potentielle. Les principaux résultats obtenus ont été les suivants :

- (1) Une population en légère décroissance de 1995 à 2007 de 3%/an puis en croissance de 7%/an jusqu'en 2014.**

La diminution de l'effectif a été très importante des années 1950 aux années 2000 passant de 500 couples à actuellement une centaine. Néanmoins, durant ces deux dernières décennies, avec la création de la réserve depuis 1995, on assiste à un recouvrement de la population. Les actions de conservation menées sur le site de reproduction ont participé au recouvrement de la population mais n'ont pas été les facteurs principaux ayant induit une augmentation de la population. En effet de 1995 à 2014, on observe en moyenne que le taux de survie des adultes entre 0.84 et 0.94, principal facteur influant sur le taux de croissance de la population de puffins d'Audubon, a augmenté.

(2) Un effet positif surprenant des variations de température d'eau de surface de l'océan (SST) hors reproduction et un effet positif du débit de l'Amazone avec un décalage d'un an sur la survie des adultes expliquant l'augmentation de la population.

L'influence des fleuves Amazone et Orénoque sur la productivité marine dans la zone des petites Antilles est très forte. Ces deux dernières décennies, l'augmentation de la SST dans l'océan tropical Atlantique a probablement favorisé les précipitations dans la partie nord-ouest de l'Amazone et ainsi augmenter la productivité marine dans la zone. Une plus grande disponibilité en proies avant la reproduction, dans une période connue pour impacter lourdement les oiseaux marins, va alors favoriser une meilleure survie pour cet oiseau marin (« carry-over effect »).

(3) Une population en bonne santé qui va étonnement continuer à augmenter avec le réchauffement climatique.

Bien que la population de puffins d'Audubon à l'échelle de la Caraïbe soit menacée, à notre échelle locale sur la réserve des îlets de Sainte-Anne, la colonie de puffins d'Audubon est stable ou en légère croissance. Avec le réchauffement climatique, contre toute attente, la population va augmenter mais d'autres facteurs n'ont pas été pris en compte dans les modèles comme l'effet des cyclones, des marées noires (risque réel au sud des Petites Antilles). Dans la Caraïbe, un des facteurs important expliquant la diminution de l'effectif est la perte importante de sites de reproductions disponible pour une espèce très sensible aux espèces invasives (rats, chats..). Le fonctionnement de cette colonie en métapopulation n'est pas connu mais s'il s'avère être une composante importante, cela pourrait pas mal impacter la colonie de Martinique qui est

probablement la 2^{ème} plus importante colonie des petites Antilles après celle de Trinidad et Tobago.

Dans un deuxième temps, nous nous sommes intéressés à l'écologie alimentaire en mer du puffin d'Audubon, à la caractérisation de l'habitat d'alimentation et à la prédiction d'habitats potentiels dans la Caraïbe. Nous avons montré que :

(4) Tout au long de l'année, le puffin d'Audubon de Martinique a un comportement sédentaire ayant une distribution très régionale limitée aux Petites Antilles et proche des côtes du nord de l'Amérique du Sud.

Les principales zones d'alimentation pendant la reproduction sont situées autour de Trinidad et Tobago alors qu'en dehors de la reproduction les puffins occupent le plateau continental de la côte Nord Amérique du sud, au large du Venezuela, Surinam, au Brésil, Guyana et Guyane. Une distance de l'ordre du millier de kilomètres maximum de la colonie montre que cet oiseau est très inféodé au milieu.

(5) Une niche alimentaire sous la forte influence d'apports fluviaux de l'Amazone et de l'Orénoque, milieux à faible salinité et à SST élevé.

On observe une forte connectivité des fleuves avec les déplacements des puffins avec la diffusion de leurs panaches dans la zone des Petites Antilles. Les zones d'alimentation dans le sud des Petites Antilles et proche des côtes du nord de l'Amérique du Sud sont des zones très attractives pour d'autres espèces de puffins en migration ce qui souligne l'importance de cette zone marine pour les oiseaux marins.

(6) Un investissement parental plus conséquent chez les femelles par rapport aux mâles. Des puffins passant une grosse proportion de temps sur l'eau durant l'année, les rendant très sensibles aux marées noires.

L'implication de la femelle plus conséquente que le mâle pendant la phase de nourrissage des poussins est un élément important, en termes de gestion de la colonie. Le coût énergétique et l'exposition aux risques en mer sont alors plus importants. La gestion des zones marines est d'autant plus cruciale pour ces puffins d'Audubon de Martinique passant beaucoup de temps sur l'eau.

