Parc naturel régional de la Martinique

PARC NATUREL REGIONAL DE LA MARTINIQUE

ETUDE DE L'AVIFAUNE DE LA RESERVE NATURELLE DES ILETS DE SAINTE-ANNE

RAPPORT INTERMEDIAIRE SUITE AU SUIVI DES COLONIES DE STERNES DE JUILLET A SEPTEMBRE 1997

P. de Mercey

MARS 1998

GEODE caraïbe

Groupe de Recherche
Géographie Développement Environnement de la Caraïbe

Université des Antilles et de la Guyane - Faculté des Lettres et Sciences Humaines
Campus universitaire - BP 7207 97275 SCHOELCHER CEDEX

Parc Naturel Régional
de la Martinique

Géode Caraïbes
Université Antilles Guyane

Etude de l'avifaune de la Réserve Naturelle des Ilets de Sainte Anne

Deuxième rapport intermédiaire, suite au suivi des colonies de Sternes, de juillet à septembre 1997

P. de Mercey
avril 1998

Sommaire

I. Introduction p. 1

II. Méthodologies employées et déroulement du suivi des colonies au cours de la saison de reproduction 1997 p. 1

III. Résultats nouveaux de l'étude en 1997, par rapport au premier rapport intermédiaire, de juillet 1997 p. 2

1. Résultats concernant les Sternes fuligineuses p. 2

1.1. Densité et effectifs des colonies de Sternes fuligineuses p. 2

1.2. Dimensions des oeufs de Sternes fuligineuses p. 3

1.3. Dates d'éclosion et de ponte des Sternes fuligineuses p. 3

1.4. Mortalité des oeufs et des poussins de Sternes fuligineuses p. 3

2. Noddis bruns p. 4

2.1. Effectif des colonies p. 4

2.2. Dates d'éclosion et de ponte des Noddis bruns p. 5

2.3. Taille des pontes et dimensions des oeufs p. 6

2.4. Couleur des poussins p. 6

2.5. Croissance des poussins p. 6

2.6. Succès reproducteur des Noddis bruns p. 6

2.7. Taux de parasitisme des poussins de Noddis p. 8

3. Sternes bridées p. 8

3.1. Effectif des Sternes bridées sur la réserve p. 8

3.2. Dates d'éclosion et de ponte des Sternes bridées p. 9

Parc Naturel Régional
de la Martinique

Géode Caraïbes
Université Antilles Guyane

Etude de l'avifaune de la Réserve Naturelle des Ilets de Sainte Anne

Deuxième rapport intermédiaire, suite au suivi des colonies de Sternes, de juillet à septembre 1997

P. de Mercey
avril 1998

3.3. Dimensions des oeufs de Sterne bridée p. 9

3.4. Croissance des poussins de Sterne bridée p. 9

3.5. Succès reproducteur des Sternes bridées p. 11

4. Autres espèces animales observées sur ou au-dessus des îlets p. 11

5. Dérangements humains p. 12

IV. Discussion: comparaison des résultats obtenus à ceux d'autres études p. 13

1. Saisonnalité de la reproduction et des dates de ponte p. 13

2. Taille des pontes et dimensions des oeufs p. 14

3. Couleur des poussins de Noddis bruns p. 15

4. Croissance des poussins p. 16

4.1. Comparaison de la croissance des poussins de Noddis de Martinique à ceux d'autres îles p. 16

4.2. Comparaison de la croissance des Sternes bridées martiniquaises et australiennes p. 20

4.3. Commentaires sur les stratégies de croissance observées chez les Sternes tropicales p. 21

5. Succès reproducteur p. 22

5.1. Succès reproducteurs observés dans d'autres colonies p. 22

5.2. Facteurs influant sur le succès reproducteur des Sternes tropicales p. 23

V. Conclusion: bilan de la première partie de l'étude, perspectives et protocole d'étude pour la saison de reproduction 1998 p. 27

1. Objectifs de connaissance p. 27

2. Dénombrement p. 28

3. Phénologie d'arrivée et de reproduction des différentes espèces p. 29

4. Evaluation du succès reproducteur p. 29

5. Suivi de la croissance et du régime alimentaire p. 31

6. Aspects relatifs aux traits d'histoire de vie et à la biologie des espèces étudiées p. 32

VI. Références bibliographiques p. 33

VII. Annexes p. 35

Annexe1: Tableaux de comparaison des dimensions des oeufs des trois espèces de Sternes, entre différentes régions, illustrants le chapitre 3 de la discussion p. 1

Annexe 2: Tableaux présentant la proportion de poussins de Noddis bruns sombres ou clairs dans différentes régions, illustrant le chapitre 4 de la discussion p. 3

Annexe 3: Protocole-planning détaillé concernant le mois d'avril 1998, envoyé par fax à R. Brithmer, le 03/04/98 p. 4

1) Les différents objectifs de l'étude en avril 1998 p. 4

a) Dates d'arrivée et de ponte des Sternes fuligineuses, des Sternes bridées et des Noddis bruns sur les différents îlets p. 4

b) Cartographie des nids de Noddi brun et de Sterne bridée sur les différents îlets p. 4

c) Suivi visuel des oeufs des Noddis bruns et des Sternes fuligineuses, sur un échantillon de nids ; survie des oeufs de Sterne bridée p. 5

d) Observations sur le comportement des Quiscales merles et des Tournepierres à collier dans la colonie de Sternes p. 6

e) Suivi de la croissance de quelques poussins de Puffin d'Audubon p. 7

2) Organisation des sorties p. 7

I. Introduction

Dans le cadre de la création récente de la Réserve Naturelle ornithologique des îlets de Sainte Anne, le Parc Naturel Régional de la Martinique, à qui incombe la responsabilité de sa gestion, a initié une étude scientifique pour réaliser un "inventaire" de l'avifaune fréquentant ce site. Il s'agit principalement de faire un état des lieux des populations nicheuses d'oiseaux marins et du milieu naturel qui les accueille. L'objectif de ce travail est ensuite la mise en place d'un protocole pour permettre aux gardiens de l'environnement du PNRM de suivre l'évolution des colonies d'oiseaux marins sur le long terme. La population de Puffins d'Audubon de ces îlets avait déjà fait l'objet de campagnes de baguage dans les années 70 par le père Pinchon, puis récemment par A. Ledru et G. Tayalay.

Cette étude est réalisée au long de deux années civiles, 1997 et 1998, pour permettre le suivi complet d'au moins un cycle de reproduction. Les visites sur le terrain ayant commencé en 1997 en juin, alors que le cycle de reproduction était déjà bien entamé, il s'agissait, lors de cette première année, d'effectuer une première description des îlets et des colonies d'oiseaux, ainsi que de tester les différentes possibilités d'investigation et de suivi. C'est en 1998 que sera effectué le premier suivi complet du cycle de reproduction des différentes espèces d'oiseaux nicheurs sur les îlets. Les gardiens de l'environnement collecteront alors une partie importante des données biologiques, en suivant des protocoles mis au point en 1997.

Le présent rapport se propose de faire le bilan des activités de recherche entreprises en 1997, sur les îlets de Sainte Anne. Il s'agit d'une présentation des résultats, qui fait suite au "protocole pour le suivi bihebdomadaire des colonies de Sternes" et au premier rapport intermédiaire, tous deux envoyés en juillet 1997 au Parc Naturel Régional de la Martinique. Les résultats de la mission de juin sont repris, mais ce sont surtout les données des suivis effectués en juillet et en août, par C. Moyon et les gardiens de l'environnement, qui sont analysés et comparées à d'autres études. Ce rapport est l'occasion de faire le point sur les connaissances acquises au cours de cette première partie d'étude, pour dégager les objectifs qui peuvent être envisagés et les méthodologies qui pourront être utilisées pour la suite de l'étude, et dans le cadre du suivi à long terme par les agents du PNRM.

II. Méthodologies employées et déroulement du suivi des colonies au cours de la saison de reproduction 1997

L'étude a débuté en 1997 par un mois plein en juin, durant lequel le coordonnateur et C. Moyon effectuaient des visites quotidiennes sur les îlets. Un suivi des colonies de Sternes a ensuite été assuré par C. Moyon et les gardiens de l'environnement, à un rythme de deux visites hebdomadaires, en juillet et août, puis jusqu'au départ des oiseaux. Les méthodes utilisées au cours de ces différentes phases de l'étude ont déjà été exposées dans le premier rapport intermédiaire, ainsi que dans le " protocole pour le suivi bihebdomadaire des colonies de Sternes". Le suivi de la survie des poussins de Sternes fuligineuses, qui était proposé dans le protocole, n'a pas pu être effectué, en raison de la trop grande mobilité des poussins.

III. Résultats nouveaux de l'étude en 1997, par rapport au premier rapport intermédiaire, de juillet 1997

1. Résultats complémentaires concernant les Sternes fuligineuses

1.1. Densité et effectif des colonies de Sternes fuligineuses

L'échantillonnage par placettes de 25 m² a permis une estimation de la densité moyenne et de l'effectif des colonies de **Sternes fuligineuses** sur l'îlet Hardy et l'îlet Percé (Cf. premier rapport intermédiaire pour les méthodes). Le comptage des oeufs pondus sur chaque placette permet d'inférer la densité de couples reproducteur, chez cette espèce qui pond un seul oeuf.

On obtient ainsi, sur **l'îlet Hardy**, une densité moyenne de 10,1 oeufs pondus/25 m² (n= 26 ; écart type = 8,2 ; intervalle de confiance de la moyenne à 95% = ±3,38), c'est à dire **0,41 oeufs /m²**. La surface de la colonie étant évaluée à **10650 m²**, on obtient une estimation de **4324 oeufs** pondus sur toute la colonie de l'îlet Hardy. En admettant une marge d'erreur de 5% sur la surface de la colonie, l'intervalle de confiance du nombre de couples reproducteurs sur Hardy est compris entre **2740** et **6051 couples**.

Sur **l'îlet Percé**, la densité moyenne de la colonie est de 21 oeufs pondus/25 m² (n = 3 ; écart type = 3,27 ; intervalle de confiance de la moyenne = ±9,9), c'est à dire **0,84 oeufs /m²**. Ainsi, la densité des couples est significativement supérieure sur l'îlet Percé où la végétation est rase (Pourpier bord-de-mer), que sur l'îlet Hardy où la végétation est plus fournie et haute (test de Student: $t= 2,239$, $P<0,05$, $\nu= 27$). Avec une surface de colonie évaluée à **1375 m²**, la population nicheuse de l'îlet Percé est estimée à **1155 couples**. L'intervalle de confiance est ici compris entre **579** et **1778 couples**, toujours en acceptant une marge d'erreur de 5% sur la surface.

Nous n'avons pas pu effectuer le même type d'échantillonnage par placettes sur **l'îlet Poirier**, car les poussins étaient déjà à un stade trop avancé lorsque nous y avons débarqué, le 24 juin 1997 (Cf. premier rapport intermédiaire). Cet îlot de taille respectable (2,1 ha, contre 2,5 ha pour l'îlet Hardy et 0,5 ha pour les îlets Percé et Burgeaux), présente sur la majeure partie de sa surface, une végétation rase, comme sur l'îlet Percé. Dans ces zones, la densité de la colonie de Sternes fuligineuses semble être la même que sur l'îlet Percé. Les Sternes fuligineuses nichent également dans le massif arbustif qui occupe la partie occidentale de l'île. Nous pouvons donc nous attendre à un **effectif** important pour **l'îlet Poirier**, qui **dépasse probablement celui de l'îlet Hardy**. Des photographies de l'îlet Poirier ont été prises au téléobjectif 600 mm, depuis l'îlet Percé. Mises bout à bout, ces photos reconstituent la totalité de la partie de l'îlet Poirier visible depuis l'îlet Percé. **1550 Sternes fuligineuses** y ont été dénombrées. Malheureusement, il est difficile d'établir quelle surface de l'îlet est couverte par la photographie, ni quelle proportion de la colonie elle représente. Nous manquons pour cela encore, de photographies aériennes, d'une bonne cartographie des îlets et de points de repère référencés.

Il n'a pas été possible d'accoster sur **l'îlet Burgeaux** en 1997. Des comptages des oiseaux au nid sont toutefois possible, au télescope, depuis l'îlet Hardy ou l'îlet Poirier. Ainsi, le 25 juin, **46 Sternes fuligineuses** étaient dénombrées depuis la pointe nord-est de l'îlet Poirier.

1.2. Dimensions des oeufs de Sternes fuligineuses

Plusieurs **oeufs** de Sternes fuligineuses ont été mesurés lors des échantillonnages par placette. Ils mesuraient en moyenne **50,1 mm de long** (écart type = 1,3 ; 48-52 ; n = 14) et **34,6 mm de large** (écart type = 1,3 ; 32-36,5 ; n = 14). Leur volume, calculé à partir de la formule de Brown (1976), était en moyenne de **30,5 ml** (écart type = 2,7 ; 25,5-34 ; n = 14).

1.3. Dates d'éclosion et de ponte des Sternes fuligineuses

Les 26 placettes d'échantillonnage de l'îlet Hardy ont été visitées une première fois les 18 et 19 juin. La moitié d'entre elles ont ensuite été contrôlées à deux reprises, le 30 juin et le 3 juillet, tandis que les placettes restantes n'ont été re-visitées qu'une seule fois, le 2 juillet.

Au cours de ces visites successives, le rapport du nombre total de poussins sur le nombre d'oeufs vivants est passé de 0,4 les 18 et 19 juin à 4 puis 5 et 8 lors des contrôles, cités dans l'ordre chronologique. La modification de ce rapport illustre la **progression des éclosions** au cours des visites successives. En prenant comme estimation du nombre total d'oeufs pondus, le nombre total d'oeufs et de poussins vivants et morts, dénombrés au cours de la première visite, la progression de l'éclosion peut aussi être décrite par le rapport des oeufs non encore éclos, sur le nombre total d'oeufs pondus. On passe alors de **70% des oeufs non encore éclos lors de la première visite**, à **8% les 2 et 3 juillet**. La série visitée trois fois avait de l'avance sur l'autre: 67% des oeufs non éclos les 18 et 19 juin contre 76% pour la seconde série, mais surtout, plus que 12% le 30 juin, puis 5% le 3 juillet contre 13% le 2 juillet pour la deuxième série. Ces chiffres ne prennent en compte que les oeufs encore vivants. L'ajout des cadavres d'oeufs observés à la catégorie "oeufs non encore éclos" conduit à des résultats similaires.

Ainsi, 65% des éclosions se seraient produites entre le 18 juin et le 3 juillet, au sein de la colonie de Sternes fuligineuses de l'îlet Hardy. L'ensemble des éclosions a donc dû s'étaler entre la deuxième décade de juin et la première décade de juillet. La période d'incubation moyenne étant de 28 jours chez cette espèce (Feare 1976a), les **pontes** ont été déposées, en 1997, **pendant** le mois de **mai** et **jusqu'au début** du mois de **juin**.

1.4. Mortalité des oeufs et des poussins de Sternes fuligineuses

A chaque oeuf en moins par rapport à la précédente visite, ne correspond pas forcément un poussin éclos. Certains oeufs peuvent en effet disparaître, prélevés par un prédateur ou par un nécrophage. Sur les 264 individus recensés sur l'ensemble des 26 placettes lors de la première visite (189 oeufs et 75 poussins, vivants et morts réunis), **18 cadavres d'oeufs** ont été observés. Sur les cinq cadavres d'oeufs notés le 3 juillet, deux avaient déjà été découverts au cours du précédent contrôle, trois jours plus tôt. Les cinq autres cadavres observés le 18 juin, ainsi qu'un des trois du 30 juin, n'ont pas été ré-observés lors des visites suivantes. Ainsi, des oeufs ont pu être prédatés et disparaître sans laisser de traces, entre deux visites, notamment durant l'intervalle séparant la première visite du premier contrôle (11-12 ou 13-14 jours).

(18)-18
(19)
(30)
(2/7)
(3/7)

Sur les 18 cadavres d'oeufs, six cas correspondent à des morts apparemment naturelles ou accidentelles, tandis que les autres ont été tués par des prédateurs. La première catégorie regroupe deux oeufs pourris à la coquille entière, un oeuf crevassé qui était la proie des fourmis et un oeuf fendu. Il y figure aussi un poussin qui n'a pas réussi à s'extraire de sa coquille et un oeuf cassé en deux sur un tapis d'herbe. La majorité des oeufs prédatés présentaient un trou à une des extrémités ou sur le côté ou les deux à la fois. Sur un oeuf d'âge

avancé, l'oisillon avait été en partie extrait de la coquille par le côté. L'aspect de ces cadavres favorise l'hypothèse de prédateurs aviens, se servant de leur bec pour percer les coquilles. Sur ces colonies, deux espèces peuvent s'attaquer de la sorte aux oeufs de Sternes: le **Quiscale merle** et le **Tournepierre à collier**.

En raison des intervalles trop longs qui ont séparé la première visite des suivantes, il est souvent impossible de savoir si les individus manquants ont disparu au stade oeuf ou au stade poussin, ou encore si ils ont simplement quitté la placette et sont encore en vie. Il faut donc nous contenter d'un **taux de survie apparent** global qui correspond au nombre d'individus présents et vivants au temps t, divisé par le nombre d'individus présents et vivants à la visite précédente. Sur l'ensemble des 26 placettes circulaires de 25 m², le nombre total d'individus vivants à la dernière visite (le 2 ou le 3 juillet) représente **56%** du nombre total d'individus vivants lors de la première visite, les 18 et 19 juin. Cette période de suivi de 13-15 jours couvrait la période d'éclosion et les trois premières semaines de croissance des poussins, c'est à dire la période où est habituellement observée la plus forte mortalité (Feare 1976a).

Les **13 cadavres d'oeufs** et les **14 cadavres de poussins** retrouvés lors des contrôles, n'expliquent que **19% de la mortalité apparente** qui s'est produite entre les 18 et 19 juin et les 2 et 3 juillet. Une partie des cadavres doit disparaître sous l'action des Crabes et des Bernards-l'ermites, entre deux visites successives. L'émigration des poussins en-dehors des placettes d'échantillonnage peut augmenter également de façon importante la mortalité apparente.

