

**Démographie de l'océanite tempête en Iroise (1997-2017) :
effets de l'âge, de la colonie d'origine, de l'année, de la prédation,
des variables climatiques et de la date de naissance
sur la probabilité de recapture
et la survie des individus bagués comme poussins**



Albert Fernández Chacón & Bernard Cadiou

Bretagne Vivante

Janvier 2019

(clichés de couverture = Bernard Cadiou & Hélène Mahéo)

Sommaire

1-Historique des suivis dans l'archipel de Molène	1
1.1-Recensement des sites occupés	1
1.2-Captures au filet	1
1.3-Captures au terrier	1
1.4-Suivi de la prédation.....	2
2-Objectifs de l'analyse des données de baguage.....	2
3-Résultats des analyses.....	2
3.1-Bilans numériques.....	3
3.1.1. Bagueage des poussins.....	3
3.1.2. Captures au filet	3
3.1.3. Captures au terrier.....	6
3.1.4. Prédation sur les colonies	7
3.1.5. Prédation hors des colonies	10
3.1.6. Proportion d'oiseaux tués par les prédateurs	12
3.2-Taux de retour	12
3.3-Survie et probabilité de recapture (modèles CMR).....	15
3.3.1. Première série d'analyses : survie en fonction de l'âge et probabilité de recapture.....	15
3.3.1.1. Évènements, états et paramètres considérés.....	15
3.3.1.2. Hypothèses testées	16
3.3.1.3. Résultats de la sélection des modèles	17
3.3.2. Deuxième série d'analyses : mortalité en fonction de l'âge selon les causes de mortalité (prédation ou autres).....	19
3.3.2.1. Évènements, états et paramètres considérés.....	19
3.3.2.2. Hypothèses testées	20
3.3.2.3. Résultats de la sélection des modèles	20
3.3.3. Troisième série d'analyses : probabilité de recapture, survie et mortalité en mer.....	22
3.3.3.1. Évènements, états et paramètres considérés.....	22
3.3.3.2. Hypothèses testées	23
3.3.3.3. Résultats de la sélection des modèles	23
3.3.4. Quatrième série d'analyses : probabilité de recapture, survie et mortalité en mer	28
3.3.4.1. Évènements, états et paramètres considérés.....	28
3.3.4.2. Hypothèses testées	29
3.3.4.3. Résultats de la sélection des modèles	29
3.3.5. Cinquième série d'analyses : probabilité de recapture et survie en fonction de l'âge, des variables climatiques, de la colonie d'origine et de la date de naissance.....	32
3.3.5.1. Évènements et états considérés.....	32
3.3.5.2. Paramètres considérés, étapes de la modélisation et hypothèses testées	33
3.3.5.3. Indices climatiques	35
3.3.5.4. Analyses sur le jeu de données total	37
3.3.5.5. Analyses sur le jeu de données d'Enez Kreiz	47
4-Conclusion.....	54
Bibliographie	57
Remerciements.....	58
Résumé.....	59

1-Historique des suivis dans l'archipel de Molène

Le suivi des océanites tempêtes dans l'archipel de Molène commence en 1967, avec un premier recensement. Puis, en 1974, un programme de baguage est lancé. La première cartographie des sites de reproduction est réalisée à cette époque. Dans les années 1970 et 1980, quelques recensements sont effectués, et le baguage se poursuit, principalement par la capture nocturne des oiseaux au filet. À fin des années 1990, le recensement devient annuel. S'y ajoutent le suivi de la prédation, exercée en particulier par les goélands sur les colonies, le baguage systématique des poussins sur l'ensemble des colonies (Banneg, Enez Kreiz, Roc'h Hir et Balaneg), le suivi de la production en jeunes, puis le baguage des reproducteurs sur la colonie témoin d'Enez Kreiz. Hors des colonies, le suivi régulier de la prédation exercée par les chats sur Molène a été mis en place à partir de 2007.

1.1-Recensement des sites occupés

Tous les sites connus ou potentiels sont inspectés, à la main, à la lampe, à la repasse (diffusion du chant de l'espèce à l'entrée des sites) ou à l'endoscope pour rechercher des indices d'occupation (adulte couveur, œuf, poussin, cri d'un adulte ou d'un poussin, duvet de poussin). Tous les sites connus sont numérotés et cartographiés. Le suivi des sites s'étale de mai à octobre. Chaque site fait l'objet d'au moins deux inspections durant la saison, en période d'incubation puis en période d'élevage des poussins. Sur la colonie d'Enez Kreiz, les sites sont inspectés plus régulièrement afin de connaître la production en jeunes (cf. Cadiou & Mahéo 2016 pour les détails méthodologiques).

1.2-Captures au filet

Depuis 1997, trois sessions de baguage nocturne sont organisées annuellement sur Banneg, en juin, juillet et août, avec à chaque fois trois nuits consécutives de captures. Les captures se font à l'aide de filets verticaux positionnés sur l'île, permettant ainsi de capturer une partie des oiseaux qui survolent les colonies durant la nuit. La présence d'oiseaux dans les filets est vérifiée toutes les dix minutes entre la tombée de la nuit et le lever du jour. Pour des raisons pratiques, la zone de capture au filet est située dans la partie centrale de l'île, non loin de la cabane où les oiseaux sont ramenés après avoir été démaillés des filets. Les oiseaux sont alors contrôlés ou bagués selon les cas, puis sont examinés et relâchés au fur et à mesure (cf. Cadiou & Mahéo 2016 pour les détails méthodologiques). Les oiseaux ainsi capturés peuvent être des oiseaux d'origine locale, adultes reproducteurs ou jeunes individus non-reproducteurs à la recherche d'un futur site de reproduction, ou bien des oiseaux originaires d'autres colonies, soit à la recherche d'un futur site de reproduction soit simplement de passage.

1.3-Captures au terrier

Depuis 1997, lors du recensement des sites occupés, suivi réalisé en journée, tous les poussins accessibles sont bagués sur l'ensemble des colonies. Depuis 2001, sur la colonie d'Enez Kreiz, les adultes sont extraits de leur site de reproduction, seulement en fin de période d'incubation pour éviter toute désertion de l'œuf, et sont contrôlés ou bagués selon les cas (cf. Cadiou & Mahéo 2016 pour les détails méthodologiques)

1.4-Suivi de la prédation

Les colonies sont régulièrement prospectées, entre la fin mars et la fin octobre, pour y rechercher les pelotes de réjection de goélands ou de hérons contenant des restes d'océanites ou d'autres indices de prédation (plumées notamment). L'emplacement où est trouvée la pelote est localisé sur un fond de carte de la colonie et la pelote est examinée pour y rechercher d'éventuelles bagues (cf. Cadiou & Mahéo 2016 pour les détails méthodologiques)

2-Objectifs de l'analyse des données de baguage

Le présent travail est réalisé dans le cadre du contrat de recherche et développement relatif aux oiseaux marins, signé entre l'AFB et Bretagne Vivante pour une durée de trois ans (2017-2019). Ce contrat a pour objet le suivi des oiseaux marins et l'analyse des données collectées.

L'objectif principal de l'étude est d'utiliser les données de capture-marquage-recapture (CMR) pour réaliser des analyses de la survie des oiseaux, en prenant également en compte différentes variables, susceptibles d'affecter la survie : intensité de la prédation par les goélands et les hérons (évaluée par le nombre de restes d'océanites retrouvés annuellement), température de surface de la mer Celtique en hiver (SST), concentration en chlorophylle (considérée comme un proxy de la ressource en zooplancton), indice NAO (North Atlantic Oscillation), indice SOI (El Niño Southern Oscillation Index) ou MEI (Multivariate Enso Index), indice HIX (St Helena Island index), date d'éclosion estimée (pour les oiseaux bagués comme poussin) et cohorte (effet année, pour les oiseaux bagués comme poussin). Ces différents facteurs peuvent influencer la survie des oiseaux en période de reproduction, dans l'Atlantique nord-est, ou en période de migration et d'hivernage, dans l'Atlantique sud-est.

Les analyses réalisées sont basées sur l'utilisation du jeu de données des oiseaux bagués comme poussins depuis 1997. Ce jeu de données concerne environ 4 100 oiseaux bagués jusqu'en 2016. Tous ces oiseaux sont d'âge et d'origine géographique connus, ce qui est particulièrement intéressant pour les analyses de survie. Plusieurs points spécifiques seront traités :

- Probabilité de recapture des oiseaux en fonction de leur colonie de naissance, de leur âge et de leur cohorte ;
- Recherche d'un lien éventuel entre le lieu de découverte de la pelote de réjection contenant la bague de l'oiseau et la localisation de sa colonie et de son secteur de naissance ;
- Survie des oiseaux en fonction de différents paramètres (cohorte, date d'éclosion, âge, prédation, indices climatiques et océanographiques de l'Atlantique nord et sud : NAO, HIX, SST, Chl, etc., et du Pacifique sud : SOI, MEI).

3-Résultats des analyses

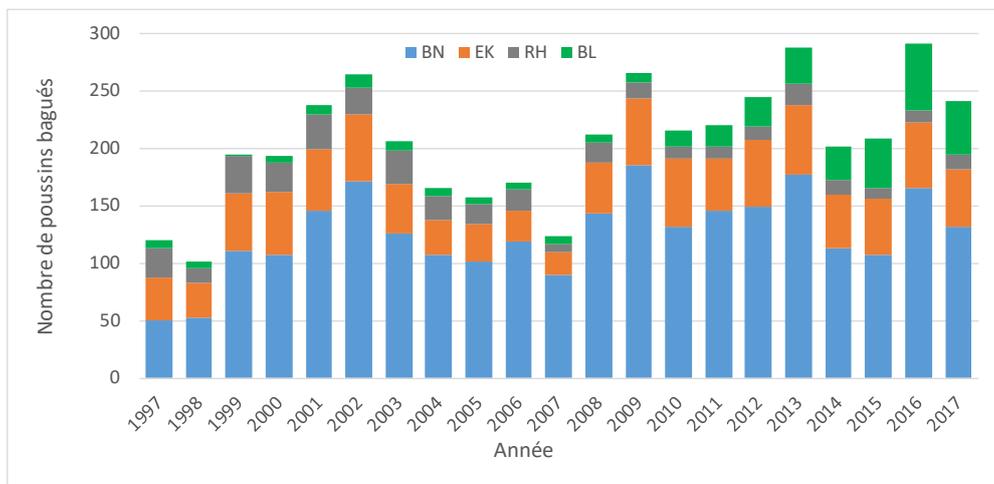
Le rapport présente la chronologie des analyses. Les analyses préliminaires exploratoires (parties 3.1, 3.2 et 3.3.1) ont pour but de se familiariser avec le jeu de données, avec les captures au filet, les captures au terrier et les données concernant les oiseaux tués par des

prédateurs sur les colonies ou sur Molène. Les analyses réalisées ensuite (parties 3.3.2, 3.3.3, 3.3.4 et 3.3.5) diffèrent entre elles à la fois par les jeux de données pris en compte, et par la manière dont les événements de capture (vu / non vu) et les états biologiques (vivant / mort), et les éventuelles covariables externes, sont pris en compte dans les modèles.

3.1-Bilans numériques

3.1.1. Bagueage des poussins

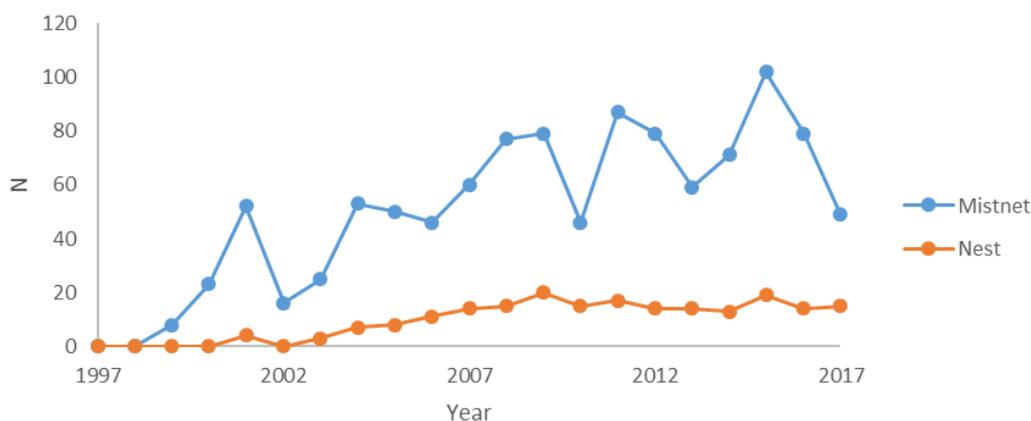
Le nombre de poussins bagués varie selon les années, en fonction du nombre de couples nicheurs et du succès de la reproduction. Le total varie annuellement d'une centaine à près de 300, avec une moyenne de 206 sur l'ensemble de la période d'étude 1997-2017.



Nombre de poussins bagués par an et par colonie
(BN = Banneg, EK = Enez Kreiz, RH = Roc'h Hir, BL = Balaneg)

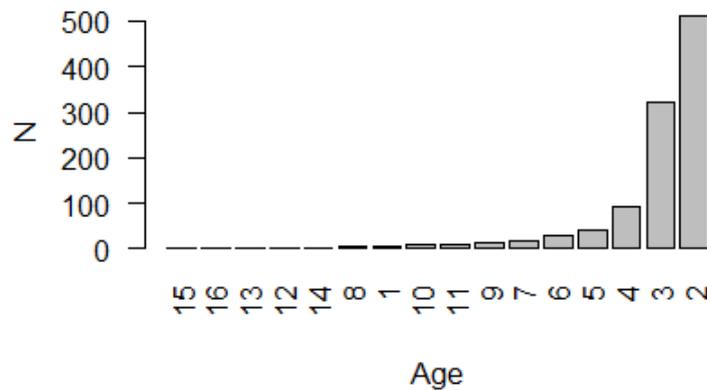
3.1.2. Captures au filet

Le nombre d'individus bagués comme poussins et recapturés lors des sessions de bagueage nocturne varie selon les années avec un maximum de près d'une centaine d'individus en 2015. Pour les oiseaux contrôlés dans les terriers, la variabilité interannuelle est moindre.

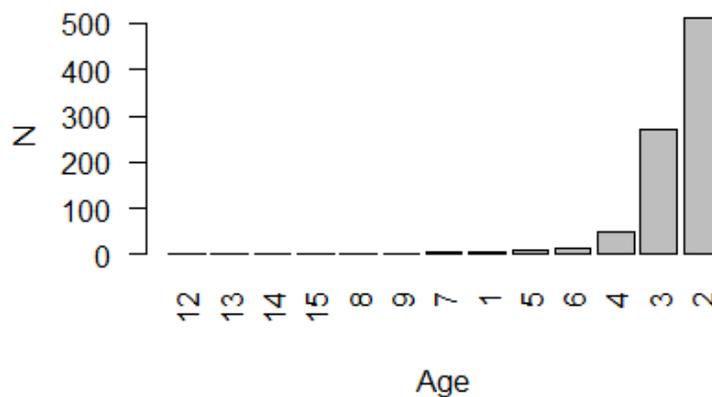


Nombre d'individus bagués comme poussins recapturés par an au filet (*mistnet*) et au terrier (*nest*)

Les oiseaux capturés au filet ont entre 1 et 16 ans, mais les classes d'âge les plus représentées sont les oiseaux de 2 et 3 ans. Ce bilan est strictement numérique et n'est pas comparable avec la probabilité de recapture (cf. 3.3.5.4). La présence d'oiseaux de 1 an est exceptionnelle et le nombre d'oiseaux de 4 ans et plus est très réduit. Par ailleurs, c'est principalement à 2 ans que les oiseaux sont capturés pour la première fois au filet. Quelques individus ont été capturés pour la première fois au filet alors qu'ils avaient plus de 10 ans.

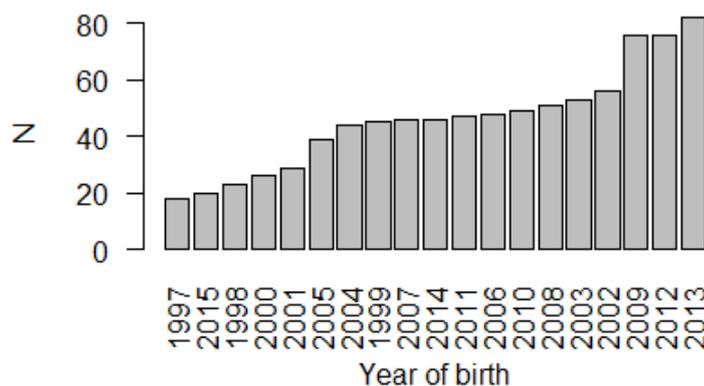


Age des oiseaux recapturés au filet



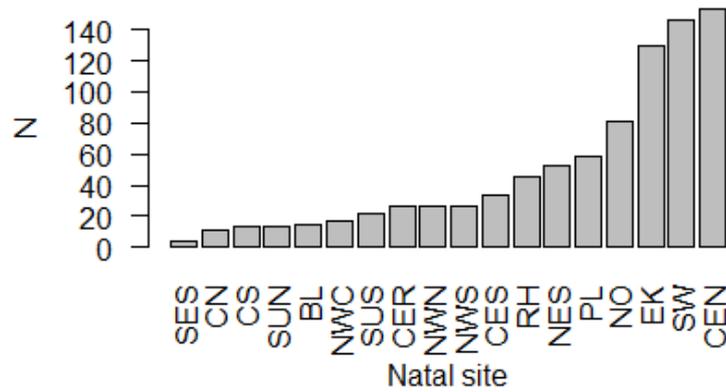
Age de première recapture au filet

Durant la période d'étude, ce sont les oiseaux de la cohorte 2013 qui ont été les plus nombreux à être recapturés par la suite au filet. Ce bilan est strictement numérique et ne tient pas compte du nombre de poussins effectivement bagués par cohorte. La cohorte avec le plus de poussins bagués est en effet la cohorte 2013 (cf. 3.1.1).

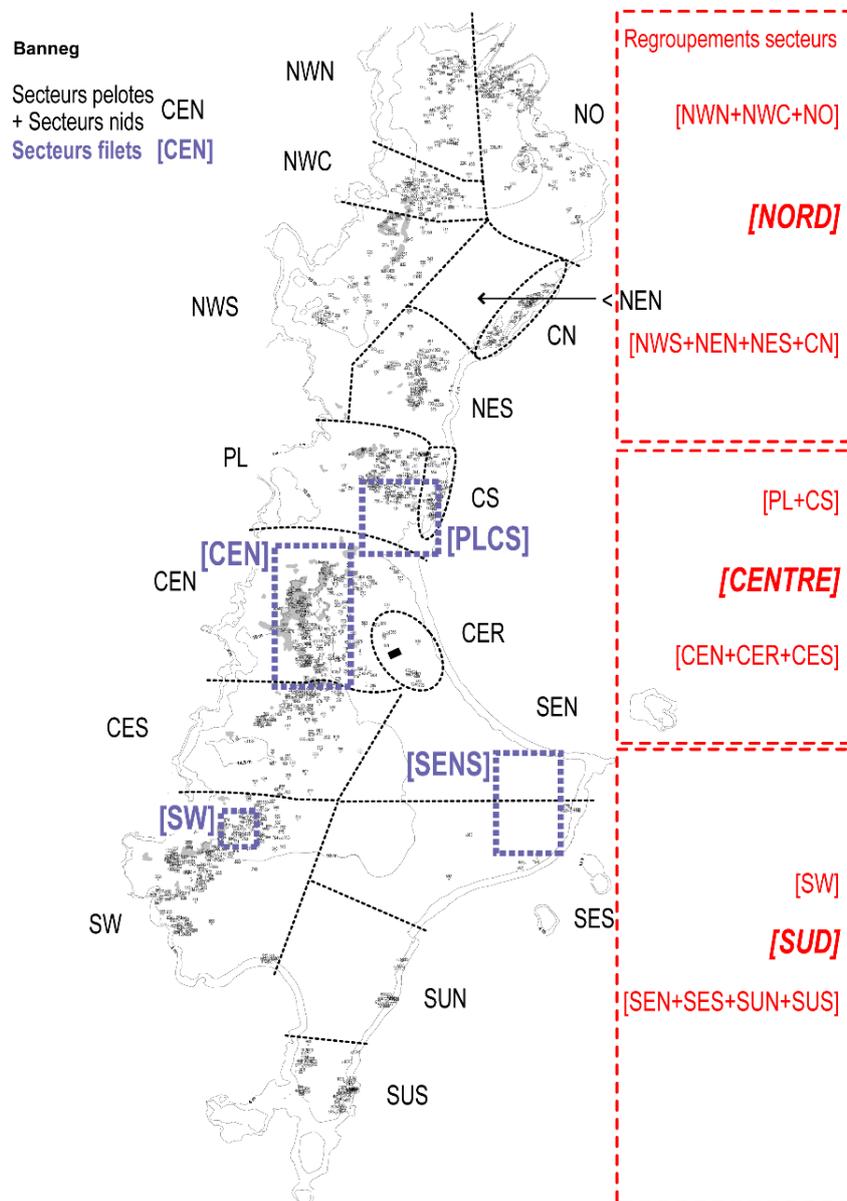


Nombre d'oiseaux recapturés au filet par cohorte

Numériquement parlant, ce sont les oiseaux originaires des secteurs CEN et SW de Banneg, et d'Enez Kreiz qui ont été les plus nombreux à être recapturés par la suite au filet.



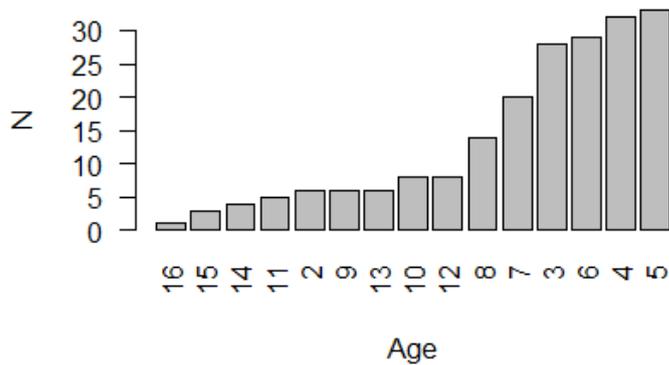
Nombre d'oiseaux capturés au filet par origine géographique (BL = Balaneg, EK = Enez Kreiz, RH = Roc'h Hir, autres abréviations = secteurs de Banneg, voir fig. suivante)



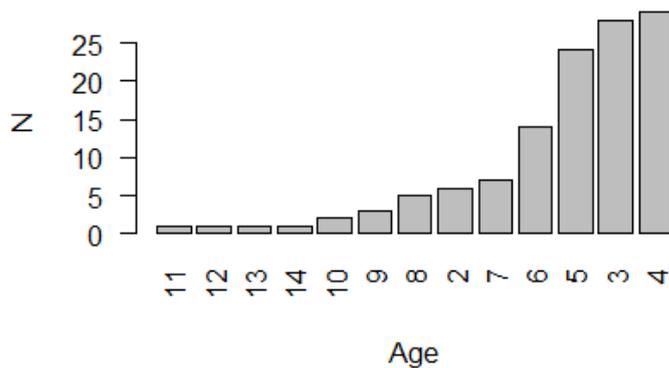
Les différents secteurs et regroupements distingués sur Banneg

3.1.3. Captures au terrier

Les oiseaux recapturés au terrier ont entre 2 et 16 ans, mais les classes d'âge les plus représentées sont les oiseaux de 4 et 5 ans. Par ailleurs, c'est principalement à 4 ans que les oiseaux sont recapturés pour la première fois au terrier. Information complémentaire, les individus les plus précoces commencent à se reproduire à l'âge de 3 ans. Les oiseaux de 2 ans, et une partie des oiseaux de 3 ans, sont capturés au terrier comme non reproducteurs, prospectant à la recherche d'un futur site de reproduction et d'un(e) partenaire.

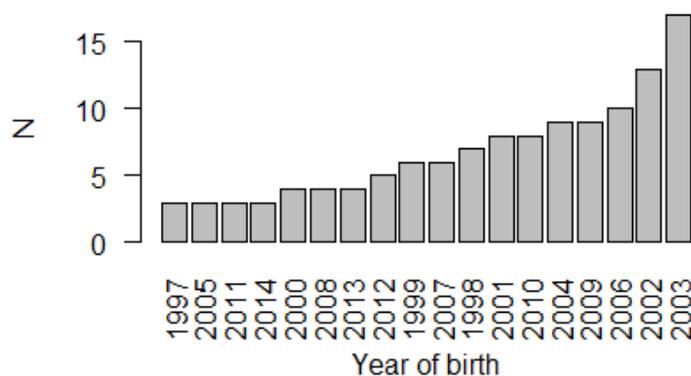


Age des oiseaux recapturés au terrier



Age de première recapture au terrier

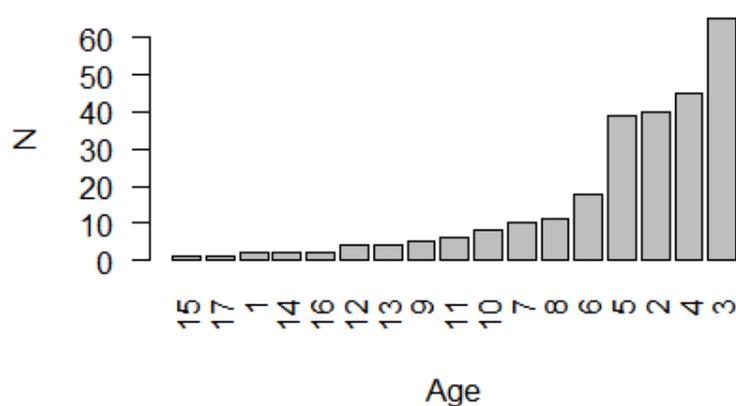
Durant la période d'étude, ce sont les oiseaux de la cohorte 2003 qui ont été les plus nombreux à être recapturés par la suite au terrier. Ce bilan est strictement numérique et ne tient pas compte du nombre de poussins effectivement bagués par cohorte.



Nombre d'oiseaux recapturés au terrier par cohorte

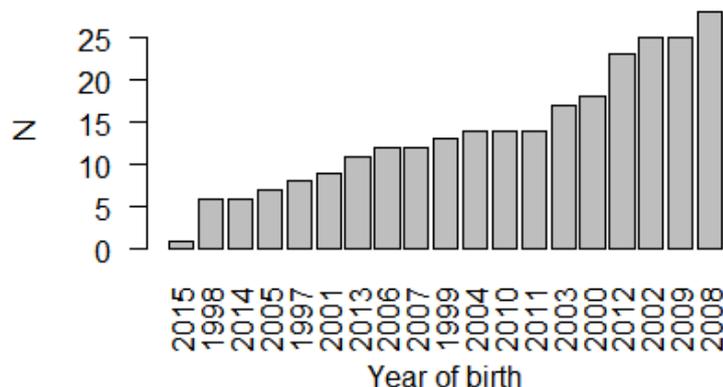
3.1.4. Prédation sur les colonies

Sur les colonies, ce sont majoritairement des oiseaux de 3 ans qui sont tués par les prédateurs (goélands et hérons cendrés ou parfois hibou des marais). Il est intéressant de constater que les oiseaux capturés au filet sont surtout âgés de 2 ans alors que les oiseaux tués par les oiseaux prédateurs sur les colonies sont surtout âgés de 3 ans. L'hypothèse avancée pour expliquer cette différence est la suivante : les oiseaux de 2 ans seraient actifs principalement en vol alors que les oiseaux de 3 ans se poseraient plus souvent au sol et seraient donc alors plus vulnérables car les oiseaux prédateurs capturent les océanites au sol... alors que les chats les capturent en vol.