(7) Les deux populations de Martinique et de Bahamas occupent deux habitats d'alimentation bien distincts, ce qui génère une double problématique de gestion des populations de puffin d'Audubon dans la Caraïbe.

Les nouveaux éléments sur l'écologie alimentaire des puffins de Martinique indiquent une forte ségrégation des espaces d'alimentation entre la population de Bahamas et celle de Martinique. Cela suggère qu'entre les puffins des petites Antilles et ceux de Bahamas, les habitats d'alimentation sont très distincts, ce qui complexifie la gestion de la population de puffins d'Audubon à l'échelle de la Caraïbe.

(8) La potentialité d'autres habitats favorables pendant la reproduction est restreinte et hors reproduction la mer des Sargasses serait un habitat potentiel commun pour les deux colonies de Martinique

La salinité basse et la SST élevée sont les paramètres qui vont davantage influencer la distribution des puffins d'Audubon. Bien que la distribution des puffins hors reproduction reste régionale avec un déplacement vers le sud, proche des côtes nord Amérique du Sud, la carte d'habitats potentiels indique des habitats favorables le long de l'archipel d'îles de la Caraïbe.

V.2. Implications pour la gestion et la conservation du puffin d'Audubon

Bien que la population soit stable ou en légère augmentation, la limite de capacité de charge n'est pas encore atteinte sur l'îlet Hardy avec 500 couples dans les années 50 contre moins d'une centaine actuellement. Cela serait fortement lié au dérangement humain ainsi que la présence des rats sur le site.

Or l'un des objectifs des gestionnaires est de favoriser le recouvrement de la population. En s'appuyant sur le modèle démographique prospectif que nous avons réalisé nous savons que l'augmentation de la SST de 0.4°C dans 50 ans dans la Caraïbe va entraîner l'augmentation du taux de croissance avec un $\lambda=1.02$. On devrait alors atteindre un effectif de 500 couples dans 82 ans (Figure V-1), sans changement des conditions environnementales.

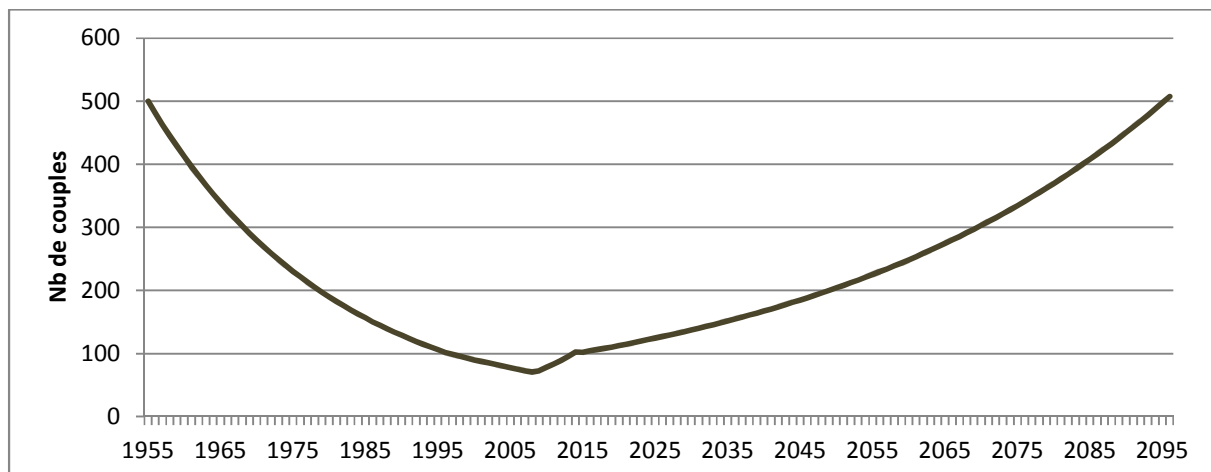


Figure V-1 Evolution du nombre de couples de puffins d’Audubon sur l’îlet Hardy de 1955 à 2095.