Le taux de survie global au cours du suivi a été différent entre les deux séries de placettes. **70%** des individus survécurent jusqu'au 2 juillet, dans les placettes visitées deux fois, tandis que seulement **49%** des individus furent retrouvés vivants le 3 juillet, au sein des placettes visitées trois fois (X^2= 10,85, P<0,005). Le taux de survie jusqu'au 30 juillet, dans la série visitée trois fois, est lui aussi inférieur au taux de survie jusqu'au 2 juillet dans la série visitée deux fois: **57%** contre 70% (X^2= 3,84, P<0,05). Entre le 30 juin et le 3 juillet, la mortalité chute de façon spectaculaire, avec un taux de survie qui monte à **85%**. Cet écart entre les survies des deux groupes de placettes semble être dû au fait que le premier groupe comporte quatre placettes à fort effectif, qui ont subi une mortalité importante. Bien que la première série qui a un effectif initial nettement plus important que la seconde (162 contre 96), soit celle qui montre le taux de survie le plus faible, le jeu de données ne révèle pas de corrélation entre la densité des nids et la mortalité des oeufs et des poussins.

2. Noddis bruns

2.1. Effectif des colonies

Les emplacements de 57 nids de Noddis bruns ont été étiquetés sur la pointe nord de l'îlet Hardy. Quarante-trois autres nids ont été dénombrés sur la côte Atlantique du même îlet, entre la pointe nord et la zone de cavités où nichent les Puffins d'Audubon. Le reste de la population de l'îlet, qui se réparti sur les parties rocheuses en périphérie de l'île, au-dessus des cavités, jusqu'à la pointe sud-ouest, est évaluée à 60 couples. L'effectif total de **l'îlet Hardy** est donc compris **entre 140 et 170 couples**.

Dix-huit Noddis adultes ont été comptés le 24 juin, en périphérie de **l'îlet Percé**.

Quatre-vingt-cinq nids de Noddis bruns ont été repérés sur la périphérie rocheuse sud et est de l'îlet Poirier, ainsi que sur des blocs de rocher au sommet de l'île. Dix à vingt couples

ont pu être oubliés dans la partie nord-est. Il y aurait donc **entre 90 et 110 couples** de Noddis nichant sur **l'îlet Poirier**.

Les Noddis de **l'îlet Burgeaux** ont été comptés au télescope, depuis les trois autres îlets. Les effectifs dénombrés étaient: 62 individus le 21 juillet, depuis l'îlet Hardy, 49, le 24 juin depuis l'îlet Percé et 48, le 25 juin, depuis la pointe nord-est de l'îlet Poirier. La connaissance du recouvrement des différentes vues sur cet îlet nous permettra de déduire de ces comptages une estimation de la population totale sur l'îlet Burgeaux.

2.2. Dates d'éclosion et de ponte des Noddis bruns

La date exacte d'éclosion n'est connue que pour sept des 57 nids de Noddis qui ont été suivis à la pointe nord de l'îlet Hardy (Cf. 2.5.). Pour 20 autres nids, la date d'éclosion se situe dans une période de trois à six jours. Restent 22 poussins qui ont été découverts après l'éclosion et sept oeufs qui ont disparu sans que le poussin n'ait été observé. Des mesures biométriques ayant été prises régulièrement sur tous ces poussins (poids, aile pliée, bec, Cf. 2.5.), il est possible de déduire l'âge d'un poussin en comparant les mesures prises sur lui, à celles effectuées sur des poussins d'âge connu. La longueur du bec croissant linéairement au cours des 20 premiers jours (Cf. 2.5.), les âges des poussins ont été déduits de la droite de régression: "âge = 0,9bec -12,8", calculée à partir des données des poussins dont la date d'éclosion est connue au jour près. La figure 1 a été obtenue à partir de cette équation, en prenant pour chaque poussin, une date minimale et une date maximale d'éclosion, qui correspondent aux bornes de l'intervalle de confiance à 90%, de l'âge calculé. Pour les poussins dont un encadrement de la date d'éclosion était déjà connu par l'observation de l'oeuf, puis du poussin, c'est l'intersection de ces deux intervalles qui a été retenu.

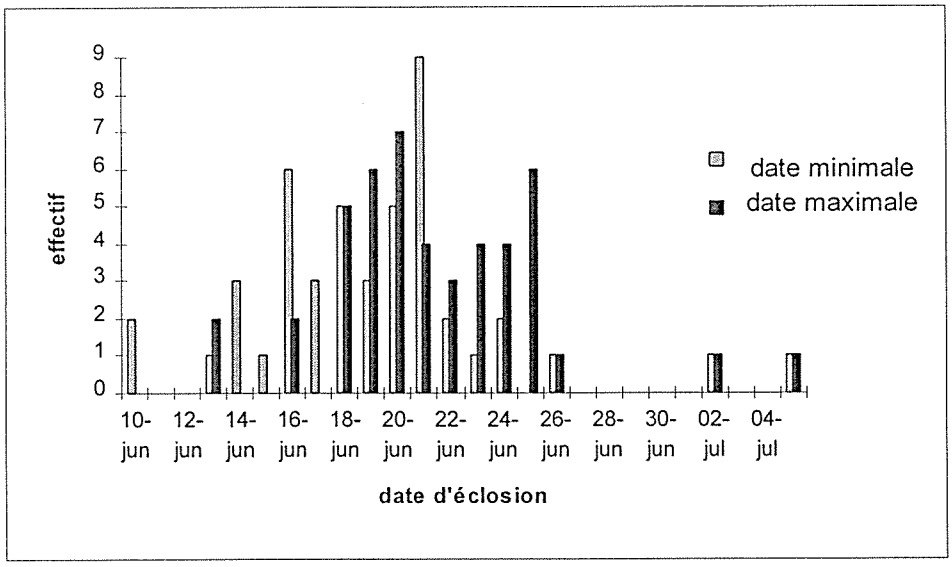

Figure 1: dates d'éclosion des Noddis bruns en 1997, calculées à partir de la longueur du bec

Ainsi, la figure 1 nous enseigne que 91 à 95% des 44 poussins dont la date de naissance a pu être calculé, ont **éclos entre le 13 et le 26 juin** en 1997. Sur les neuf individus restants, dont l'encadrement de la naissance n'a pas pu être calculé, deux ont éclos peu avant le 19 juin, six auraient dû éclore après le 19 ou le 20 juin et un dernier a pu éclore à partir du 30 juin. La durée moyenne d'incubation étant de 35 jours chez le Noddi brun (Morris et Chardine, 1992), Les Noddis ont dû concentrer leur période de **ponte entre le 9 et le 22 mai 1997**.

2.3. Taille des pontes et dimension des oeufs

Sur les trente et un nids de Noddis numérotés où les poussins n'avaient pas encore éclos, **un nid** comportait **deux oeufs**, au lieu d'un seul pour tous les autres nids.

Les **oeufs** de Noddis brun mesuraient en moyenne **52,2 mm de long** (écart type = 2,1 ; 49,5-56 ; n = 12) et **34,4 mm de large** (écart type = 1,8 ; 31-36 ; n = 12). Leur volume, calculé à partir de la formule de Brown (1976), était en moyenne de **31,1 ml** (écart type = 3,4 ; 25,8-34,6 ; n = 12).

2.4. Couleur des poussins

Les jeunes poussins de Noddis brun revêtent un duvet uni qui est typiquement, soit **blanc** ou blanc cassé (phase claire), soit **gris foncé** (phase sombre). Quelques poussins ont des teintes intermédiaires: gris beige ou gris clair. Sur 46 poussins observés suffisamment jeunes, à la pointe nord de l'îlet Hardy, **30** appartenaient à la **phase sombre**, **13** à la **phase claire** et **3** avaient un plumage de couleur **intermédiaire**.

2.5. Croissance des poussins

Ce sont les mesures effectuées sur les poussins dont l'oeuf ou l'éclosion avaient été observés qui ont été utilisées pour construire les courbes de croissance. Une date minimale, une date maximale et une date moyenne d'éclosion ont été déterminées, à partir du dernier jour d'observation de l'oeuf et du premier jour d'observation du poussin. Un âge minimum, un âge maximum et un âge moyen ont ensuite été assignés à chaque mesure effectuée sur un poussin dont le nid avait été numéroté. Les figures 2 à 4 montrent respectivement, la croissance du poids, de l'aile pliée et du bec, en utilisant l'âge moyen. La croissance du poids est presque linéaire, jusqu'à une vingtaine de jours, puis elle ralenti, pour atteindre peut-être un plateau, vers trente jours. La croissance de l'aile pliée est faible lors des dix premiers jours, puis elle s'accélère sans faiblir. La croissance du bec semble pouvoir être décrite par deux droites de régression successives: la première, jusque avant 20 jours, de pente assez forte (bec = 0,8 âge + 17,7, d'après seulement les mesures dont l'âge exact est connu), puis une deuxième de pente plus faible, pour les âges plus avancés (bec = 0,4 âge + 26,9, toujours d'après les mesures dont l'âge exact est connu).

2.6. Succès reproducteur des Noddis bruns

Il est théoriquement possible de déterminer le **taux de survie des oeufs**, en établissant le rapport du nombre d'oeufs ayant éclos, sur le nombre d'oeufs total ayant été pondus. Nos données ne nous autorisent pas le calcul de ce paramètre car nous avons commencé le suivi des nids à une date tardive, alors qu'environ la moitié des poussins avaient déjà éclos. En effet, sur les 30 nids découverts avec un oeuf, 21 d'entre eux contenaient déjà un poussin ou étaient vides lors de la deuxième visite, tandis que six autres présentaient pour la dernière fois un oeuf. les trois nids restants permirent le contrôle de l'oeuf à deux, trois et quatre reprises respectivement. Si toutefois nous décidons de calculer une approximation de la survie des oeufs. A partir de ces données fragmentaires, nous obtenons une **survie** de **80%**, avec 24 **oeufs** ayant été jusqu'à l'éclosion, pour un prédaté et cinq disparus. Il faut préciser que le sort exact des cinq disparus est inconnu. Il peut s'agir d'oeufs prédatés, mais aussi de poussins

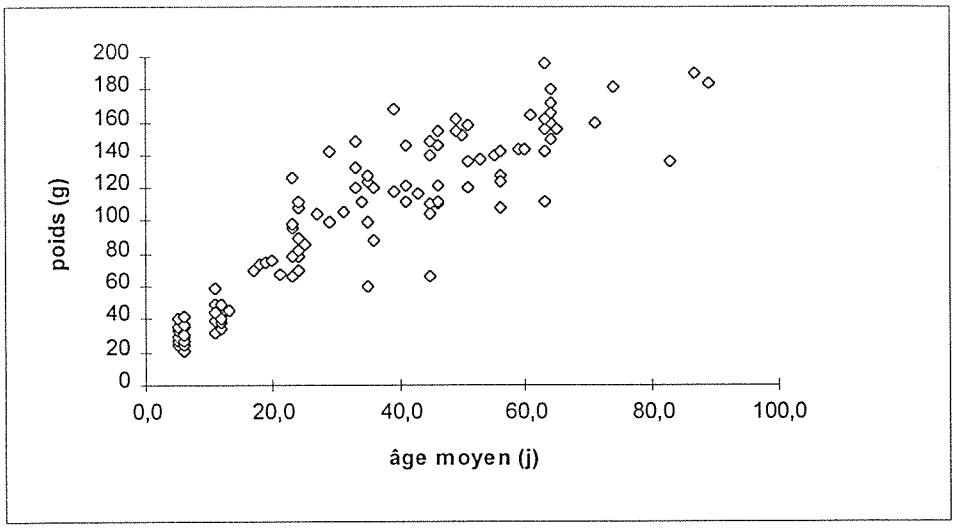

Figure 2: croissance du poids chez les poussins de Noddis bruns en Martinique

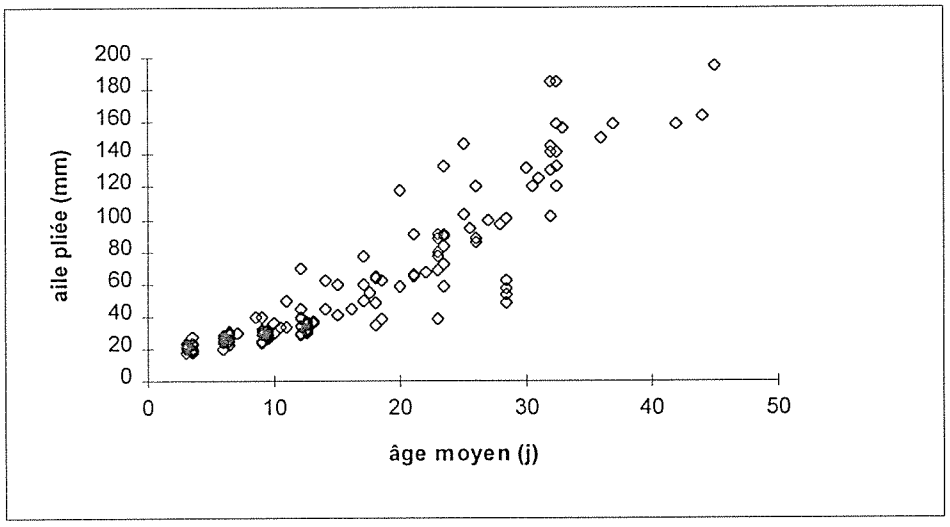

Figure 3: croissance de l'aile pliée chez les poussins de Noddis bruns, en Martinique

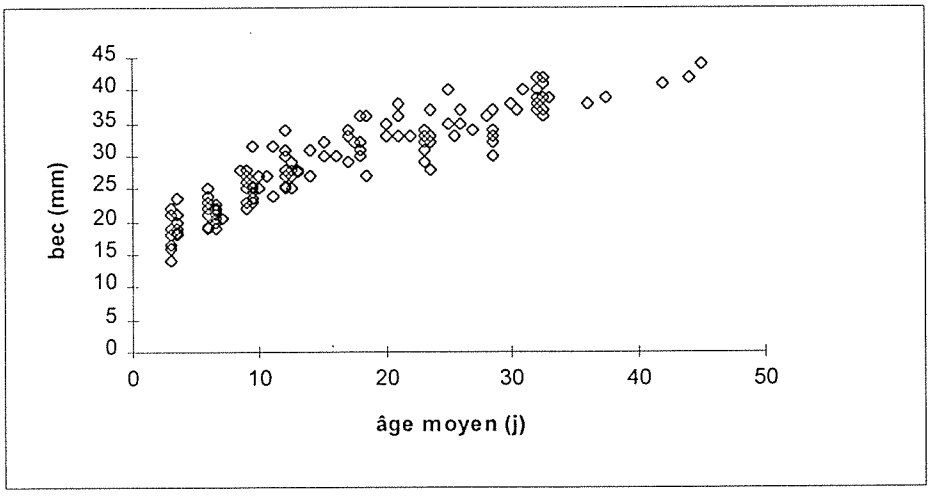

Figure 4: croissance du bec chez les poussins de Noddis bruns en Martinique

ayant éclos qui ont quitté le nid ou qui sont morts dans leurs premiers jours. Dans ces deux derniers cas, la survie des oeufs serait ici sous-évaluée.

Sur les 47 poussins de Noddis bruns découverts sur les nids numérotés, 32 ont été observés jusqu'à la dernière visite, tandis que 14 avaient disparu lors de la dernière visite ou avant. Un seul cadavre, un poussin de quelques jours, a été retrouvé, sec, à un mètre du nid. Toutefois, nous avons constaté l'apparition d'au moins quatre nouveaux individus dans des nids auparavant vides. Ces individus ont été détectés car leurs mensurations ne correspondaient pas à celles attendues pour les poussins présents au début. Sur ces quatre individus, deux furent observés jusqu'à la dernière visite. Tous les nids de la zone ayant été numérotés et suivis, ces poussins apparus ne peuvent provenir que de nids suivis dont les poussins ont disparu. Au total, ce sont donc 34 poussins qui ont été observés jusqu'à la dernière visite, sur un total de 47, ce qui donne un **taux apparent de survie des poussins de 68%**.

Cependant, là aussi, ce calcul ne peut être retenu que comme une estimation approximative. D'une part, le devenir des poussins n'a pas été suivi jusqu'à l'envol, sauf pour quelques individus, car les gardiens de l'environnement n'étaient alors plus disponibles et les poussins qui n'étaient pas marqués, se mélangeaient entre eux. D'autre part, les poussins étant de plus en plus mobiles, il n'était pas toujours aisé de retrouver le poussin mesuré lors des visites précédentes, à partir du nid numéroté. La disparition d'un poussin lors d'un contrôle ne signifie donc pas automatiquement que ce poussin est mort. Parmi les 32 nids où le poussin a été observé vivant lors de la dernière visite, on note six nids où le poussin a disparu temporairement pendant une ou deux visites, pour réapparaître ensuite. Enfin, parmi les 12 cas où il y a eu disparition du poussin, celle-ci a été constatée sur sept nids lors de la dernière visite uniquement. Si, dans une hypothèse optimiste, les poussins de ces sept nids s'étaient seulement déplacés et étaient toujours en vie, le taux de **survie juvénile** serait alors de **87%**.

2.7. Taux de parasitisme des poussins de Noddis

Des parasites externes ont été trouvés sur 39 des 44 poussins de Noddis. Le nombre d'ectoparasites présents sur chaque poussin reste cependant modéré, puisqu'il n'a été jugé "important" qu'à deux reprises par les opérateurs. Bien que l'examen des parasites sur les poussins n'ait pas été effectué de manière systématique, on a pu constater chez certains individus, une évolution de la charge parasitaire au cours de la croissance, avec l'apparition de parasites sur des sujets auparavant sains (cinq cas), ou au contraire la disparition des parasites (trois cas), voire les deux à la suite (un cas).