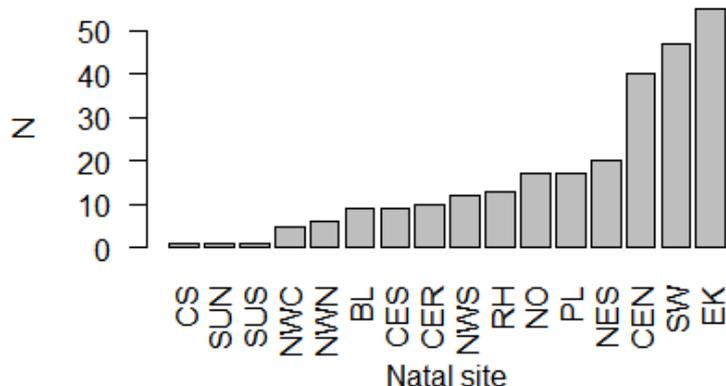
Âge des oiseaux tués par les prédateurs sur les colonies

D'un point de vue strictement numérique, ce sont les oiseaux de la cohorte 2008 qui ont été les plus nombreux à être victimes de prédateurs sur les colonies.



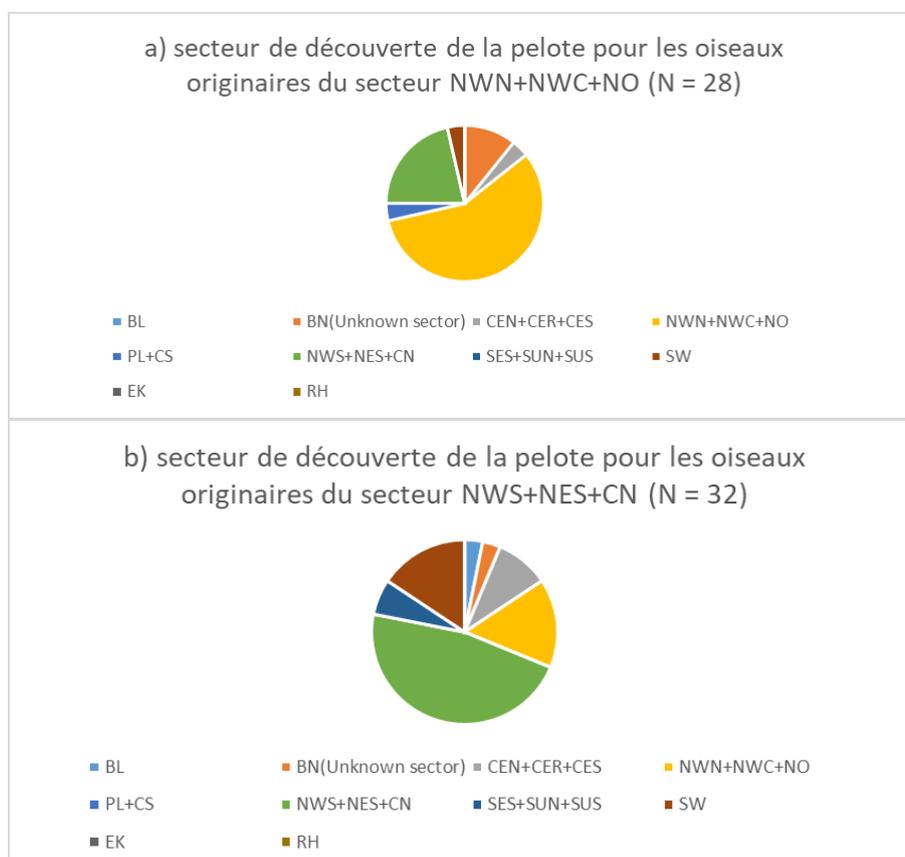
Cohorte des oiseaux tués par les prédateurs sur les colonies

D'un point de vue strictement numérique, ce sont les oiseaux nés sur Enez Kreiz et sur les secteurs CEN et SW de Banneg qui ont été les plus nombreux à être victimes de prédateurs sur les colonies.



Origine des oiseaux tués par les prédateurs sur les colonies

Les résultats concernant les oiseaux tués sur les colonies montrent par ailleurs que le secteur où la bague et les restes de l'oiseau tué ont été retrouvés dans une pelote de rejection est dans la moitié des cas environ, voire parfois plus, le secteur où il est né. Le cas des oiseaux originaires du secteur [PL+CS] est un peu différent puisqu'ils sont plutôt retrouvés dans d'autres secteurs. Le cas des oiseaux originaires du secteur [SES+SUN+SUS] semble lui aussi différent, mais cela ne concerne que 2 individus. Et les pelotes de réjection contenant des bagues d'oiseaux originaires de Balaneg ont toutes été retrouvées sur Balaneg. Il convient de préciser que la prédation ne s'exerce pas de manière homogène à l'échelle des colonies, mais qu'il existe parmi les goélands et les hérons des individus qui se spécialisent dans la prédation des océanites.



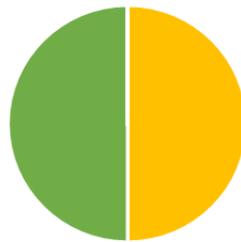
c) secteur de découverte de la pelote pour les oiseaux originaires du secteur PL+CS (N = 18)



d) secteur de découverte de la pelote pour les oiseaux originaires du secteur CEN+CER+CES (N = 59)



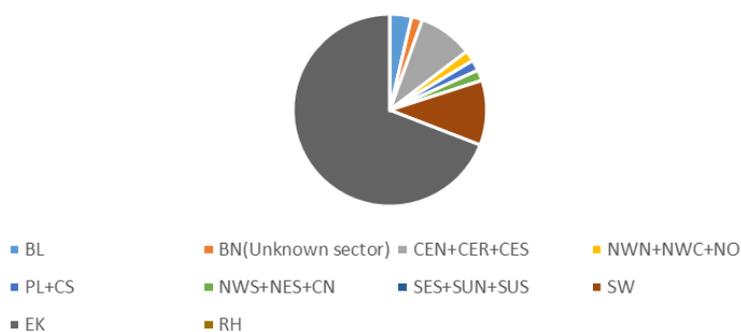
e) secteur de découverte de la pelote pour les oiseaux originaires du secteur SES+SUN+SUS (N = 2)



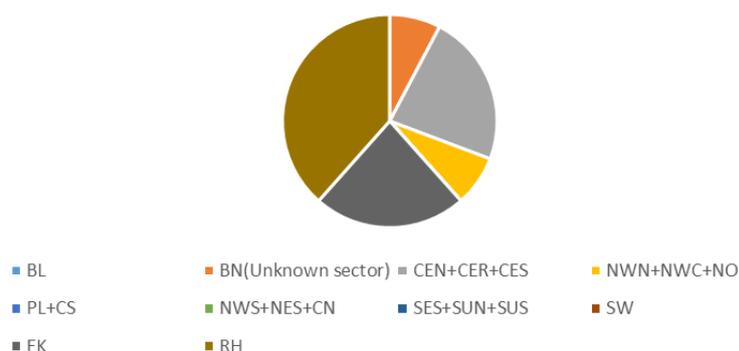
f) secteur de découverte de la pelote pour les oiseaux originaires du secteur SW (N = 47)



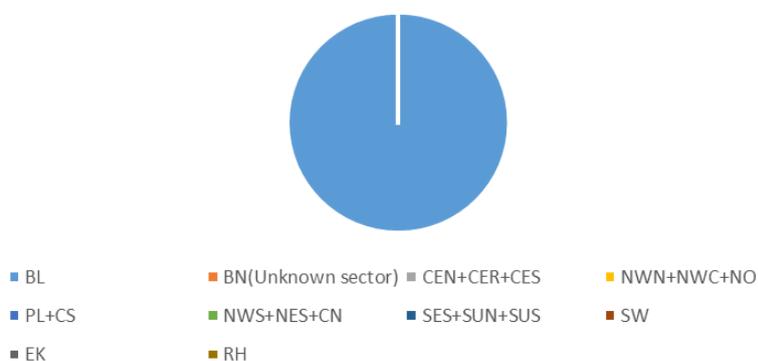
g) secteur de découverte de la pelote pour les oiseaux originaires de EK (N = 55)



i) secteur de découverte de la pelote pour les oiseaux originaires de RH (N = 13)



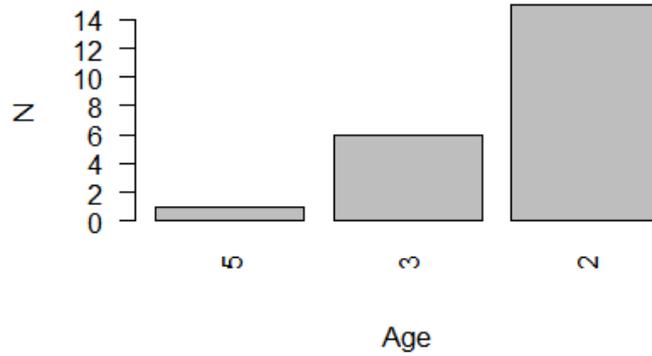
j) secteur de découverte de la pelote pour les oiseaux originaires de BL (N = 9)



Secteur de découverte de la bague en fonction du secteur d'origine pour les oiseaux tués par les prédateurs sur les colonies (N = nombre d'individus)

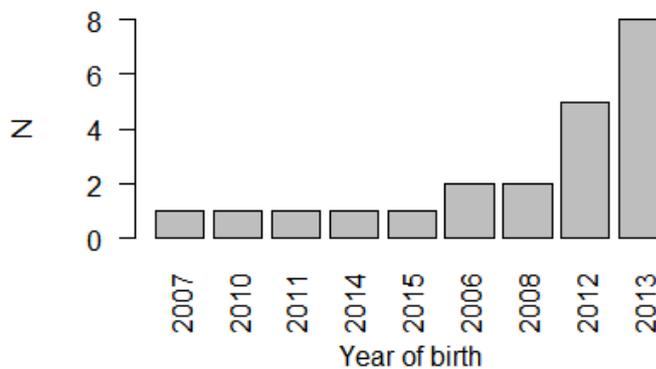
3.1.5. Prédation hors des colonies

Hors des colonies, ce sont les chats qui exercent une prédation sur les océanites sur l'île de Molène. Ce sont principalement des oiseaux de 2 ans qui sont tués par les chats.



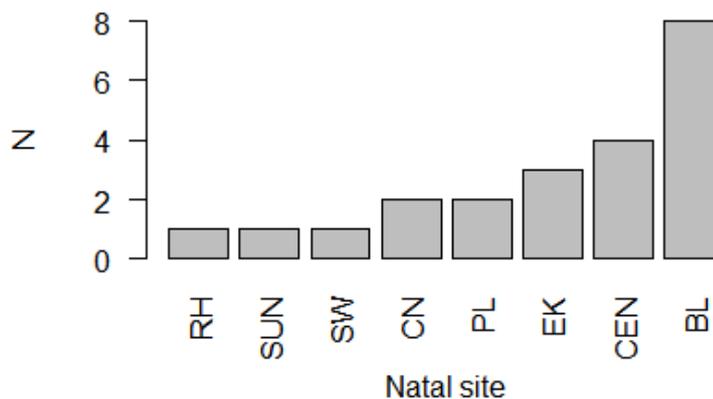
Âge des oiseaux tués par les chats sur Molène

D'un point de vue strictement numérique, ce sont les oiseaux de la cohorte 2013 qui ont été les plus nombreux à être victimes des chats sur Molène.



Cohorte des oiseaux tués par les chats sur Molène

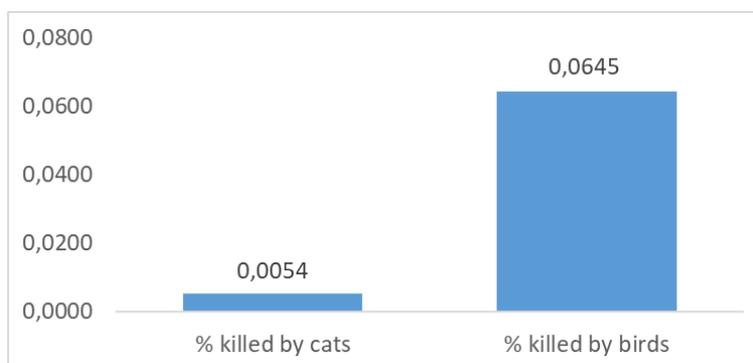
D'un point de vue strictement numérique, ce sont les oiseaux originaires de Balaneg qui ont été les plus nombreux à être victimes des chats sur Molène, si l'on distingue les secteurs de naissance sur Banneg. Si l'on considère Banneg dans son ensemble, ce sont les oiseaux originaires de cette colonie qui ont été les plus nombreux à être victimes des chats sur Molène.



Origine des oiseaux tués par les chats sur Molène

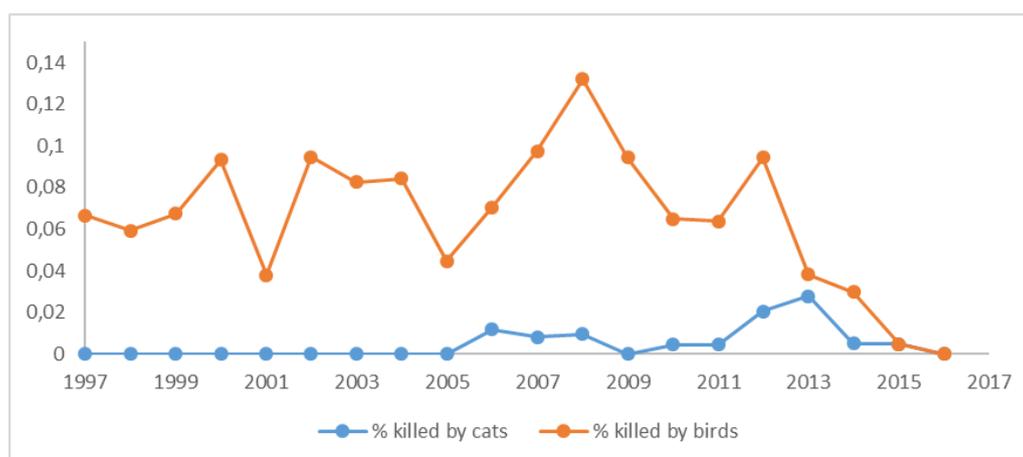
3.1.6. Proportion d'oiseaux tués par les prédateurs

Les chats ont tué environ 0,5 % des oiseaux bagués comme poussins sur la période 1997-2016, tandis que les autres prédateurs (essentiellement oiseaux) en ont tué 6 %. Ces jeunes individus tués par les prédateurs sont autant de futurs reproducteurs potentiels en moins.



Proportion d'oiseaux tués par les chats et par les autres prédateurs (oiseaux)

Pour toutes les cohortes, la proportion d'oiseaux tués par les prédateurs sur les colonies est toujours supérieure à la proportion d'oiseaux tués par les chats sur Molène. La cohorte 2008 est celle qui compte le plus d'oiseaux victimes des prédateurs sur les colonies, et la cohorte 2013 est celle qui compte le plus d'oiseaux victimes des chats sur Molène.



Proportion par cohorte d'oiseaux tués par les chats et par les autres prédateurs

3.2-Taux de retour

Le taux de retour (r) correspond au rapport entre le nombre d'oiseaux recapturés et le nombre d'oiseaux initialement marqués : $r = N \text{ recapturés} / N \text{ marqués}$.

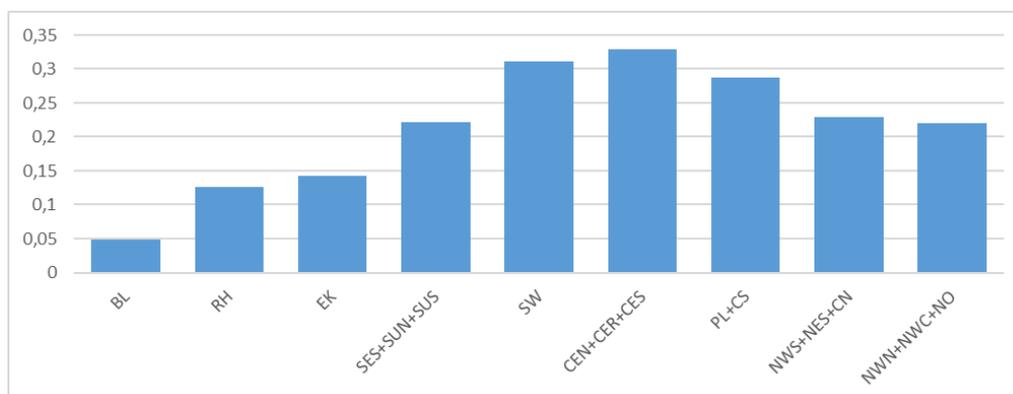
Ce taux de retour peut également être exprimé de la manière suivante : $r = \Phi * p$, où

Φ = probabilité que l'individu survive et revienne sur la colonie d'étude,

p = probabilité que l'individu soit effectivement contrôlé.

Avec les captures au filet sur Banneg, le taux de retour des oiseaux nés à Banneg est de 27 % comparé à 14 % pour les oiseaux nés à Enez Kreiz, 13 % pour les oiseaux nés à Roc'h Hir et seulement 5 % pour les oiseaux nés à Balaneg. Si les îlots d'Enez Kreiz et de Roc'h Hir sont situés dans le prolongement sud de Banneg, l'île de Balaneg est distante d'environ 2,3 km.

En prenant en compte les différents secteurs de Banneg, le taux de retour des oiseaux n'est pas identique en fonction du secteur de naissance. En effet, il est plus élevé pour les oiseaux nés dans la partie centrale de l'île ([CEN+CER+CES] et [PL+CS]), mais aussi dans le sud-ouest (SW) (29 à 33 %), que pour les oiseaux nés dans les autres secteurs (22 à 23 %). Cette partie centrale de l'île est celle où se concentre l'effort de capture au filet depuis 1997, pour des raisons pratiques de distance entre les filets et la cabane où sont ramenés les oiseaux capturés pour être examinés (cf. 1.2).

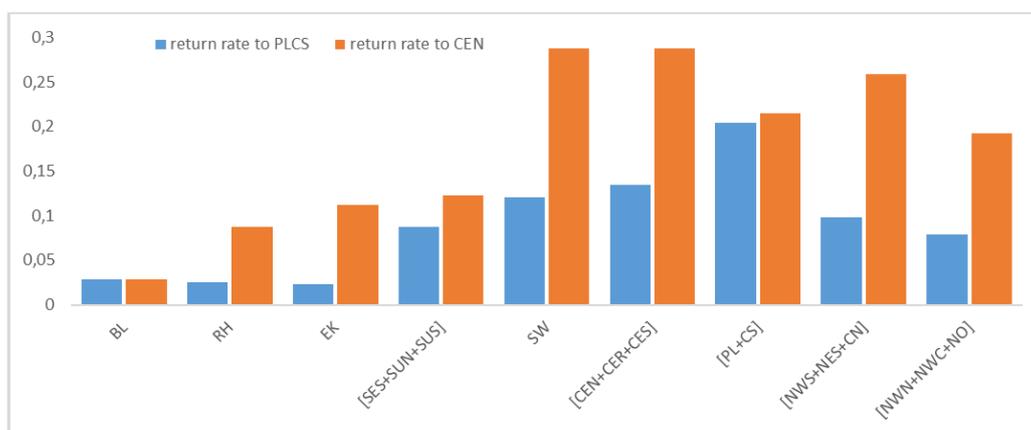


Taux de retour au filet des oiseaux sur Banneg en fonction de leur colonie ou de leur secteur de naissance sur l'île

Le taux de retour au filet a été examiné pour les deux principaux secteurs où les filets sont positionnés, sur la période 1997-2008 uniquement car, depuis 2009, seul le secteur CEN est utilisé pour les captures nocturnes.

Pour les oiseaux capturés dans le secteur CEN, le taux de retour le plus élevé (29 %) est observé pour les oiseaux nés dans les secteurs [CEN+CER+CES] et pour les oiseaux nés dans le secteur SW. Le taux le plus élevé suivant (26 %) est observé pour les oiseaux nés dans les secteurs [NWS+NES+CN].

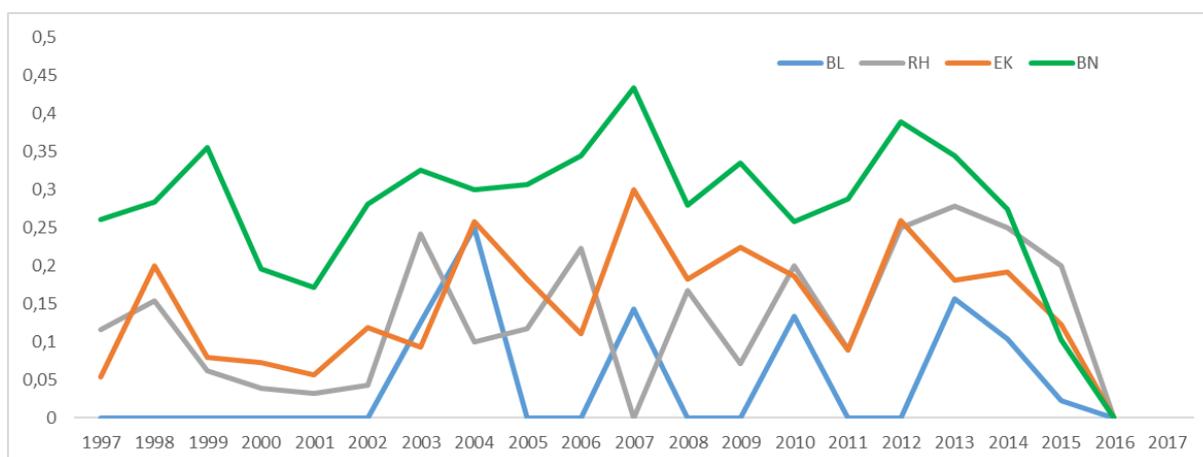
Pour les oiseaux capturés dans le secteur PLCS, le taux de retour le plus élevé (20 %) est observé pour les oiseaux nés dans ces mêmes secteurs [PL+CS]. Le deuxième taux de retour le plus élevé (13 %) est observé pour les oiseaux nés dans les secteurs [CEN+CER+CES], et le troisième (12 %) pour les oiseaux nés dans le secteur SW.



Taux de retour au filet des oiseaux sur Banneg (secteurs CEN et PLCS) en fonction de leur colonie ou de leur secteur de naissance sur l'île

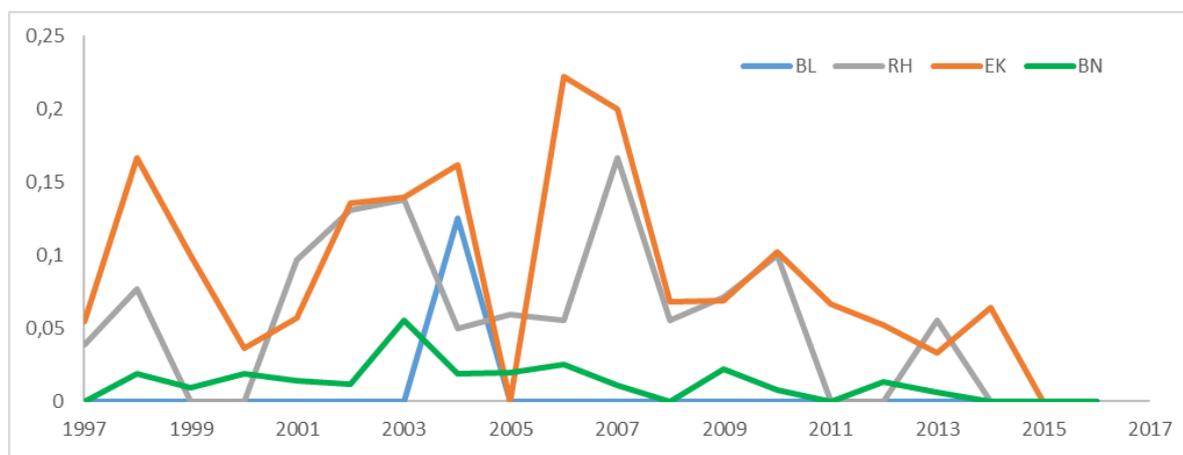
À l'heure actuelle, avec les données des captures au filet sur Banneg, c'est la cohorte 2007 des oiseaux nés sur Banneg qui montre le taux de retour le plus élevé, et qui est aussi par ailleurs une des cohortes avec le moins de poussins bagués (cf. 3.1.1). Ainsi, un peu plus de 40 % des oiseaux nés à Banneg en 2007 ont été recapturés au moins une fois au filet par la suite. À l'inverse seulement un peu moins de 20 % des oiseaux nés à Banneg en 2000 et 2001 ont été recapturés au moins une fois au filet par la suite. Aucun élément évident ne peut être avancé pour expliquer ces différences entre cohortes, qui résultent probablement d'une conjugaison de facteurs. Pour le moment, aucun oiseau né en 2016 n'a été recapturé. Il convient de rappeler que la présence des oiseaux d'un an sur les colonies est très exceptionnelle.

Autres résultats, il existe plusieurs cohortes originaires de Balaneg, ainsi qu'une cohorte originaire de Roc'h Hir, pour lesquelles aucun oiseau n'a été recapturé au filet sur Banneg.



Taux de retour au filet des oiseaux sur Banneg en fonction des colonies de naissance et des cohortes

Le taux de retour au terrier montre que le taux le plus élevé est observé pour la cohorte 2006 des oiseaux nés à Enez Kreiz, avec un peu plus de 20 %. Étonnamment, aucun oiseau né en 2005 à Enez Kreiz n'a jamais été recapturé par la suite au terrier, bien que six d'entre eux aient été recapturés au filet sur Banneg en 2007 et 2008.