Une autre alternative possible pour augmenter plus rapidement l’effectif de la population est la pose de terriers artificiels. Ceux-ci ont montré leur efficacité en tant que bon outil pour la conservation de deux espèces de puffins (puffin yelkouan et puffin scopoli) avec un effet positif sur le recrutement de nouveaux reproducteurs et assurant également un bon succès reproducteur (49-76%) (Bourgeois, Dromzée & Vidal 2015).

L’efficacité des réserves (Allison, Lubchenco & Carr 1998; Chape *et al.* 2005) de manière générale est bien établie et est surtout fonction de sa taille et de la part de biodiversité représentée.

La réserve RNNISA rassemble ces deux éléments, sur le choix du site avec la 2^{ème} plus importante population de puffins d’Audubon des petites Antilles et aussi sur l’efficacité des actions de conservation menées. Elle constitue alors un espace d’un grand intérêt pour la préservation de la biodiversité à une échelle régionale voir mondiale.

Le diagnostic démographique réalisé a permis de confirmer l’efficacité des actions de conservation mises en place sur la réserve des îlets de Sainte-Anne. La mise en réserve intégrale de l’habitat de reproduction, les opérations de dératisation ou de contrôle des rats, la limitation de dérangement de la colonie lié au suivi scientifique ont été des facteurs importants pour assurer un succès de reproduction favorable, favoriser la venue d’autres reproducteurs sur le site et limiter le climat de peur qui peut avoir un effet indirect sur la survie des reproducteurs.

Néanmoins, ce sont les conditions marines qui vont influencer la disponibilité des proies qui a été le principal facteur impactant sur la survie des adultes.

Pourtant, l'espace marin autour de l'archipel des Petites Antilles, parcellaire, avec autant d'îles que d'états ayant différents niveaux d'avancement économique, rend sa gestion complexe. Ces états ont différentes priorités de gestion autour de la conservation des oiseaux marins aussi bien sur la protection de leur habitat de reproduction à terre que leur habitat d'alimentation en mer.

Bien que la colonie soit stable en Martinique actuellement, il nous faut rester prudent car nous disposons peu d'informations sur le fonctionnement en métapopulation de la colonie. Bien que les taux de fidélité au site, fidélité aux partenaires et la philopatrie soit élevés chez les Procellariiformes (Bried *et al.* 2003), certaines nuances sont remarquées chez les puffins de moyenne et petite taille (Brooke 1978, 2004; Trimm 2004). Les puffins d'Audubon de Bahamas montrent une fidélité au nid faible (44%) et 60% des males ont des nouvelles partenaires l'année suivante (Trimm 2004). Chez les puffins des anglais, une émigration très forte des oiseaux est remarquée (Brooke 1978).

Si l'on observe les mêmes comportements pour la colonie de puffins de Martinique, le renouvellement de la population serait davantage gouverné par une dynamique source-puits. Donc finalement la gestion de cette population serait à penser à plus large échelle, dans ce petit espace insulaire des Petites Antilles où les habitats de reproduction sont de petite taille (de l'ordre de quelques hectares), avec beaucoup de sites fragmentés ou dégradés.

La nature transfrontalière des puffins d'Audubon de Martinique avec les résultats de leur distribution en mer met en jeu des problématiques de gestion aussi bien pendant la reproduction qu'hors reproduction. A l'échelle d'un ou plusieurs jours, les puffins peuvent s'alimenter dans différentes eaux territoriales et les différentes gouvernances mises en jeu posent le problème d'une gestion coordonnée de l'espace marin (Jodice & Suryan 2010). Une vision à plus large échelle de la gestion des principales zones d'alimentation de puffins d'Audubon est alors nécessaire, prenant en compte les différentes juridictions en place.

Ces dernières années des évènements assez exceptionnels se sont produits avec l'arrivée de nappes de sargasses conséquentes en Martinique en 2010 et 2013 à 2015. Bien qu'elles constituent un habitat très favorable d'alimentation pour les puffins l'échouage des sargasses sur

les côtes a provoqué un gros risque sanitaire pour l'Homme (due à l'émanation de soufre forte lors de la décomposition de ces algues). Les scientifiques et gestionnaires des populations d'oiseaux marins pourraient alors participer à la réflexion menée actuellement sur la gestion de ces algues et veiller à ce que les mesures prise prennent en compte l'interaction forte des puffins avec les sargasses.

V.3. Perspectives

Le suivi de la colonie de puffins d'Audubon de la RNNISA par les campagnes de capture-marquage-recapture (CMR) est un bon moyen de suivre l'évolution d'indicateurs démographiques importants avec la détermination de la survie des individus mais aussi de l'effectif de la colonie. Elles présentent un intérêt fondamental pour la gestion de la colonie et doivent être poursuivies.