3. Sternes bridées

3.1. Effectif des Sternes bridées sur la réserve

Entre 80 et 100 couples de Sternes à collier *Sterna anaethetus*, se sont reproduits sur l'îlet Hardy en 1997. Sur l'îlet Percé, ce sont 27 Sternes bridées qui ont été dénombrées en périphérie de la colonie de Sternes fuligineuses, le 24 juin. Seulement quatre Sternes bridées ont été dénombrées sur l'îlet Burgeaux, depuis l'îlet Percé, toujours le 24 juin. Le 21 juillet, deux Sternes bridées ont été distinguées des Sternes fuligineuses, toujours sur l'îlet Burgeaux, mais depuis l'îlet Hardy. Enfin, sur l'îlet Poirier, ce sont 15 nids de cette espèce qui ont été

trouvés le 25 juin. Ainsi, la population de Sternes à collier nichant sur la réserve des îlets de Sainte Anne est estimée à **130 couples** (110-150).

3.2. Dates d'éclosion et de ponte des Sternes bridées

La plupart des nids de Sternes à collier ont été découverts sur l'îlet Hardy avec un poussin déjà éclos. Comme pour les Noddis, il a donc fallu utiliser un modèle mathématique pour déduire la date d'éclosion des poussins à partir des mesures biométriques prises sur eux. Nous avons utilisé ici l'équation inverse d'une équation logistique calculée par Hulsman et Langham (1985) pour décrire la croissance de l'aile pliée de cette espèce. Cette courbe qui a été calculée à partir de mesures effectuées sur une population australienne semble en effet bien décrire la croissance de l'aile de la population martiniquaise (Fig. 15).

A partir de ce calcul, les éclosions des Sternes bridées se sont réparties en 1997 comme suit: une éclosion à la fin de la première décade de juin ; dix éclosions lors de la décade suivante ; 12 lors de la dernière décade de juin ; cinq éclosions au cours de la première décade de juillet, puis trois lors de la suivante. Les éclosions se sont donc étalées sur une quarantaine de jours, sur l'îlet Hardy en 1997. Les **pontes** ont été déposées au cours du mois de **mai** et au **début** du mois de **juin**.

3.3. Dimensions des oeufs de Sternes bridées

Les **oeufs** de Sternes bridées mesuraient en moyenne **46,2 mm de long** (écart type = 1,6 ; 44-49,3 ; n= 12) et **33,4 mm de large** (écart type = 1,1 ; 31,5-35,5 ; n= 12). Leur volume, calculé à partir de la formule de Brown (1976), était en moyenne de **26,3 ml** (écart type = 2,4 ; 22,9-30,1 ; n= 12).

3.4. Croissance des poussins de Sterne bridée

Les courbes de croissance des poussins de Sternes à collier (Fig. 5 à 7) ont été construites à partir des mesures sur les poussins dont la date de naissance était connue approximativement par l'observation de l'oeuf, puis du poussin. Cela totalise **six individus** dont l'âge est connu à cinq jours près, et un autre dont la date d'éclosion se situe dans une fourchette de huit jours. Comme précédemment avec les Noddis, ce sont les courbes utilisant l'âge moyen qui sont présentées ici. La courbe de **croissance du poids** des Sternes bridées (Fig.5) rappelle beaucoup celle observée chez les Noddis (Fig. 2), avec dans un premier temps, une croissance linéaire rapide, jusque vers 25 jours, qui s'essouffle en un plateau autour du trentième jour, pour diminuer à partir du quarantième jour.

Bien que le nombre de points utilisés soit faible, les mesures d'**aile pliée** prises sur les sept poussins de Sternes bridées décrivent une courbe tout à fait semblable à celle des Noddis (Fig. 6, comparée à Fig. 3), avec une croissance faible pendant les dix premiers jours, qui s'accélère ensuite pour garder la même pente jusqu'à la fin des mesures.

La **croissance du bec** (Fig. 7) est à son tour identique à celle observée chez les Noddis bruns (fig.4), avec d'abord une forte croissance linéaire, jusque vers 18 jours, puis une pente plus faible, qui semble à peu près constante jusqu'à la fin des mesures.

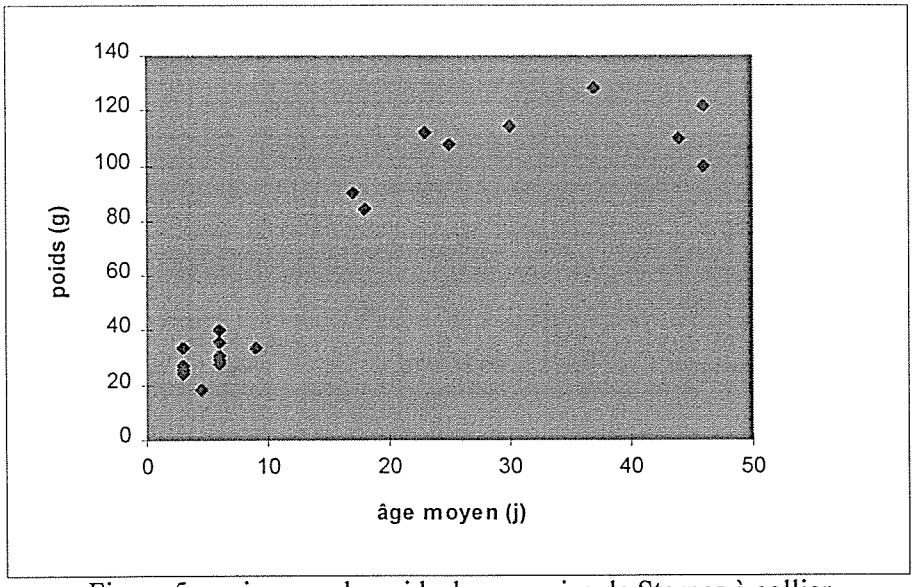

Figure 5: croissance du poids des poussins de Sternes à collier

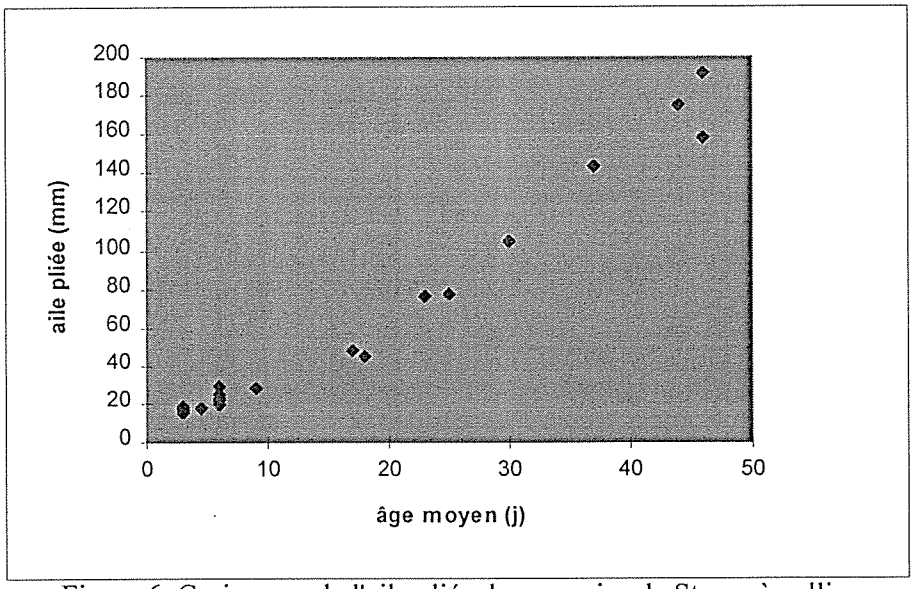

Figure 6: Croissance de l'aile pliée des poussins de Sterne à collier

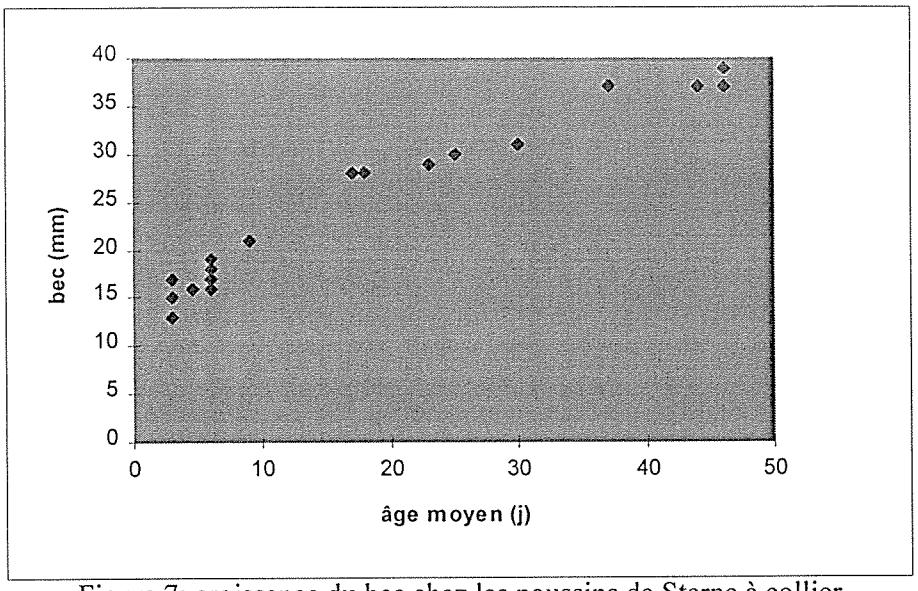

Figure 7: croissance du bec chez les poussins de Sterne à collier

3.5. Succès reproducteur des Sternes bridées

Le calcul du **taux de survie des oeufs** est ici encore plus délicat qu'il ne l'était avec les Noddis, puisque seulement 13 nids ont été découverts alors qu'ils contenaient encore un oeuf, sur les 30 nids numérotés sur l'îlet Hardy. Sur ces 13 oeufs, six ont donné un poussin avec certitude, tandis que les sept autres ont disparu. Cependant, sur trois de ces sept nids, un adulte alarmait à proximité lors de la visite infructueuse, ce qui laisse supposer qu'un poussin vivant était présent. Il faut rappeler la grande habileté de ces poussins au duvet cryptique à se cacher dans la végétation et les anfractuosités des rochers. Deux estimations de la survie au stade oeuf peuvent donc être retenues: **46% ou 69%**, en se rappelant toutefois que ces chiffres ne sont probablement pas représentatifs de la population de la réserve.

Le calcul du taux de survie des poussins donne lui aussi des résultats bien faibles, avec seulement 13 poussins retrouvés près de leur nid à la dernière visite, ce qui conduit à une estimation de **59%** de survie. Là aussi, de nombreux poussins encore vivants ont pu être manqués car trop bien cachés. Sept poussins sont ainsi réapparus à des stades avancés, forcés de quitter le trou devenu trop exigu dans lequel ils se réfugiaient.

4. Autres espèces animales observées sur ou au-dessus des îlets

Outre les cinq espèces d'oiseaux marins nicheurs (Phaéton à bec rouge, Puffin d'Audubon, Sternes fuligineuse et bridée, Noddi brun), **dix-huit** autres espèces aviennes ont été contactées au cours de cette première partie d'étude, sur les îlets ou en vol au-dessus de la réserve.

Deux espèces de passereaux nichent sur les îlets: **l'Hirondelle à ventre blanc** *Progne dominicensis*, dont au moins un couple niche sur un gros bloc de rocher à la pointe sud-est de l'îlet Hardy (transport de matériaux le 23/8) et le **Quiscale merle** *Quiscalus lugubris*, dont deux couples élevaient des jeunes en juin 1997 dans un bosquet au niveau de la plage de l'îlet Hardy. Ces oiseaux ont entrepris une nouvelle ponte au début du mois d'août 1997. Cette espèce a également été observée sur les deux autres îlets visités, Percé et Poirier (où elle

niche). La population de Quiscales de la réserve doit être suivie de près car cette espèce serait un prédateur d'oeufs et de jeunes poussins de Sternes (Bénito-Espinal 1996, Bon Saint Côme comm. pers.).

Une à deux **Frégates** *Fregata magnificens* ont été observées occasionnellement en vol au-dessus des colonies, sans qu'aucun acte de prédation n'ait été tenté. Le **Balbuzard pêcheur** *Pandion halieatus* passe parfois au-dessus des eaux de la réserve (23/7/1997).

Le **Faucon pélerin** *Falco peregrinus* hiverne en Martinique. Ce prédateur spécialisé dans la capture d'oiseaux en vol peut s'attaquer aux jeunes Sternes encore malhabiles. En janvier et février 1998, les Puffins adultes ont eu à éviter un individu qui cherchait à les capturer au crépuscule à leur retour sur l'îlet Hardy. Un cadavre de Puffin tué par un Faucon a en effet été retrouvé le 28 janvier par C. Moyon et le 13 février, un Faucon pélerin est passé trois fois en vol au-dessus de l'entrée de la cavité.

Dix espèces de **limicoles** ont été observées sur la réserve, principalement en août et septembre 1997, la plupart sur la plage de l'îlet Hardy: **Pluvier semi-palmé** *Charadrius semipalmatus* ; **Huitrier d'Amérique** *Haematopus palliatus* (mars 1998) ; **Chevalier grivelé** *Actitis macularia* ; **Tournepierre à collier** *Arenaria interpres* ; **Bécasseau sanderling** *Calidris alba* ; **Bécasseau minuscule** *Calidris minutilla* ; **Bécasseau semipalmé** *Calidris pusilla* ; **Bécassin roux** *Limnodromus griseus* ; **Courlis corlieu** *Numenius phaeopus* (un individu à la pointe sud de l'îlet Hardy, le 17 septembre) ; **Petit chevalier** *Tringa flavipes*. Ce sont parfois de grands groupes qui s'y rassemblent: 32 individus de jour, le 17 septembre ; une centaine de nuit, le 16 août. Les Tournepierres sont observés presque à chaque sortie, aussi bien de juin à septembre qu'à partir de janvier, par groupes de cinq à 14 individus.

La **Sterne de Dougall** *Sterna dougallii* ne niche plus sur les îlets de Sainte Anne. Des individus isolés sont observés en vol en juin et en août. Un immature de **Sterne royale** *Sterna maxima* a été observé le 26 août 1997. Une **Mouette atricille** *Larus atricilla* est passée le huit août 1997.

Un **Colibri madère** *Eulampis jugularis* a été vu sur l'îlet Hardy, le 30 juillet 1997.

Un crâne de **Rat** *Rattus sp.* a été trouvé sur l'îlet Poirier à la mi-septembre et un cadavre frais gisait sur la plage de l'îlet Hardy le 12 février 1998 (noyé?). A part ces deux cadavres, aucun individu n'a été observé, de jour comme de nuit, ni aucune trace explicite, à part peut-être un oeuf prédaté de Sterne fuligineuse, ouvert largement sur le côté.

Une **Tortue carette** a cherché à déposer sa ponte sur la plage de l'îlet Hardy, le 16 août 1998.

5. Dérangements humains

La plage de l'îlet Hardy est fréquentée toute l'année par des touristes ou des personnes locales qui y accostent en bateau de plaisance ou à moteur, ou en canoë. Certains se font déposer par Taxicap (mai 1996). Au mois d'août 1997, la plage était occupée presque tous les après-midis de beau temps par jusqu'à 20 personnes. A plusieurs reprises, des individus ont

traversé l'île alors que les Sternes étaient présentes. Un individu s'y est même promené avec son chien.

Cette fréquentation régulière constitue une source de dérangements non négligeable qui peut se révéler très néfaste pour la reproduction des Sternes fuligineuses et les autres espèces, lorsqu'elle se produit en période d'incubation et pendant les premières semaines d'élevage des jeunes.

La plage de l'îlet Hardy accueuille également en période de migration, des troupes parfois importantes de limicoles (Cf. chapitre précédent), particulièrement entre août et octobre. La réserve constitue donc un refuge pour ces migrateurs qui, sur la grande île (Martinique), doivent éviter les coups de fusil des chasseurs ou la griffe d'un chat haret. Ainsi, même en dehors de la période de reproduction des Sternes, la fréquentation de la plage par des touristes est à proscrire car elle est susceptible de priver ces oiseaux migrateurs d'un site d'acceuil favorable.

Il est impératif que des mesures efficaces soient prises par les autorités responsables de la surveillance de la réserve, le Parc Naturel Régional et L'Office National des Forêts, pour faire cesser ce bafouement permanent de la loi et du bon sens. Il s'agit d'organiser une surveillance régulière, notamment pendant les wek-ends et les vacances. Il faudrait avertir fermement les différentes sociétés de tourisme qui y amènent régulièrement des touristes, telles le loueur de canoës, Taxicap et le Club Med.

IV. Discussion: comparaison des résultats obtenus à ceux d'autres études

1. Saisonnalité de la reproduction et dates de ponte

Les mers tropicales sont caractérisées par une faible variation saisonnière de la production végétale et animale, en liaison avec des conditions abiotiques relativement constantes. Les oiseaux marins répondent à l'absence de saisonnalité des ressources trophiques, par un étalement de la reproduction sur de longues périodes, voire sur l'année entière. Certaines eaux tropicales présentent des variations saisonnières des ressources trophiques qui conduisent les oiseaux qui y vivent à se reproduire pendant une fenêtre annuelle fixe. Il existe ainsi, au sein des mêmes espèces, des populations qui se reproduisent à toute époque et d'autres qui ne pondent leurs oeufs qu'entre certaines dates. Les cinq espèces nichant sur les îlets de Sainte Anne présentent des populations de ces deux types (revues *in* Ashmole 1963 pour *S. fuscata* et Megyesi et Griffin 1996 pour *A. stolidus*).

Dans les populations où la reproduction est étalée sur l'année, le cycle de reproduction (temps pour un oiseau entre l'initiation d'une période de reproduction et la suivante) est généralement inférieur à 12 mois. Plutôt proche de 9-10 mois, il correspond au temps nécessaire pour réaliser la reproduction et la mue.

La saisonnalité de la reproduction peut être dictée par une contrainte autre que les variations saisonnières des ressources trophiques. Ainsi, sur la côte du Kenya, les Sternes nichent pendant la mousson, quand les îlots coralliens sont inaccessibles en raison de vents violents et des hauts niveaux d'eau des marées basses de mortes eaux (Britton et Brown 1974).