Taux de retour au terrier des oiseaux en fonction des colonies de naissance et des cohortes

3.3-Survie et probabilité de recapture (modèles CMR)

3.3.1. Première série d'analyses : survie en fonction de l'âge et probabilité de recapture

3.3.1.1. Évènements, états et paramètres considérés

Les données prises en compte concernent les oiseaux bagués comme poussins sur l'ensemble des colonies et recapturés par la suite au filet sur Banneg. Les données concernant les oiseaux retrouvés morts sur les colonies (bague trouvée dans une pelote de réjection des prédateurs) ne sont pas prises en compte pour cette première série d'analyses. Les analyses sont réalisées avec le programme E-SURGE et les modèles multi-événements (*multievents models*) (Pradel 2005). Les modèles multi-événements permettent d'estimer à la fois des paramètres biologiques et des paramètres observés en liant les événements (observation des individus marqués, soit vu soit non vu) et les états biologiques sous-jacents (vivant ou mort) par le biais de séries de matrices de transition élaborées par le modèle. De telles matrices de transition incluent les probabilités à estimer, qui correspondent à toutes les transitions possibles entre les états définis. Ces probabilités peuvent également être contraintes en fonction des facteurs temporels, intrinsèques (c'est-à-dire âge, sexe) et extrinsèques (climat).

Avant de démarrer les analyses avec E-SURGE, un test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*) doit être réalisé pour déterminer si les hypothèses du modèle de Capture-Marquage-Recapture (CMR) sont satisfaites par les données. Ces hypothèses sont l'identité des taux de recaptures et l'indépendance des destins entre individus (tous les individus montrent la même survie et les mêmes probabilités de recapture, mais le destin d'un individu n'est pas corrélé à ce qui arrive à un autre individu).

Dans le cas présent, les données ne respectent pas l'hypothèse de l'identité des taux (les individus ne sont pas identiques) et des effets significatifs d'hétérogénéité de capture et de *transience* ont été mis en évidence par le test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*). Cela signifie que les probabilités de survie et de recapture ne sont pas identiques chez les oiseaux marqués et que le jeu de données comprend différentes catégories d'individus. L'effet de *transience* est une réduction de la survie apparente après la première capture, avec des oiseaux contrôlés une seule fois et non revus par la suite, c'est-à-dire simplement de passage dans la zone d'étude, en l'occurrence dans le cas présent la zone de positionnement des filets.

L'hétérogénéité de capture significative est corrigée en incluant deux états de recapture dans le modèle : 1) l'état *aware* (individus en vie et effectivement capturés durant l'année considérée) et 2) l'état *unaware* (individus en vie mais non capturés durant l'année considérée). Les effets *transient* sont quant à eux corrigés en incluant systématiquement des classes d'âge dans le modèle.

À chaque session de capture, les deux événements possibles pour chaque individu bagué sont « vu » (codé par un 1) ou « non vu » (codé par un 0). Les états sous-jacents sont respectivement « vivant » ou « mort ». Un individu qui est « vivant » peut se voir affecter un code 1 ou 0, en fonction de sa détectabilité, mais un individu « mort » peut uniquement se voir affecter un code 0. Cependant, la présente analyse est basée uniquement sur les captures au filet et ne prend donc en compte aucune donnée de mortalité, c'est-à-dire que la probabilité de détection des oiseaux morts est nulle.

La probabilité de survie pour une classe d'âge x l'année t est la probabilité que les individus de cette classe d'âge soient encore en vie l'année $t+1$.

Pour la probabilité de recapture, les classes d'âge considérées sont également au nombre de quatre, mais les correspondances ne sont pas similaires :

- classe d'âge 1 : oiseaux de 1 et 2 ans, regroupés compte-tenu du très faible nombre d'observation des oiseaux de 1 an, et la recapture est impossible à l'âge 0 qui correspond à la première capture ;
- classe d'âge 2 : oiseaux de 3 ans ;
- classe d'âge 3 : oiseaux de 4 ans ;
- classe d'âge 4 : oiseaux de 5 ans et plus.

Pour les différents modèles testés, la valeur d'AIC obtenue (*Akaike information criterion*, critère de parcimonie qui estime la qualité relative des modèles statistiques) permet de sélectionner ceux qui décrivent le mieux les données (plus faible valeur d'AIC).

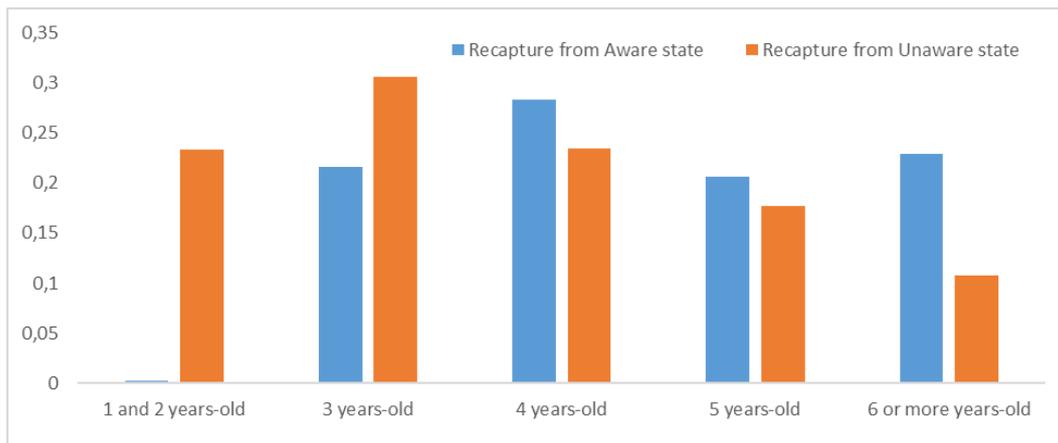
3.3.1.3. Résultats de la sélection des modèles

À partir du modèle 1, la structure de la probabilité de recapture s'améliore (c'est-à-dire que l'AIC diminue) en considérant cinq classes d'âge au lieu de quatre (modèle 1 *vs* modèle 3). Pour toutes les autres structures d'âge pour la probabilité de recapture les modèles ajustent moins bien les données. Pour la survie, la structure initiale à quatre classes d'âge reste la meilleure, toutes les autres structures d'âge donnant des valeurs d'AIC supérieures (modèle 3 *vs* modèles 6, 7, 8 et 9). L'effet temporel est mis en évidence pour la probabilité de recapture (modèle 10) et à la fois pour la probabilité de recapture et pour la survie (modèle 11). Et c'est ce dernier modèle qui décrit le mieux les données, avec quatre classes d'âge pour la survie, cinq classes d'âge pour la probabilité de recapture et un effet temporel.

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la survie (Φ) et pour la probabilité de recapture (p), avec le nombre de paramètres estimables et les statistiques du modèle (AIC). Les modèles sont classés par ordre décroissant de l'AIC. Δ AIC est la différence entre la valeur d'AIC du modèle considéré et celle du meilleur modèle.

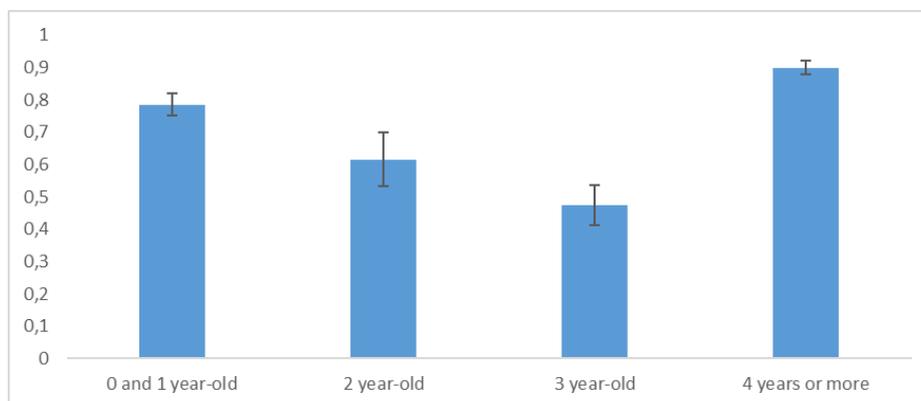
Model	Φ	p	Np	AIC	Δ AIC
11	4 ages + t	5 ages + t	52	8906,8013	0
10	4 ages	5 ages + t	33	8907,0191	0,2178
3	4 ages	5 ages	14	8990,3879	83,5866
7	5 ages	5 ages	15	8992,2010	85,3997
4	4 ages	6 ages	15	8992,4259	85,6246
8	6 ages	5 ages	16	8992,4259	85,6246
9	7 ages	5 ages	17	8994,0506	87,2493
5	4 ages	7 ages	16	8995,0856	88,2843
1	4 ages	4 ages	13	8996,8201	90,0188
6	3 ages	5 ages	13	9005,8636	99,0623
2	4 ages	3 ages	12	9007,8636	101,0623

Les résultats de meilleur modèle, sans effet temporel (modèle 3), montrent que pour les plus jeunes classes d'âge, la probabilité de recapture d'un individu jamais revu depuis le baguage comme poussin (c'est-à-dire l'état « *unaware* ») est quasiment la seule possibilité à 1-2 ans et elle atteint la valeur maximale à 3 ans (31 %). Pour les classes d'âge plus âgées, la probabilité de recapture d'un oiseau déjà recapturé auparavant (c'est-à-dire l'état « *aware* ») est toujours supérieure à la probabilité de recapture d'un oiseau jamais recapturé auparavant (c'est-à-dire l'état « *unaware* »). C'est à 4 ans que la probabilité de recapture d'un oiseau déjà recapturé auparavant (c'est-à-dire l'état « *aware* ») est la plus élevée (28 %). Les probabilités de recapture des oiseaux plus âgés sont plus faibles, et c'est pour les oiseaux de 6 ans et plus que la probabilité de recapture d'un oiseau jamais recapturé auparavant est la plus faible (11 %).



Probabilité de recapture par classes d'âge pour les oiseaux déjà ou jamais recapturés auparavant (état « *aware* » ou « *unaware* » respectivement)

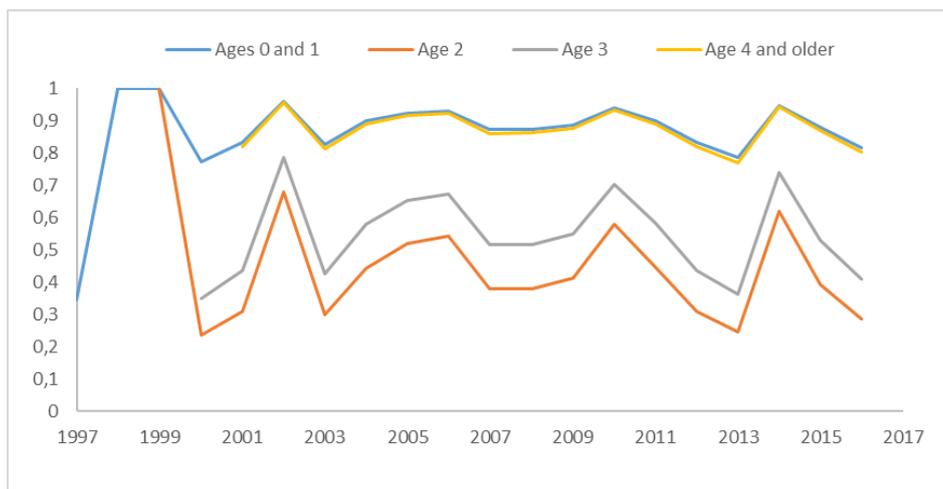
Les résultats du meilleur modèle, sans effet temporel (modèle 10), montrent que le taux de survie le plus élevé s'observe chez les oiseaux les plus vieux (90 % pour les 4 ans ou plus). La première classe d'âge inclut des oiseaux d'âge 0 et d'âge 1, donc la vraie probabilité de survie de l'âge 0 à l'âge 2 est en fait le produit de la survie à l'âge 0 (c'est-à-dire de 0 à 1 an) par la survie à l'âge 1 (de 1 à 2 ans), soit $0,78 \times 0,78 = 0,61$. Cette valeur est similaire à la survie à 2 ans (62 %). D'après les résultats du modèle, les oiseaux de 3 ans ont la survie la plus faible (47 %).



Survie des oiseaux en fonction de d'âge (avec les intervalles de confiance à 95 %)

Les résultats de meilleur modèle, avec un effet temporel (modèle 11), montrent également que le taux de survie le plus élevé s'observe chez les oiseaux les plus vieux (4 ans ou plus),

mais aussi chez les oiseaux les plus jeunes (0-1 an). La survie reste plus faible pour les oiseaux de 2 et 3 ans mais, avec ce modèle, la survie des oiseaux de 2 ans demeure toujours inférieure à celle des oiseaux de 3 ans (cf. graphe ci-dessous *vs* graphe précédent avec le modèle sans effet temporel). Ce modèle 11 étant meilleur que le modèle 10 d'après les valeurs d'AIC, il doit être considéré comme étant plus pertinent. Cependant, le modèle considère dans ce cas que les effets temporels sont additifs, et les fluctuations entre classes d'âge doivent forcément évoluer en parallèle au cours du temps. L'interaction entre l'âge et le temps reste à tester pour confirmer si toutes les classes d'âge fluctuent en parallèle ou non. En outre, l'effet temporel pourrait être omis pour certaines classes d'âge (les plus âgées ?) mais être conservé pour les autres. Pour les oiseaux de 2 et 3 ans, un pic de survie apparaît tous les quatre ans (2002, 2006, 2010 et 2014).



Survie des oiseaux en fonction de l'âge et des années

3.3.2. Deuxième série d'analyses : mortalité en fonction de l'âge selon les causes de mortalité (prédation ou autres)

3.3.2.1. Évènements, états et paramètres considérés

Les données prises en compte concernent les oiseaux bagués comme poussins sur l'ensemble des colonies et recapturés par la suite au filet sur Banneg ou retrouvés morts par la suite sur les colonies (bague trouvée dans une pelote de réjection des prédateurs). Les données concernant les oiseaux tués par les chats sur Molène ne sont pas prises en compte. Les analyses sont réalisées avec le programme E-SURGE et les modèles multi-événements (*multievents models*).

Comme pour les analyses précédentes, les données ne respectent pas les hypothèses classiques du modèle de Capture-Marquage-Recapture (CMR) d'identité et d'indépendance. Le test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*) met en évidence des effets significatifs de *transience* et d'hétérogénéité de capture qui nécessitent la distinction d'états (« *aware* » ou « *unaware* ») et de classes d'âge dans les modèles.

À chaque session de capture, les trois évènements possibles pour chaque individu bagué sont « non vu » (codé par un 0), « vu et vivant » (codé par un 1) ou « retrouvé mort » (codé par un 2). Les cinq états considérés correspondent à ceux utilisés par Matovic *et al.* (2017) :

–AH : vivant et ayant déjà été recapturé auparavant (« *aware* ») ;

- AS : vivant et n'ayant jamais été recapturé (« *unaware* ») ;
- RDc : récemment trouvé mort sur les colonies après avoir été tué par un prédateur ;
- RDs : récemment mort en mer pour d'autres causes ;
- LD : mort depuis longtemps.

L'état AH est lié à l'évènement 1 et l'état RDc est lié à l'évènement 2. Les états AS, RDs et LD sont des états non observables qui peuvent uniquement être lié à l'évènement 0.

Dans les matrices de transition liant les états et les évènements, deux paramètres sont définis : la mortalité (M) et la probabilité de recapture (p). La mortalité est le paramètre défini par la probabilité de transition entre les états AH ou AS et les états « mort récemment », qui estime la probabilité de mourir sur les colonies (prédation) ou en mer (autres causes), tandis que la recapture est le paramètre estimé par la probabilité de transition vers l'état *aware* (c'est-à-dire de l'état *unaware* vers *aware* ou de *aware* vers *aware*) (se référer à Matovic *et al.* 2017 pour plus de détails).

3.3.2.2. Hypothèses testées

L'analyse vise à estimer les taux de mortalité liée à la prédation sur les colonies ou à d'autres causes, et à évaluer leur variabilité en fonction de l'âge et du temps. Les modèles considèrent sept à trois classes d'âge (modèles 1 à 5) pour la mortalité, et avec une probabilité de recapture à la fois dépendante de l'âge et du temps comme pour le meilleur modèle identifié dans les analyses précédentes. Ensuite, un effet temporel additionnel est ajouté pour la probabilité de mortalité pour rechercher à vérifier une éventuelle variabilité temporelle de ce paramètre (modèle 6).

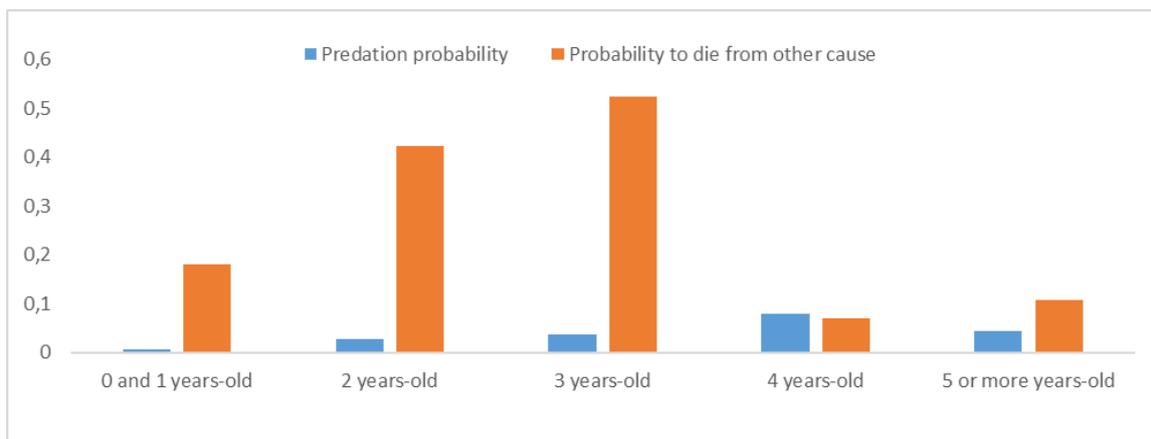
3.3.2.3. Résultats de la sélection des modèles

À partir du modèle 1, avec sept classes d'âge pour les probabilités de mortalité, la structure des paramètres de mortalité s'améliore (c'est-à-dire que l'AIC diminue) en considérant moins de classes d'âge, le modèle avec cinq classes d'âge étant le meilleur (modèle 3 *vs* modèle 1). L'ajout d'un effet temporel sur les probabilités de mortalité permet de diminuer un peu plus les valeurs d'AIC et d'obtenir le modèle qui décrit le mieux les données (modèle 6), et qui montre l'existence d'une variabilité temporelle de la mortalité par classe d'âge.

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la mortalité (M) et pour la probabilité de recapture (p), avec le nombre de paramètres estimables et les statistiques du modèle (AIC). Les modèles sont classés par ordre décroissant de l'AIC. Δ AIC est la différence entre la valeur d'AIC du modèle considéré et celle du meilleur modèle.

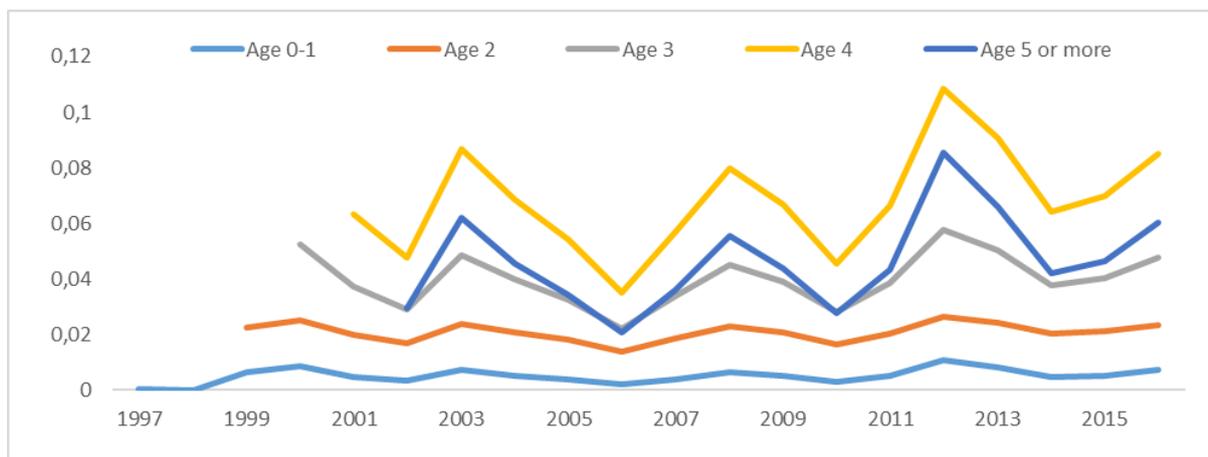
Model	M	p	Np	DEV	AIC	Δ AIC
6	5 ages + t	5 ages + t	58	99659,4600	10081,9460	0
3	5 ages	5 ages + t	39	10021,1349	10099,1349	17,1889
2	6 ages	5 ages + t	41	10019,3180	10101,3180	19,3720
4	4 ages	5 ages + t	37	10028,0412	10102,0412	20,0952
1	7 ages	5 ages + t	43	10018,0049	10104,0049	22,0589
5	3 ages	5 ages + t	35	10042,3180	10112,3180	30,3720

Les résultats de la mortalité par classes d'âge obtenus avec le modèle sans effet temporel (modèle 3) montrent que la mortalité liée à la prédation sur les colonies est plutôt faible en général (toujours inférieure à 10 %, quelle que soit la classe d'âge considérée), et qu'elle est la plus forte pour les oiseaux de 4 ans (8 %). La mortalité due à d'autres causes que la prédation sur les colonies est dans la majorité des cas supérieure, notamment pour les jeunes oiseaux, avec la valeur la plus élevée pour les oiseaux de 3 ans (52 %). Par la suite, à partir de 4 ans, la mortalité due à d'autres causes diminue pour devenir similaire ou inférieure à la mortalité due à la prédation. Ces autres causes, hors des colonies, peuvent être liées à l'abondance des ressources alimentaires en mer, aux tempêtes, à l'état physiologique et à la condition corporelle des oiseaux mais aussi, pour les jeunes individus, à la prédation par les chats sur Molène.

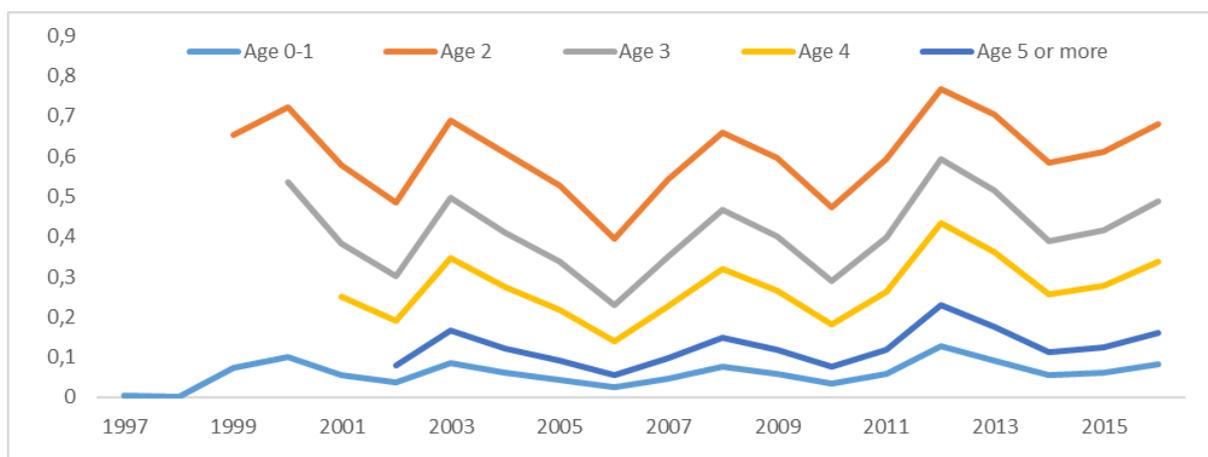


Mortalité par classes d'âge en fonction des causes (prédation sur les colonies ou autres causes)

Les résultats de la mortalité obtenus avec le modèle incluant un effet temporel (modèle 6) montrent également que la mortalité liée à la prédation est plus faible que la mortalité liée à d'autres causes, et qu'elle est la plus forte pour les oiseaux de 4 ans, atteignant certaines années une valeur de l'ordre de 10 %. Pour les classes d'âge les plus jeunes (0-1 et 2 ans), la mortalité liée à la prédation sur les colonies demeure faible. Par contre, la mortalité liée à d'autres causes est bien plus élevée notamment chez les oiseaux de 2 à 4 ans, et c'est pour les oiseaux de 2 ans que les valeurs sont les plus élevées. Cependant, ces résultats demeurent encore préliminaires car le modèle considère dans ce cas que les effets temporels sont additifs, et l'interaction entre l'âge et le temps reste à tester pour confirmer si la mortalité en fonction des classes d'âge fluctue effectivement de cette manière.



Variation temporelle par classes d'âge de la mortalité due à la prédation sur les colonies



Variation temporelle par classes d'âge de la mortalité due à d'autres causes que la prédation sur les colonies

3.3.3. Troisième série d'analyses : probabilité de recapture, survie et mortalité en mer

3.3.3.1. Évènements, états et paramètres considérés

Les données prises en compte concernent les oiseaux bagués comme poussins sur les colonies de Banneg, Enez Kreiz et Roc'h Hir (sans Balaneg) et recapturés par la suite au filet sur Banneg ou tués par les prédateurs (bague retrouvée dans une pelote de réjection) (N = 3 957 histoires individuelles).

Les analyses sont réalisées avec le programme E-SURGE et les modèles multi-événements. Les trois types d'évènements sont : 0 = non vu, 1 = capturé au filet (contrôle), 2 = retrouvé mort (reprise).

Les quatre états distingués sont : A = vivant, RDc = récemment trouvé mort sur les colonies après avoir été tué par un prédateur, RDs = récemment mort en mer pour d'autres causes, LD = mort depuis longtemps. Afin de prendre en compte l'émigration en dehors de la zone d'étude, cinq états sont considérés dans certains des modèles testés, avec la distinction suivante : Ai = vivant dans la zone d'étude (donc capturable), Ao = vivant en dehors de la zone d'étude (donc non capturable), les trois autres états étant inchangés.

Contrairement aux précédentes séries d'analyses (cf. 3.3.1 et 3.3.2), les états « *aware* » ou « *unaware* » ne sont pas utilisés.

La colonie de naissance, ou la zone de naissance pour Banneg (avec des regroupements en trois zones : sud, centre, nord) a été prise en compte dans la probabilité de recapture.

Trois paramètres biologiques (liant les états entre eux) sont définis : survie (S), mortalité (M) et dispersion (D), ainsi que deux paramètres d'observation (liant les états aux événements) : probabilité de recapture (p) et taux de reprise (r).

3.3.3.2. Hypothèses testées

Les analyses visent à estimer la survie locale (probabilité de rester à l'état A à un an d'intervalle), la probabilité de mourir en mer (transition de l'état A à RDs), la probabilité de quitter la zone d'étude (transition de l'état Ai à Ao), la probabilité de recapture au filet et la probabilité de reprise (retrouvé mort sur les colonies).