L'indication du succès de reproduction constitue un autre élément fondamental pour quantifier la capacité de renouvellement de la population. Un suivi de la reproduction même plus espacé (tous les 2 ou 3 ans) est tout de même nécessaire avec une réflexion sur des méthodes de suivi qui limiteraient davantage le dérangement des nids.

Notre étude a montré que l'espèce constituait un bon indicateur des variations climatiques et le suivi de ces paramètres démographiques évoqués permettra de continuer à évaluer les conséquences de ces variations sur la dynamique de population d'un oiseau marin tropical.

Tout de même il nous faut éclaircir d'autres points sur la dynamique de population du puffin d'Audubon. La capacité d'échanges entre les colonies n'est pas connue et le taux de fidélité au site de ponte, de la fidélité aux partenaires et de la philopatrie sont des paramètres qui permettront de préciser cela. Cela nécessite une dizaine année de suivi en menant des investigations sur d'autres îles de l'archipel et d'autres sites en Martinique (notamment le rocher du Diamant) mais il existe aussi d'autres moyens de mesurer le taux de dispersion entre les colonies par des analyses génétiques. La détermination du flux de gènes entre les sites permettra également de clarifier la taxonomie de cette espèce. Les distributions des puffins de Martinique et de Bahamas très distinctes laissent à penser qu'il y aurait peu d'échanges entre les colonies et

suggérerait la séparation en deux sous-espèces amenant à considérer deux unités de conservation (Petites Antilles et Grandes Antilles). Une analyse du régime alimentaire des puffins de Martinique serait également nécessaire. L'existence ou non de la sous-espèce au Brésil, *Puffinus lherminieri loymillieri* serait également clarifiée. Les analyses génétiques permettraient également en complément du diagnostic démographique de déterminer le statut IUCN de cette espèce.

Les principales zones d'alimentation du puffin d'Audubon pendant la reproduction sont situées dans le sud des Petites Antilles, proche de Trinidad et Tobago et hors reproduction sur les côtes du nord de l'Amérique du Sud. Ces zones sont également fréquentées par d'autres espèces de puffin en migration et d'autres oiseaux marins locaux (frégate, paille en queue à bec rouge, sternes..) et soulignent leur importance. Une gestion de la colonie de puffins d'Audubon amène également une réflexion sur la préservation de leurs habitats d'alimentation dont il faut évaluer l'impact des marées noires, risque réel dans la zone de Trinidad et Tobago et l'impact des pêcheries. A une échelle locale, celle de la Martinique, la pose de traceurs GPS permettrait d'identifier les zones d'alimentation préférées des puffins d'Audubon lors des trajets courts pendant la reproduction (comme noté chez les puffins fouquets (Catry *et al.* 2009)) et d'analyser les interactions de ces oiseaux avec les activités humaines. Cela constitue des informations utiles pour accompagner la réflexion actuelle sur la création du parc naturel marin en Martinique.

V.3.1. Vers une gestion intégrée des écosystèmes marins, suggérant une gestion à plus large échelle, celle des Petites Antilles

Les efforts de conservations ont été davantage menés sur les écosystèmes terrestres, alors que le besoin de gestion approprié des écosystèmes marins devient de plus en plus pressant (Myers *et al.* 2000). En tant que prédateur marin supérieur, les oiseaux constituent de bons indicateurs de la qualité du milieu marin, des sentinelles qui permettent via la gestion de leurs populations de favoriser la protection des écosystèmes marins à large échelle. Leur suivi permet alors de mieux refléter l'influence des changements des conditions physiques (température, salinité, courants), de la qualité des habitats (pollution, milieux dégradés) mais également de l'impact des activités de pêcheries. Celles-ci peuvent affecter directement ou indirectement ces espèces connues pour être vulnérables (Croxall *et al.* 2012), par les captures accidentelles (bycatch) et la réduction des stocks de poissons. Dans le sud des petites Antilles, sur le plateau continental du Nord de

l'Amérique du Sud, les activités de pêche sont très importantes et pour l'instant on dispose de peu d'informations sur l'impact de ces pêcheries trémail, filet maillant, chalut sur les puffins d'Audubon.