En Martinique, la reproduction est saisonnière, mais les dates auxquelles les oiseaux retournent sur les îlets pour se reproduire semblent assez plastiques, probablement en réponse

à des variations saisonnières des ressources trophiques moins marquées et moins prédictibles (d'amplitude régulière d'une année sur l'autre) qu'en milieu tempéré et peut-être aussi qu'à Porto-Rico (Morris et Chardine 1992). Il semble également que les dates d'arrivée des Noddis sur les colonies diffèrent entre la population martiniquaise et la population guadeloupéenne (Feldmann comm. pers.). L'enregistrement des fluctuations inter-annuelles des dates d'arrivée et de reproduction doit constituer une préoccupation prioritaire du suivi à long terme des populations d'oiseaux marins de la réserve.

2. Taille des pontes et dimensions des oeufs

Les **Sternes tropicales** pondent généralement **un seul oeuf** par nid. Chez le **Noddi brun** toutefois, plusieurs auteurs ont observé des **pontes de deux oeufs**, dans un faible nombre de nids (179 sur 11932: **1,5%**, Brown 1975 ; 11 sur 864: **1,3%**, Diamond et Prys-Jones 1986). Dans d'autres colonies, aucune ponte de plus d'un oeuf n'a été trouvée chez cette espèce (Stonehouse 1963, N = 113 ; Britton et Brown 1974 ; Morris et Chardine 1992, N = 406 ; Megyesi et Griffin 1996, N = 2889). Il est probable que toutes les pontes de deux ou trois oeufs observées chez cette espèce, comme chez la Sterne fuligineuse, correspondent en fait à des pontes artificielles déposées par plusieurs femelles, chaque femelle ne pondant réellement qu'un seul oeuf (Brown 1975).

Nous avons comparé les dimensions des **oeufs de Sternes fuligineuses** mesurées pendant l'étude à celles relevées vingt ans plus tôt au même endroit par le Père Pinchon (1976), ainsi qu'aux dimensions obtenues sur la même espèce sur l'île d'Ascension (Stonehouse 1963) et sur celle de Manana, au large de l'île d'Oahu dans l'archipel d'Hawaii (Brown 1973). Tous ces chiffres sont présentés dans le tableau 1 en annexe.

Les valeurs extrêmes citées par Pinchon sont inclues dans la partie inférieure des intervalles de confiance de nos mesures ou juste en limite. L'analyse de variance révèle que les trois populations comparées pondent des oeufs de dimension différentes pour les trois paramètres mesurés (longueur, largeur et volume, $P < 0,005$ pour ces trois variables). L'utilisation du test de Student-Newman-Keuls permet de dire que les oeufs des Sternes fuligineuses de l'île d'Ascension sont plus longs que ceux d'Oahu ($P < 0,01$), qui eux-mêmes ne sont pas significativement plus longs que ceux de Martinique ($P > 0,05$). De même, les oeufs d'Ascension sont plus volumineux que ceux d'Oahu ($P < 0,01$), mais ils ne sont pas plus larges que ces derniers ($P > 0,05$). Les oeufs de Martinique sont moins larges et moins volumineux que ceux de ces deux îles ($P < 0,05$). Il est intéressant de noter que si l'échantillon mesuré avait été doublé (N = 30 au lieu de 14), les oeufs de Martinique auraient été jugés par les tests statistiques, plus courts que ceux d'Oahu, avec un risque d'erreur α inférieur à 5%.

Les **oeufs de Noddis bruns** de Martinique ont eux été comparés à ceux de quatre autres îles: Ascension dans l'Atlantique sud (Stonehouse 1963), Manana (Brown 1976) et Tern Island (Megyesi et Griffin 1996), deux îles de l'archipel hawaiien et Cayo Noroeste, près de l'île de Culebra, à l'est de Porto-Rico (Morris et Chardine 1992, données présentées dans le tableau 2 en annexe). Les dimensions des oeufs ne sont pas les mêmes pour ces cinq colonies (analyse de variance, $P < 0,005$ pour la longueur, la largeur et le volume).

Les tests S.N.K. établissent à un seuil de probabilité de 95% que les oeufs de Tern Island sont plus longs que ceux pondus sur Manana, qui eux-mêmes dépassent ceux d'Ascension, les plus courts étant ceux de Porto-Rico. Le trop faible effectif mesuré en Martinique ne permet

pas de distinguer leur longueur de celle des autres colonies. Avec la même moyenne et le même écart type, un effectif de 30 oeufs mesurés conduirait à juger les oeufs de Martinique inférieurs à ceux de Tern Island. En passant à 100 oeufs mesurés, ils seraient jugés plus longs que ceux de Porto-Rico. Enfin, en mesurant 150 oeufs, ils se révéleraient également plus courts que ceux des îles d'Ascension et de Manana.

Pour ce qui est de la largeur, c'est la Martinique qui détient la dernière place. Le test S.N.K. classe en effet les cinq colonies dans l'ordre de largeur décroissante suivant: Tern Island > Ascension > Manana > Porto-Rico > Martinique ($P< 0,05$).

Le test S.N.K. pratiqué sur les volumes des oeufs aboutit au même classement des colonies que la largeur ($P<0,05$).

Les dimensions des **oeufs de Sternes à collier** mesurés lors de l'étude ont été comparées aux valeurs extrêmes données par Pinchon sur le même site (1976) et à celles relevées par Diamond (1976) aux Seychelles (Tabl. en annexe). Comme pour les Sternes fuligineuses, les valeurs données par Pinchon se situent dans la partie inférieure des intervalles de confiance de nos mesures, voire en limite. C'est également le cas de 28 oeufs mesurés sur la côte kenyane (Britton et Brown 1974). Les oeufs de Martinique en 1997 se révèlent plus longs et plus larges que ceux des Seychelles (tests t, $P< 0,005$).

3. Couleur des poussins de Noddis bruns

La proportion représentée par chacune des deux phases de coloration des poussins de Noddis en Martinique, a été comparée à celles rencontrées dans six populations de différents archipels, rapportées par Megyesi et Griffin (1996, Tabl. 4, en annexe). Les proportions rencontrées dans ces six populations sont significativement différentes (test X^2, $P< 0,005$). L'emploi d'un test de comparaison multiple simultanée conduit à séparer ces colonies en trois groupes homogènes, à partir des proportions des deux phases de couleur observées. Le premier groupe est constitué par une seule île, Tern Island (centre de l'archipel d'Hawaii), qui comporte trois fois plus de poussins clairs que de foncés. Le deuxième groupe rassemble Porto-Rico et Johnston Atoll (Pacifique central), où les deux phases sont également représentées. Enfin, le dernier groupe est constitué par Manana (partie orientale de l'archipel d'Hawaii), la Martinique, Kure Atoll (nord-ouest de l'archipel d'Hawaii) et Ascension, qui présentent deux à cinq fois plus de poussins sombres que de poussins clairs. Le classement des trois individus dont la coloration avait été jugée intermédiaire en Martinique, en dehors des deux catégories ou dans l'une ou l'autre, ne change pas les résultats du classement de ces sept colonies.

Ces proportions qui sont déterminées par le génotype des parents, restent constantes au sein d'une colonie, sur plusieurs années consécutives, car la composition de la population reproductrice varie peu. Ainsi, les fréquences des poussins sombres et des poussins clairs n'ont pas varié sur Tern Island durant trois années successives (Megyesi et Griffin 1996), comme à Porto-Rico, durant cinq années (Morris et Chardine 1992).

Il est intéressant de noter comme les groupes semblent constitués indépendamment de leur origine géographique, avec notamment les colonies de Martinique et de Porto-Rico géographiquement proches qui présentent des fréquences très différentes, ou encore Tern Island qui présente la plus faible proportion de poussins sombres alors qu'elle se situe géographiquement à mi-chemin entre Manana et Kure Atoll aux proportions en poussins

sombres fortes et semblables. Ces différences pourraient attester un **isolement reproductif** entre ces **populations** (absence de mélange).

4. Croissance des poussins

4.1. Comparaison de la croissance des poussins de Noddis bruns de Martinique à ceux d'autres îles

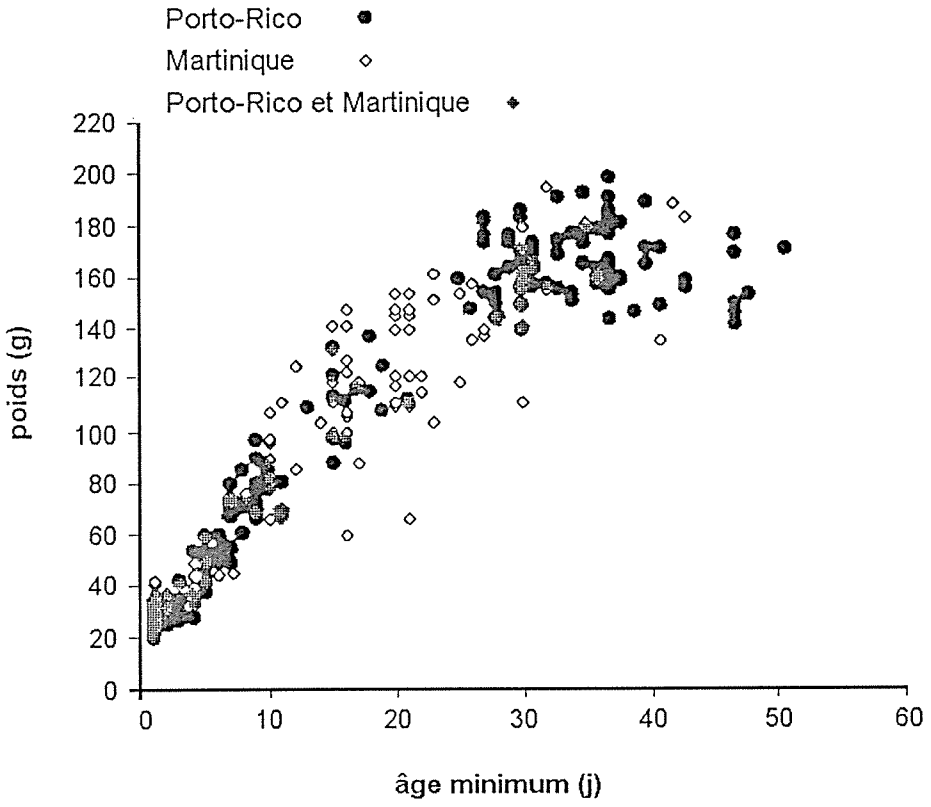

Figure 8: Croissance du poids des poussins de Noddis bruns en Martinique et à Porto-Rico

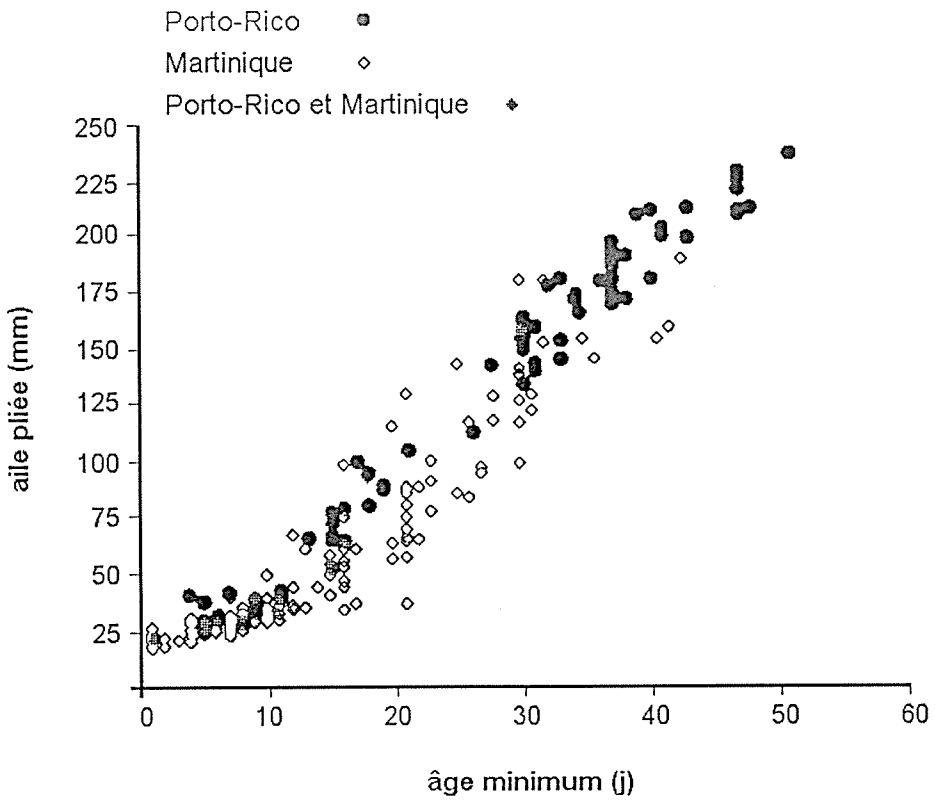

Figure 9: Croissance de l'aile pliée des poussins de Noddis bruns en Martinique et à Porto-Rico

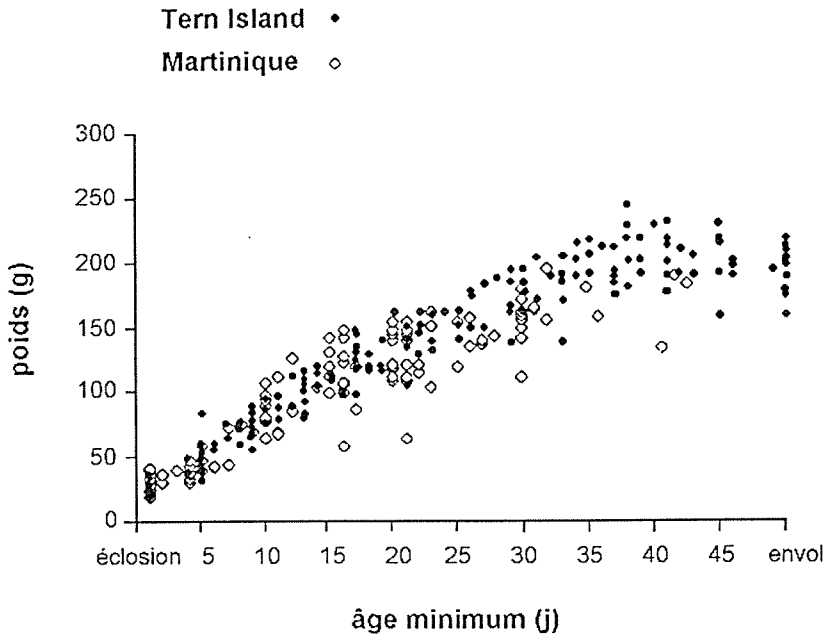

Figure 10: Croissance du poids des poussins de Noddis bruns en Martinique et à Tern Island, Hawaii

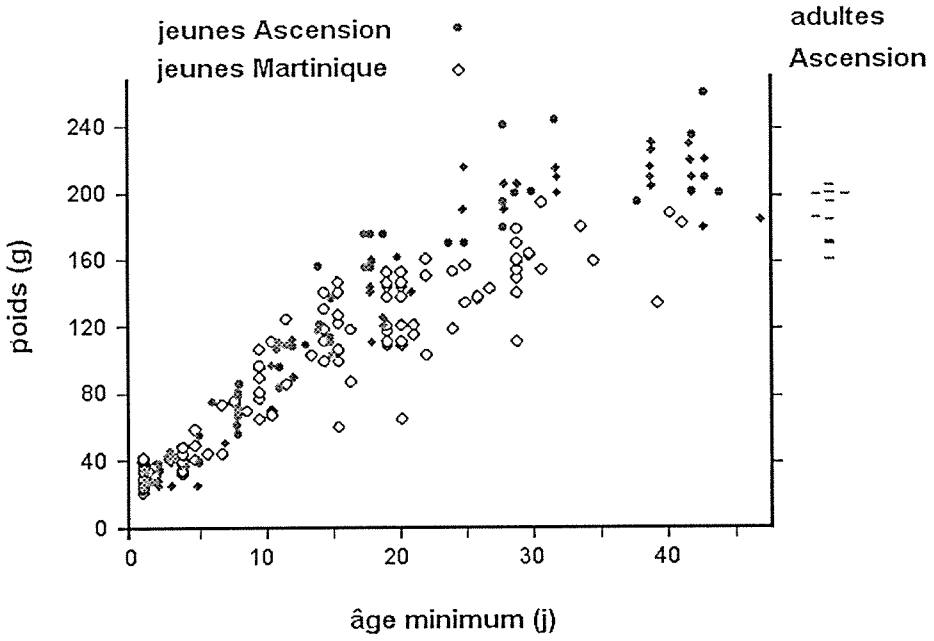

Figure 11: Croissance du poids des poussins de Noddis bruns en Martinique et sur l'île d'Ascension

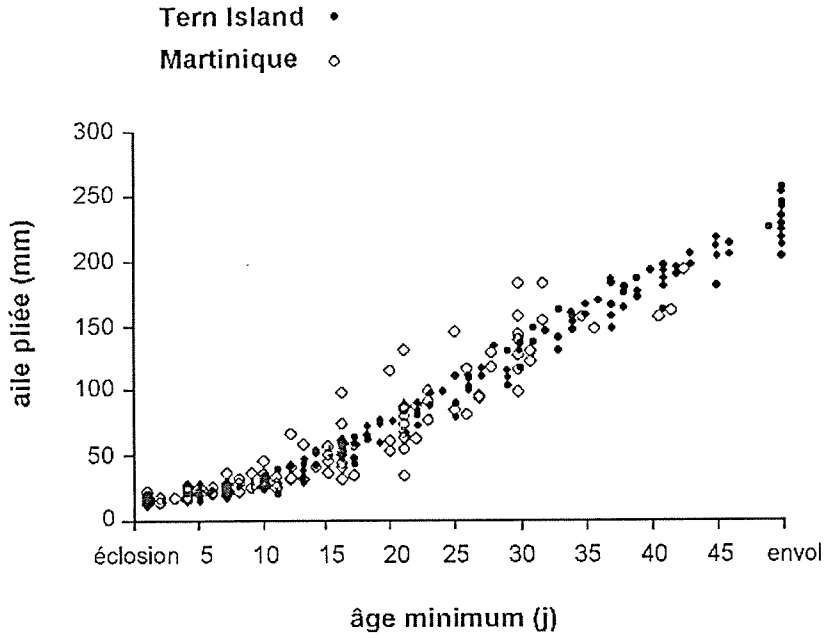

Figure 12: Croissance de l'aile pliée des poussins de Noddis bruns en Martinique et à Tern Island, Hawaii