La construction du modèle se fait avec une approche étape par étape basée sur les hypothèses plausibles concernant la structure d'âge et les effets temporels. Cependant, ajouter un effet temporel au modèle engendre une augmentation du nombre de paramètres à estimer, ce qui peut poser problème. Pour éviter cela, les effets temporels n'ont été testés que pour les paramètres de survie et de mortalité, et les paramètres de recapture et de reprise ont été traités de manière indépendante du temps. La colonie ou zone de naissance est prise en compte systématiquement. Le taux de reprise n'est pas modélisé et est considéré comme constant pour éviter d'augmenter le nombre de paramètres à estimer.

Le nombre de classes d'âge considérées varie de deux à six selon les modèles : 0+1 an et 2+ ans, 0+1 an, 2 ans et 3+ ans, 0+1 an, 2 ans, 3 ans et 4+ ans, 0+1 an, 2 ans, 3 ans, 4 ans et 5+ ans, 0+1 an, 2 ans, 3 ans, 4 ans, 5 ans et 6+ ans.

L'indice Sainte Hélène (HIX, St Helena Island index) est un indice océanographique lié à l'activité d'*upwelling* du courant de Benguela, au large des côtes de la Namibie. Des valeurs négatives de l'indice indiquent une faible activité d'*upwelling* et donc moins de ressources alimentaires potentiellement disponibles pour les oiseaux marins sur cette zone marine, tandis que des valeurs positives de l'indice indique une forte activité d'*upwelling* et donc une forte disponibilité alimentaire. Les valeurs de l'indice pour la période 1997-2017 ont été téléchargées sur le site suivant : <https://www.io-warnemuende.de/en/hix-st-helena-island-climate-index.html>.

Puisque les océanites originaires de l'archipel de Molène migrent vraisemblablement vers cette région de l'Atlantique sud, s'ils fréquentent les mêmes zones d'hivernage que les oiseaux originaires des îles britanniques (Wernham *et al.* 2002), ce sont les valeurs hivernales qui ont été prises en compte (décembre, janvier, février). La moyenne de l'indice a été calculée sur ces trois mois et utilisée comme covariable externe dans les modèles pour la survie et la mortalité en mer.

3.3.3.3. Résultats de la sélection des modèles

Comme pour les analyses précédentes, les données ne respectent pas les hypothèses classiques du modèle de Capture-Marquage-Recapture (CMR) d'identité et

d'indépendance. Le test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*) donne en effet une valeur du coefficient de surdispersion supérieure à 1 ($\hat{c} = 2,20$). Cependant, si les effets de *transience* sont corrigés en augmentant le nombre de classes d'âge, le coefficient de surdispersion diminue ($\hat{c} = 0,97$).

Test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*) pour chaque sous-groupe de données (colonie ou zone de naissance). Les coefficients de surdispersion ($c\text{-hat}$, \hat{c}) sont calculés en divisant la valeur du Chi 2 par le nombre de degrés de liberté (ddl)

Groupes	Chi 2	ddl	\hat{c}
RH	69,733	53	1,31571698
EK	218,441	86	2,54001163
SES+SUN+SUS	238,742	90	2,65268889
SW	48,668	38	1,28073684
CEN+CER+CES	340,284	115	2,9589913
PL+CS	88,243	64	1,37879688
NWS+NES+CN	145,256	72	2,01744444
NWN+NWC+NO	188,877	89	2,12221348
Total	1 338,244	607	2,20468534
Avec correction des effets de <i>transience</i>	201,817	209	0,96563158

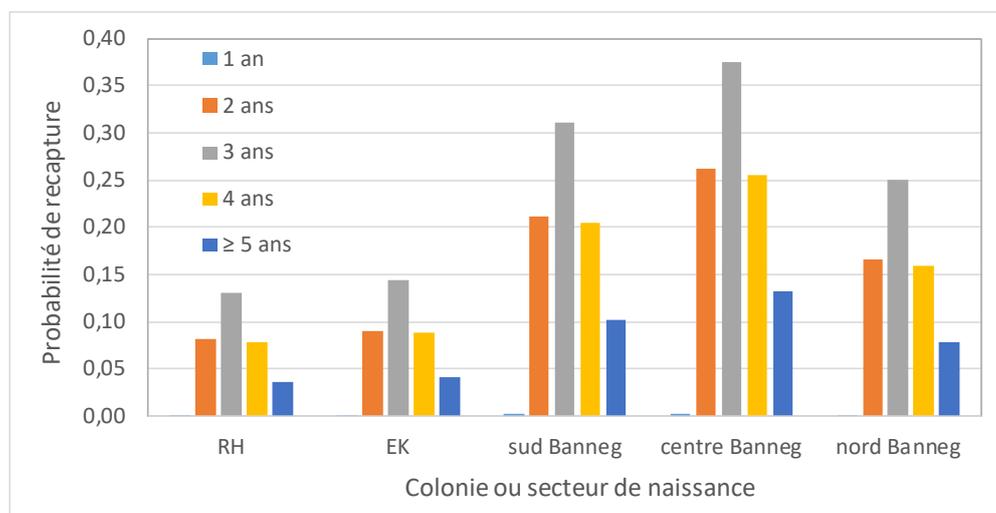
À partir d'une structure de modèle avec cinq classes d'âge pour la survie, la mortalité et la recapture, et les interactions entre âge et groupes pour la recapture (modèle 11), la structure des paramètres de recapture s'améliore (c'est-à-dire que l'AIC diminue) en considérant un effet additif âge + groupes au lieu d'une interaction (modèle 3 *vs* modèle 11). La suppression d'un effet âge pour la recapture (modèle 14) ou la réduction du nombre de classes d'âge à quatre ou trois (modèles 6 et 7) n'améliore pas les résultats du modèle. La survie et la mortalité en mer sont modélisées simultanément et les mêmes effets sont testés sur ces deux paramètres. La structure initiale avec cinq classes d'âge pour la survie et la mortalité donne les meilleurs résultats, les valeurs d'AIC étant supérieure en considérant six, quatre ou trois classes d'âge (modèle 3 *vs* modèles 4, 5 et 8). En raison d'un nombre élevé de paramètres à estimer ($N_p = 183$), les résultats ne sont pas en faveur d'un effet des interactions entre âge et temps (modèle 9), mais les résultats sont meilleurs pour un effet additif âge + temps (modèle 2). La structure finale du modèle s'améliore (modèle 1) avec l'ajout d'un paramètre de dispersion avec deux classes d'âge (0+1 an *vs* 2+ ans). À ce stade, le remplacement de l'effet temporel par une covariable externe, à savoir l'indice climatique de Sainte Hélène (HIX) n'améliore pas les résultats (modèle 10).

Le modèle qui décrit le mieux les données (modèle 1) indique que la survie et la mortalité en mer varient dans le temps et en parallèle selon les classes d'âge, et que la probabilité de recapture varie avec l'âge et en parallèle selon les colonies ou zones de naissance.

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la survie (Φ), pour la mortalité en mer (M_s), pour la dispersion (D), pour la probabilité de recapture (p) et pour la probabilité de reprise (r), avec le nombre de paramètres estimables (N_p) et les statistiques du modèle (AIC). Les modèles sont classés par ordre décroissant de l'AIC. Δ AIC est la différence entre la valeur d'AIC du modèle considéré et celle du meilleur modèle. HIX dans le modèle 10 fait référence à l'indice climatique Sainte Hélène pris en compte comme covariable.

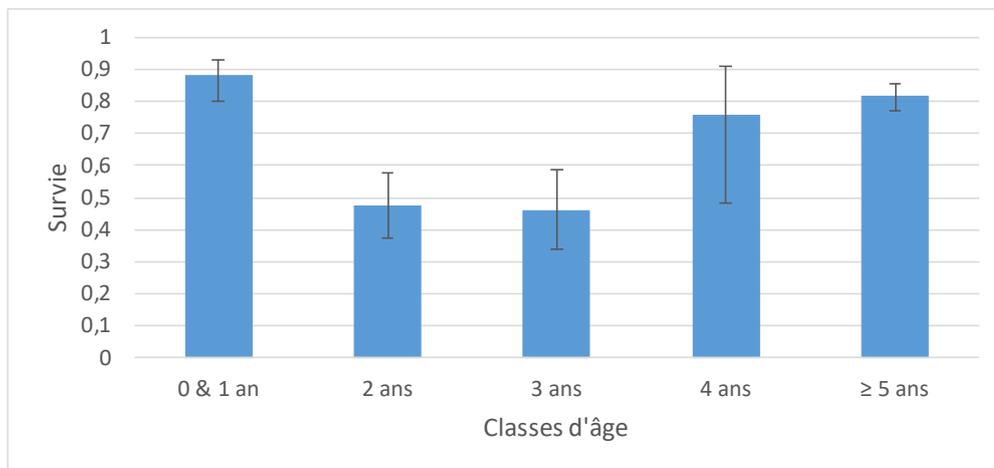
Model	Φ	M_s	D	p	r	N_p	QAIC	Δ AIC
1	5 âges + t	5 âges + t	2 âges	5 âges + groupe	(.)	42	9665,48	0,00
2	5 âges + t	5 âges + t	(non inclus)	5 âges + groupe	(.)	40	9670,16	4,68
3	5 âges	5 âges	(non inclus)	5 âges + groupe	(.)	21	9691,12	25,63
4	4 âges	4 âges	(non inclus)	5 âges + groupe	(.)	19	9691,62	26,13
5	6 âges	6 âges	(non inclus)	5 âges + groupe	(.)	23	9695,02	29,54
6	5 âges	5 âges	(non inclus)	3 âges + groupe	(.)	19	9696,37	30,88
7	5 âges	5 âges	(non inclus)	4 âges + groupe	(.)	20	9700,63	35,15
8	3 âges	3 âges	(non inclus)	5 âges + groupe	(.)	17	9706,64	41,16
9	5 âges * t	5 âges * t	(non inclus)	5 âges + groupe	(.)	183	9711,33	45,84
10	5 âges + HIX	6 âges + HIX	2 âges	4 âges + groupe	(.)	33	9732,05	66,57
11	5 âges	5 âges	(non inclus)	5 âges * groupe	(.)	35	9740,57	75,09
12	5 âges	5 âges	(non inclus)	3 âges * groupe	(.)	25	9741,63	76,15
13	5 âges	5 âges	(non inclus)	4 âges * groupe	(.)	30	9744,99	79,50
14	5 âges	5 âges	(non inclus)	groupe	(.)	15	10548,04	882,56

Les résultats montrent que la probabilité de recapture au filet est plus élevée à 3 ans, quels que soient la colonie ou le secteur de naissance. Et, quelle que soit la classe d'âge, la probabilité de recapture au filet est plus élevée pour les oiseaux originaires du secteur « centre Banneg », secteur où sont positionnés les filets lors des sessions de capture nocturne.



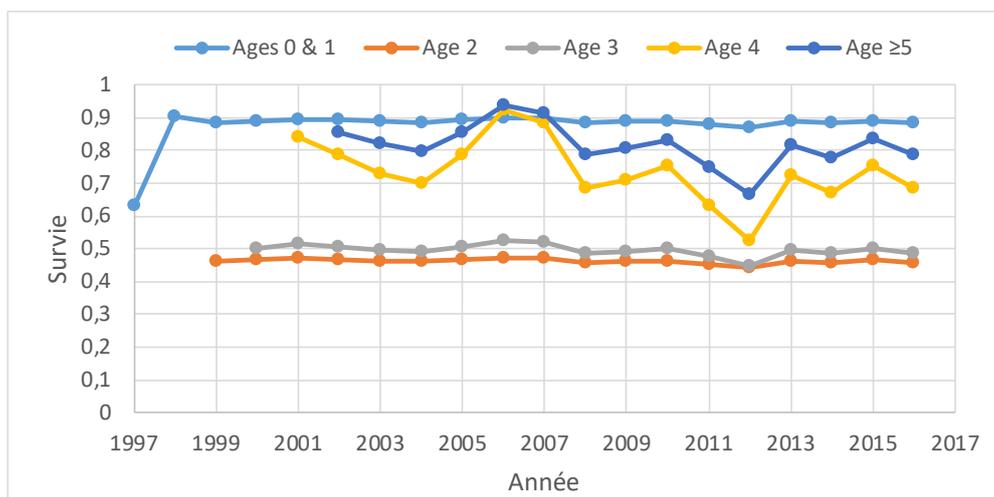
Probabilité de recapture au filet sur Banneg en fonction de la colonie ou de la zone de naissance

Les valeurs moyennes de survie obtenues avec le meilleur modèle, sans effet temporel (modèle 3), montrent que la survie est plus faible à 2 et 3 ans, et les intervalles de confiance se chevauchent largement pour ces deux classes d'âge. En comparaison, les valeurs de survie pour les autres classes d'âge sont presque deux fois plus élevées.



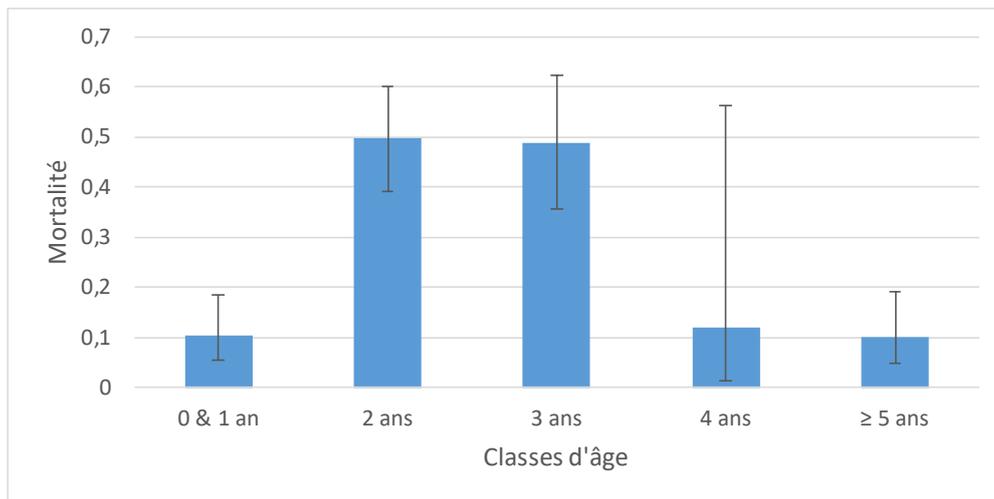
Survie moyenne par classe d'âge (avec les intervalles de confiance à 95 %)

Les valeurs moyennes de survie obtenues avec le meilleur modèle retenu, avec effet additif de l'âge et de l'effet temporel, et tenant compte de la dispersion (modèle 1), montrent que la survie est beaucoup plus variable chez les individus âgés de 4 ans et plus. Pour cette classe d'âge, la survie varie en effet d'un peu plus de 0,5 à un peu plus de 0,9 selon les années. Par contre, la survie des jeunes individus reste stable, avec des valeurs très élevées (environ 0,9) pour les plus jeunes (0-1 an) et des valeurs faibles (environ 0,5) pour les oiseaux de 2 et 3 ans.



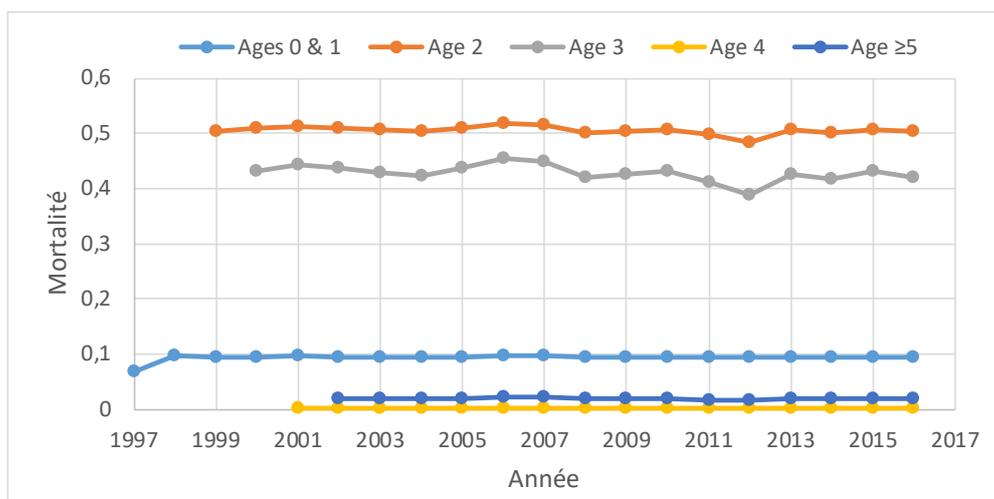
Survie annuelle moyenne par classe d'âge

Les valeurs moyennes de mortalité en mer obtenues avec le meilleur modèle, sans effet temporel (modèle 3), montrent un profil opposé à celui de la survie, la mortalité étant plus élevée à 2 et 3 ans.



Mortalité en mer moyenne par classe d'âge (avec les intervalles de confiance à 95 %)

Les valeurs moyennes de mortalité en mer obtenues avec le meilleur modèle retenu, avec effet additif de l'âge et de l'effet temporel, et tenant compte de la dispersion (modèle 1), montrent que la mortalité est élevée légèrement variable chez les individus âgés de 2 et 3 ans. Par contre, la mortalité des jeunes individus et celle des oiseaux de 4 ans et plus reste faible et stable.

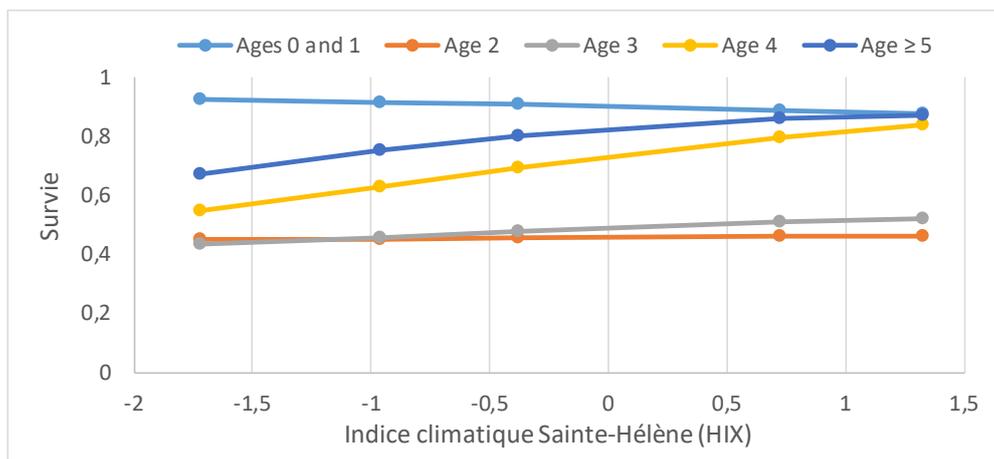


Mortalité en mer annuelle moyenne par classe d'âge

Un autre résultat du modèle concerne la probabilité de reprise (bague retrouvée dans une pelote de réjection), qui est estimée à 0,35, mais avec un intervalle de confiance important (0,10-0,73), ce qui indique que l'estimation n'est pas très précise. Cette valeur signifie qu'environ un tiers des oiseaux tués sur les colonies par les prédateurs seraient effectivement retrouvés.

Si le modèle n'est pas retenu (modèle 10), les prédictions de survie par classe d'âge montrent qu'il semble y avoir un effet positif de l'indice HIX sur la survie, avec des valeurs de survie inférieures pour des valeurs négatives de l'indice HIX et des valeurs de survie supérieures pour des valeurs positives de l'indice HIX. Ces résultats sont cohérents avec l'effet *bottom-up* de l'*upwelling* sur la disponibilité des ressources alimentaires, avec des valeurs positives

de l'indice HIX indiquant des ressources plus abondantes et donc de meilleures conditions d'hivernage pour les océanites. Un léger effet de l'indice HIX avait été mis en évidence lors de précédentes analyses portant sur les oiseaux reproducteurs d'Enez Kreiz (Matovic *et al.* 2017). Les résultats de la présente étude tendraient à montrer un effet plus marqué chez les individus âgés que chez les jeunes individus, mais l'effet global demeure assez limité. Ces résultats sont préliminaires, et l'influence d'autres indices océanographiques (ENSO, NAO) reste aussi à tester.



Survie par classe d'âge en fonction de l'indice HIX

3.3.4. Quatrième série d'analyses : probabilité de recapture, survie et mortalité en mer

3.3.4.1. Évènements, états et paramètres considérés

Les données prises en compte concernent uniquement les oiseaux bagués comme poussins sur Enez Kreiz et recapturés par la suite au filet sur Banneg, ou recapturés dans les sites de reproduction ou tués par les prédateurs (bague retrouvée dans une pelote de réjection) (N = 963 histoires individuelles).

Les analyses sont réalisées avec le programme E-SURGE et les modèles multi-événements. Les quatre types d'évènements sont : 0 = non vu, 1 = capturé dans un site de reproduction (contrôle), 2 = capturé au filet (contrôle), 3 = retrouvé mort (reprise).

Les quatre états distingués sont : A = vivant, RDc = récemment trouvé mort sur les colonies après avoir été tué par un prédateur, RDs = récemment mort en mer pour d'autres causes, LD = mort depuis longtemps. Afin de prendre en compte l'émigration en dehors de la zone d'étude, cinq états sont considérés dans certains des modèles testés, avec la distinction suivante : Ai = vivant dans la zone d'étude (donc capturable), Ao = vivant en dehors de la zone d'étude (donc non capturable), les trois autres états étant inchangés.

Contrairement aux précédentes séries d'analyses (cf. 3.3.1 et 3.3.2), les états « *aware* » ou « *unaware* » ne sont pas utilisés.

Trois paramètres biologiques (liant les états entre eux) sont définis : survie (S), mortalité (M) et dispersion (D), ainsi que deux paramètres d'observation (liant les états aux événements) : probabilité de recapture (p) et taux de reprise (r).

3.3.4.2. Hypothèses testées

Les analyses visent à estimer la survie locale (probabilité de rester à l'état A à un an d'intervalle), la probabilité de mourir en mer (transition de l'état A à RDs), la probabilité de quitter la zone d'étude (transition de l'état A_i à A_o), la probabilité de recapture au filet, la probabilité de recapture au site et la probabilité de reprise (retrouvé mort sur les colonies). La construction du modèle se fait avec une approche étape par étape basée sur les hypothèses plausibles concernant la structure d'âge et les effets temporels. Cependant, ajouter un effet temporel au modèle engendre une augmentation du nombre de paramètres à estimer, ce qui peut poser problème. Pour éviter cela, les effets temporels n'ont été testés que pour les paramètres de survie et de mortalité, et les paramètres de recapture et de reprise ont été traités de manière indépendante du temps. Le taux de reprise n'est pas modélisé et est considéré comme constant pour éviter d'augmenter le nombre de paramètres à estimer.

Le nombre de classes d'âge considérées varie de deux à six selon les modèles : 0+1 an et 2+ ans, 0+1 an, 2 ans et 3+ ans, 0+1 an, 2 ans, 3 ans et 4+ ans, 0+1 an, 2 ans, 3 ans, 4 ans et 5+ ans, 0+1 an, 2 ans, 3 ans, 4 ans, 5 ans et 6+ ans.

3.3.4.3. Résultats de la sélection des modèles

Comme pour les analyses précédentes, les données ne respectent pas les hypothèses classiques du modèle de Capture-Marquage-Recapture (CMR) d'identité et d'indépendance. Le test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*) donne en effet une valeur du coefficient de surdispersion supérieure à 1 ($\hat{c} = 2,25$). Cependant, si les effets de *transience* sont corrigés en augmentant le nombre de classes d'âge, le coefficient de surdispersion se rapproche de 1 ($\hat{c} = 1,24$), correction qui a donc été mise en œuvre pour les analyses.

Le test de *Goodness-of-fit* pour les données multi-états comporte trois composantes. La première composante, WBWA, examine si les individus ont tendance à réoccuper l'état précédemment occupé. La deuxième composante, regroupant 3GSR et 3GS_m, compare respectivement le devenir des individus nouvellement marqués ou précédemment déjà marqués. La troisième composante, regroupant MITEC et MLTEC, examine si les individus observés à l'instant t ont une probabilité différente d'être capturés à l'instant $t+1$.

Résultats pour chaque composante du test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*). Les coefficients de surdispersion (c -hat, \hat{c}) sont calculés en divisant la valeur du Chi 2 par le nombre de degrés de liberté (ddl)

Composantes du test GOF	Chi 2	ddl	\hat{c}
Test WBWA	0,936	4	0,234
Test 3GSR	68,013	15	4,5342
Test 3GS _m	78,783	33	2,38736364
Test MITEC	33,653	21	1,60252381
Test MLTEC	12,528	13	0,96369231
Total	193,913	86	2,25480233
Avec correction des effets de <i>transience</i>	47,117	38	1,23992105

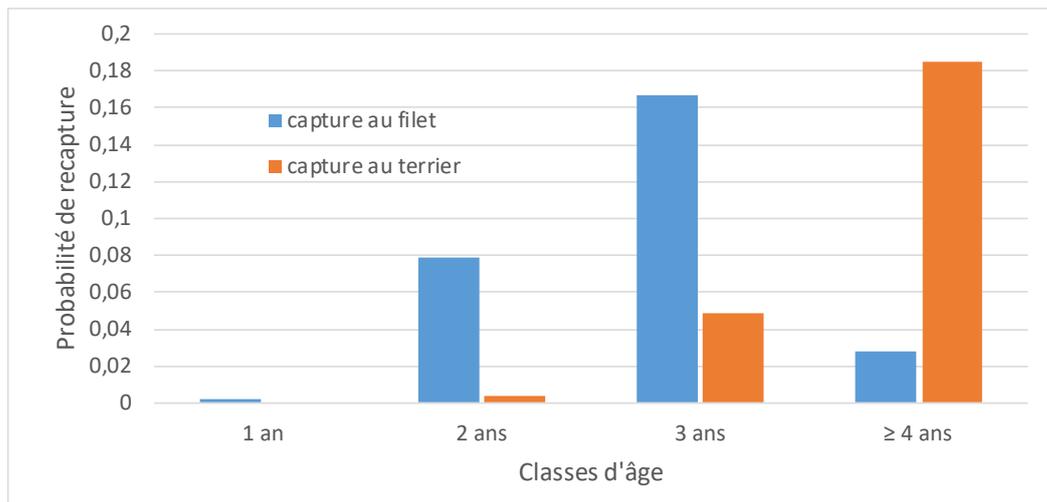
À partir d'une structure de modèle avec cinq classes d'âge pour la survie, la mortalité et la recapture (modèle 10), la parcimonie du modèle s'accroît (c'est-à-dire que l'AIC diminue) quand le nombre de classes d'âge est réduit à quatre (modèle 2 *vs* modèle 10). Le passage à seulement trois classes d'âge n'améliore pas les résultats (modèle 12). Pour la survie et la mortalité en mer, le passage à quatre classes d'âge permet d'obtenir le meilleur modèle (modèle 1), mais il est statistiquement équivalent au modèle avec cinq classes d'âge (modèle 2). L'effet temporel, qu'il soit additif ou en interaction avec l'âge, n'est pas retenu pour la survie et la mortalité en mer (modèles 9 et 11 *vs* modèle 1). À ce stade, différentes structures d'âge ont été testées pour la dispersion (modèles 5, 6 et 8), mais aucun d'entre eux n'a été sélectionné. Cependant, les résultats avec une dispersion fixée constante apparaissent meilleurs qu'avec une dispersion considérée comme étant âge-dépendante (modèle 4 *vs* modèles 5, 6 et 8).