A ce jour, l'intensification des pêcheries est généralisée causant l'effondrement de beaucoup d'espèces marines (Costello *et al.* 2012). L'approche de gestion écosystémique a commencé à être abordée dans la Caraïbe (Fanning *et al.* 2011) dont le but est une gestion raisonnée et durable des ressources marines et de maintenir la santé, la productivité et la capacité résiliente des écosystèmes (Rosenberg & McLeod 2005). De plus en plus d'études sur l'écologie alimentaire des oiseaux marins sont menées dans la Caraïbe (Jodice *et al.* 2010; Soanes *et al.* 2014, 2015) et la poursuite du suivi des puffins d'Audubon en Martinique compléterait l'ensemble des informations nécessaires pour une dynamique de conservation à plus large échelle. Cela donne en perspective des réflexions sur une aire marine protégée à une échelle internationale.

V.4. References

- Allison, G.W., Lubchenco, J. & Carr, M.H. (1998) Marine reserves are necessary but not sufficient for marine conservation. *Ecological Applications*, 8, 79–92.
- Araújo, M.B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L. & Williams, P.H. (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global change biology*, 10, 1618–1626.
- Austin, M.P., Nicholls, A.O. & Margules, C.R. (1990) Measurement of the realized qualitative niche: Environmental niches of five Eucalyptus species. *Ecological Monographs*, 60, 161–177.
- Bourgeois, K., Dromzée, S. & Vidal, E. (2015) Are artificial burrows efficient conservation tools for seabirds? A case study of two sympatric shearwaters on neighbouring islands and guidelines for improvement. *Biological Conservation*, 191, 282–290.
- Bried, L., Pontier, D. & Jouventin, P. (2003) Mate fidelity in monogamous birds : a re-examination of the Procellariiformes. , 235–246.
- Brooke, M. (1978) The dispersal of female Manx Shearwaters *Puffinus puffinus*. *Ibis*, 120, 545–551.
- Brooke, M. (2004) *Albatrosses and Petrels Across the World*. Oxford University Press, USA.

- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M. & Lysenko, I. (2005) Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 443–455.
- Cogan, C.B., Todd, B.J., Lawton, P. & Noji, T.T. (2009) The role of marine habitat mapping in ecosystem-based management.
- Costello, C., Ovando, D., Hilborn, R., Gaines, S.D., Deschenes, O. & Lester, S.E. (2012) Status and solutions for the world's unassessed fisheries. *Science*, 338, 517–520.
- Croxall, J.P., Butchart, S.H.M., Lascelles, B., Stattersfield, A.J., Sullivan, B., Symes, A. & Taylor, P. (2012) Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International*, 22, 1–34.
- Fanning, L., Mahon, R. & McConney, P. (2011) *Towards Marine Ecosystem-Based Management in the Wider Caribbean*. Amsterdam University Press.
- Ferrier, S., Watson, G., Pearce, J. & Drielsma, M. (2002) Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modelling. *Biodiversity & Conservation*, 11, 2275–2307.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Jodice, P., Mackin, W., Arnold, J., Phillips, R. & Carolina, S. (2010) Movement Patterns of Audubon's Shearwaters and White-tailed Tropicbirds that breed in the Bahamas. World Seabird Conference, Victoria, Canada. September 7–11, 2010. Poster.
- Jodice, P.G.R. & Suryan, R.M. (2010) Landscape-scale conservation planning. *Landscape-Scale Conservation Planning*, 1–427.
- Knight, A.T., Cowling, R.M., Rouget, M., Balmford, A., Lombard, A.T. & Campbell, B.M. (2008) Knowing but not doing: Selecting priority conservation areas and the research-implementation gap. *Conservation Biology*, 22, 610–617.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243–253.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Pullin, A.S. & Knight, T.M. (2003) Support for decision making in conservation practice: an evidence-based approach. *Journal for Nature Conservation*, 11, 83–90.
- Rosenberg, A.A. & McLeod, K.L. (2005) Implementing ecosystem-based approaches to management for the conservation of ecosystem services: Politics and socio-economics of ecosystem-based management of marine resources. *Marine ecology. Progress series*, 300, 271–274.
- Sinclair, A.R.E., Mduma, S.A.R. & Arcese, P. (2002) Protected areas as biodiversity benchmarks for human impact : agriculture and the Serengeti avifauna. *The Royal Society*, 2401–2405.