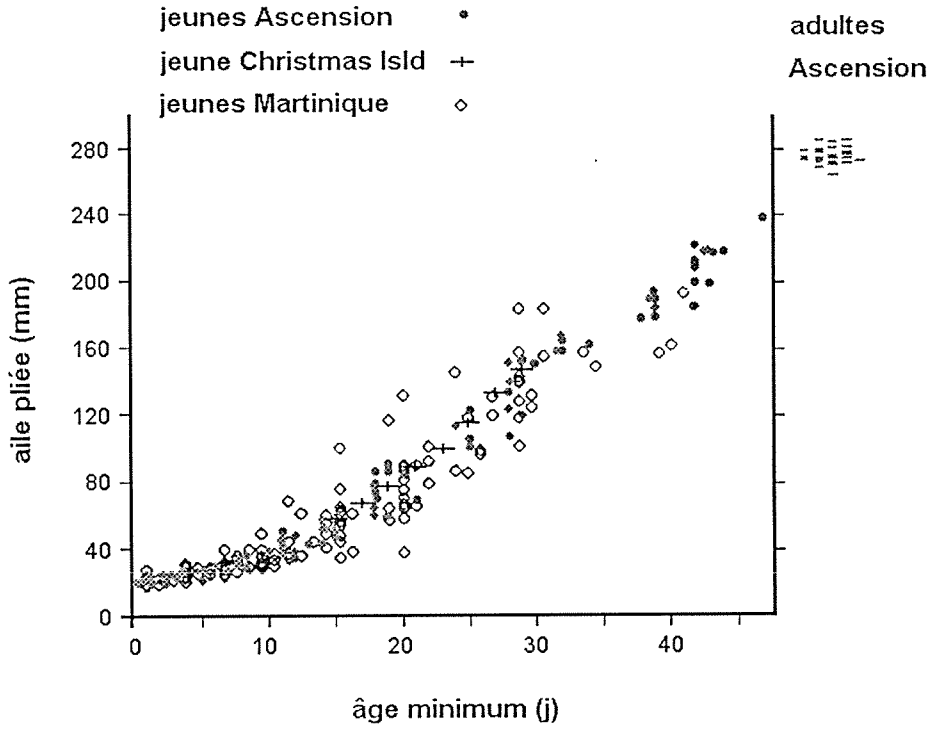

Figure 13: Croissance de l'aile pliée des poussins de Noddis bruns en Martinique et sur l'île d'Ascension

Les courbes de croissance construites à partir de l'âge minimum estimé (Cf. 2.5. des résultats) sont celles qui encadrent le mieux les points dont l'âge exact est connu et qui s'ajustent le mieux aux courbes obtenues pour les populations avec lesquelles nous voulons les comparer (études de Morris et Chardine 1992, Megyesi et Griffin 1996, Dorward et Ashmole 1963). Les courbes de croissance du poids des Noddis bruns de Martinique sont confondues avec celles de Porto-Rico (Fig. 8). Par contre, l'aile pliée des poussins de Martinique semble inférieure à celle des poussins de Porto-Rico du même âge, au moins pour les âges compris entre 15 et 30 jours (Fig. 9). Les longueurs d'aile des poussins de Martinique semblent ensuite rattraper celles de Porto-Rico, mais nous manquons de mesures sur les poussins âgés de plus d'un mois pour pouvoir l'affirmer.

Le poids atteint par les poussins de Noddis en fin de croissance est plus élevé sur Tern Island, dans l'archipel d'Hawaii, et sur l'île d'Ascension, qu'à la Martinique (Fig. 10 et 11). Les trois courbes sont confondues au début de la croissance du poussin, puis la pente de la courbe de Martinique s'abaisse plus tôt que les deux autres, se séparant de la courbe hawaiienne vers 30 jours et de la courbe d'Ascension vers 20 jours. Le poids maximum semble être atteint dès 30 jours en Martinique, comme à Porto-Rico et à Ascension, tandis que les poussins de Tern Island continuent de prendre du poids jusqu'à 38 jours. Cette différence dans le poids maximum atteint par les poussins est à mettre en relation avec les différences de poids entre les adultes de ces populations. Les Noddis bruns adultes de Tern Island sont en effet significativement plus lourds que ceux d'Ascension et de Porto-Rico (Megyesi et Griffin 1996) et les adultes d'Ascension sont à leur tour plus lourds que ceux de Porto-Rico ($t = 2,7$; $\nu = 154$; $P < 0,005$; d'après Dorward et Ashmole 1963 et Chardine et Morris 1989). Là aussi,

il nous faudrait plus de mesures sur les poussins âgés de plus de trente jours, ainsi que des mesures sur des adultes, pour pouvoir confirmer ces impressions.

La croissance de l'aile pliée paraît identique sur Tern Island et sur les îlets de Sainte Anne (Fig. 12). Les courbes sont également très semblables entre Ascension et la Martinique, toutefois, les ailes des poussins d'Ascension âgés de plus de 20 jours pourraient bien être légèrement plus longues que celles des poussins de Martinique (Fig. 13). Ici aussi, des mesures sur des poussins plus âgés et sur des adultes, seraient nécessaires.

La comparaison de la croissance de la longueur du bec n'est pas possible car nous avons mesuré la longueur du bec depuis son extrémité jusqu'à l'insertion sur le crâne, tandis que sur Tern Island et Ascension, c'est la distance entre la pointe du bec et les premières plumes du front qui a été relevée. A Porto-Rico, c'est la distance tête-nuque qui a été suivie.

Ces comparaisons sont intéressantes, car elles peuvent permettre de mieux comprendre le fonctionnement de la population de Noddis bruns se reproduisant en Martinique. La croissance plus lente des ailes en Martinique par rapport à ce qu'elle est à Porto-Rico peut refléter une source d'approvisionnement moins abondante au moment de l'étude. Il est possible aussi que les Noddis martiniquais aient des ailes plus courtes, mais ce serait surprenant, vu la proximité des deux sites. Cela reste à vérifier.

Le poids plus élevé des Noddis hawaiiens et d'Ascension correspond peut-être à une adaptation de ces populations à une fluctuation imprévisible des ressources alimentaires, pour faire face à des périodes de pénurie soudaines, tandis que les oiseaux antillais pourraient bénéficier de ressources plus prédicables, d'une année sur l'autre, comme c'est le cas à Porto-Rico (Morris et Chardine 1992).

4.2. Comparaison de la croissance des Sternes bridées martiniquaises et australiennes.

Les figures 14 et 15 superposent nos mesures de poids et de longueur d'aile de Sternes bridées aux modèles mathématiques décrivant la croissance de ces paramètres dans une population de la même espèce, nichant sur la Grande Barrière de Corail en Australie (Hulsman et Langham 1985). On observe un bon ajustement de nos points à ces deux modèles, en particulier pour l'aile pliée, ce qui indique une forte similitude de la biologie de ces deux populations et des conditions environnementales dans lesquelles elles vivent.

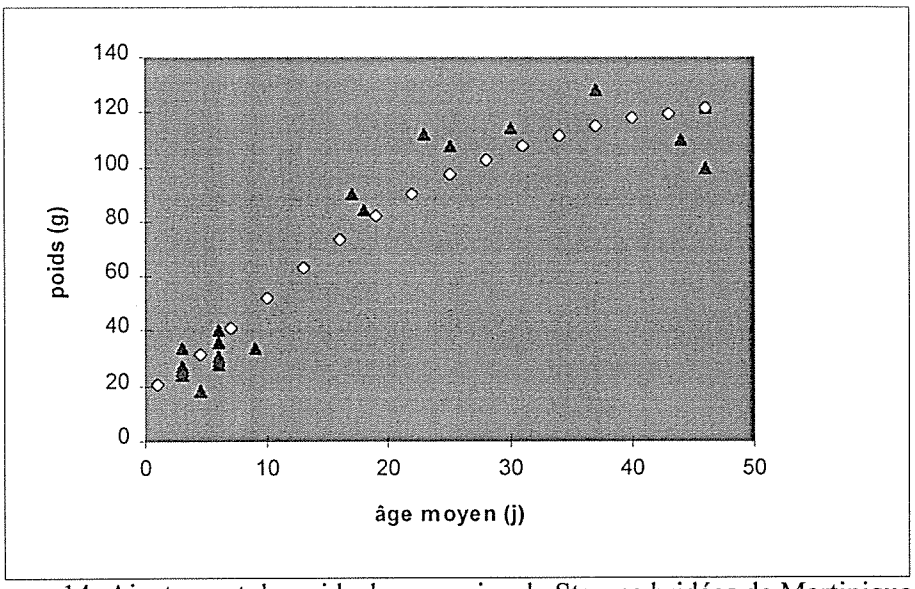

Figure 14: Ajustement du poids des poussins de Sternes bridées de Martinique, à la courbe de Gompertz qui modélise la croissance du poids de cette espèce en Australie

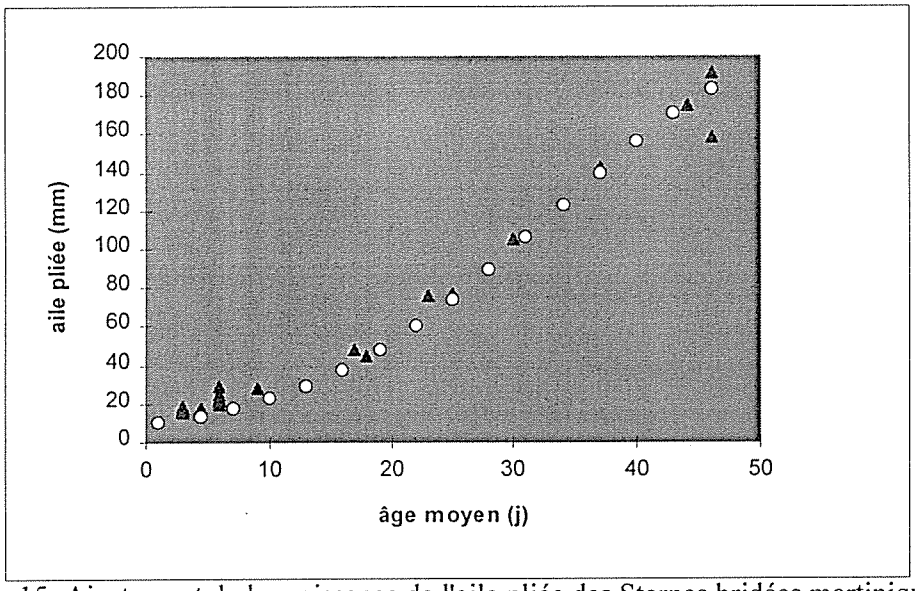

Figure 15: Ajustement de la croissance de l'aile pliée des Sternes bridées martiniquaises au modèle logistique décrivant la croissance de l'aile pliée dans une population australienne

4.3. Commentaires sur les stratégies de croissance observées chez les Sternes tropicales

Le développement des poussins est très semblable entre les trois espèces de Sternes présentes sur la réserve (Feare 1976a et Brown 1976 pour la Sterne fuligineuse ; cette étude, Hulsman et Langham 1985 pour la Sterne bridée ; cette étude, Dorward et Ashmole 1963, Morris et Chardine 1992, Megyesi et Griffin 1996 pour le Noddi brun). La croissance de ces oiseaux pélagiques tropicaux est beaucoup plus lente que celle d'espèces apparentées qui se

reproduisent en climat tempéré ou qui se nourrissent à proximité des côtes. La lenteur du développement de ces oiseaux doit être mise en relation avec les faibles taux de capture des adultes qui recherchent des proies dispersées dans l'immensité des océans (Ricklefs 1978, *in* Langham 1986). La croissance lente des poussins serait ainsi une adaptation à la rareté et à la distribution hétérogène de la nourriture dans les mers tropicales.

Les taux de croissance sont en réalité ajustés pour rendre les besoins énergétiques du poussin relativement constants tout au long de son développement. Cela permet d'optimiser la capacité de pêche des parents, supposée uniforme au cours de la période de reproduction (Ricklefs et White 1981). L'énergie de maintenance augmentant avec la taille du poussin, l'énergie investie dans la croissance diminue au cours du développement, pour conserver un budget énergétique global constant. Ces mouvements métaboliques observés chez la Sterne fuligineuse, diffèrent grandement de ceux décrits chez la Sterne pierregarin *Sterna hirundo*, une espèce de climat tempéré qui pêche à proximité des colonies et élève trois jeunes par nichée (Ricklefs et White 1981). En effet chez cette dernière, le développement du poussin est deux fois plus rapide (envol à 30 jours contre 60 jours pour *S. fuscata*) et l'énergie investie dans la croissance, comme les besoins énergétiques globaux, augmentent avec l'âge, jusqu'à un maximum entre 15 et 20 jours (Ricklefs et White 1981).

La proportion d'énergie accumulée sous forme de lipides est également plus importante chez le poussin de Sterne fuligineuse que chez celui de Sterne pierregarin, ce qui permet au premier de supporter des périodes de jeûne d'un à quelques jours, contrairement au second (Ricklefs et White 1981). Chez ces espèces pélagiques, le poids maximal est atteint bien avant la pousse complète des ailes (respectivement 40 jours et 60 jours chez la Sterne bridée), tandis que chez des espèces côtières sympatriques, le poids maximal est atteint au moment de l'envol (35 à 41 jours pour la Sterne huppée, Langham 1986). Cette croissance lente favorisant l'accumulation rapide de réserves se révèle avantageuse dans un environnement marin où la fluctuation des ressources est imprévisible. Elle constitue un atout pour faire face aux tempêtes tropicales et aux cyclones (Langham 1986).

5. Succès reproducteur

5.1. Succès reproducteurs observés dans d'autres colonies

Aux **Seychelles**, le **taux de survie des oeufs** de **Sternes fuligineuses** se situe autour de **75%** au centre de la colonie, pour tomber à **10%** en périphérie (Feare 1976a). La plupart des pertes se produisent pendant les premiers jours d'incubation. Le **taux de survie des poussins** jusqu'à l'envol est de **65%**, avec une mortalité plus importante chez les poussins éclos en fin de période de reproduction. La moitié des poussins disparus périssent au cours des dix premiers jours après l'éclosion.

Sur l'île d'**Ascension**, Ashmole (1963) a constaté une très **grande variabilité du succès reproducteur** entre différentes parties des colonies et entre deux périodes de reproduction successives. Lors de la première période de reproduction suivie qui s'est révélée la plus productive, sur un petit groupe de 103 oeufs pondus surveillés, seuls 48 poussins ont éclos dont environ une dizaine atteignirent l'âge d'envol (**10%**). Lors de la période de reproduction suivante, une colonie de 6500 oeufs ne produisit qu'environ 112 juvéniles volants (**1,7%**), tandis que dans une colonie voisine, de plus 10 000 oeufs, qui subit une forte prédation par les Frégates, en plus des Chats harets, aucun poussin ne survécut (**0%**).

Le **succès reproducteur** du **Noddi brun** est très variable d'une région à une autre. Ainsi, à **Porto-Rico**, la survie des oeufs était, sur trois années successives, de 97%, 83% et 72% et la survie des poussins jusqu'à l'envol était de 94% et de 82% lors des deux premières années, conduisant à des **succès reproducteurs** de **91%** et **68%** (Morris et Chardine 1992).

Sur **Tern Island**, dans l'archipel de Hawaii, la survie des oeufs était de 77%, 48%, 82% et 78% au cours de quatre années, tandis que la survie des poussins était de 36%, 3%, 46% et 57%, pour aboutir à des **succès reproducteurs annuels** de **28%, 1,2%, 38% et 45%** (Megyesi et Griffin 1996).

Sur l'atoll d'Aldabra aux **Seychelles**, le succès reproducteur des Noddis bruns est **faible**, avec des pertes s'étendant souvent à tous les oeufs ou tous les poussins d'une colonie (Diamond et Prys-Jones 1986).

Sur la grande barrière de corail, en **Australie**, les **Sternes bridées** présentent sur quatre années une **survie des oeufs supérieure à 90%** et un taux de **survie des poussins de 77% à 100%**, sauf lors de la saison de reproduction 1975-76 où un cyclone passa à proximité de la colonie (Hulsman et Langham 1985).

5.2. Facteurs influant sur le succès reproducteur des Sternes tropicales

Plusieurs facteurs peuvent influencer le succès reproducteur des colonies d'oiseaux marins. Ces facteurs intervenant souvent simultanément, il est parfois difficile de démêler l'importance relative de chacun d'eux.

Le succès reproducteur très élevé des Noddis bruns observés à Porto-Rico est attribué à la proximité **d'une source de nourriture prédictible** d'une année sur l'autre, qui permet un approvisionnement en excès, des adultes comme des poussins, pendant la période de reproduction (Morris et Chardine 1992). A l'inverse, Ashmole (1962) a observé sur l'île d'Ascension chez le Noddi noir *Anous tenuirostris*, des périodes de **famine** importantes, qui conduisaient à la faillite de plus de 98% des nichées. Les difficultés d'approvisionnement des adultes semblent également être en grande partie responsables des succès reproducteurs si lamentablement bas déjà cités pour les Sternes fuligineuses au même endroit (Ashmole 1963). Aux Seychelles, où la survie des poussins de cette espèce est bien meilleure (65%, Cf. plus tôt), les individus morts de faim représentent au moins 17% des disparus (Feare 1976a).

Les **aléas météorologiques** souvent violents dans les mers tropicales, peuvent affecter le succès reproducteur des colonies de Sternes en agissant à différents niveaux. Aux Seychelles, les **fortes marées** peuvent emporter les oeufs et les poussins déposés sur certains îlots coralliens (Diamond et Prys-Jones 1986).