Le modèle qui décrit le mieux les données (modèle 1) indique que la survie et la mortalité en mer ne varient pas dans le temps, et que la probabilité de recapture varie avec l'âge.

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la survie (Φ), pour la mortalité en mer (M_s), pour la dispersion (D), pour la probabilité de recapture (p) et pour la probabilité de reprise (r), avec le nombre de paramètres estimables (N_p) et les statistiques du modèle (AIC). Les modèles sont classés par ordre décroissant de l'AIC. Δ AIC est la différence entre la valeur d'AIC du modèle considéré et celle du meilleur modèle.

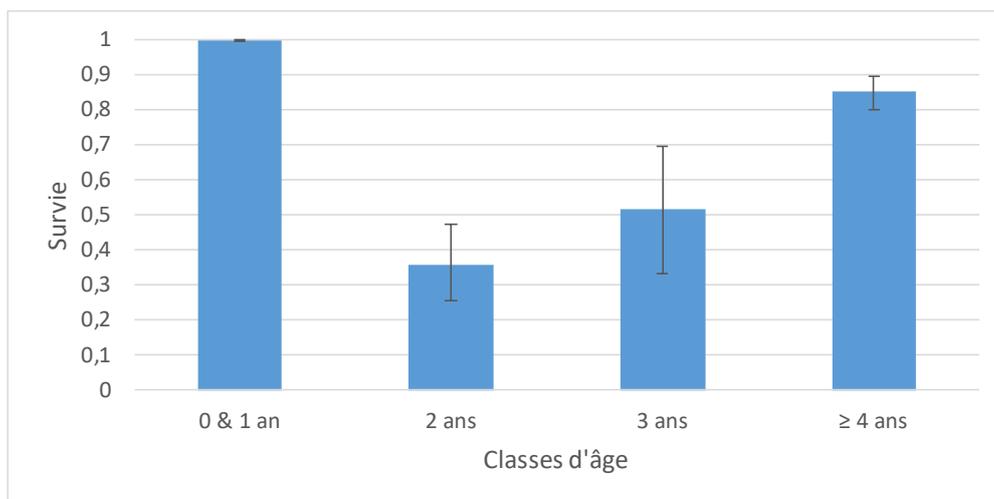
Model	Φ	M_s	D	p (site)	p (filet)	r	N_p	QAIC	Δ AIC
1	4 âges	4 âges	fixé à zéro	4 âges	4 âges	(.)	16	2811,391	0,000
2	5 âges	5 âges	fixé à zéro	4 âges	4 âges	(.)	18	2811,624	0,234
3	6 âges	6 âges	fixé à zéro	4 âges	4 âges	(.)	20	2814,283	2,892
4	4 âges	4 âges	(.)	4 âges	4 âges	(.)	18	2815,388	3,998
5	4 âges	4 âges	2 âges	4 âges	4 âges	(.)	19	2817,399	6,008
6	4 âges	4 âges	3 âges	4 âges	4 âges	(.)	20	2819,389	7,998
7	3 âges	3 âges	fixé à zéro	4 âges	4 âges	(.)	15	2820,764	9,373
8	4 âges	4 âges	4 âges	4 âges	4 âges	(.)	21	2821,388	9,998
9	4 âges + t	5 âges + t	fixé à zéro	4 âges	4 âges	(.)	36	2825,629	14,238
10	5 âges	5 âges	fixé à zéro	5 âges	5 âges	(.)	18	2829,704	18,313
11	4 âges * t	5 âges * t	fixé à zéro	4 âges	4 âges	(.)	123	2846,385	34,995
12	5 âges	5 âges	fixé à zéro	3 âges	3 âges	(.)	16	2886,879	75,489

La probabilité de recapture au filet sur Banneg augmente chez les jeunes individus originaires d'Enez Kreiz, pour culminer à 3 ans avant de diminuer fortement à partir de 4 ans. La probabilité de recapture au terrier augmente elle aussi avec l'âge mais culmine quant à elle à 4 ans et plus.



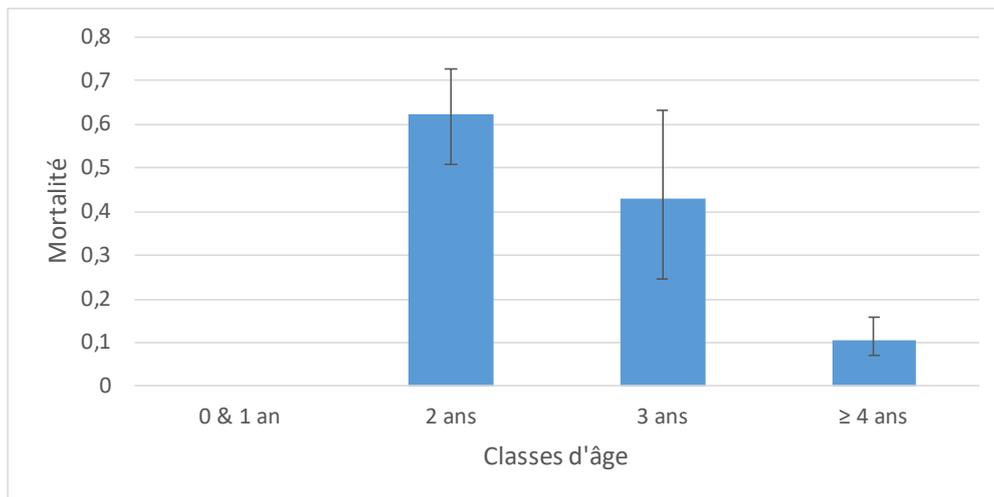
Probabilité de recapture au filet sur Banneg ou au terrier sur Enez Kreiz des oiseaux nés sur Enez Kreiz

Comme pour les résultats précédents (cf. 3.3.3. Troisième série d'analyses), les valeurs moyennes de survie obtenues avec le meilleur modèle, montrent que la survie est plus faible à 2 et 3 ans, et les intervalles de confiance se chevauchent largement pour ces deux classes d'âge. Les valeurs de survie sont particulièrement élevées pour la première classe d'âge (proche de 1), plus élevées que pour les oiseaux de 4 ans et plus.



Survie moyenne par classe d'âge (avec les intervalles de confiance à 95 %) pour les oiseaux nés sur Enez Kreiz

Les valeurs moyennes de mortalité en mer obtenues avec le meilleur modèle, montrent un profil opposé à celui de la survie, la mortalité étant plus élevée à 2 et 3 ans. L'estimation de la mortalité en mer pour la classe d'âge de 4 ans et plus (0,11) est légèrement inférieure à la valeur obtenue lors d'une précédente étude portant sur les oiseaux reproducteurs d'Enez Kreiz (0,18 ; Matovic *et al.* 2017).



Mortalité en mer moyenne par classe d'âge (avec les intervalles de confiance à 95 %) pour les oiseaux nés sur Enez Kreiz

Un autre résultat du modèle concerne la probabilité de reprise (bague retrouvée dans une pelote de réjection), qui est estimée à 0,33, mais avec un intervalle de confiance important (0,04-0,85), ce qui indique que l'estimation n'est pas très précise. Cette valeur est similaire à celle obtenue avec l'échantillon précédemment étudié (0,35 ; cf. 3.3.3. Troisième série d'analyses).

En ce qui concerne la dispersion, bien qu'un effet de l'âge ne soit pas retenu par les modèles, les résultats avec quatre classes d'âge indiquent que la probabilité d'émigrer en dehors de la zone d'étude est plutôt élevée pour les oiseaux de 2 ans (0,55) mais qu'elle est nulle pour les pour les oiseaux plus âgés.

3.3.5. Cinquième série d'analyses : probabilité de recapture et survie en fonction de l'âge, des variables climatiques, de la colonie d'origine et de la date de naissance

3.3.5.1. Évènements et états considérés

Six analyses sont menées sur deux jeux de données distincts. Le premier jeu de données (JDTT) concerne les oiseaux bagués comme poussins sur Banneg, Enez Kreiz et Roc'h Hir (en excluant les oiseaux nés sur Balaneg) et recapturés par la suite au filet sur Banneg, ou tués par les prédateurs (bague retrouvée dans une pelote de réjection). Ce jeu de données comprend 3 957 histoires individuelles. Le second jeu de données (JDEK) concerne uniquement les oiseaux bagués comme poussins sur Enez Kreiz et recapturés par la suite au filet sur Banneg, ou recapturés dans les sites de reproduction sur Enez Kreiz ou tués par les prédateurs (bague retrouvée dans une pelote de réjection). Ce jeu de données comprend 963 histoires individuelles.

Les analyses sont réalisées avec le programme E-SURGE (Choquet & Nogue 2010) et les modèles multi-événements (Pradel 2005).

Pour le premier jeu de données, les trois types d'évènements considérés sont : 0 = non vu, 1 = capturé au filet sur Banneg (contrôle), 2 = retrouvé mort sur l'une des colonies (reprise).

Pour le second jeu de données, les quatre types d'évènements considérés sont : 0 = non vu, 1 = capturé dans un site de reproduction sur Enez Kreiz (contrôle), 2 = capturé au filet sur Banneg (contrôle), 3 = retrouvé mort sur l'une des colonies (reprise).

Pour toutes les analyses, avec les deux jeux de données, les types d'évènements (observations sur le terrain) sont liées à trois états : A_i = vivant dans la zone d'étude (donc capturable), A_o = vivant en dehors de la zone d'étude (donc non capturable), D = mort.

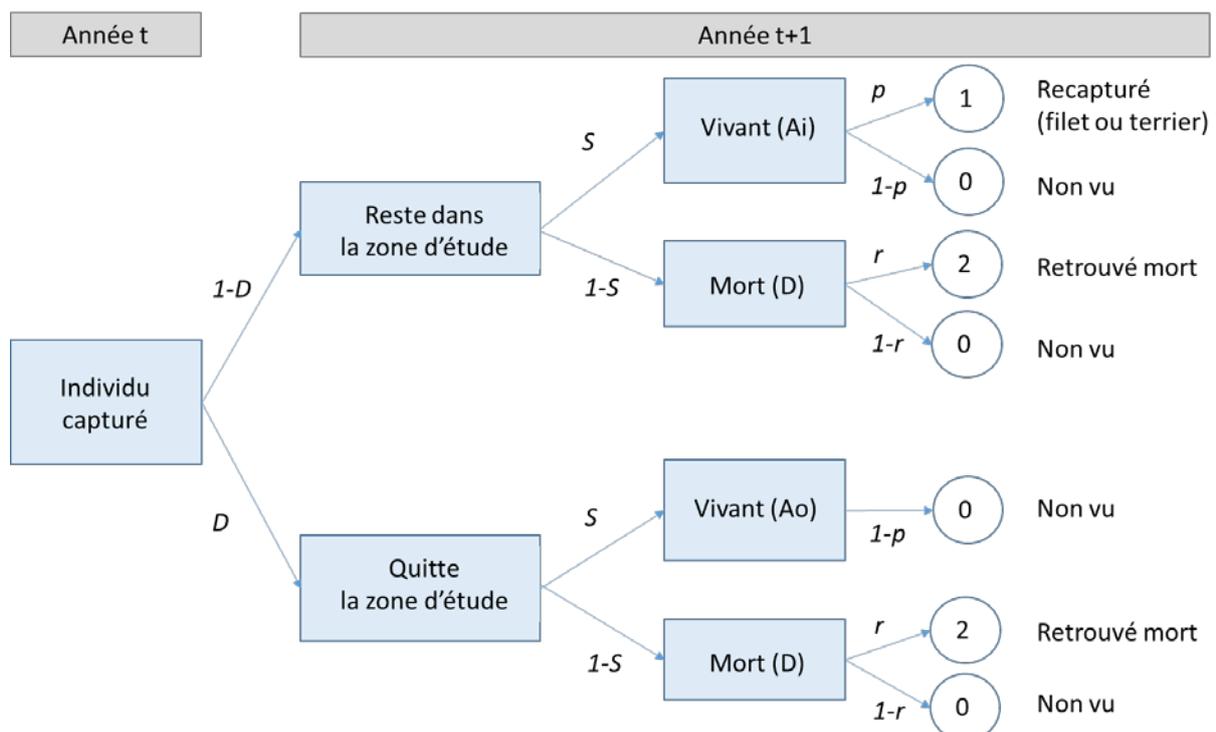
Contrairement aux précédentes séries d'analyses (cf. 3.3.3 et 3.3.4), c'est la survie générale qui est estimée, sans considérer de manière distincte la mortalité en mer et la mortalité sur les colonies.

3.3.5.2. Paramètres considérés, étapes de la modélisation et hypothèses testées

Pour les deux jeux de données, deux paramètres biologiques (liant les états entre eux) sont définis : survie (S) et dispersion (D), ainsi que deux paramètres d'observation (liant les états aux évènements) : probabilité de recapture (p) et taux de reprise (r).

Les analyses permettent d'estimer la survie annuelle (probabilité de rester en vie durant l'intervalle d'un an entre deux saisons de reproduction), la probabilité de quitter la zone d'étude durant ce même intervalle ainsi que la probabilité de recapture au filet et la probabilité d'être retrouvé mort durant la saison en cours. Avec le second jeu de données, il faut y ajouter la probabilité de recapture au terrier.

À chaque session de capture, les trois évènements possibles pour chaque individu bague sont « non vu » (codé par un 0), « vu vivant » (codé par un 1) ou « mort » (codé par un 2). Ainsi, par exemple, l'histoire codée 1010200... signifie : oiseau bague l'année t (1), non recapturé un an après à l'année $t+1$ (0), recapturé au filet 2 ans après (1), non recapturé 3 ans après (0) et trouvé mort 4 ans après (2). La découverte de sa mort indique qu'il était toujours vivant de l'année $t+3$ à l'année $t+4$, mais qu'il n'a pas survécu de l'année $t+4$ à l'année $t+5$.



Principe du modèle de capture-recapture multi-évènements

La construction du modèle se fait avec une approche en deux étapes et se focalise sur les probabilités de survie (S) et de recapture (p). Les taux de dispersion (D) et de reprise (r) ne sont pas modélisés et sont gardés constants. Dans le cas de la dispersion, l'émigration permanente en dehors de la zone d'étude est considéré comme étant nulle avant le recrutement (c'est-à-dire les trois premières classes d'âge combinées), puis comme étant un paramètre à valeur constante par la suite (c'est-à-dire à partir de la quatrième classes d'âge). La sélection du meilleur modèle se fait en utilisant l'*Akaike information criterion*, corrigé pour la surdispersion (QAIC). Le modèle considéré comme étant le plus parcimonieux (c'est-à-dire dont la structure décrit le mieux les données) est celui qui présente la plus faible valeur de QAIC. Les modèles dont les valeurs de QAIC diffèrent de moins de deux points peuvent être considérés comme étant statistiquement équivalents.

Dans la première étape, la modélisation des données de capture-recapture considère cinq classes d'âge à la fois pour la survie et pour la recapture. Dans le cas du jeu de données JDTT, ce modèle de départ inclue également l'effet de la colonie de naissance sur la probabilité de recapture. Le test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*) montre en effet l'existence d'une hétérogénéité de la probabilité d'être capturé, qui peut être facilement corrigée en considérant différents groupes (colonie de naissance).

Formulations des hypothèses biologiques testées sur chaque paramètre à chaque étape de la modélisation

Étape	Paramètre	Hypothèse testée	JDTT	JDEK
1	p	p (colonie de naissance)	Oui	Non
1	p	p (âge) <i>différentes classes d'âge</i>	Oui	Oui (au filet et au terrier)
1	S	S (âge) <i>différentes classes d'âge</i>	Oui	Oui
1	p	p (âge + colonie de naissance)	Oui	Non
2	p	p (âge + t)	Oui	Oui
2	p	p (âge + colonie de naissance + t)	Oui	Non
2	S	S (âge + t)	Oui	Oui
2	S	S (âge * climat) S (âge + climat) <i>Testé simultanément dans toutes les classes d'âge</i>	Oui	Oui
2	S	S (âge(i) * climat) <i>Testé uniquement dans une classe d'âge en particulier</i>	Oui	Oui
2	S	S (âge * date de naissance) S (âge + date de naissance) <i>Testé simultanément dans toutes les classes d'âge</i>	Oui	Oui
2	S	S (âge(i) * birth date) <i>Testé uniquement dans une classe d'âge en particulier</i>	Oui	Oui

Nombre de classes d'âge définies selon les modèles et correspondances :

- 2 classes d'âge = âges 0 et 1 combinés, âge 2 et âge ≥ 2 ;
- 3 classes d'âge = âges 0 et 1 combinés, âge 2 et âge ≥ 3 ;
- 4 classes d'âge = âges 0 et 1 combinés, âge 2, âge 3 et âge ≥ 4 ;
- 5 classes d'âge = âges 0 et 1 combinés, âge 2, âge 3, âge 4 et âge ≥ 5 ;
- 6 classes d'âge = âges 0 et 1 combinés, âge 2, âge 3, âge 4, âge 5 et âge ≥ 6 .

Regroupement des dates de naissances par périodes pour les deux jeux de données :

-JDEK, 6 périodes : juin, début juillet – mi-juillet, mi-juillet – fin juillet, début août – mi-août, mi-août – fin août, septembre ;

-JDTT, 3 périodes : juin – mi-juillet, mi-juillet – mi-août, mi-août – septembre.

Le nombre de périodes a été réduit à 3 pour les analyses sur le jeu de données JDTT pour éviter d'augmenter considérablement le nombre de paramètres à estimer, car il y a déjà un effet de la colonie de naissance à tester (avec 5 groupes distingués).

3.3.5.3. Indices climatiques

Les indices climatiques traduisent les fluctuations océaniques et atmosphériques qui contrôlent les différences spatiotemporelles de la productivité du milieu marin, et servent également de manière générale comme indicateurs des variations climatiques. L'un des plus importants phénomènes climatiques mondiaux est le phénomène El Niño Southern Oscillation (ENSO), avec des épisodes périodiques de masses d'eaux anormalement chaudes dans l'est du Pacifique tropical. Ces épisodes chauds engendrent une inversion des événements météorologiques sur les continents qui bordent cette région marine, avec de fortes précipitations dans les zones désertiques et des sécheresses prononcées dans les zones tempérées. Bien que se produisant dans le Pacifique, ce phénomène a des répercussions dans l'Atlantique avec, en particulier, des ouragans plus fréquents durant les phases froides de l'ENSO (La Niña) que durant les phases chaudes (El Niño). Des périodes anormalement humides ou sèches s'observent également en Afrique du Sud en corrélation avec les phases de l'ENSO (La Niña *vs* El Niño) (Jury 2006).

Dans le cadre de la présente étude, cinq indices climatiques ont été pris en compte pour rechercher un éventuel effet sur la survie des océanites.

1-HIX (St Helena Island index) : c'est un indice océanographique lié à l'activité d'*upwelling* du courant de Benguela, au large des côtes de la Namibie. Des valeurs négatives de l'indice indiquent une faible activité d'*upwelling* et donc moins de ressources alimentaires potentiellement disponibles pour les oiseaux marins sur cette zone marine, tandis que des valeurs positives de l'indice indique une forte activité d'*upwelling* et donc une forte disponibilité alimentaire. Les valeurs de l'indice pour la période 1997-2017 ont été téléchargées sur le site suivant : https://www.io-warnemuende.de/en_hix-st-helena-island-climate-index.html.

2-SOI (Southern Oscillation Index) : cet indice est basé sur les différences de pression atmosphérique en surface de l'océan entre Tahiti (Polynésie) et Darwin (Australie). Des périodes prolongées de valeurs négatives (ou positives) de l'indice SOI coïncident avec des masses d'eaux océaniques anormalement chaudes (ou froides) dans l'est du Pacifique tropical, caractéristiques de l'épisode El Niño (ou La Niña). Cet indice régulièrement utilisé

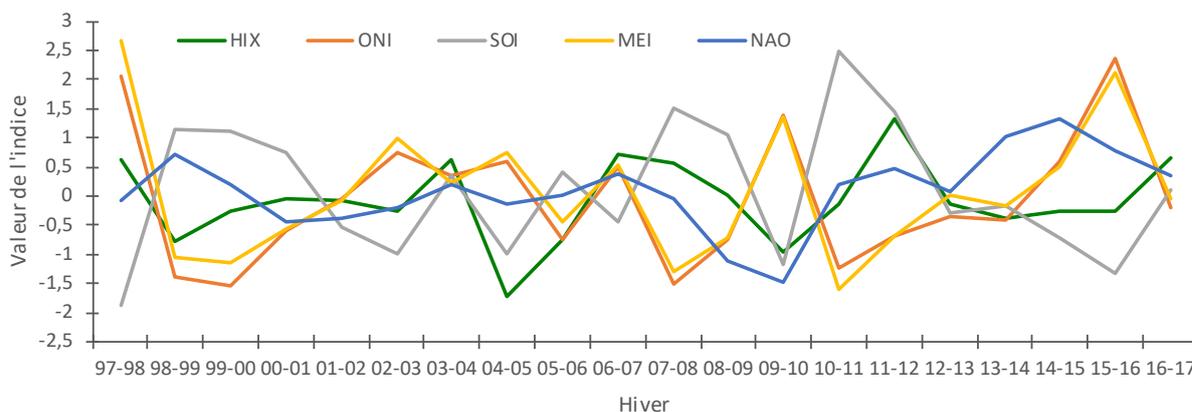
pour les prévisions des conditions météorologiques dans le Pacifique semble moins approprié pour les autres régions du monde.

3-ONI (Oceanic El Niño Index) : cet indice, également connu sous l'appellation indice ENSO, est calculé à partir des anomalies de température de surface de l'océan dans le Pacifique équatorial. Des valeurs négatives de l'indice ONI correspondent aux épisodes froids (La Niña) tandis que des valeurs positives correspondent aux épisodes chauds (El Niño). Si l'indice SOI est principalement corrélé aux conditions météorologiques du Pacifique au sud de l'équateur, l'indice ONI est corrélé à la fois avec les conditions du Pacifique nord et du Pacifique sud.

4-MEI (Multivariate El Niño Index) : cet indice combine des informations sur la température de surface de l'océan, les vents et la pression atmosphérique en surface de l'océan dans la région du Pacifique tropical. C'est en quelque sorte une version améliorée de l'indice ONI (les valeurs sont d'ailleurs très similaires), et c'est l'indice ENSO le plus fréquemment utilisé en général, car il peut être corrélé avec des conditions météorologiques enregistrées en dehors du Pacifique.

5-NAO (North Atlantic Oscillation) : cet indice est basé sur les différences de pression atmosphérique en surface de l'océan entre les Açores et l'Islande. Des valeurs positives traduisent des pressions anormalement élevées dans la partie centrale de l'Atlantique nord, et sont corrélées avec des températures et des précipitations au-dessus de la normale en Europe du nord, et des conditions plus froides et plus sèches en Europe centrale et dans le bassin méditerranéen. C'est l'opposé qui se produit quand les valeurs sont négatives.

Les valeurs des indices SOI, ONI, MEI et NAO pour la période 1997-2017 ont été téléchargées sur le site suivant : <https://www.ncdc.noaa.gov>.



Valeurs moyennes (décembre-mars) pour les cinq indices climatiques sur la période d'étude 1997-2017

Pour chaque indice, une valeur moyenne hivernale (décembre, janvier, février, mars) a été calculée et utilisée comme covariable dans les modèles. Ces moyennes hivernales sont considérées comme reflétant les conditions océanographiques durant la période interuptiale à la fois dans l'Atlantique nord (NAO, MEI) et dans l'Atlantique sud (HIX, SOI, ONI, MEI), couvrant ainsi l'ensemble de la zone géographique fréquentée par les océanites en hiver et durant leur migration trans-équatoriale (des colonies vers les zones

d'hivernage puis dans le sens inverse). Les conditions climatiques peuvent influencer sur la mortalité des océanites directement, par le biais des événements météorologiques extrêmes, ou indirectement, par le biais des modifications de l'abondance et de la disponibilité des ressources alimentaires (contrôle trophique *bottom-up*). Ainsi, les indices climatiques NAO et SOI, corrélés aux fréquences des tempêtes dans l'Atlantique nord et à la production biologique dans l'Atlantique sud, mettent en évidence un impact sur la survie des puffins cendrés *Calonectris diomedea* (Genovart *et al.* 2013), un procellariiforme similaire à l'océanite par ses traits de vie et sa migration trans-équatoriale. De plus, il a été mis en évidence que les conditions sur les zones d'hivernage, caractérisées par les indices HIX et ONI, affectent la mortalité en mer des océanites adultes (Matović *et al.* 2017). Ces éléments confirment le besoin d'inclure des covariables climatiques dans les analyses, et d'étendre les investigations sur les possibles effets du climat à toutes les classes d'âge et à d'autres indices climatiques.

La prise en compte de deux autres covariables avait initialement été envisagée, à savoir la température de surface de la mer Celtique en hiver (SST) et la concentration en chlorophylle, considérant que ces paramètres peuvent avoir des répercussions sur les ressources alimentaires durant la saison de reproduction et sur la survie des jeunes dans les semaines qui suivent leur envol. Cependant, compte tenu de la survie très élevée des océanites durant leurs deux premières années de vie, il n'est pas apparu pertinent de tester un effet de ces deux paramètres.

3.3.5.4. Analyses sur le jeu de données total

Comme pour les analyses précédentes, les données ne respectent pas les hypothèses classiques du modèle de Capture-Marquage-Recapture (CMR) d'identité et d'indépendance. Le test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*) donne en effet une valeur du coefficient de surdispersion supérieure à 1 ($\hat{c} = 2,93$). Les effets particulièrement marqués de *transience* et de *trap dependence* peuvent être corrigés en augmentant le nombre de classes d'âge et en ajoutant des effets de groupe (colonie) dans le modèle initial.