- Soanes, L.M., Bright, J. a., Bolton, M., Millett, J., Mukhida, F. & Green, J. a. (2014) Foraging behaviour of Brown Boobies *Sula leucogaster* in Anguilla, Lesser Antilles: Preliminary identification of at-sea distribution using a time-in-area approach. *Bird Conservation International*, 1–10.
- Soanes, L.M., Bright, J.A., Brodin, G., Mukhida, F. & Green, J.A. (2015) TRACKING A SMALL SEABIRD : FIRST RECORDS OF FORAGING MOVEMENTS IN THE SOOTY TERN *ONYCHOPRION FUSCATUS*. , 239, 235–239.
- Sutherland, W.J., Newton, I. & Green, R. (2004) *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C. & Erasmus, B.F.N. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.
- Thuiller, W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, 10, 2020–2027.
- Trimm, N.A.J. (2004) Behavioral Ecology of Audubon's Shearwaters at San Salvador, Bahamas.
- Vetaas, O.R. (2002) Realized and potential climate niches: a comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography*, 29, 545–554.

Ecologie et conservation du puffin d'Audubon (*Puffinus lherminieri lherminieri*) de la Réserve Naturelle des Îlets de Sainte-Anne (Martinique)

Résumé

Dans l'optique de la gestion de population du puffin d'Audubon de Martinique, cette thèse a permis d'établir un diagnostic démographique et d'apporter des connaissances indispensables sur l'écologie marine de cette espèce. La population a connu une croissance assez marquée les dernières années, correspondant à une période où les rats ont été exterminés et le suivi de la colonie réduit pour limiter le dérangement. Cependant, le principal facteur ayant expliqué cette augmentation de la population, a été une amélioration des conditions marines favorisant une disponibilité des proies plus importante, particulièrement hors reproduction. L'augmentation de la survie des adultes a été alors expliquée en grande partie par un effet positif des variations de température d'eau de surface de l'océan (SST) hors reproduction et un effet positif du débit de l'Amazone avec un décalage d'un an. En mer, on remarque que le puffin d'Audubon de Martinique a un comportement sédentaire avec une distribution très régionale limitée aux Petites Antilles et proche des côtes du nord de l'Amérique du Sud. Sa niche alimentaire est sous la forte influence d'apports fluviaux de l'Amazone et de l'Orénoque, milieux à faible salinité et à SST élevée. De plus, les zones d'alimentation de la population de Martinique diffèrent de celle de Bahamas et cela suggère une double problématique de gestion de la sous-espèce de la Caraïbe. Ces nouvelles connaissances permettront de mieux orienter les mesures de conservation mais soulignent également le besoin de clarifier la taxonomie de cette espèce à l'échelle de la Caraïbe, la dynamique de la population et d'évaluer plus précisément les menaces en mer.

Mots clés : dynamique de population ; écologie alimentaire ; conservation ; puffin d'Audubon ; réserve naturelle des îlets de Sainte-Anne ; Martinique ; Amazone.

Ecology and conservation of Audubon's shearwater (*Puffinus lherminieri lherminieri*) from the nature reserve of Sainte-Anne islet (Martinique)

Abstract

In the context of management of Audubon's shearwater population from Martinique, this thesis has established a demographic diagnosis and provided essential knowledge on the marine ecology of this species. The population has experienced a fairly marked growth in recent years, corresponding to a period where the rats were exterminated and monitoring of colony was limited to reduce the disturbance. However, the main factor that explained the increase in population was improved marine conditions favoring greater availability of prey, especially outside reproduction. The increase in adult survival was then explained in large part by a positive effect of changes in ocean surface water temperature (SST) out of reproduction and a positive effect of the flow of the Amazon with a lag one year. At sea, we notice that the puffin Audubon Martinique has sedentary behavior with very limited regional distribution and the Lesser Antilles near the northern coast of South America. Its food niche is under the strong influence of riverine inputs of the Amazon and Orinoco, low salinity and high SST environments. In addition, foraging areas of Audubon's Shearwater from Martinique differ from that of the Bahamas and this suggests a double subspecies of the Caribbean management problematic. This new knowledge will help guide conservation measures but also underline the need to clarify the taxonomy of this species throughout the Caribbean, the dynamics of the population and to more accurately assess its threats at sea.

Keywords: population dynamics ; foraging ecology ; conservation ; Audubon's shearwater ; nature reserve of Sainte-Anne islet ; Martinique ; Amazon.