Des **pluies torrentielles** accompagnées de **vents violents**, lors de tempêtes tropicales ou de cyclones, peuvent anéantir des colonies en détruisant des oeufs et des poussins et en provoquant l'abandon du site par les adultes (Diamond et Prys-Jones 1986). Même sans être violentes, des pluies qui durent longtemps obligent les adultes à quitter temporairement leurs jeunes poussins qui, trempés, doivent brûler leurs réserves pour maintenir leur température corporelle. Dans le même temps, la **pêche** devient beaucoup plus **difficile** pour les adultes. On assiste donc souvent, après des pluies prolongées ou des cyclones, à une diminution du poids des poussins, qui peut être fatale à certains d'entre eux (Feare 1976a et White *et al.* 1976 *in* Hulsman 1986, pour *Sterna fuscata*, Hulsman 1986, pour *S. anaethetus*, *S. bergii* et *Anous*

tenuirostris). En Floride, les Noddis bruns sont moins affectés par les cyclones que les Sternes fuligineuses, probablement en raison de leurs nids plus abrités et de leurs sites de pêche moins éloignés (White *et al.* 1976 *in* Hulsman 1986).

Lors de saisons de reproduction pluvieuses, le **guano** accumulé sur le sol peut former une pâte gluante dans laquelle l'extrémité des ailes des poussins âgés peut traîner. En séchant sur les plumes, cette pâte rend les jeunes Sternes fuligineuses incapables de voler. Elles sont alors abandonnées par leurs parents (Feare 1976a).

L'abandon massif ou partiel de colonies par les adultes en pleine reproduction, a été constaté pendant des périodes où la météo était perturbée consécutivement à l'oscillation d'El Nino (Megyesi et Griffin 1996) ou pour des raisons inconnues, le temps étant resté calme (Diamond et Prys-Jones 1986, Ashmole 1963). Dans ces deux cas, une diminution soudaine de la **nourriture disponible** peut être avancée comme hypothèse explicative. La désertion en masse d'oeufs et de jeunes poussins par les adultes, peut également se produire chez la Sterne fuligineuse, à la suite d'une infection importante par des **tiques** porteurs d'un virus (Feare 1976b). Une trop forte pression de **prédation** peut également inciter les adultes à abandonner leurs oeufs, surtout si la prédation s'exerce aussi sur les adultes (Ashmole 1963).

Le **comportement agressif des Sternes fuligineuses adultes** à l'égard des poussins égarés constitue un facteur de mortalité important lorsque les colonies atteignent de fortes densités. Un poussin qui aura quitté l'emplacement de son nid à la suite d'un dérangement se fera attaquer à violents coups de becs par les adultes voisins installés sur leur oeuf ou leur jeune poussin. Les poussins qui subissent de telles attaques à répétition présentent des blessures: pertes de duvet, de sang, voire un oeil crevé ou un membre de l'aile cassé ou désarticulé. Ces poussins affaiblis peuvent mourir de leurs blessures. Ils seront les premiers à mourir en cas de mauvais temps. Au sein des placettes suivies par Feare (1976), les poussins morts à la suite des blessures infligées par les adultes représentaient la moitié de tous les poussins morts. L'auteur de cette étude a cependant évalué à partir d'une expérience que cette mortalité était augmentée de 97% par sa propre activité. Le **taux de survie des poussins** dans la **colonie**, en dehors des zones visitées quotidiennement par le chercheur, serait alors de **73%** au lieu de **65%**.

Une **cinquantaine d'espèces** animales sont connues pour leurs actions **prédatrices** sur les colonies de Sternes tropicales (revue in Saliva et Burger 1989, Britton et Brown 1974, Diamond 1976, Diamond et Prys-Jones 1986). La majorité de ces prédateurs sont des oiseaux, dont: les trois espèces de Frégates ; cinq espèces de Hérons ; quatre espèces de rapaces diurnes dont le Faucon pèlerin ; deux espèces de Râles ; quatre espèces de Limicoles dont le Tournepierre à collier et deux Courlis ; trois espèces de Mouettes dont la Mouette atricille ; deux espèces de rapaces nocturnes ; une Corneille africaine et le Quiscale merle (Pinchon 1976) pour les passereaux. Quatre espèces de mammifères apparaissent très fréquemment: les deux Rats *Rattus rattus* et *R. norvegicus*, le Chat haret et l'Homme. Deux espèces de lézards scincidae s'attaquent aux oeufs non gardés aux Seychelles (Diamond 1976). Enfin, huit espèces de crustacés décapodes, Crabes ou Bernards-l'ermites, ont été identifiées comme prédateurs.

Si certains prédateurs comme la Corneille pie *Corvus albus* peuvent s'attaquer à tous les stades, depuis les oeufs jusqu'aux adultes, la plupart des prédateurs concentrent leur action sur un stade particulier. Ainsi, les Crabes ne s'attaqueront qu'aux oeufs abandonnés et les Tournepierres profiteront d'une seconde d'inattention d'un adulte pour perforer leur oeuf. Les

Frégates capturent les jeunes poussins tandis que les chats attaquent des adultes ou des poussins déjà âgés.

L'importance de l'impact de la prédation sur la dynamique des populations d'oiseaux de mer est très variable d'un site à un autre. Ainsi, sur la côte kenyane, Britton et Brown (1974) considèrent l'impact des Milans noirs, du Pygargue africain, de la Corneille pie et du Rat comme négligeable. Aux Seychelles, toutes les pertes d'oeufs en périphérie de la colonie de Sterne fuligineuse (qui s'élèvent à 90% des oeufs pondus), sont le fait de la prédation par les Tournepierres, les Hérons gardes-boeufs et les rats. A l'intérieur de la colonie, les prédateurs ne sont plus responsables que de 41% des pertes (qui ne touchent plus que 25% des oeufs, Feare 1976a). Après l'éclosion, l'impact de la prédation devient négligeable, car ces prédateurs ne s'attaquent qu'aux poussins déjà affaiblis par les blessures infligées par les adultes ou par la faim (Feare 1976a). Sur l'île d'Ascension, les Frégates concentrent leur action dans certaines zones des colonies de Sternes fuligineuses. Elles peuvent alors y prélever la totalité des poussins, au fur et à mesure des éclosions. Les pertes s'élèvent alors en tout à plusieurs milliers de poussins (Ashmole 1963). L'action des Chats harets y est encore plus inquiétante car ils s'attaquent aux adultes (dont ils prélèvent un à cinq pour cent de la population reproductrice) et aux jeunes ayant effectué plus de la moitié de leur croissance, qui en raison des difficultés d'approvisionnement ne représentent qu'une faible fraction des poussins éclos. Les Chats réduiraient ainsi de 30% la production de la colonie (Ashmole 1963). Sur les îles Laysan, (archipel d'Hawaii) les dégâts occasionnés par les Tournepierres aux colonies de Sternes fuligineuses et aux Sternes à dos gris *(S. lunata)* étaient si importants en 1923 que Wetmore jugea très faibles les chances de succès des pontes déposées au moment du passage migratoire printanier de ce limicole (in Crossin et Huber 1970). A Manana, Oahu, tous les oeufs de Noddi brun éclos après le 11 juin étaient prélevés par les Bihoreaux gris. La prédation constitue là-bas le facteur ultime contrôlant le succès reproducteur (Brown 1973, *in* Megyesi et Griffin 1996).

Les **trois espèces de Sternes** nichant sur les îlets de Sainte Anne ne présentent pas les mêmes **sensibilités aux facteurs démographiques** présentés ci-avant. Cela est lié aux différences dans la taille des colonies, dans le choix des emplacements des nids, à des différences de comportement des adultes et des jeunes et dans l'éloignement des sites de pêche. La Sterne fuligineuse paraît nettement plus sensible que le Noddi brun et la Sterne bridée. Lors d'épisodes où les ressources trophiques sont en quantité limitante, ce sont les premières qui seront les plus désavantagées car elles vont **pêcher plus loin** que les deux autres (White *et al.* 1976 *in* Hulsman 1986).

Les vastes colonies installées sur des terrains nus offrent peu d'**abris** aux poussins de *S. fuscata* en cas d'intempéries, tandis que les zones rocheuses ou la végétation choisies par les deux autres espèces peuvent fournir une telle protection.

Ces deux dernières espèces qui nichent en plus faible densité ne présentent pas non plus le **comportement agressif** si destructeur des Sternes fuligineuses **adultes** face aux **poussins** égarés.

Les Sternes bridées présentent des **adaptations** morphologiques et comportementales **anti-prédateurs** qui leur garantissent un succès reproducteur nettement supérieur à celui d'autres Sternes, en présence de Mouettes prédatrices (Hulsman 1977, Hulsman et Langham 1985). Ces adaptations regroupent le choix de l'emplacement du nid, à l'écart des voisins et souvent caché sous la végétation ou dans des failles ou des interstices des rochers ; les colorations cryptiques de l'oeuf et du poussin (encore mieux que *S. fuscata*) ; la défense active

des environs du nid par les parents ; la fuite du poussin qui se cache sous la végétation et devient introuvable pour le prédateur comme pour l'observateur (Hulsman et Langham 1985).

Ainsi, cette revue bibliographique nous enseigne que chez la plupart des oiseaux marins tropicaux, le succès reproducteur est souvent relativement faible, avec parfois des faillites complètes de certaines colonies. Ces échecs périodiques de reproduction sont à mettre en relation avec l'effondrement imprévisible des ressources trophiques (Harris 1977, in Morris et Chardine 1992). La prédation intervient dans un second temps pour réduire la productivité des colonies. Ces variations du succès reproducteur annuel n'affectent cependant pas le nombre de descendants produits par chaque individu au cours de son existence (life-time reproductive success), chez ces oiseaux longévifs. Le cas des Noddis bruns de Porto-Rico est plutôt atypique. Il est lié à la présence d'une source de nourriture saisonnière prédicable. On assiste donc à une variabilité du succès reproducteur qui est fonction de la variabilité temporelle des ressources trophiques. En s'éloignant de l'équateur, les fluctuations des ressources sont de plus en plus saisonnières et prévisibles, ce qui permet la mise en place de succès reproducteurs forts et stables d'une année sur l'autre.

Bien que la fiabilité de nos estimations des succès reproducteurs puisse être critiquée (Cf. résultats), leur comparaison à ceux d'autres études semble être riche d'enseignements. Pour ce qui est de la Sterne fuligineuse, le succès reproducteur apparent de 56% semble très proche de celui trouvé par Feare (1976a) à Bird Island, aux Seychelles: 48,7% sur les placettes suivies, corrigé à 54,7% sur la colonie (Cf. § précédent sur la mortalité due aux adultes).

Le succès reproducteur des Noddis bruns se révélerai très proche des fortes valeurs enregistrées à Porto-Rico (Morris et Chardine 1992) si l'on admettait l'hypothèse optimiste considérant que les poussins ayant disparu seulement à la dernière visite ont survécu jusqu'à l'envol. Même en considérant l'hypothèse la plus conservatrice qui conduit à un succès reproducteur de 54% au lieu de 69%, les performances de Martinique sont supérieures à celles enregistrées sur Tern Island, dans l'archipel d'Hawaii (1,2% à 45%).

En ce qui concerne la Sterne bridée, nos estimations (46% à 69% pour la survie des oeufs, 59% pour celle des poussins) sont bien en deçà des survies exceptionnellement fortes observées en Australie (> 90% pour les oeufs, 77% à 100% pour les poussins, Hulsman et Langham 1985). Il est toutefois presque certain que sur l'îlet Hardy, de nombreux poussins ont échappé à la vigilance des observateurs. Leur extraordinaire capacité à se dissimuler est en effet soulignée par tous les auteurs l'ayant étudié (Diamond 1976 ; Hulsman et Langham 1985).

Ainsi, bien que ces tendances doivent être confirmées au cours de la suite de l'étude, le succès reproducteur des trois Sternes nichant sur les îlets de Sainte Anne semble être bon. Ce résultat pouvait être attendu pour plusieurs raisons. Le fait que la reproduction s'y déroule de façon très saisonnière, avec une période de ponte restreinte, laisse supposer la disposition de ressources trophiques saisonnières avec une prédictibilité suffisante. Le profil des courbes de croissance des Noddis et des Sternes bridées indique également la présence de ressources trophiques suffisantes et relativement stables pendant la durée de la période de reproduction, pour permettre une croissance régulière. La proximité de Porto-Rico où une telle situation a été démontrée va dans ce sens.

Ces populations semblent d'autant mieux loties qu'à première vue, elles ne semblent soumises à aucune pression de prédation très importante. En effet, aucune colonie **de Mouette atricille** ou de **Frégate** ne niche à proximité. Il y a bien quelques **Tournepierres** et des

Quiscales, mais leur action reste probablement limitée, comme celle du **Faucon pèlerin**. L'importance et l'influence d'une éventuelle population de **Rats** n'est pas connue.

Le taux de **parasitisme** semble également à première vue **peu élevé** au sein des colonies des îlets Sainte Anne. Aucun poussin n'a été découvert couvert de parasites et nous n'avons pas non plus été attaqué par de nombreux tiques lors de la pose des piquets dans la colonie de Sternes fuligineuses de nuit (Feare 1976b).

V. Conclusion: bilan de la première partie de l'étude, perspectives et protocole d'étude pour la saison de reproduction 1998

1. Objectifs de connaissance

Le but de l'étude est la connaissance de l'état des populations d'oiseaux marins nichant dans la réserve et la mise en place de dispositifs permettant un diagnostic de leur état de santé et de fonctionnement. La réalisation d'une telle étude rencontre des difficultés techniques importantes liées à la **sensibilité** de ces **oiseaux coloniaux** aux **dérangements humains**. Il nous faut mettre en place des **méthodes non perturbantes** qui apportent suffisamment d'information pour permettre la **prise de décisions par le gestionnaire**. Différents degrés de connaissance peuvent être visés, dans l'optique d'une surveillance et d'une gestion des populations de la réserve naturelle.

Le premier objectif consiste à suivre les **fluctuations d'effectifs** des différentes populations nicheuses, en développant des méthodes de dénombrement adaptées et répétables. Les variations annuelles de la **phénologie d'arrivée et de reproduction** des différentes espèces constitue un paramètre important à connaître qui est facilement récoltable.

Le **succès reproducteur** des différentes espèces est également un paramètre qu'il semble primordial de pouvoir évaluer, car chez ces espèces longévives, un déficit prolongé du recrutement juvénile sera masqué par la longue durée de vie des adultes et l'âge tardif d'entrée en reproduction.

La connaissance des **variables** influant sur **l'installation des colonies** et leur **succès reproducteur** constitue une étape supplémentaire indispensable pour pouvoir envisager des mesures d'aménagement et de gestion sur la réserve. Les facteurs du milieu physique et végétal qui influent sur l'attractivité des sites pour les oiseaux et sur la densité des colonies n'ont pas été abordés dans ce rapport préliminaire. Ils feront l'objet d'un chapitre dans le rapport final. Nous avons vu que le succès reproducteur des oiseaux marins était soumis à deux grandes catégories de facteurs externes: d'une part des facteurs environnementaux qui regroupent les **aléas climatiques** et la variabilité des **ressources alimentaires** ; d'autre part la **prédation**, qui peut être opérée sur les oeufs, les poussins et même sur les adultes. L'identification de ces différents facteurs et de leur importance passe par un suivi détaillé de la **survie** des différents stades de développement (oeuf, puis poussin), ainsi que par un suivi de la **croissance** des poussins (poids et corps) et un examen du **régime alimentaire**.

2. Dénombrement

Deux méthodes complémentaires ont été testées pour estimer l'effectif des colonies de **Sternes fuligineuses**. L'échantillonnage de la densité en oeufs sur des parcelles de 25 m², a conduit à une estimation de l'effectif des colonies des îlets Hardy et Percé. Ce dispositif permet une étude détaillée de l'influence de la structure de l'habitat végétal et minéral sur la densité des nids. L'utilisation d'un tel protocole induit cependant des risques importants de dérangement. De plus, l'intervalle de confiance de l'effectif calculé est très large, en raison d'une grande variation de la densité des nids entre les placettes échantillonnées. Cette méthode ne semble donc pas très satisfaisante pour un suivi à long terme de la population de Sternes fuligineuses reproductrices.

Des comptages directs des adultes sur leur nid ont été effectués, soit à la jumelle ou au télescope, soit sur des photographies prises avec un téléobjectif. Ces méthodes devront être perfectionnées lors de la période d'incubation, en 1998. Des photographies prises depuis un avion ont été prises en juillet 1997. Malheureusement, l'altitude de vol était trop élevée pour que les oiseaux puissent être comptés sur les photos. Il semble cependant que ce soit cette dernière méthode qui soit la plus prometteuse et la moins destructrice, selon G. Jarry qui l'a déjà expérimentée de nombreuses fois.

Les effectifs des **Sternes bridées** et des **Noddis bruns** sont beaucoup plus réduits que ceux des Sternes fuligineuses. Il est donc possible de les connaître avec beaucoup plus de précision. Sur l'îlet Hardy, ainsi que sur l'îlet Percé et l'îlet Poirier, l'emplacement de tous les nids ou couples de ces deux espèces peut être reporté sur des cartes précises, en s'aidant de profils panoramiques dessinés à partir de photographies prises depuis des points de comptage déterminés. Les couples de l'îlet Burgeaux qui est inaccessible, seront dénombrés au télescope et sur des photographies prises des trois autres îlets ainsi que d'avion.

Les **Phaétons à bec rouge** nichent sur l'îlet Hardy à très faible effectif, ainsi que peut-être sur l'îlet Burgeaux. L'emplacement des nids trouvés doit bien sûr être noté, ainsi que le nombre d'individus observé à différentes époques.

Les effectifs reproducteurs de **Puffin d'Audubon** seront évalués de deux façons différentes. Les nids accessibles dans les cavités sont numérotés. Le reste du réseau est connu par les travaux de Pinchon (1976). Il est donc possible d'avoir ainsi une idée approximative de la population de l'îlet Hardy.