Résultats du test global d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*) pour chaque groupe de données (groupe = colonie de naissance ou secteur de naissance pour Banneg). Les coefficients de surdispersion (c-hat, \hat{c}) sont calculés en divisant la valeur du Chi 2 par le nombre de degrés de liberté (ddl)

Groupe	Chi 2	ddl	c-hat
Roc'h Hir (RH)	69,73	53,00	1,32
Enez Kreiz (EK)	221,17	85,00	2,60
Banneg sud (SES+SUN+SUS+SW)	288,19	95,00	3,03
Banneg centre (CEN+CER+CES+PL+CS)	449,36	126,00	3,57
Banneg nord (NWS+NES+CN+NWN+NWC+NO)	366,47	117,00	3,13
Effets de <i>trap dependence</i>	1 089,41	322,00	3,38
Effets de <i>transience</i>	305,52	154,00	1,98
Total	1 394,93	476,00	2,93

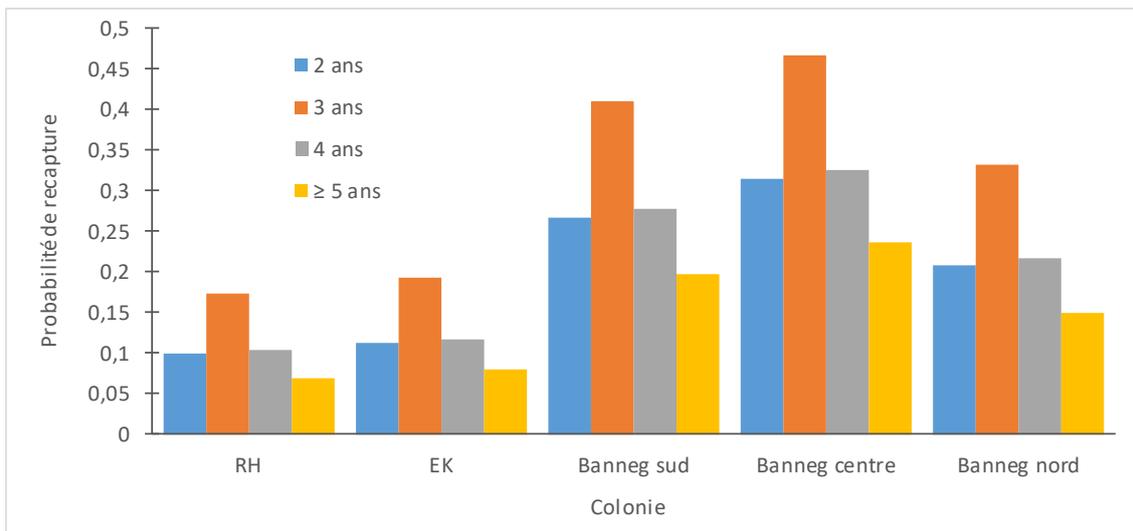
Un coefficient de surdispersion avec une valeur de 1 peut alors être utilisé par défaut, et les effets de l'âge et de la colonie d'origine sont alors pris en compte systématiquement dans les estimations des probabilités de survie et de recapture. La *trap dependence* est une réponse comportementale à la capture, les individus déjà capturés n'ayant pas la même probabilité d'être recapturés que des individus jamais capturés auparavant. Cette probabilité peut alors être plus faible (*trap shyness*) ou plus élevée (*trap happiness*).

Le modèle de départ, avec 5 classes d'âge pour la survie et 5 classes d'âge plus un effet de la colonie de naissance sur la probabilité de recapture (modèle 4), ne s'améliore pas quand le nombre de classes d'âge est modifié pour la probabilité de recapture (cf. modèles 6, 7, 9 et 10). Il ne s'améliore pas non plus quand le nombre de classes d'âge est modifié pour la survie (cf. modèles 5, 8, 11 et 12), indiquant que le modèle doit avoir la même structure de classes d'âge pour la survie et pour la probabilité de recapture. Le modèle sans effet de l'âge pour la probabilité de recapture est le plus mauvais (modèle 13), indiquant que l'âge est un facteur important pour décrire la recapture des océanites. La structure du modèle peut cependant être améliorée en ajoutant un effet temporel pour la survie (modèle 3) ou pour la probabilité de recapture (modèle 2). Et le meilleur modèle est obtenu en ajoutant un effet temporel à la fois pour la survie et pour la probabilité de recapture (modèle 1).

Ce modèle qui décrit le mieux les données, avec 5 classes d'âge, indique que la survie varie dans le temps, et en parallèle selon les classes d'âge, et que la probabilité de recapture varie avec l'âge, et en parallèle selon les groupes (colonies ou secteurs d'origine).

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la survie (S) et la probabilité de recapture (p), avec le nombre de paramètres estimables (Np) et les statistiques du modèle (QAIC). Les probabilités de dispersion (D) et de reprise (r) ne sont pas modélisées mais fixées avec une valeur constante ou avec une valeur de 0 pour certaines classes d'âge. Les modèles sont classés par ordre décroissant de leur valeur de QAIC. ΔQAIC est la différence entre la valeur de QAIC du modèle considéré et celle du meilleur modèle.

Modèle	S	p	Np	QAIC	ΔQAIC
1	5 classes d'âge + t	5 classes d'âge + colonies + t	53	9 816,64	0,00
2	5 classes d'âge	5 classes d'âge + colonies + t	34	9 824,59	7,94
3	5 classes d'âge + t	5 classes d'âge + colonies	35	9 854,00	37,36
4	5 classes d'âge	5 classes d'âge + colonies	16	9 903,02	86,38
5	6 classes d'âge	5 classes d'âge + colonies	17	9 904,01	87,37
6	5 classes d'âge	6 classes d'âge + colonies	17	9 904,23	87,58
7	5 classes d'âge	4 classes d'âge + colonies	15	9 904,57	87,93
8	4 classes d'âge	5 classes d'âge + colonies	15	9 905,06	88,42
9	5 classes d'âge	3 classes d'âge + colonies	14	9 925,84	109,20
10	5 classes d'âge	2 classes d'âge + colonies	13	9 926,55	109,90
11	3 classes d'âge	5 classes d'âge + colonies	14	9 927,24	110,60
12	2 classes d'âge	5 classes d'âge + colonies	13	9 964,16	147,51
13	5 classes d'âge	colonies	13	10 940,25	1 123,61

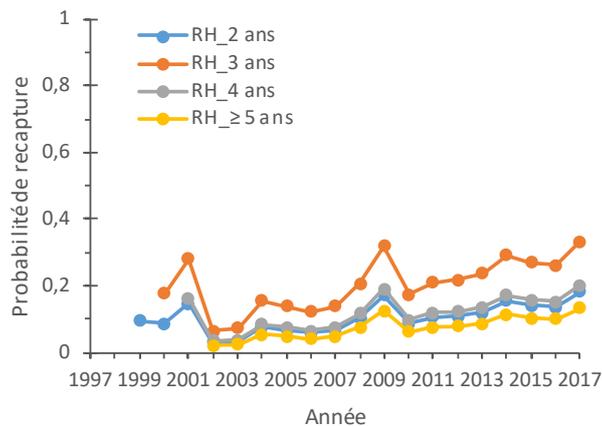
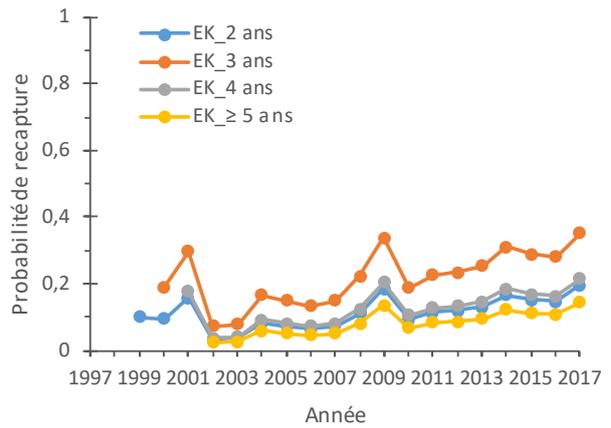
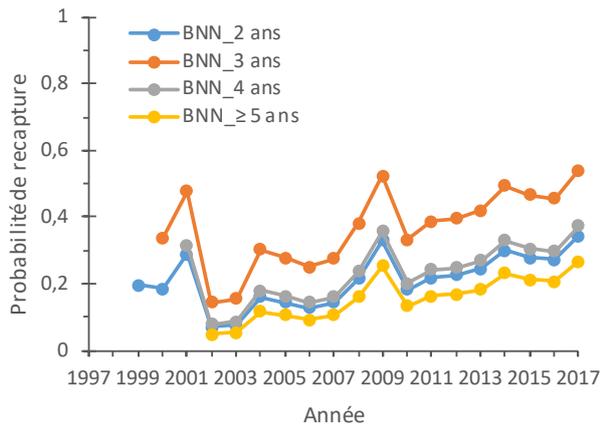
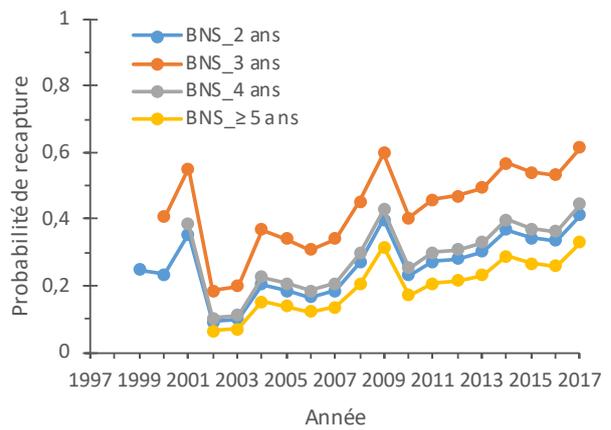
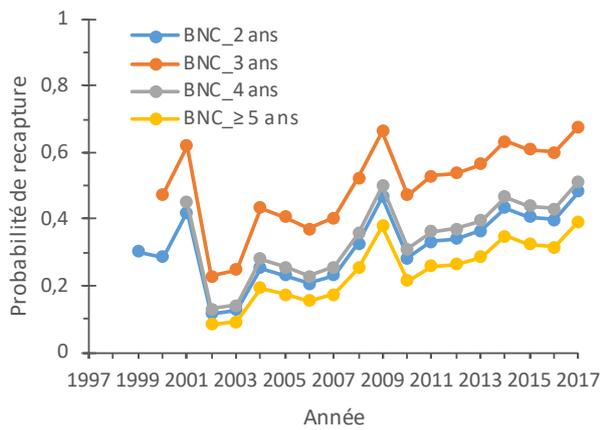


Probabilité de recapture en fonction de l'âge et de la colonie (ou secteur) d'origine

Pour tous les groupes (colonie-secteur d'origine), la probabilité de recapture au filet est la plus élevée pour les oiseaux de 3 ans, la plus faible pour les oiseaux les plus âgés et similaire pour les oiseaux de 2 et 4 ans. La recapture d'oiseaux d'1 an est exceptionnelle, avec seulement 8 cas durant les 20 ans de la période d'étude. Compte tenu que la probabilité de recapture à cet âge est généralement nulle, les 8 cas répertoriés ont été supprimé du jeu de données JDTT et la probabilité de recapture à 1 an a été fixée à $p = 0$. Les océanites commencent classiquement à revenir sur les colonies à partir de 2 ans et à se reproduire pour la première fois à partir de 3 ans. La probabilité de recapture plus élevée à 3 ans pourrait s'expliquer par un plus grand nombre d'oiseaux de cet âge étant à la recherche d'un site de reproduction et volant au-dessus de la zone d'étude où sont positionnés les filets. Quand ils ont élu domicile dans un site de reproduction, les oiseaux ont tendance à y rester fidèles, et les années suivantes ils vont donc y aller directement en arrivant de mer, sans voler un peu partout au-dessus des colonies, ce qui pourrait expliquer la probabilité de recapture au filet plus faible pour les oiseaux plus âgés.

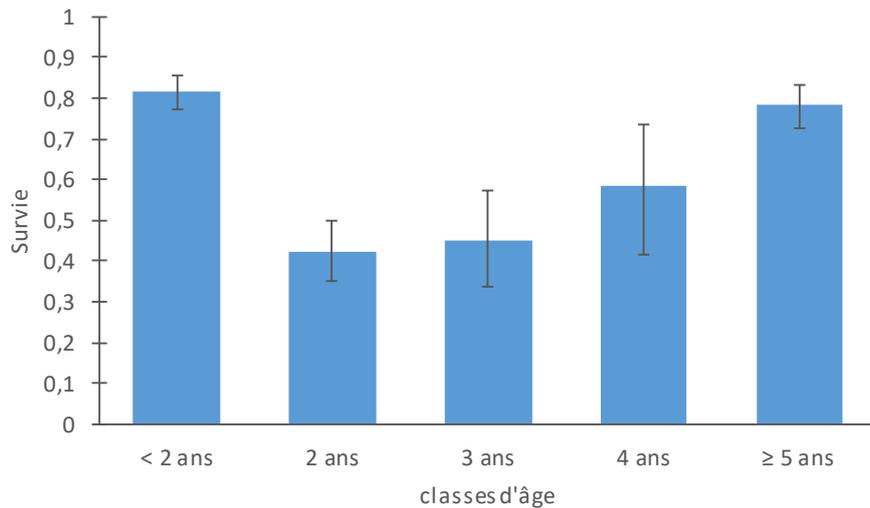
Les oiseaux originaires du secteur Banneg centre affichent la probabilité de recapture la plus élevée, quelle que soit la classe d'âge considérée. Comme les filets sont positionnés dans ce secteur de l'île, il semble donc que les jeunes oiseaux fassent preuve d'un comportement philopatric, en venant survoler de préférence le secteur où ils sont nés. Pour le confirmer, il faudrait cependant faire des sessions de capture nocturne sur les autres colonies ou secteurs pour voir si les résultats obtenus sont similaires. Les résultats obtenus avec les pelotes de réjection tendent à montrer que les oiseaux fréquentent effectivement plus souvent la colonie ou le secteur où ils sont nés (cf. 3.1.4).

La probabilité de recapture semble s'accroître avec le temps, ce qui pourrait refléter un accroissement de l'effort d'échantillonnage sur la période d'étude. Cependant, tous les ans, ce sont toujours trois sessions de trois nuits consécutives de capture nocturne qui sont organisée, en juin, juillet et août, sauf année particulière où les mauvaises conditions météorologiques perturbent le bon déroulement des opérations.



Variation temporelle de la probabilité de recapture en fonction de la colonie (ou secteur) d'origine et en fonction de l'âge

La probabilité de survie montre un profil en U, avec une survie plus élevée pour les oiseaux les plus jeunes et les plus âgés (environ 0,8). La survie est la plus faible pour les oiseaux de 2 ans (0,4), et augmente ensuite progressivement.



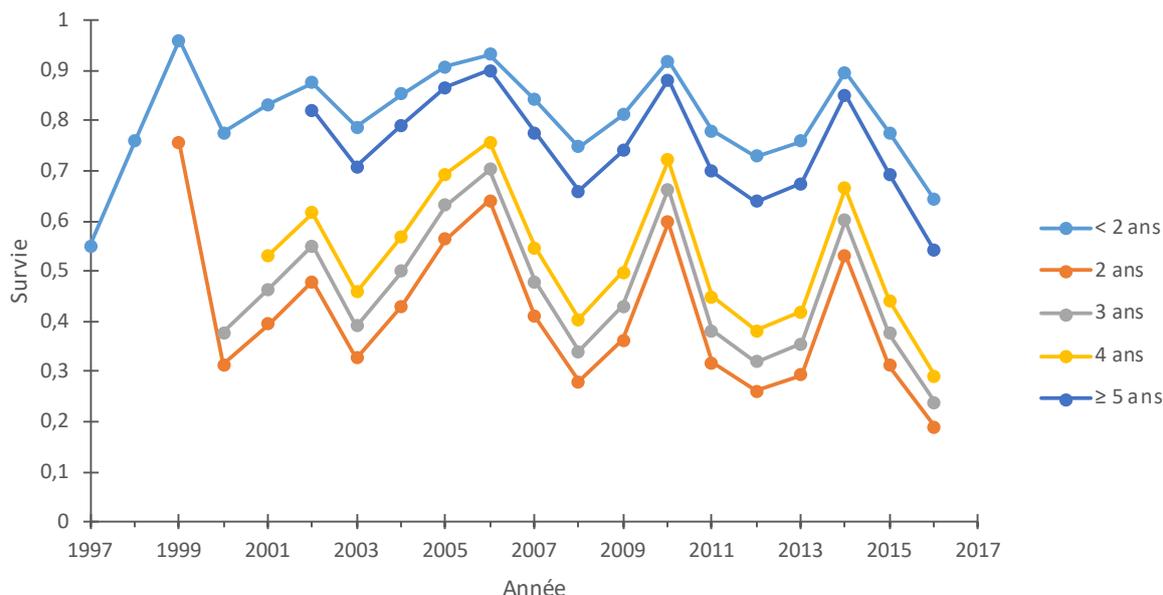
Survie moyenne par classe d'âge (avec les intervalles de confiance à 95 %)

La classe d'âge qui est touchée par la plus forte mortalité correspond aux oiseaux de 2 ans. C'est à cet âge que les oiseaux commencent à revenir sur les colonies à la recherche d'un futur site de reproduction, un comportement qui les expose aux prédateurs locaux (principalement les goélands, mais aussi les chats sur Molène). Une mortalité élevée peut aussi être liée à une reproduction précoce, mais aucun cas de reproduction à 2 ans n'a été détecté sur les colonies de l'Atlantique, contrairement à ce qui est connu pour les oiseaux de Méditerranée (LoValvo & Massa 2000). Le coût de la migration trans-équatoriale est sans doute également un facteur d'explication de la mortalité pour ces oiseaux qui doivent effectuer un trajet aller-retour de longue distance entre l'Atlantique sud et l'Atlantique nord. Il est possible que ce trajet aller-retour soit effectué pour la première fois par la majorité de ces oiseaux, mais à l'heure actuelle on ne sait pas si les oiseaux d'1 an restent dans l'Atlantique sud. Les résultats des analyses avec les indices climatiques mettent en évidence que c'est pour les oiseaux de 2 ans que les effets sont les plus importants (voir plus loin).

Les juvéniles (0 et 1 an) sont généralement considérés comme étant plus vulnérables que les oiseaux plus âgés et plus expérimentés face aux prédateurs et aux modifications des conditions environnementales et de la disponibilité des ressources alimentaires. C'est ce qui explique que, pour bon nombre d'espèces, la survie juvénile est plus faible. Cependant, chez les oiseaux marins, ces individus juvéniles ne sont généralement pas présents sur les colonies. C'est pourquoi il n'existe dans la littérature scientifique que très peu de données publiées sur la survie des individus de moins de 2 ans et que ce paramètre démographique est très mal connu. Quelques études, utilisant une approche CMR similaire, fournissent des estimations de la survie juvénile, avec des valeurs élevées. Chez le guillemot de Troil *Uria aalge* la survie juvénile est ainsi estimée à 0,70 (Votier *et al.* 2008). Chez l'albatros de Laysan *Phoebastria immutabilis* la survie durant la première année de vie est de 0,75 (VanderWerf & Young 2016). Chez l'albatros hurleur *Diomedea exulans* la survie durant les deux premières années de vie est de 0,80 (Fay *et al.* 2015). Chez le macareux moine *Fratercula arctica* la survie annuelle moyenne durant les cinq premières années est de 0,93 (Sandvik *et al.* 2008). Les résultats obtenus pour les océanites, avec une survie de 0,82 durant les deux premières

années de vie, sont donc concordants et notamment avec le cas de l'albatros hurleur qui est directement comparable, et les estimations sont d'ailleurs très similaires.

Les résultats du meilleur modèle, avec un effet temporel, montrent que la survie des différentes classes d'âge varie en parallèle, avec les valeurs les plus faibles pour les classes d'âge intermédiaires et les valeurs les plus élevées pour les classes d'âge les plus jeunes et les plus âgées. Il est intéressant de noter que les résultats obtenus avec ce modèle mettent en évidence l'existence de pics de survie qui se produisent tous les 4 ans (2002, 2006, 2010 et 2014 ; résultat également noté dans les analyses préliminaires, cf. 3.3.1.3).



Variation temporelle de la survie en fonction de l'âge

La probabilité de reprise (r), c'est-à-dire la probabilité qu'un oiseau bagué soit retrouvé mort, est estimée à 0,0085, avec un intervalle de confiance à 95 % de 0,0075-0,0096. Il s'agit de la probabilité de retrouver un individu mort, incluant ceux qui meurent en mer. Dans les analyses précédentes, qui séparaient les causes de mortalité, la probabilité de reprise des individus tués par les goélands était bien plus élevée (environ 0,35 ; cf. 3.3.3.3).

Pour chaque composante de la probabilité de dispersion (émigration en dehors de la zone d'étude et immigration en retour après avoir émigré), les résultats donnent des estimations égales à 1, sans erreur standard, et donc totalement non fiables. Compte tenu que la dispersion concerne principalement des oiseaux de plus de 3 ans, et que le jeu de données JDTT contient peu d'observations d'oiseaux âgés (les oiseaux capturés au filet étant surtout des jeunes individus), les problèmes d'estimation de ce paramètre peuvent être dus au type de données disponibles.

L'addition des indices climatiques comme covariables, en particulier SOI, ONI et MEI, améliore la structure du modèle. Étonnamment, l'indice SOI donne de meilleurs résultats que les indices MEI et ONI, qui étaient supposés plus performants que l'indice SOI pour les

régions situées en dehors du Pacifique sud, mais aussi de meilleurs résultats que l'indice HIX, qui était supposé mieux refléter les conditions environnementales sur les zones d'hivernage. Le meilleur modèle (modèle 1) ne met en évidence des effets de l'indice SOI que sur la survie des oiseaux de 2 ans, et pas pour les autres classes d'âge. Ce modèle est statistiquement meilleur compte tenu de sa valeur de QAIC de 2,92 points supérieure à la valeur de QAIC du second modèle, et de 7,02 points supérieure à la valeur de QAIC du modèle précédemment retenu, sans les covariables climatiques (modèle 8).

Le pourcentage de variance de la survie expliqué par chacun des indices climatiques est estimé grâce à une analyse de déviance (ANODEV). Dans cette analyse, une valeur R^2 est obtenue en prenant en compte les valeurs de déviations obtenues pour les différents modèles dans la formule suivante :

$$R^2 = \text{Dev}(Mcnt) - \text{Dev}(Mcov) / \text{Dev}(Mcnt) - \text{Dev}(Mt)$$

avec *Mcnt* qui est la constante du modèle (sans effet temporel ni covariables externes), *Mcov* qui est le modèle contenant la covariable et *Mt* qui est le modèle correspondant avec effet temporel.

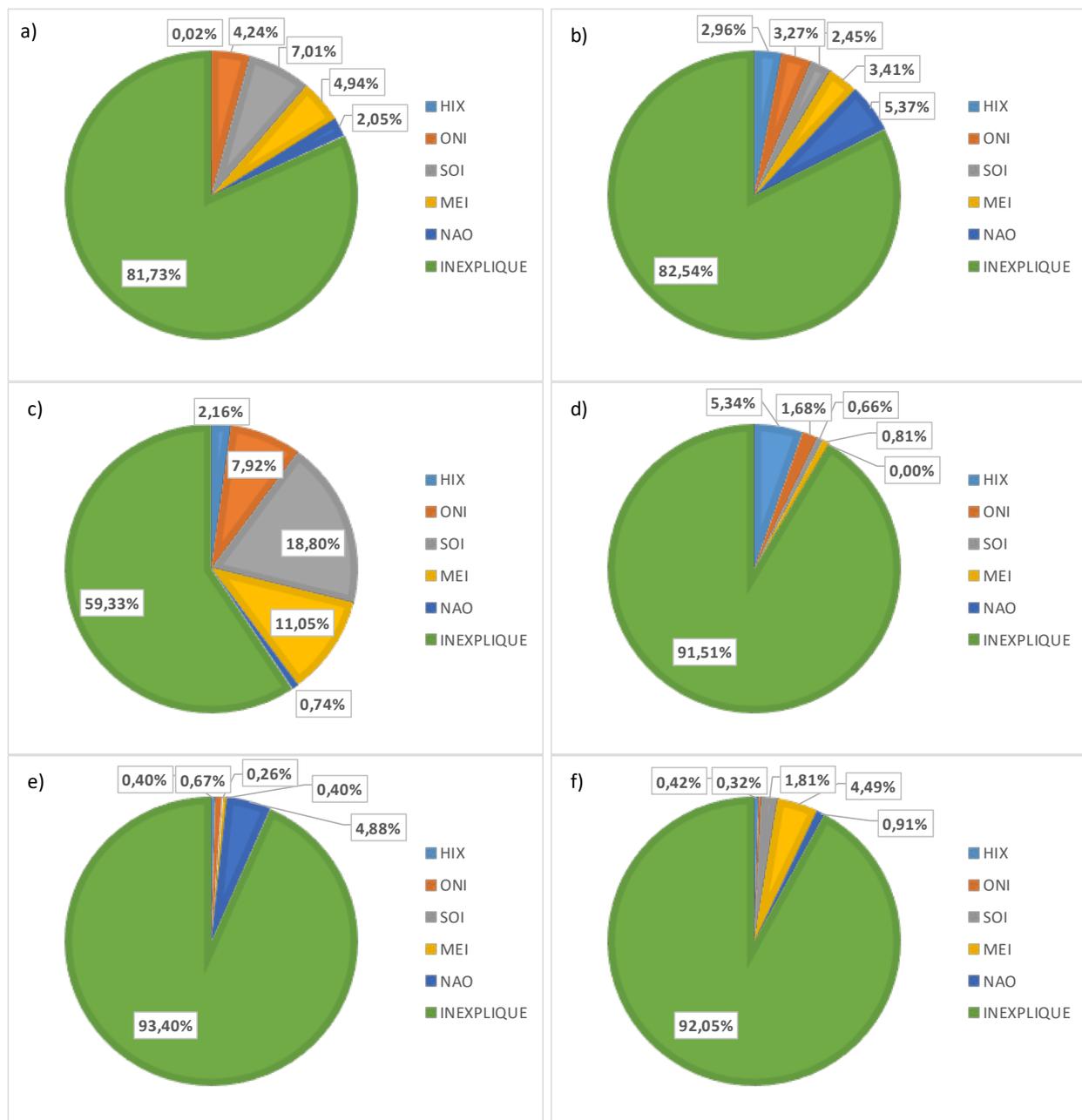
En général, seulement 18 % de la variance de la survie sont expliqués par les covariables climatiques, les 82 % restants demeurant inexpliqués. Mais cette valeur change en fonction de la classe d'âge considérée. Ainsi, c'est pour les oiseaux de 2 ans que la valeur de la variance expliquée par les covariables climatiques est la plus élevée, soit 41 %, dont 19 % pour l'indice SOI. Pour les autres classes d'âge, les covariables climatiques n'expliquent qu'une faible proportion de la variance totale (entre 7 et 17 %), et la covariable explicative la plus importante affiche une valeur de l'ordre de 5 %. C'est l'indice NAO pour les plus jeunes individus et ceux de 4 ans, l'indice HIX pour les oiseaux de 3 ans et l'indice MEI pour les oiseaux les plus âgés.

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la survie (S) en fonction de l'âge et des indices climatiques, avec le nombre de paramètres estimables (Np), la déviance (Dev) et les statistiques du modèle (QAIC). Les modèles sont classés par ordre décroissant de leur valeur de QAIC.

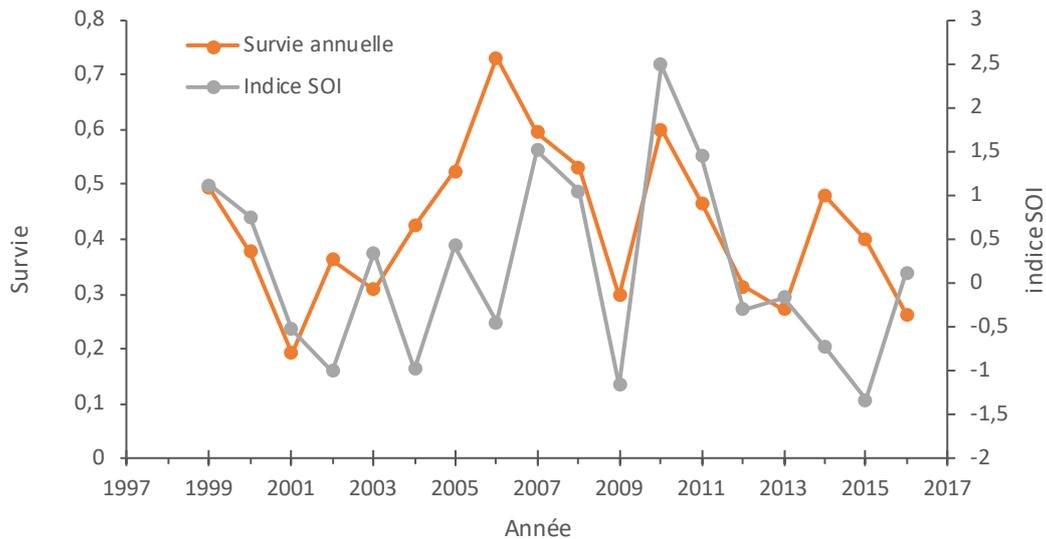
Modèle	S (< 2 ans)	S (2 ans)	S (3 ans)	S (4 ans)	S (≥ 5 ans)	Np	Dev	QAIC
1	(.)	SOI	(.)	(.)	(.)	17	9 862,00	9 896,00
2	SOI	SOI	SOI	SOI	SOI	17	9 864,92	9 898,92
3	(.)	MEI	(.)	(.)	(.)	17	9 865,72	9 899,72
4	MEI	MEI	MEI	MEI	MEI	17	9 866,72	9 900,72
5	(.)	ONI	(.)	(.)	(.)	17	9 867,22	9 901,22
6	ONI	ONI	ONI	ONI	ONI	17	9 867,33	9 901,33
7	NAO	(.)	(.)	(.)	(.)	17	9 868,46	9 902,46
8	(.)	(.)	(.)	(.)	(.)	16	9 871,02	9 903,02
9	NAO	NAO	NAO	NAO	NAO	17	9 869,24	9 903,24
10	MEI	(.)	(.)	(.)	(.)	17	9 869,39	9 903,39
11	ONI	(.)	(.)	(.)	(.)	17	9 869,46	9 903,46
12	HIX	(.)	(.)	(.)	(.)	17	9 869,61	9 903,61
13	(.)	(.)	HIX	(.)	(.)	17	9 869,69	9 903,69
14	SOI	(.)	(.)	(.)	(.)	17	9 869,85	9 903,85
15	(.)	HIX	(.)	(.)	(.)	17	9 869,99	9 903,99
16	(.)	(.)	(.)	NAO	(.)	17	9 870,16	9 904,16
17	(.)	(.)	(.)	(.)	MEI	17	9 870,55	9 904,55
18	(.)	(.)	ONI	(.)	(.)	17	9 870,60	9 904,60
19	(.)	NAO	(.)	(.)	(.)	17	9 870,67	9 904,67
20	(.)	(.)	MEI	(.)	(.)	17	9 870,82	9 904,82
21	(.)	(.)	(.)	(.)	SOI	17	9 870,83	9 904,83
22	(.)	(.)	SOI	(.)	(.)	17	9 870,86	9 904,86
23	(.)	(.)	(.)	ONI	(.)	17	9 870,90	9 904,90
24	(.)	(.)	(.)	(.)	NAO	17	9 870,93	9 904,93
25	(.)	(.)	(.)	HIX	(.)	17	9 870,95	9 904,95
26	(.)	(.)	(.)	MEI	(.)	17	9 870,95	9 904,95
27	(.)	(.)	(.)	SOI	(.)	17	9 870,97	9 904,97
28	(.)	(.)	(.)	(.)	HIX	17	9 870,98	9 904,98
29	(.)	(.)	(.)	(.)	ONI	17	9 870,99	9 904,99
30	HIX	HIX	HIX	HIX	HIX	17	9 871,00	9 905,00
31	(.)	(.)	NAO	(.)	(.)	17	9 871,02	9 905,02

Le meilleur modèle avec les covariables climatiques met en évidence une relation linéaire positive entre la survie annuelle des oiseaux de 2 ans et la valeur moyenne hivernale de l'indice SOI, mais les estimations annuelles obtenues avec le modèle incluant un effet temporel ne coïncident pas totalement avec la droite de ces prédictions. En effet, l'indice SOI seul n'explique que 18,8 % de la variance de la survie à cet âge. Des valeurs positives de l'indice SOI (épisode La Niña) signifient une fréquence plus élevée des ouragans dans l'Atlantique nord et potentiellement une mortalité plus élevée des oiseaux, ce qui est à l'opposé des résultats obtenus. Cela pourrait traduire le fait que les oiseaux de 2 ans ne sont

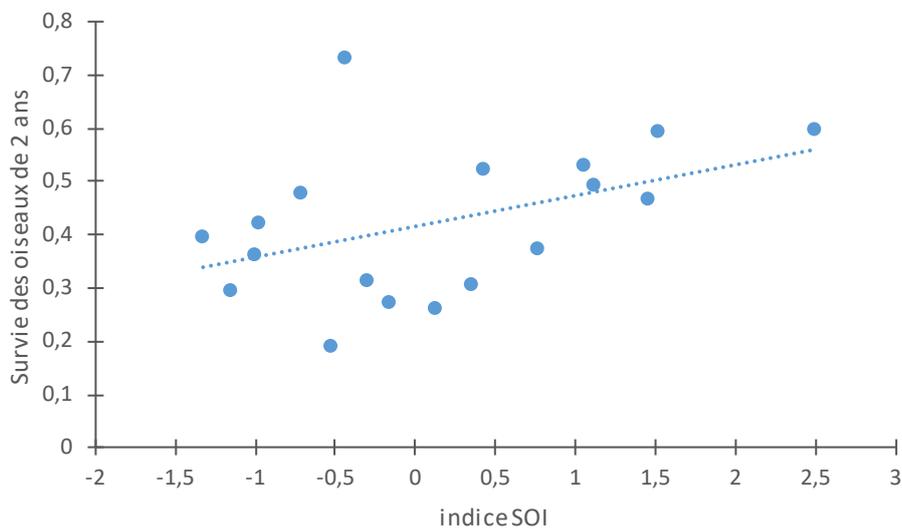
pas vraiment exposés aux ouragans et que les valeurs positives de l'indice SOI ont d'autres effets sur les processus océanographiques, contribuant à une meilleure survie. Des épisodes El Niño / La Niña prononcés semblent avoir des répercussions sur les conditions météorologiques en Afrique du Sud. En particulier, des épisodes La Niña prononcés entraînent des précipitations plus abondantes à terre et des eaux plus froides dans le sud du courant du Benguela, conditions associées à une forte activité d'*upwelling* et à une disponibilité accrue en plancton, avec un effet potentiellement bénéfique pour les oiseaux de 2 ans qui hiverneraient dans cette zone. Durant la période 2002-2012, durant laquelle des épisodes El Niño (2009) et La Niña (2010) très prononcés ont été enregistrés, les valeurs négatives et positives de l'indice SOI coïncident avec des valeurs de survie des oiseaux de 2 ans respectivement faible et élevée.



Résultats de l'analyse ANODEV pour tous les individus et pour chaque classe d'âge (a = tous les individus, b = oiseaux de moins de 2 ans, c = oiseaux de 2 ans, d = oiseaux de 3 ans, e = oiseaux de 4 ans et f = oiseaux de 5 ans et plus)



Variation annuelle de la survie des oiseaux de 2 ans et de l'indice SOI hivernal



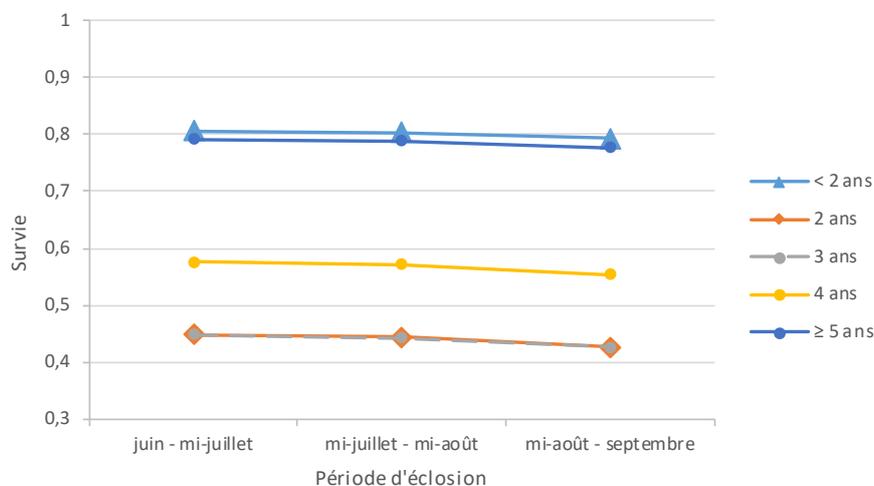
Valeurs annuelles de la survie des oiseaux de 2 ans en fonction de l'indice SOI hivernal (la ligne pointillée représente les prédictions de la survie des oiseaux de 2 ans en fonction de cette covariable climatique)

Aucune structure du modèle incluant un effet de la date de naissance (période d'éclosion) n'améliore les résultats par rapport au modèle précédemment retenu. Le second modèle qui se dégage affiche une valeur de QAIC supérieure de 1,9 points, ce qui le rend statistiquement quasi-équivalent, mais ce qui est très proche de la limite des 2 points (cf. 3.3.5.2). De manière analogue aux résultats obtenus avec les covariables climatiques, c'est pour les oiseaux de 2 ans que le modèle met en évidence un possible effet additif de la date de naissance, mais statistiquement peu significatif. Néanmoins, il semble donc que 2 ans soit un âge clé dans la démographie de la population d'océanites étudiée.

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la survie (S) en fonction de l'âge et de la date de naissance, avec le nombre de paramètres estimables (Np), la déviance (Dev) et les statistiques du modèle (QAIC). Les modèles sont classés par ordre décroissant de leur valeur de QAIC.

Modèle	S (< 2 ans)	S (2 ans)	S (3 ans)	S (4 ans)	S (≥ 5 ans)	Np	Dev	QAIC
1	(.)	(.)	(.)	(.)	(.)	16	10 015,91	10 047,91
2	(.)	Date naiss.	(.)	(.)	(.)	18	10 013,90	10 049,90
3	Date naiss.	(.)	(.)	(.)	(.)	18	10 014,80	10 050,80
4	(.)	(.)	(.)	Date naiss.	(.)	18	10 015,32	10 051,32
5	Date naiss.	18	10 015,43	10 051,43				
6	(.)	(.)	Date naiss.	(.)	(.)	18	10 015,63	10 051,63
7	(.)	(.)	(.)	(.)	Date naiss.	18	10 015,75	10 051,75

Les effets de la date de naissance sur la survie sont donc minimes, mais il faut noter que c'est pour les oiseaux nés en fin de saison de reproduction que la survie est légèrement inférieure, et ce pour toutes les classes d'âge. Cela peut s'expliquer par de moins bonnes conditions en fin de saison en termes de ressources alimentaires et que, en quelque sorte, ce « mauvais départ » dans la vie aurait des répercussions plus tard pour ces individus. Les différences observées restent cependant minimes.



Variation de la survie en fonction de l'âge et de la date de naissance

3.3.5.5. Analyses sur le jeu de données d'Enez Kreiz

Comme pour les analyses précédentes, les données ne respectent pas les hypothèses classiques du modèle de Capture-Marquage-Recapture (CMR) d'identité et d'indépendance. Le test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*) donne en effet une valeur du coefficient de surdispersion supérieure à 1 ($\hat{c} = 2,33$). Cependant, si les effets de *transience* sont corrigés, le coefficient de surdispersion se rapproche de 1 ($\hat{c} = 1,44$), correction qui a donc été mise en œuvre pour les analyses.

Le test de *Goodness-of-fit* pour les données multi-états comporte trois composantes. La première composante, WBWA, examine si les individus ont tendance à réoccuper l'état précédemment occupé. La deuxième composante, regroupant 3GSR et 3GS_m, compare respectivement le devenir des individus nouvellement marqués ou précédemment déjà marqués. La troisième composante, regroupant MITEC et MLTEC, examine si les individus observés à l'instant t ont une probabilité différente d'être capturés à l'instant $t+1$.

Résultats pour chaque composante du test d'adéquation du modèle (test de *Goodness-of-fit*). Les coefficients de surdispersion (\hat{c} , \hat{c}) sont calculés en divisant la valeur du Chi 2 par le nombre de degrés de liberté (ddl)

Composantes du test GOF	Chi 2	ddl	\hat{c}
Test WBWA	0,936	4	0,234
Test 3GSR	68,842	15	4,5895
Test 3GS _m	81,327	33	2,4644
Test MITEC	36,595	21	1,7426
Test MLTEC	12,528	13	0,9637
Total	200,228	86	2,3282
Avec correction des effets de <i>transience</i>	49,123	34	1,4448

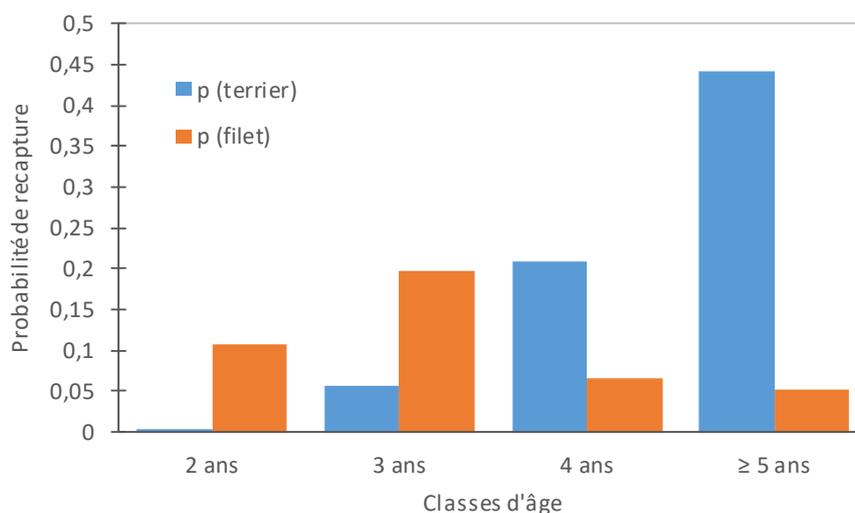
À partir d'une structure de modèle avec cinq classes d'âge pour la survie et la recapture (modèle 2), la parcimonie du modèle ne s'accroît pas (c'est-à-dire que la valeur de QAIC ne diminue pas) en modifiant le nombre de classes d'âge (entre 2 et 6). Mais la réduction du nombre de classes d'âge à 4 uniquement pour la survie conduit au meilleur modèle (modèle 1). Cependant, le modèle de départ avec 5 classes d'âge (modèle 2) ainsi que le modèle avec 6 classes d'âge (modèle 3) apparaissent statistiquement tout aussi satisfaisants compte tenu d'un Δ QAIC inférieur à 2 points. L'ajout d'un effet temporel n'améliore pas la parcimonie du modèle, ni pour la probabilité de recapture (modèle 8 *vs* modèle 2), ni pour la survie (modèle 7 *vs* modèle 1). La création d'un paramètre unique de recapture (c'est-à-dire recapture au terrier = recapture au filet) n'améliore pas plus la parcimonie du modèle (modèle 11 *vs* modèle 2).

Le modèle qui décrit le mieux les données ne considère pas que la survie et la probabilité de recapture varient dans le temps, et indique que la probabilité de recapture est mieux décrite avec une structure avec 5 classes d'âge tandis que la survie locale l'est avec 4 classes d'âge. Ce modèle indique également que les probabilités de recapture au terrier et au filet sont différentes.

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la survie (S) et la probabilité de recapture (p), avec le nombre de paramètres estimables (N_p) et les statistiques du modèle (QAIC). Les probabilités de dispersion (D) et de reprise (r) ne sont pas modélisées mais fixées avec une valeur constante ou avec une valeur de 0 pour certaines classes d'âge. Les modèles sont classés par ordre décroissant de leur valeur de QAIC. Δ QAIC est la différence entre la valeur de QAIC du modèle considéré et celle du meilleur modèle.

Modèle	S	p (terrier)	p (filet)	N_p	QAIC	Δ QAIC
1	4 classes d'âge	5 classes d'âge	5 classes d'âge	15	1 962,86	0,00
2	5 classes d'âge	5 classes d'âge	5 classes d'âge	16	1 963,96	1,10
3	6 classes d'âge	5 classes d'âge	5 classes d'âge	17	1 964,43	1,57
4	3 classes d'âge	5 classes d'âge	5 classes d'âge	14	1 967,40	4,54
5	5 classes d'âge	4 classes d'âge	4 classes d'âge	14	1 967,86	5,00
6	5 classes d'âge	3 classes d'âge	3 classes d'âge	14	1 968,59	5,73
7	5 classes d'âge	6 classes d'âge	6 classes d'âge	16	1 976,77	13,91
8	4 classes d'âge + t	5 classes d'âge	5 classes d'âge	35	1 978,48	15,63
9	5 classes d'âge	5 classes d'âge + t	5 classes d'âge + t	37	1 980,06	17,20
10	2 classes d'âge	5 classes d'âge	5 classes d'âge	13	1 983,53	20,67
11	5 classes d'âge		5 classes d'âge	12	2 077,34	114,48
12	5 classes d'âge	2 classes d'âge	2 classes d'âge	10	2 097,30	134,44

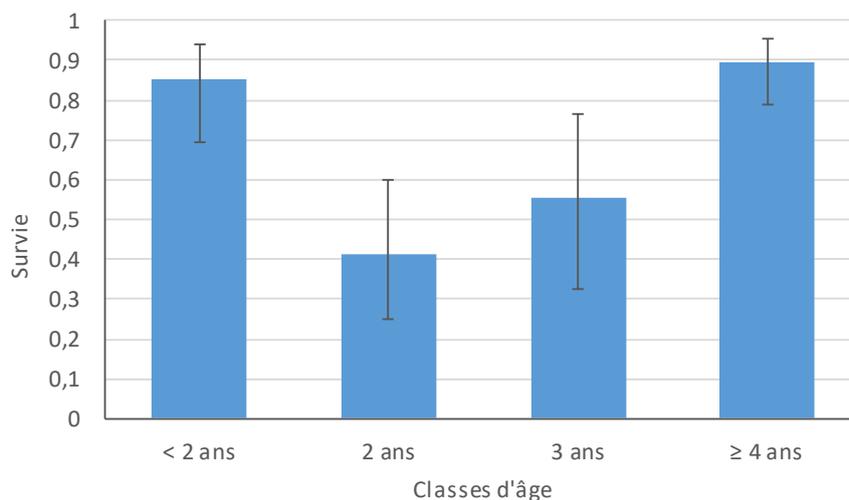
Pour les oiseaux originaires d'Enez Kreiz, les probabilités de recapture au terrier sur Enez Kreiz et de recapture au filet sur Banneg varient en fonction de l'âge. Comme cela a précédemment été mis en évidence avec le jeu de données total, c'est pour les oiseaux de 3 ans que la probabilité de recapture au filet est la plus élevée, puis viennent ensuite les oiseaux de 2 ans, puis les oiseaux plus âgés. Par contre, la probabilité de recapture au terrier augmente au fur et à mesure avec l'âge. Elle est quasi-nulle pour les oiseaux de 2 ans et atteint 0,44 pour les oiseaux les plus âgés. Ces résultats sont concordants avec l'accession progressive à la reproduction à partir de 3 ans et l'occupation d'un terrier les années suivantes, ce qui les rend plus facilement détectables.



Probabilité de recapture au terrier et au filet en fonction de l'âge

Pour disposer de données plus précises sur cette probabilité de recapture, il faudrait mener dans le secteur où sont positionnés les filets sur Banneg le même suivi régulier des adultes présents dans les sites de reproduction que celui qui est réalisé sur Enez Kreiz.

Les estimations de survie pour les oiseaux originaires d'Enez Kreiz mettent en évidence un profil en U, avec la valeur la plus faible pour les oiseaux de 2 ans, comme pour les résultats obtenus avec le jeu de données total JDTT. Les intervalles de confiance sont par contre plus étendus compte tenu d'un nombre d'individus plus réduit dans ce jeu de données JDEK.



Survie moyenne par classe d'âge (avec les intervalles de confiance à 95 %) pour les oiseaux nés sur Enez Kreiz

L'estimation de la probabilité de reprise (r) obtenue avec ce jeu de données est de 0,0091 (avec un intervalle de confiance à 95 % de 0,0066-0,0124), valeur similaire à celle obtenue avec le jeu de données total (0,0085), confirmant la très faible détectabilité des oiseaux morts en mer ou sur les colonies.

L'émigration et l'immigration peuvent être estimées avec ce jeu de données JDEK, compte tenu de l'existence d'informations supplémentaires obtenues par les contrôles dans les terriers. Les taux de dispersion sont réduits, mais l'immigration est légèrement supérieure à l'émigration, soit respectivement 0,2822 (avec un intervalle de confiance à 95 % de 0,1371-0,4931) et 0,1327 (avec un intervalle de confiance à 95 % de 0,0423-0,3462). Ces résultats indiquent que quitter définitivement la zone d'étude est moins fréquent que d'y revenir après l'avoir quitté.

Parmi toutes les combinaisons testées avec les indices climatiques, seule l'addition d'un effet de l'indice HIX pour les oiseaux de 3 ans améliore la structure du modèle (modèle 1 *vs* modèle 2). Un effet de l'indice HIX pour toutes les classes d'âge apparaît dans le modèle 3 qui, en termes de valeur de QAIC, est proche des deux premiers modèles. Des effets des indices NAO et HIX apparaissent dans les modèles 4 et 5, affectant la survie des plus jeunes individus. Mais ces modèles, comme tous les autres modèles également testés, ont des valeurs de QAIC supérieures de plus de 2 points par rapport au modèle 1. Un effet de

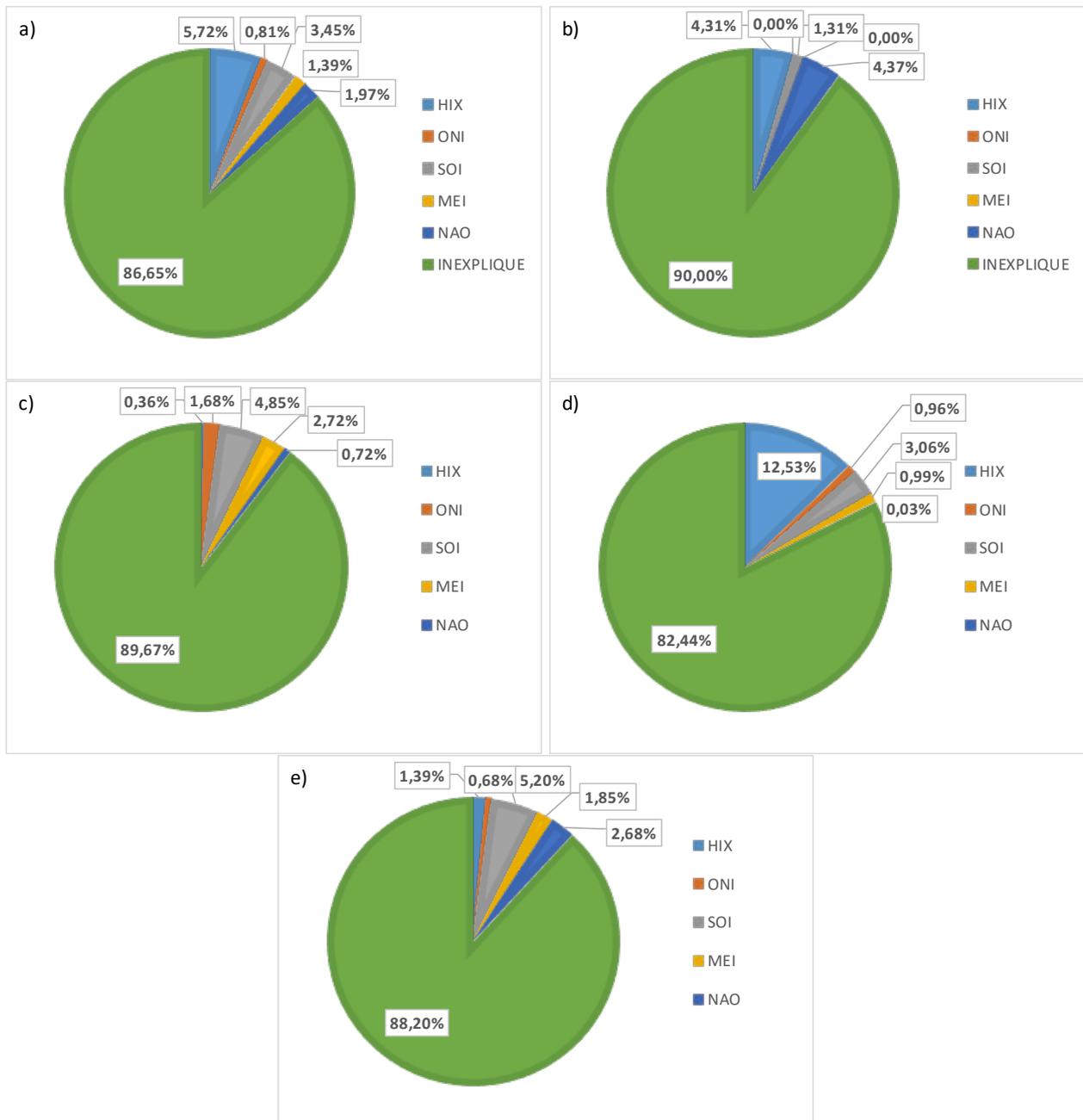
l'indice HIX sur la mortalité des adultes reproducteurs d'Enez Kreiz avait été mis en évidence dans une étude précédente (Matović *et al.* 2017), résultat qui concorde avec les meilleurs modèles obtenus dans les présentes analyses avec l'indice HIX, par comparaison aux modèles incluant les autres covariables climatiques.

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la survie (S) en fonction de l'âge et des indices climatiques, avec le nombre de paramètres estimables (Np), la déviance (Dev) et les statistiques du modèle (QAIC). Les modèles sont classés par ordre décroissant de leur valeur de QAIC.