L'effectif des adultes reproducteurs peut être estimé à partir des événements de capture-recapture effectués à la sortie des cavités en fin de nuit, dans le cadre du programme de baguage concernant cette espèce. La connaissance de la proportion des adultes étant venus nourrir leurs jeunes durant les nuits de captures et étant ressortis en fin de nuit permet alors d'affiner les calculs établis à partir de l'indice de Lincoln. Pour cela, un échantillonnage de poussins sera pesé toutes les quatre heures pendant la nuit pour connaître la fréquence des nourrissages.

Il a jusqu'à présent toujours été impossible de débarquer sur l'îlet Burgeaux. Il semble qu'il puisse abriter lui aussi une colonie de Puffins d'Audubon, au vu des cavités qu'il recèle.

3. Phénologie d'arrivée et de reproduction des différentes espèces

En début de période de reproduction, des visites bihebdomadaires doivent être conduites sur les îlets pour suivre l'arrivée des oiseaux. Des sorties de nuit permettent parfois de contacter des Sternes bien avant leur apparition diurne sur les îlets. La progression de l'installation de la colonie est alors décrite en notant à chaque visite quels sont les carrés délimités par les piquets colorés, qui sont occupés. La date de première ponte est notée.

Les dates de ponte et d'éclosion d'un oeuf peuvent être connues indirectement à partir de sa masse volumique. Des courbes montrant la décroissance de la masse volumique au cours de la période d'incubation sont disponibles pour la Sterne fuligineuse et le Noddi brun (Brown 1976). la courbe de la Sterne fuligineuse peut probablement être utilisée pour la Sterne bridée, puisque ces deux espèces sont phylogénétiquement et biométriquement très proches et qu'elles ont la même période d'incubation (Brown 1976, Hulsman et Langham 1985).

4. Evaluation du succès reproducteur

Le succès reproducteur peut être décomposé en deux phases: l'incubation, puis l'élevage du poussin jusqu'à l'envol. La survie des oeufs de **Sterne fuligineuse** peut être envisagé, bien qu'il s'agisse d'une tâche délicate. Il avait été prévu d'effectuer ce travail sur une partie des placettes de 25 m² délimitées en juin 1997 (Cf. premier rapport intermédiaire). L'utilisation de ce dispositif permettrait d'obtenir une estimation de la survie des oeufs qui puisse être extrapolée à la colonie entière, puisqu'il s'agit d'un échantillonnage représentatif. Cependant, cela nécessiterait une circulation importante des observateurs dans la colonie, source de dérangements et de risques d'accidents.

Nous pourrions réduire fortement ces risques en restreignant les observations à seulement deux parcelles. Leur surface serait agrandie pour disposer d'un échantillon d'oeufs suffisant. Une des deux parcelles serait située en partie centrale de la colonie, avec une densité importante de nids, tandis que la seconde serait en bordure de la colonie. Les nids découverts lors des premières visites pourraient être signalés par une étiquette, pour vérifier ensuite à distance, la présence d'un adulte couvant ou celle d'un oeuf abandonné, prédaté ou disparu. Ainsi, les intrusions dans la colonie seraient réduites au minimum. Les résultats d'un tel suivi ne pourront pas servir pour estimer directement le taux de survie des oeufs de la colonie dans son ensemble (échantillonnage non représentatif). Ils ne permettront pas non plus une étude détaillée des interactions entre la structure de la végétation, la densité des nids et le taux de prédation. Ce travail devrait cependant fournir une bonne idée de la survie des oeufs de Sternes fuligineuses sur les îlets de Sainte Anne. Des observations à distance pourront y être effectuées depuis un affût. L'importance relative des différentes sources d'échec devraient pouvoir être identifiée: abandon de l'oeuf par les adultes ou prédation par le Tournepierre à collier ou par le Quiscale merle.

Ce suivi de parcelles devra être complété par des **séances d'observation** du comportement des **Quiscales** et des **Tournepierres** à collier, à distance ou depuis un affût, pour décrire précisement leur action au sein de la colonie de Sternes et quantifier les dégâts qu'ils lui infligent. La végétation souvent dense de l'îlet Hardy ne se prête pas bien à ce genre d'observations. Il faudrait y installer un mirador pour observer les nids par au-dessus et ainsi voir les Quiscales ou les Tournepierres en action. Le relief plus valonné et la végétation rase de l'îlet Poirier sont à priori plus favorables pour ce travail.

Un suivi de la **survie des poussins** de **Sterne fuligineuse** a été tenté en 1997, sur les parcelles de 25 m² mises en place pour échantillonner la densité de la colonie (1.4. des résultats et protocole pour le suivi bihebdomadaire en 1997). Cette méthode s'est révélée inadaptée et dangereuse. C'est au vu de la faible densité de la colonie de l'îlet Hardy et des nombreuses possibilités de caches offertes aux poussins par la végétation et les rochers, qu'il avait été décidé de tester la faisabilité d'un tel suivi. Nous voulions marquer les poussins éclos sur les parcelles sur le dos avec un colorant, pour pouvoir les retrouver d'une visite sur l'autre. En fait, cet essai a été très vite abandonné, car dès que les poussins sont âgés d'environ une semaine, ils se déplacent très vite et loin. Il paraît donc impossible de retrouver les poussins, même marqués, et l'application de cette méthode induirait un dérangement beaucoup trop important.

Une méthode plus légère peut être envisagée, inspirée de celle proposée pour le suivi de la survie des oeufs. Il s'agirait d'**engrillager une parcelle** contenant un nombre suffisant de nids, et de contrôler régulièrement à distance ou en la visitant, le nombre de poussins vivants et morts. Cette parcelle devrait comporter des abris naturels (rochers et/ou végétation) ou artificiels, pour permettre aux poussins prisonniers de s'abriter des agressions des adultes et de la chaleur. Le tracé du grillage lui-même et sa forme, pourraient constituer des cachettes pour les poussins. Le chemin d'accès à la placette, dans la colonie, devrait également être jalonné d'abris artificiels, dont quelques-uns seraient placés à l'issue de dispositifs de grillage en entonnoir (type "piège à pot"), pour empêcher les poussins placés sur l'itinéraire de s'éloigner trop loin de leur nid et pour leur éviter les coups de bec des adultes voisins.

Une deuxième possibilité, qui pourrait être complémentaire, serait de mesurer la **productivité nette** des colonies, en comptant le nombre de **jeunes prêts à l'envol** à la fin de la saison de reproduction. Ce comptage pourrait être effectué sur des photos aériennes, mais les Sternes fuligineuses juvéniles ont un plumage sombre difficile à détecter, elles ne se placent pas de façon régulière comme les adultes sur leur nid et elles peuvent se cacher sous la végétation. Des opérations de comptage par regroupement et marquage dans des corrals des poussins âgés peuvent être imaginées, mais elles seraient très lourdes. C'est sur l'îlet Percé que ces méthodes pourraient être testées, car sa faible surface, son relief nul et sa végétation rase (sauf un bosquet) semblent bien s'y prêter.

Un suivi global du succès reproducteur des colonies de **Sterne bridée** et de **Noddi brun** peut être envisagé à partir de la cartographie de tous les nids sur les îlets Hardy, Percé et Poirier. Le nombre de visites peut être réduit, surtout sur les deux îlets difficiles d'accès. Sur l'ensemble de ces colonies, il s'agira simplement d'obtenir une estimation du succès reproducteur global en établissant le rapport du nombre de juvéniles prêts à l'envol à la fin de la saison de reproduction, sur le nombre d'oeufs pondus. Un suivi plus précis pourra être effectué sur un nombre réduit de nids des deux espèces, sur l'îlet Hardy. Des visites plus régulières sur ces nids devront permettre de déterminer les périodes de plus forte mortalité pendant l'incubation puis le développement du poussin. C'est à partir de visites suffisamment fréquentes que l'identification des facteurs de mortalité et de leur importance pourra être jugée.

Le succès reproducteur des couples de **Puffin d'Audubon** dont le nid est accessible peut être connu facilement en effectuant un nombre restreint de visites. Ces visites doivent être effectuées par une ou deux personnes au maximum. Il s'agit de recenser tous les nids occupés avec un oeuf en période d'incubation. Ces nids sont repérés par une pastille métallique fixée dans la paroi de la cavité. Il faut ensuite savoir si le poussin a éclos, baguer le poussin lorsqu'il

a atteint une taille suffisante (à un mois et demi) et vérifier qu'il a bien atteint l'âge d'envol et a pu quitter la colonie.

5. Suivi de la croissance des poussins et du régime alimentaire

Le suivi de la **croissance des poussins** de **Noddis bruns** et de **Sternes bridées** effectué en **1997** par les gardiens de l'environnement et C. Moyon a révélé des résultats intéressants, qui permettent d'envisager une compréhension du fonctionnement de ces populations à travers des comparaisons avec des colonies des mêmes espèces, étudiées dans d'autres mers tropicales ou dans les Caraïbes (chapitres 2.5 et 3.4 des résultats et chap. 5 de la discussion).

L'**absence de marquage individuel** des poussins a cependant induit une imprécision dans l'estimation de l'âge des poussins mesurés et a empêché la prise de mesures sur les poussins âgés, ce qui réduit les possibilités de comparaison avec les populations d'autres régions.

D'autre part, les conséquences d'**El Nino** se font ressentir en 1998 dans de nombreuses régions tropicales. Cette anomalie climatique cyclique qui est liée à la formation d'un courant chaud inhabituel dans l'océan Pacifique est connue pour avoir des répercussions importantes sur le succès reproducteur des Sternes tropicales (Megyesi et Griffin 1996, Cf. 6.2 de la discussion). Nous pouvons nous attendre à ce que les conditions alimentaires soient également perturbées autour des Petites Antilles. Les dates de ponte peuvent être décalées par rapport à 1997 et les ressources alimentaires peuvent devenir insuffisantes. Nous allons donc peut-être assister à un épisode de pénurie alimentaire. C'est à travers la comparaison des courbes de croissance de 1997 et 1998 que nous pourrons détecter un tel phénomène. Ainsi, la poursuite du suivi de la croissance des poussins de Noddi brun devrait être poursuivie en 1998.

Le nombre de poussins suivis devra être réduit par rapport à l'année précédente. Une dizaine d'individus suffira, mais leurs dates d'éclosion devront être connues avec précision. Pour cela, il s'agira d'effectuer des visites rapprochées pendant la période d'éclosion, par exemple trois ou quatre jours de suite. Les dates d'éclosion devront être prédites à partir de la masse volumique des oeufs (courbe *in* Brown 1976) et à partir de l'apparition de craquelures à leur surface (4 à 6 jours avant l'éclosion, Morris et Chardine 1992).

Un système de **marquage individuel fiable** devra être mis au point pour être sûr de bien remesurer les mêmes poussins et de pouvoir les retrouver lorsqu'ils commenceront à quitter leur nid. L'utilisation des bagues du Muséum de Paris serait la solution la plus simple.

Une périodicité bihebdomadaire devra être conservée pour ce suivi.

Nous pouvons nous demander si la croissance des poussins des **Sternes bridée** et **fuligineuse** doit également être suivie. En effet, le profil des courbes de croissance des poussins de Noddis qui reflètent leurs conditions d'approvisionnement, doivent pouvoir nous renseigner sur les conditions trophiques endurées par les deux autres espèces de Sternes. Il est cependant possible que ces trois espèces soient touchées différemment par les fluctuations des ressources alimentaires, si leur régime alimentaire et leurs zones d'alimentation diffèrent. Ce peut être le cas pour la Sterne bridée qui est plus côtière que les deux autres. Les Noddis peuvent également pêcher le long des côtes.

Les juvéniles de Sterne à collier sont très difficile à trouver car ils se cachent sous la végétation et dans les anfractuosités des rochers. Le suivi de leur croissance implique de passer à chaque visite un temps assez important à les rechercher.

Le suivi de la croissance des poussins de Sterne fuligineuse est très délicat en raison des risques importants de dérangement induits lors de la pénétration dans la colonie et la capture des poussins. Si il se fait, il devra se faire sur un petit groupe de poussins marqués, maintenus dans un enclos et disposant chacun d'un abri individuel pour se réfugier et éviter les coups de bec des adultes voisins.

Le suivi de la **croissance** des jeunes **Puffins d'Audubon** devra être effectué sur un nombre restreint de poussins faciles d'accès et dont la date de naissance est connue à au moins trois jours près. Les mesures seront pratiquées deux fois par semaine, dans la journée pour éviter de déranger les adultes, après le suivi des Noddis et des Sternes. Une ou deux personnes au maximum doivent pénétrer dans les cavités. Le suivi du poids des jeunes Puffins apportera des renseignements complémentaires de celui des Noddis puisque les périodes de croissance des jeunes sont décalées dans le temps entre ces deux espèces.

Le **régime alimentaire** des quatre espèces sera investigué en faisant **régurgiter** des jeunes et des adultes (Puffins). Les proies ainsi récupérées seront conservées dans de l'alcool à 70%. Ces régurgitations forcées seront bien sûr pratiquées sur des oiseaux différents de ceux mesurés régulièrement pour l'établissement des courbes de croissance. Ces prélèvements seront espacés dans le temps, pour détecter un changement possible des espèces pêchées au cours de la période de reproduction. Ces manipulations ne seront pas pratiquées lors de la période critique des quinze premiers jours après l'éclosion. Les heures d'opération devront correspondre à des pics de nourrissage, si possible suivis d'une autre période de nourrissage qui puisse compenser le repas volé aux jeunes. La connaissance du nombre moyen de repas offerts aux poussins et des heures de fort nourrissage pourrait être obtenue à partir d'observations depuis un affût. Chez la Sterne bridée, Hulsman et Langham (1985) ont relevé un à neuf repas par jour (mode = 4), les pics de nourrissage se situant entre 5 et 6 h et entre 16 et 17 h. Il est parfois possible de récupérer des proies abandonnées au sol dans la colonie.

6. Aspects relatifs aux traits d'histoire de vie et à la biologie des espèces étudiées

En plus des paramètres directement liés à la taille des populations et à leur succès reproducteur, la prise de certaines **mesures biométriques** sur les adultes permet de caractériser ces populations et peut aider à mieux comprendre leur mode de fonctionnement, à travers des comparaisons avec des populations d'autres régions. Un échantillon supérieur d'**oeufs frais** des quatre espèces devra ainsi être mesuré et pesé. Des mesures sur des Noddis adultes et peut-être aussi sur des Sternes bridées et fuligineuses, pourront être prises, en plus de celles déjà effectuées sur les Puffins. Lors de ces manipulations, il s'agira également d'examiner l'état de mue du plumage.

Les Puffins plongent sous l'eau pour s'alimenter. La **profondeur de plongée** des **Puffins** d'Audubon n'est pas connue. C'est un paramètre important pour comprendre le mode de recherche de la nourriture de cette espèce. Il peut être enregistré grâce à un dispositif en tube PVC avec une extrémité fermée, scotché sur le dos des oiseaux (Mougin comm. pers.).

VI. Références bibliographiques

Ashmole N. P. (1962). The Black Noddy *Anous tenuirostris* on Ascension Island. *Ibis* 103b: 235-273.

Ashmole N. P. (1963). The biology of the Wideawake or Sooty Tern *Sterna fuscata* on Ascension Island. *Ibis* 103b: 297-364.

Britton P. L. & Brown L. H. (1974). The status and breeding behaviour of east african lari. *Ostrich* 45: 63-82.

Britton P. L. & Brown L. H. (1972). The status and breeding behaviour of east african lari. *Ostrich* 45: 63-82.

Brown W. Y. (1975). Artifactual clutch size in Sooty Terns and Brown Noddies. *Wilson Bull.* 87: 115-116.

Brown W. Y. (1976). Egg specific gravity and incubation in the Sooty Tern and Brown Noddy. *Auk.* 93: 371-374.

Brown W. Y. (1977). Temporal patterns in laying, hatching and incubation of Sooty Terns and Brown Noddies. *Condor* 79: 133-136.

Chardine J. W. & Morris R. D. (1987).Trapping and color banding Brown Noddy and Bridled Tern adults at the breeding colony. *Colon. Waterbirds* 10: 100-102.

Chardine J. W. & Morris R. D. (1989). Sexual size dimorphism and assortive mating in the Brown Noddy. *Condor* 91: 868-874.

Crossin R. S. & Huber L. N. (1970). Sooty Tern egg predation by Ruddy Turnstones. *Condor* 72: 372-373.

Diamond A. W. (1976). Subannual breeding and moult cycles in the Bridled Tern *Sterna anaethetus* in the Seychelles. *Ibis* 118: 414-419.

Diamond A; W. & Prys-Jones R. P. (1986). The biology of terns nesting at Aldabra Atoll, Indian Ocean, with particular reference to breeding seasonality. *J. Zool. Lond.* 210: 527-549.

Dorward D. F. & Ashmole N. P. (1963). Notes on the biology of the Brown Noddy *Anous stolidus* on Ascension Island. *Ibis* 103b: 447-457.

Feare C. J. (1976a). The breeding of the Sooty tern *Sterna fuscata* in the Seychelles and the effects of experimental removal of its eggs. J. Zool. Lond. 179: 317-360.

Feare C. J. (1976b). Desertion and abnormal development in a colony of Sooty Terns *Sterna fuscata* infested by virus-infected Ticks. *Ibis* 118: 112-115.

Harris M. P. (1969). Food as a factor controlling the breeding of *Puffinus lherminieri*. *Ibis* 111: 139-156.

Hulsman K. (1977). Breeding success and mortality of terns at One Tree Island, Great Barrier Reef. *Emu* 77: 49-60.

Hulsman K. (1987). Resource partitioning among sympatric species of Tern. *Ardea* 75: 255-262.

Hulsman K. & N. Langham (1985). Breeding biology of the Bridled Tern *Sterna anaethetus*. *Emu* 85: 240-249.

Langham N. (1986). The effect of cyclone "Simon" on Terns nesting on One Tree Island, Great Barrier Reef, Australia. *Emu* 86: 53-57.

Megyesi J. L. & Griffin C. R. (1996). Breeding biology of the Brown Noddy on Tern Island, Hawaii. *Wilson Bull.* 108: 317-334.