Modèle	S (< 2 ans)	S (2 ans)	S (3 ans)	S (≥ 4 ans)	Np	Dev	QAIC
1	(.)	(.)	HIX	(.)	16	2 789,213	1 962,519
2	(.)	(.)	(.)	(.)	15	2 792,595	1 962,859
3	HIX	HIX	HIX	HIX	16	2 791,364	1 964,007
4	NAO	(.)	(.)	(.)	16	2 791,525	1 964,119
5	HIX	(.)	(.)	(.)	16	2 791,541	1 964,130
6	(.)	SOI	(.)	(.)	16	2 791,713	1 964,249
7	(.)	(.)	SOI	(.)	16	2 791,769	1 964,288
8	(.)	(.)	(.)	SOI	16	2 791,788	1 964,301
9	SOI	SOI	SOI	SOI	16	2 791,958	1 964,418
10	(.)	MEI	(.)	(.)	16	2 792,100	1 964,517
11	(.)	(.)	(.)	NAO	16	2 792,179	1 964,571
12	MEI	MEI	MEI	MEI	16	2 792,216	1 964,597
13	SOI	(.)	(.)	(.)	16	2 79,2276	1 964,638
14	(.)	ONI	(.)	(.)	16	2 792,289	1 964,647
15	(.)	(.)	(.)	MEI	16	2 792,308	1 964,661
16	(.)	(.)	MEI	(.)	16	2 792,328	1 964,674
17	(.)	(.)	ONI	(.)	16	2 792,337	1 964,680
18	(.)	(.)	(.)	HIX	16	2 792,380	1 964,710
19	(.)	NAO	(.)	(.)	16	2 792,465	1 964,769
20	(.)	(.)	(.)	ONI	16	2 792,490	1 964,787
21	ONI	ONI	ONI	ONI	16	2 792,499	1 964,793
22	(.)	HIX	(.)	(.)	16	2 792,529	1 964,813
23	(.)	(.)	NAO	(.)	16	2 792,587	1 964,854
24	NAO	NAO	NAO	NAO	16	2 792,592	1 964,857
25	ONI	(.)	(.)	(.)	16	2 792,594	1 964,859
26	MEI	(.)	(.)	(.)	16	2 795,840	1 967,105

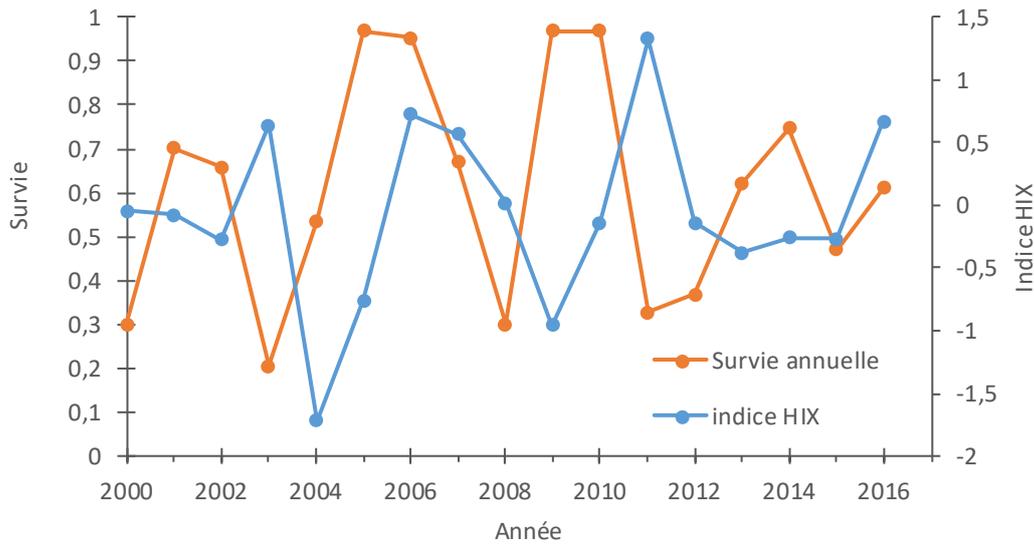
Comme pour le jeu de données total, le pourcentage de variance de la survie expliqué par chacun des indices climatiques est estimé grâce à une analyse de déviance (ANODEV). De manière analogue, seulement 13 % de la variance de la survie sont expliqués par les covariables climatiques, les 87 % restants demeurant inexpliqués. C'est pour les oiseaux de 3 ans que la valeur de la variance expliquée par les covariables climatiques est la plus élevée, soit 18 %, dont 13 % pour l'indice HIX. Contrairement aux résultats obtenus avec le jeu de données total, la variance de la survie expliquée par les covariables climatiques pour les

oiseaux de 2 ans n'est ici que de 11 % (contre 41 %), mais c'est une nouvelle fois l'effet de l'indice SOI qui domine pour cette classe d'âge.

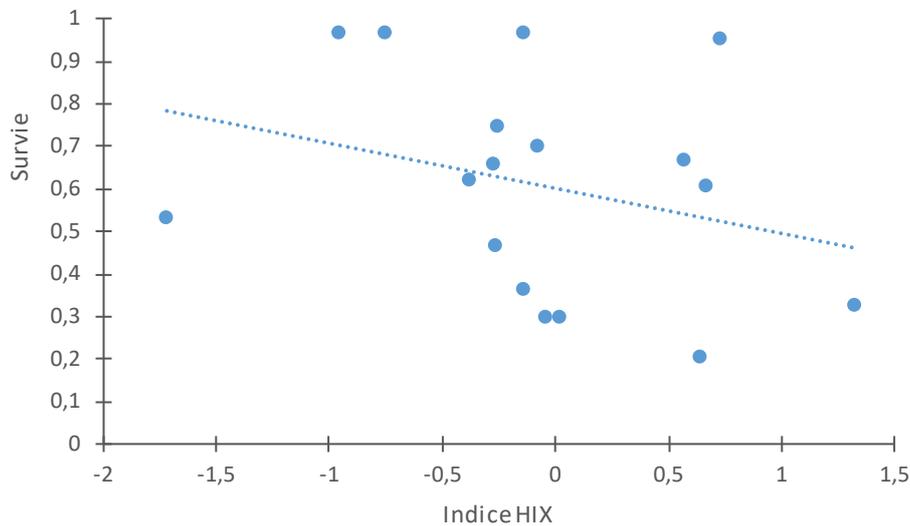


Résultats de l'analyse ANODEV pour tous les individus et pour chaque classe d'âge (a = tous les individus, b = oiseaux de moins de 2 ans, c = oiseaux de 2 ans, d = oiseaux de 3 ans, e = oiseaux de 4 ans et plus)

Le graphique présentant la survie annuelle des oiseaux de 3 ans en fonction de la valeur moyenne hivernale de l'indice HIX ne met pas en évidence de correspondance évidente entre l'indice HIX et la survie. Les estimations annuelles obtenues avec le modèle ne coïncident pas avec la droite de ces prédictions, qui est par ailleurs négative et donc en contradiction avec l'hypothèse selon laquelle la survie serait plus élevée lors des périodes de forte activité d'*upwelling* associées aux valeurs positives de l'indice HIX.



Variation annuelle de la survie des oiseaux de 3 ans et de l'indice HIX hivernal



Valeurs annuelles de la survie des oiseaux de 3 ans en fonction de l'indice HIX hivernal (la ligne pointillée représente les prédictions de la survie des oiseaux de 3 ans en fonction de cette covariable climatique)

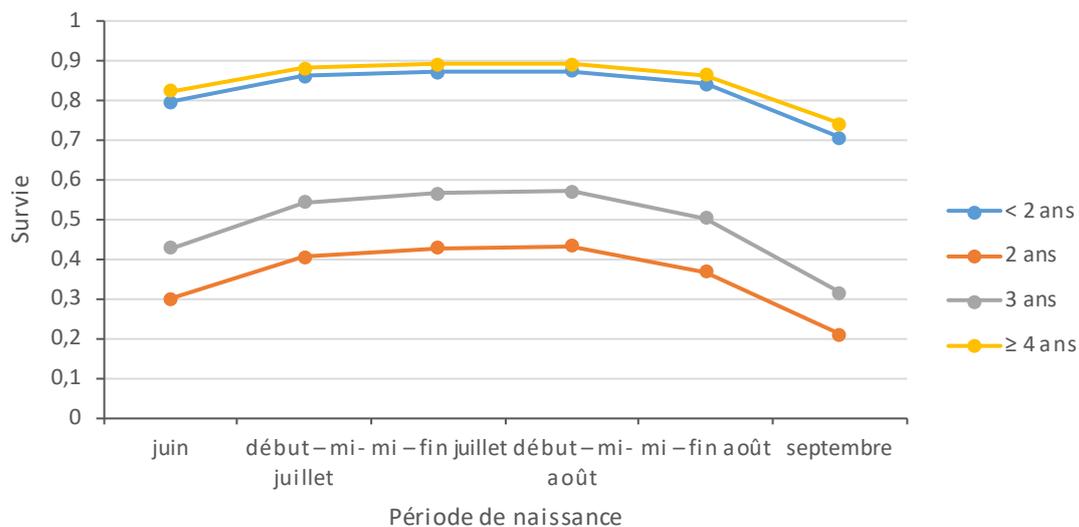
Aucune structure du modèle incluant un effet de la date de naissance (période d'éclosion) n'améliore les résultats par rapport au modèle précédemment retenu (modèle 1). Un effet additif de la date de naissance apparaît chez les oiseaux les plus âgés et chez les oiseaux de 2 ans respectivement dans le modèle 2 et dans le modèle 3. Mais ces effets ne sont pas statistiquement significatifs compte tenu de l'écart de plus de 2 points de leur valeur de QAIC par rapport au meilleur modèle.

Bien que les effets de la date de naissance sur la survie des oiseaux ne soient pas retenus, il faut noter que c'est pour les oiseaux nés en début (juin) et surtout en fin de saison de reproduction (septembre) que la survie est légèrement inférieure, et ce pour toutes les classes d'âge. Ces résultats concordent avec ceux précédemment obtenus avec le jeu de

données total JDTT. Il y aurait donc un coût différé en termes de survie pour ces individus nés aux deux extrêmes de la saison de reproduction, peut-être à des périodes où les conditions sont moins favorables, pour leur croissance par exemple. Mais, indépendamment de la date de naissance, c'est toujours l'âge qui apparaît comme l'élément clé de la variation temporelle de la survie des océanites.

Récapitulatif des résultats pour les différents modèles testés pour la survie (S) en fonction de l'âge et de la date de naissance, avec le nombre de paramètres estimables (Np), la déviance (Dev) et les statistiques du modèle (QAIC). Les modèles sont classés par ordre décroissant de leur valeur de QAIC.

Modèle	S (< 2 ans)	S (2 ans)	S (3 ans)	S (≥ 4 ans)	Np	Dev	QAIC
1	(.)	(.)	(.)	(.)	15	2 804,742	2 233,947
2	(.)	(.)	(.)	Date naiss.	20	2 795,286	2 236,516
3	(.)	Date naiss.	(.)	(.)	20	2 797,608	2 238,341
4	Date naiss.	Date naiss.	Date naiss.	Date naiss.	20	2 799,155	2 239,556
5	(.)	(.)	Date naiss.	(.)	20	2 799,355	2 239,713
6	Date naiss.	(.)	(.)	(.)	20	2 802,330	2 242,051



Variation de la survie en fonction de l'âge et de la date de naissance

4-Conclusion

Pour la première fois, le jeu de données de capture-recapture des océanites bagués comme poussins sur les colonies de l'archipel de Molène a été analysé pour estimer la probabilité de recapture et la survie des individus. Le baguage d'environ 200 poussins par an depuis la fin des années 1990 sur plusieurs colonies permet de disposer d'un jeu de données particulièrement intéressant, et unique en son genre. Les données disponibles proviennent à la fois de la capture nocturne des oiseaux au filet, réalisée sur l'une des colonies, de la

capture des oiseaux dans leur site de reproduction, réalisée sur une autre colonie et de la recherche régulière des bagues des oiseaux tués par des prédateurs sur l'ensemble des colonies (bagues retrouvées notamment dans les pelotes de réjection des goélands et des hérons cendrés).

Les résultats concernant les oiseaux tués sur les colonies montrent que le secteur où la bague de l'oiseau a été retrouvée est dans la moitié des cas environ, voire parfois plus, le secteur où il est né. Les résultats ont par ailleurs mis en évidence que la probabilité de recapture au filet, opération réalisée sur une seule des colonies, varie en fonction de l'origine des oiseaux. Plus leur secteur de naissance est proche de la zone d'étude où sont positionnés les filets et plus la probabilité de recapture est élevée (jusqu'à 33 %, tous âges confondus, contre 5 % pour les oiseaux originaires de la colonie la plus éloignée). C'est par ailleurs pour les oiseaux de 3 ans que la probabilité de recapture est la plus élevée, la recapture d'oiseaux d'1 an sur les colonies est quant à elle exceptionnelle.

Ces résultats, obtenus à la fois par les reprises de bagues et par les contrôles au filet, montrent que les océanites fréquentent donc préférentiellement leur secteur de naissance. C'est un point particulièrement important qui devra être pris en considération dans le cadre d'autres études similaires menées sur d'autres colonies. Cette probabilité de recapture au filet varie aussi en fonction de l'âge des oiseaux, et c'est pour les oiseaux de 3 ans qu'elle est la plus élevée. Dans ce contexte, il serait intéressant de réaliser des captures nocturnes sur Balaneg en juin ou juillet, période d'affluence des jeunes individus, pour vérifier si la probabilité d'y recapter des oiseaux originaires de Banneg, Enez Kreiz et Roc'h Hir est aussi faible que la probabilité de recapture sur Banneg des oiseaux originaires de Balaneg. La mortalité liée à la prédation sur les colonies est toujours inférieure à 10 %, quelle que soit la classe d'âge considérée, et elle est la plus forte pour les oiseaux de 4 ans. À titre de comparaison, la mortalité des océanites adultes liée à la prédation par les goélands sur la colonie de Benidorm en Espagne avait été estimée à 14 % (Sanz-Aguilar *et al.* 2009). La mortalité due à d'autres causes que la prédation sur les colonies est dans la majorité des cas supérieure (variant environ de 10 % à 50 % selon les classes d'âge), avec la valeur la plus élevée pour les oiseaux de 3 ans. Ces autres causes de mortalité peuvent être liées à l'abondance des ressources alimentaires, aux tempêtes, à l'état physiologique et à la condition corporelle des oiseaux, mais aussi à la prédation par les chats sur Molène.

Les résultats ont également mis en évidence que la survie est la plus élevée chez les jeunes individus de moins de 2 ans (autour de 0,8 selon les jeux de données et les modèles) et chez les individus de plus de 4 ans ou de plus de 5 ans (0,8 à 0,9 environ selon les jeux de données et les modèles), et que c'est pour les oiseaux de 2 et 3 ans que la survie est la plus faible (le plus souvent 0,4 à 0,5 selon les jeux de données et les modèles). Ces deux classes d'âge correspondent respectivement aux premiers retours des oiseaux sur les colonies et aux premières reproductions, événements particuliers qui auraient donc un impact significatif sur leur survie. Plusieurs études ont en effet mis en évidence un effet significatif de la première reproduction sur la survie des oiseaux, qui est inférieure à celle des reproducteurs expérimentés (Cam & Monnat 2000, Barbraud & Weimerskirch 2005, Sanz-Aguilar *et al.* 2008, 2012). Cela expliquerait la survie plus faible pour les oiseaux de 3 ans, et dans une moindre mesure pour ceux de 4 ans. Pour les oiseaux de 2 ans, le coût serait lié à leur premier

aller-retour entre l'hémisphère sud, où ils ont passé le début de leur vie, et l'hémisphère nord, où ils viennent visiter les colonies de reproduction avant de s'y établir.

Pour des espèces longévives comme l'océanite, la démographie de l'espèce est plus liée à des variations de la survie, notamment la survie des adultes, qu'à des variations de la production en jeunes. Dans ce contexte, supprimer la mortalité liée à la prédation par des espèces domestiques ou introduites ne peut qu'être bénéfique pour l'espèce. Ces résultats montrent l'importance du contrôle des chats sur Molène puisque les chats tuent des océanites majoritairement âgés de 2 et 3 ans.

L'estimation de la survie juvénile est rarement aisée à obtenir chez les oiseaux marins car les jeunes individus passent leurs premières années de vie essentiellement en mer. Les résultats obtenus grâce au suivi à long terme mené sur les colonies d'océanites de l'archipel de Molène sont donc totalement inédits pour cette espèce.

Classiquement, chez les oiseaux marins, la survie est plus faible pour les jeunes individus et augmente ensuite avec l'âge pour se stabiliser chez les adultes reproducteurs (Horswill & Robinson 2015). Ainsi par exemple, chez le fou de Bassan *Morus bassanus*, la survie est respectivement de 0,42 à 1 an, 0,83 à 2 ans, 0,89 à 3 ans, 0,90 à 4 ans et 0,92 ensuite chez les adultes (Wanless *et al.* 2006). Chez le cormoran huppé *Phalacrocorax aristotelis*, la survie est respectivement de 0,51 pour les juvéniles (0-1 an), 0,74 pour les immatures (1-2 ans) et 0,86 pour les adultes (≥ 3 ans ; Frederiksen *et al.* 2008). Chez quelques espèces, la survie juvénile est similaire à la survie adulte, comme chez le manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* avec une survie juvénile (0-2 ans) et une survie adulte (≥ 2 ans) d'environ 0,50 (Hinke *et al.* 2014), chez le pétrel à face grise (*Pterodroma macroptera gouldi*) avec une survie juvénile (0-2 ans) de 0,84-0,87 et une survie adulte (≥ 2 ans) de 0,89 (Jones *et al.* 2011) ou chez le macareux moine avec une survie juvénile (0-5 ans) de 0,93 et une survie adulte (≥ 5 ans) de 0,94 (Sandvik *et al.* 2008). Par contre, l'analyse de la bibliographie sur le sujet n'a pour l'instant pas permis de trouver des espèces avec un profil en U des valeurs de survie en fonction de l'âge, comme pour les résultats obtenus chez l'océanite.

Les résultats ont également permis d'identifier les effets de différentes covariables climatiques sur la survie des différentes classes d'âge. Cinq indices climatiques ont été testés : HIX (St Helena Island indeX), SOI (Southern Oscillation Index), ONI (Oceanic El Niño Index), MEI (Multivariate El Niño Index) et NAO (North Atlantic Oscillation). Les analyses ont mis en évidence des effets de l'indice SOI sur la survie des oiseaux de 2 ans, mais pas pour les autres classes d'âge. C'est pour ces oiseaux de 2 ans que la valeur de la variance expliquée par les covariables climatiques est la plus élevée, soit 41 %, dont 19 % pour l'indice SOI. Pour les autres classes d'âge, les covariables climatiques n'expliquent qu'une faible proportion de la variance totale. Des épisodes El Niño / La Niña prononcés dans le Pacifique sud semblent avoir des répercussions sur l'activité d'*upwelling* du courant du Benguela au large de la Namibie et sur la disponibilité en ressources alimentaires, avec un effet potentiellement bénéfique pour les océanites qui hiverneraient dans cette zone. Les analyses ont mis en évidence des effets de l'indice HIX sur la survie des oiseaux, et notamment ceux de 3 ans, un indice océanographique lui aussi lié à l'activité d'*upwelling* du courant de Benguela.

Ces résultats renforcent l'intérêt de connaître les déplacements des individus en fonction de l'âge et en fonction de leur cycle de vie annuel. À l'avenir, la pose d'appareils électroniques

miniaturisés tels que les GLS, à la fois sur les adultes et sur les poussins juste avant leur envol, permettra de connaître les mouvements des oiseaux. Il sera ainsi possible de découvrir les zones marines où stationnent les oiseaux à différentes périodes du cycle annuel, d'identifier les variations spatio-temporelles en fonction de l'âge des individus et de mieux comprendre l'influence des paramètres climatiques sur la survie de l'espèce. Les résultats ont par ailleurs mis en évidence des points particuliers qu'il faudra approfondir, comme par exemple une variation temporelle de la survie sur un cycle de quatre ans qui reste à expliquer, ou encore un possible effet différé de la date de naissance sur la survie des individus qui pourrait être lié aux ressources alimentaires et à la condition corporelle des poussins à l'envol.

Bibliographie

- Barbraud C. & Weimerskirch H. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology* 86, 682-692.
- Cadiou B. & Mahéo H. 2016. *Recueil méthodologique des suivis ornithologiques réalisés sur la Réserve Naturelle Nationale d'Iroise*. Rapport Bretagne Vivante, RNN Iroise, PNMI, 47 p.
- Cam E. & Monnat J.-Y. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology* 69, 380-394.
- Choquet R. & Nogue E. 2010. *E-SURGE 1.7 user's manual*. CEFE, Montpellier, Montpellier.
- Fay R., Weimerskirch H., Delord K. & Barbraud C. 2015. Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *Journal of Animal Ecology* 84, 1423-1433.
- Frederiksen M., Daunt F., Harris M.P. & Wanless S. 2008. The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 77, 1020-1029.
- Genovart M., Sanz-Aguilar A, Fernández-Chacón A., Igual J.M., Pradel R., Forero M.G. & Oro D. 2013. Contrasting effects of climatic variability on the demography of a trans-equatorial migratory seabird. *Journal of Animal Ecology* 82, 121-130.
- Hinke J.T., Trivelpiece S.G. & Trivelpiece W.Z. 2014. Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) survival rates and their relationship to environmental indices in the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology* 37, 1797-1809.
- Horswill C. & Robinson R.A. 2015. *Review of seabird demographic rates and density dependence*. JNCC Report no. 552, Peterborough, 115 p.
- Jones C.J., Clifford H., Fletcher D., Cuming P. & Lyver P.O. 2011. Survival and age-at-first-return estimates for grey-faced petrels (*Pterodroma macroptera gouldi*) breeding on Mauao and Motuotau Island in the Bay of Plenty, New Zealand. *Notornis* 58, 71-80.
- Jury M.R. 2006. Tropical South-East Atlantic response to ENSO as an ecosystem indicator for the southern Benguela. *African Journal of Marine Science* 28, 41-50.
- LoValvo F. & Massa B. 2000. Some aspects of the population structure of storm petrels *Hydrobates pelagicus* breeding on a Mediterranean island. *Ringing & Migration* 20, 125-128.

- Matović N., Cadiou B., Oro D. & Sanz-Aguilar A. 2017. Disentangling the effects of predation and oceanographic fluctuations in the mortality of two allopatric seabird populations. *Population Ecology* 59, 225-238.
- Pradel R. 2005. Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61, 442-447.
- Sandvik H., Erikstad K.E., Fauchald P. & Tveraa T. 2008. High survival of immatures in a long-lived seabird: insights from a long-term study of the Atlantic puffin (*Fratercula arctica*). *The Auk* 125, 723-730.
- Sanz-Aguilar A., Tavecchia G., Pradel R., Mínguez E. & Oro D. 2008. The cost of reproduction and experience-dependent vital rates in a small petrel. *Ecology* 89, 3195-3203.
- Sanz-Aguilar A., Martínez-Abraín A., Tavecchia G., Mínguez E. & Oro D. 2009. Evidence-based culling of a facultative predator: efficacy and efficiency components. *Biological Conservation* 142, 424-431.
- Sanz-Aguilar A., Mínguez E. & Oro D. 2012. Is laying a large egg expensive? Female-biased cost of first reproduction in a petrel. *The Auk* 129, 510-516.
- VanderWerf E.A. & Young L.C. 2016. Juvenile survival, recruitment, population size, and effects of avian pox virus in Laysan Albatross (*Phoebastria immutabilis*) on Oahu, Hawaii, USA. *Condor* 118, 804-814.
- Votier S.C., Birkhead T.R., Oro D., Trinder M., Grantham M., Clark J.A., McCleery R.H. & Hatchwell B.J. 2008. Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *Journal of Animal Ecology* 77, 974-983.
- Wanless S., Frederiksen M., Harris M.P. & Freeman S.N. 2006. Survival of gannets *Morus bassanus* in Britain and Ireland, 1959–2002. *Bird Study* 53, 79-85.
- Wernham C.V., Toms M.P., Marchant J.H., Clark J.A., Siriwardena G.M. & Baillie S.R. (Eds.) 2002. *The migration atlas: movements of birds of Britain and Ireland*. T. & A.D. Poyser, London, 884 p.

Remerciements

Nous remercions tout particulièrement Roger Pradel, CEFE-CNRS, Montpellier, et Ana Sanz-Aguilar, IMEDEA (CSIC-UIB, Population Ecology Group), Espagne, pour leurs conseils et les discussions sur les analyses et sur les choix de modèles. Nous remercions également Hélène Mahéo, Cécile Gicquel et Marie Capoulade pour la relecture du rapport.

Résumé

Albert Fernández Chacón & Bernard Cadiou – Janvier 2019

Démographie de l'océanite tempête en Iroise (1997-2017) : effets de l'âge, de la colonie d'origine, de l'année, de la prédation, des variables climatiques et de la date de naissance sur la probabilité de recapture et la survie des individus bagués comme poussins.

Les analyses ont été menées à partir du jeu de données de capture-recapture des océanites bagués comme poussins avant leur envol sur les colonies de l'archipel de Molène. Les données de recapture disponibles proviennent à la fois de la capture nocturne des oiseaux au filet, de la capture des oiseaux dans leur site de reproduction et de la recherche régulière des bagues des oiseaux tués par des prédateurs sur l'ensemble des colonies (bagues retrouvées notamment dans les pelotes de réjection des goélands et des hérons cendrés). Près de 4 000 histoires individuelles d'oiseaux bagués comme poussins depuis 1997, et revus ou non par la suite jusqu'en 2017, ont été prises en compte. Les analyses ont été réalisées avec des modèles statistiques multi-événements pour estimer la probabilité de recapture et la survie des individus. Les résultats ont mis en évidence des différences significatives selon les classes d'âge, en termes de probabilité de recapture ou de survie, différences qui sont liées à des comportements qui varient en fonction de l'âge et en fonction du statut des individus, non reproducteur ou reproducteur. Après le début de leur vie passé essentiellement en mer, les océanites reviennent sur les colonies à partir de 2 ans et commencent à se reproduire à partir de 3 ans. À leur retour, les jeunes individus fréquentent préférentiellement leur secteur de naissance où, après une phase de prospection, ils vont chercher à s'établir dans un site de reproduction. Ces premières années à terre apparaissent particulièrement coûteuses, et c'est pour les oiseaux de 2 et 3 ans que la survie est la plus faible, de l'ordre de 0,4 à 0,5. La survie est bien plus élevée, et similaire, pour les oiseaux plus jeunes ou plus âgés, de l'ordre de 0,8 à 0,9. Les conditions climatiques et océanographiques, notamment sur les zones d'hivernage dans l'Atlantique sud, font partie des facteurs qui ont des effets sur la survie des oiseaux, tout comme la prédation exercée sur les colonies par les goélands et par les hérons cendrés.