Morris R. D. & Chardine J. W. (1992). The breeding biology and aspects of the feeding ecology of Brown Noddies *Anous stolidus* nesting near Culebra, Puerto Rico, 1985-1989. *J. Zool. Lond.* 226: 65-79.

Ricklefs R. E. & White S. (1981). Growth and energetics of chicks of the Sooty Tern (*Sterna fuscata*) and Common Tern (*S. hirundo*). *Auk* 98: 361-378.

Saliva J. E. & Burger J. (1989). Effect of experimental manipulation of vegetation density on nest-site selection in Sooty Terns. *Condor* 91: 689-698.

Scherrer B. (1984). Biostatistiques. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville.

Snow D. W. (1965). The breeding of Audubon's Shearwater (*Puffinus lherminieri*) in the Galapagos. *Auk* 82: 591-597.

Stonehouse B. (1963). Egg dimensions of some Ascension Island sea-birds, 1958-59. *Ibis* 103b: 474-479.

VII. Annexes

Annexe 1: Tableaux de comparaison des dimensions des oeufs des trois espèces de Sternes, entre différentes régions, illustrants le chapitre 3 de la discussion

Tableau 1

Dimensions des oeufs de Sternes fuligineuses de différentes régions

Nom de la colonie	Longueur (mm) [a]	Largeur (mm) [a]	Volume (ml) [a]
îlets de Sainte Anne, Martinique (1997) [b]	50,1 +/- 1,3 (14) ; 48 - 52 47,3 - 52,8	34,6 +/- 1,3 (14) ; 32 - 36,5 31,7 - 37,4	30,5 +/- 2,7 (14) ; 25,5 - 34 24,7 - 36,3
îlets de Sainte Anne, Martinique (Pinchon 1976) [c]	45 - 50 $0,001<P<0,01$ $P>0,9$	32 - 35 $0,05<P<0,1$ $P>0,7$	
île d'Ascension (Stonehouse 1963)	52,0 +/- 2,3 (635)	35,8 +/- 2,3 (635)	33,9 +/- 2,8 (125)
île de Manana, Oahu (Brown 1976)	51,0 +/- 2,3 (175)	35,9 +/- 1,1 (175)	32,1 +/- 2,2 (33)

[a] moyenne +/- écart type, effectif entre parenthèses

[b] moyenne +/- écart type, effectif entre parenthèses, bornes extrêmes, intervalle de confiance à 95% (ν= 13, $t_{0,05}$= 2,161)

[c] bornes extrêmes, probabilité pour qu'elles puissent être considérées inclues dans la population de 1997, si l'échantillonnage de 1997 est représentatif de la population actuelle

Tableau 2

Dimensions des oeufs de Noddis bruns de différentes régions

Nom de la colonie	Longueur (mm) [a]	Largeur (mm) [a]	Volume (ml) [a]
îlets de Sainte Anne, Martinique (1997)	52,2 +/- 2,1 (12)	34,4 +/- 1,8 (12)	31,1 +/- 3,4 (12)
Tern Island, Hawaii (Megyesi & Griffin 1996)	53,4 +/- 2,2 (304)	36,8 +/- 1,3 (304)	
Manana Island, Hawaii (Brown 1976)	52,8 +/- 2,2 (129)	36,0 +/- 0,9 (129)	34,1 +/- 0,6 (69)
Cayo Noroeste, Porto-Rico (Morris & Chardine 1992)	51,7 +/- 1,8 (345)	35,4 +/- 0,8 (345)	32,7 +/- 2,1 (345)
Ascension Island (Stonehouse 1963)	52,7 +/- 2,0 (113)	36,3 +/- 0,8 (113)	34,8 +/- 2,2 (113)

[a] moyenne +/- écart type, effectif entre parenthèses

Tableau 3

Dimension des oeufs de Sternes à collier de différentes régions

Nom de la colonie	Longueur (mm)	Largeur (mm)	Volume (ml)
ïlets de Sainte Anne, Martinique (1997)[a]	46,2 +/- 1,6 (12) ; 44 - 49,3 42,7 - 49,7	33,4 +/- 1,1 (12) ; 31,5 - 35,5 31 - 35,8	26,3 +/- 2,4 (12) ; 22,9 - 31,1
ïlets de Sainte Anne, Martinique (Pinchon 1976) [b]	42 - 45 $0,02<P<0,05$ $P>0,4$	30 - 32 $0,01<P<0,02$ $P>0,2$	
Archipel des Seychelles (Diamond 1976) [c]	41,5 +/- 1,0 (6)	31,3 +/- 0,5 (6)	
îles de la côte kenyane (Britton & Brown 1974) [d]	45,1 $0,02<P<0,05$	31,0 $P<0,001$	
	42,2 - 59,4* $0,02<P<0,05$ $0,001<P<0,01$	29,1 - 33,7 $0,001<P<0,01$ $P>0,7$	

[a] moyenne +/- écart type, effectif entre parenthèses, bornes extrêmes, intervalle de confiance à 95% ($\nu= 11$, $t_{0,05}= 2,202$)

[b] bornes extrêmes, probabilités pour qu'elles puissent être considérées inclues dans la population de 1997, si l'échantillonnage de 1997 est représentatif de la population actuelle

[c] moyenne +/- écart type, effectif entre parenthèses

[d] moyenne et bornes extrêmes, probabilités pour qu'elles puissent être considérées inclues dans la population de 1997, si l'échantillonnage de 1997 est représentatif de la population actuelle

* l'oeuf mesurant 59,4 mm de long était jugé anormalement allongé par les auteurs

Annexe 2: Tableau présentant la proportion de poussins de Noddis bruns sombres ou clairs dans différentes régions, illustrant le chapitre 4 de la discussion

Tableau 4

Proportion des phases claires ou sombres, chez les poussins de Noddis bruns dans différentes populations

Nom des colonies	effectif observé	% poussins sombres	% poussins clairs
Tern Island, centre de l'archipel hawaiien (Megyesi & Griffin 1996)	221	26,0	74,0
Cayo Noroeste, Porto-Rico (Morris & Chardine 1992)	215	44,0	56,0
Johnston Atoll, Pacifique central (Amerson & Shelton 1976)	573	48,5	51,5
Manana Island, Oahu, est de l'archipel hawaiien (Brown 1976)	392	51,0	27,0
îlets de Sainte Anne, Martinique (1997)	46	65,0	28,0
Kure Atoll, nord-ouest de l'archipel hawaiien (Woodward 1972)	265	67,0	33,0
île d'Ascension, Atlantique équatorial (Stonehouse & Stonehouse 1963)	57	84,0	16,0

Annexe 3: Protocole-planning détaillé concernant le mois d'avril 1998, envoyé par fax à R. Brithmer, le 03/04/98

1) Les différents objectifs de l'étude en avril 1998

a) Dates d'arrivée et de ponte des Sternes fuligineuses, des Sternes bridées et des Noddis bruns sur les différents îlets

Il s'agit de suivre l'arrivée des trois espèces de Sternes sur les différents îlets de la réserve, à travers des visites bihebdomadaires. Les Sternes fuligineuses se sont déjà installées sur l'îlet Poirier, mais pas encore sur les trois autres (visite de mercredi 1er avril, par Moyon et Nicolas). Lors de la prochaine sortie, le week-end des 4 et 5 avril, il faudra décrire l'étendue de la colonie installée sur Poirier, en observant depuis l'îlet Percé (ou depuis l'îlet Hardy si le premier est inaccessible). une série de photographies sera effectuée avec le télescope, en balayant tout l'îlet. Les mêmes photographies seront prises quinze jours plus tard du même point et à la même heure. Des estimations visuelles seront essayées, en comptant des paquets de surface correspondant à un effectif d'oiseaux comptés.

Une prochaine fois, lorsque l'îlet Poirier sera accessible et que les oiseaux se seront bien établis (au moins une semaine et demi après la ponte), une visite sur l'îlet Poirier sera organisée, pour mesurer l'étendue de la colonie, notamment dans les zones non visibles depuis l'îlet Percé, comme le versant sud de l'îlet et dans le massif de buissons. Un échantillonnage d'oeufs sera mesuré (longueur et largeur à 0,1 mm près, poids à 0,1 g près), par groupes de cinq oeufs voisins, les groupes étant régulièrement espacés en suivant un gradient allant de l'extérieur vers l'intérieur de la colonie. Cinq oeufs seront également mesurés dans le massif de buissons. Ce sont au minimum 20 oeufs qui seront mesurés en tout: un groupe en périphérie de la colonie, un à mi-chemin entre la périphérie et le centre et un au centre, plus un sous le massif arbustif. Si le dérangement occasionné par la pénétration dans la colonie semble acceptable, quelques autres groupes pourront être échantillonnés, en relevant à chaque fois la position des oeufs mesurés dans la colonie. Ces mesures serviront à évaluer les dates auxquelles ont été pondu ces oeufs, à travers leur perte de masse volumique, pour reconstituer la phénologie d'installation de la colonie.

Les dates d'arrivée des Sternes fuligineuses sur les autres îlets seront enregistrées, ainsi que celles des Sternes bridées et des Noddis bruns. Sur l'îlet Hardy, la progression de l'installation des Sternes fuligineuses sera suivie visuellement, en notant l'occupation progressive de chacun des carrés délimités par le quadrillage de piquets colorés.

b) Cartographie des nids de Noddi brun et de Sterne bridée sur les différents îlets

L'effectif des Noddis bruns et des Sternes bridées de la réserve étant limité à environ 150 couples pour chacune des deux espèces, il est envisagé d'initier un suivi visuel de la taille de la population reproductrice et de son succès reproducteur global. Cela passe dans un premier temps par une cartographie détaillée des nids de Noddis et de tous les couples de Sterne bridée, sur les trois îlets accessibles. Sur l'îlet Burgeaux, les couples de ces deux espèces sont également cartographiés sur des dessins de l'îlet vu depuis les trois autres îlets. Il faut ensuite, vers la fin de la période de reproduction, compter le nombre total de jeunes produits par

chaque colonie et susceptibles de prendre leur envol, pour faire le rapport du nombre de jeunes produits sur le nombre d'oeufs pondus.

La cartographie des nids servira à comparer la population nicheuse d'une année sur l'autre. Elle sera effectuée sur des cartes détaillées de différentes parties des îlets et sur des profils établis à partir de photographies prises en 1997, qui figurent la vue des zones occupées par les Noddis, depuis des points de comptage fixés.

Le repérage des nids de Noddis ne pose pas de problème majeur car les nids sont bien visibles. Ce n'est pas le cas pour les oeufs de Sterne bridée qui sont souvent précautionneusement cachés sous la végétation ou dans des anfractuosités de rochers. Pour cette espèce, si l'oeuf n'est pas directement visible, il ne sera recherché que sur un échantillon de nids, pour avoir en tout au moins 30 nids où l'oeuf a été observé, sur l'îlet Hardy. Ces oeufs seront pesés et mesurés lors de leur découverte. Il faudra veiller à bien remettre en place ou ne pas déplacer la végétation et les blocs rocheux aux abords du nid. Sur les autres couples, la présence du couple et si possible d'un adulte couveur (qui s'échappe à l'arrivée des observateurs) est notée, ainsi que son emplacement. Le succès reproducteur des couples dont l'oeuf a été trouvé et celui de ceux dont l'oeuf n'a pas été recherché seront ensuite comparés pour tester un éventuel effet du protocole. La désynchronisation de la ponte des Sternes bridées oblige à effectuer ces recherches plusieurs fois à intervalles réguliers. Cette cartographie doit être établie à partir d'un nombre de visites réduit, espacées de quinze jours sur chaque îlet.

Des dessins des vues depuis les points de comptage seront communiqués prochainement, mais il faudra pour beaucoup d'endroits, que les opérateurs dessinent eux-mêmes des cartes locales des zones surveillées.

c) Suivi visuel de la survie des oeufs des Noddis bruns et des Sternes fuligineuses, sur un échantillon de nids ; survie des oeufs de Sterne bridée.

En plus de l'enregistrement du succès reproducteur global par la simple connaissance du nombre d'oeufs pondus et du nombre de jeunes à l'envol, un suivi plus détaillé du succès reproducteur va être entrepris sur un échantillon des trois espèces de Sternes, pour connaître les phases du développement les plus sensibles et chercher à identifier les causes de mortalité. Au mois d'avril, c'est la survie des oeufs qui sera suivie.

La survie des oeufs de Sterne fuligineuse sera suivie sur deux à quatre parcelles qui puissent être surveillées à distance, sans déranger des oiseaux en train de couver, en particulier les Sternes bridées. Lors de la première visite, une étiquette de jardinage sera placée derrière chaque nid, de façon à pouvoir lire le numéro à distance, lorsque l'adulte est posé sur l'oeuf. Il faudrait d'abord vérifier que la présence de l'étiquette ne gène pas l'adulte et ne risque pas de lui faire abandonner son oeuf. Pour cela, seulement cinq nids voisins seront étiquetés la première fois. Les autres nids ne seront équipés qu'après avoir vérifié l'innocuité du système. A chaque visite, les nouveaux oeufs seront étiquetés, pour aboutir à un effectif total d'environ cent oeufs suivis. Chaque parcelle est observée à distance à la jumelle ou au télescope deux fois par semaine, pour vérifier la présence de tous les couveurs dont le nid est étiqueté. C'est seulement si un nid nouveau est détecté qu'au maximum deux personnes pénètrent dans la parcelle pour placer une nouvelle étiquette. Il faut chercher à déterminer à distance la cause de la mort d'un oeuf.

Chaque parcelle fera environ 50 à 75 m², avec chacune entre 15 et 40 oeufs, pour aboutir à un effectif total d'environ 100 oeufs suivis. Deux parcelles à forte densité à l'intérieur de la

colonie seront délimitées dans le carré G2, voire H2, facilement observables depuis la bordure Atlantique de l'îlet. Deux autres groupes de nids seront sélectionnés sur la pointe de l'îlet, entre les piquets J et N. Il s'agissait en 1997 d'une zone à faible densité. Ces deux zones se situent malheureusement à peu près à la même distance des nids de Quiscales. Il aurait été intéressant d'étudier une parcelle potentiellement moins soumise à la prédation par les Quiscales, par exemple dans la partie sud de l'îlet. Malheureusement, la surveillance de cette zone ne peut pas se faire sans se placer directement sur la limite de la colonie et donc faire envoler à chaque fois de nombreux oiseaux. Une solution pourrait consister à installer un affût juste au niveau de la rupture de pente et y arriver par en dessous. Il faudrait pour cela être sûr que l'affût résiste au vent et que la toile qui le constitue ne batte pas au vent, ce qui risquerait d'effaroucher les oiseaux. Si cette solution se révèle possible, il faudra alors utiliser en tout trois parcelles: une parcelle d'environ 20 nids vers l'extremité nord de l'île, une autre à l'intérieur de la colonie, dans le carré G2, d'environ 40 nids et la dernière d'environ 40 nids également, à au moins dix mètres de la bordure de la colonie, dans un des carrés D2, D3 ou E2, E3.

Le suivi de la survie des oeufs de Noddi brun se fera sur une partie des nids étiquetés en 1997 à la pointe nord de l'îlet Hardy. Ce travail consiste à vérifier à chaque sortie (deux fois par semaine) la présence d'un adulte couvant l'oeuf ou de l'oeuf et son état apparent, sur des nids numérotés le long d'un parcours prédéfini. Lors de la première visite, les oeufs suivis seront mesurés et pesé. Les nids retenus pour ce suivi seront ceux directement observables à distance depuis le piquet N. Ceux qui nécessitent de se déplacer jusqu'au bout de la pointe ou sur son flanc ouest ne seront pas retenus, pour accélérer la prise de données. Des nids non numérotés précédemment seront par contre inclus dans l'échantillon. Il s'agit des nids faciles à observer, sur la bordure Atlantique de l'îlet, entre le piquet N et I ou H. Ces nids seront vérifiés à distance en suivant la bordure de l'îlet, pour s'arrêter finalement pour observer les nids de Sternes fuligineuse dans la parcelle H2 (§ précédent). Au total, l'effectif des nids de Noddis vérifiés deux fois par semaine doit être compris entre 60 et 70. Les autres nids auront déjà été cartographiés dans le cadre du suivi du succès reproducteur global (chapitre précédent).

Quinze des trente oeufs de Sterne bridée trouvés et mesurés lors de la cartographie des couples (chapitre précédent) seront vérifiés et pesés deux fois par semaine, en prenant le maximum de précautions pour ne pas modifier les abords du nid. Les mesures de dimension et de poids effectuées sur ces oeufs comme sur les quinze autres permettront de prévoir la date d'éclosion à partir de la perte de masse volumique. L'ensemble des trente oeufs sera visité autour des cinq jours précédent la date prévue d'éclosion, au moment où l'oeuf commence à se craqueler.

d) Observations sur le comportement des Quiscales merles et des Tournepierre à collier dans la colonie de Sternes

Des comptages et des observations du comportement des Quiscales et des Tournepierre seront effectuées sur l'îlet Hardy et sur les trois autres îlets (comptages). Un protocole détaillé sera communiqué prochainement pour cette partie.

e) Suivi de la croissance de quelques poussins de Puffin d'Audubon

Un petit groupe de 4 -5 poussins de Puffin d'Audubon facilement accessibles et dont la date d'éclosion est connue à au moins quelques jours près sera pesé et mesuré à chaque sortie (longueur d'aile pliée, longueur pointe du bec-nuque). Au maximum deux personnes pénétreront dans la cavité.

2) Organisation des sorties

L'ensemble de ces mesures doivent être prises au cours des sorties bihebdomadaires pendant les heures fraîches de la matinée ou de l'après-midi. Ces différentes tâches pourront être partagées entre les observateurs pour gagner du temps et réduire ainsi la durée de présence sur l'îlet. Ces différentes mesures devront être effectuées dans un ordre identique le long d'un itinéraire établi pour réduire au maximum les dérangements, sans jamais traverser la colonie de Sternes fuligineuses. Les mesures sur les Puffins doivent être effectuées en fin de matinée (ou en début d'après-midi) puisqu'étant dans des cavités, ils ne craignent pas les heures chaudes.