

Mariné Marie

Facteurs influençant le succès reproducteur de l'océanite tempête *Hydrobates pelagicus*



Sous la direction de Cadiou Bernard

Bretagne Vivante

Du 4/03/2019 au 30/08/2019

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon maître de stage, Bernard Cadiou, pour m'avoir permis de réaliser ce stage au sein de l'association Bretagne Vivante, de m'avoir accueillie et surtout de m'avoir encadrée tout au long de ce stage. Je le remercie chaleureusement pour toute l'aide qu'il a su m'apporter, de m'avoir transmis ses connaissances et également pour sa confiance, ses conseils et sa disponibilité.

Je souhaite remercier toute l'équipe de Bretagne Vivante pour leur accueil et leurs précieux conseils. Un merci particulier à Stéphane, pour m'avoir permis de l'accompagner sur le terrain et de m'avoir transmis ses connaissances et compétences en suivi orthoptères et odonates, ainsi qu'à Maureen pour les sorties animations en sa compagnie. Je remercie également David et Christine pour m'avoir acceptée parmi eux à la station de baguage de Kervijen.

Merci à tous les agents du Parc Naturel Marin d'Iroise, particulièrement Hélène Mahéo, conservatrice de la Réserve Naturelle, pour m'avoir accueillie, et pour leur aide précieuse lors des sorties sur le terrain. Je les remercie pour leur bonne humeur et pour m'avoir toujours épaulée. Un merci spécial à Armel, sans qui je n'aurais pas pu observer les dauphins d'aussi près.

Je tiens à remercier Laura, Enora et Louna, mes collègues, stagiaires tout comme moi, pour leur soutien, leurs conseils et leur bonne humeur en toute circonstance.

Un merci à mes colocataires, Romain, Kevin et Baptiste, pour m'avoir fait découvrir la ville de Brest et merci également à Lisa pour les différentes soirées en sa compagnie.

Je remercie également Gary et Michelle pour la relecture de mon rapport et les conseils apportés.

Enfin, un grand merci à Gary pour le précieux soutien apporté tout au long de ce stage, pour m'avoir supporté durant mes périodes de stress et surtout d'être toujours là pour moi.

Encore un grand merci à tous !

Glossaire

Repasse : technique qui consiste à diffuser à l'entrée du site de nidification un chant d'océanite tempête mâle pendant 20 secondes, joué deux fois, à l'aide d'une enceinte portable, pour tenter d'obtenir une réponse de l'éventuelle occupant.

Pelote de réjection : pelote recrachée par certaines espèces d'oiseaux, contenant des restes alimentaires qui n'ont pas été digérés (plumes, poils, os, arêtes, etc...)

Thermocline : couche de transition où le gradient de température augmente rapidement entre une masse d'eau chaude en surface et une masse d'eau froide en profondeur.

Liste des abréviations

ACP : Analyse en Composantes Principales

GLM : Modèle linéaire généralisé

SST : Sea Surface Temperature (température de la surface de la mer)

Liste des tableaux

Tableau 1 : Occupation du site n° 147E et bilan de la reproduction par année	12
Tableau 2 : P-value associées à la matrice de corrélation de Pearson des données météorologiques et océanographiques.....	14
Tableau 3 : Résultats de la sélection du GLM pour tester les effets des variables abiotiques sur la reproduction de l'océanite tempête	15
Tableau 4 : Récapitulatif du modèle GLM de type binomial testant le succès de la reproduction en fonction des différentes variables abiotiques.....	17
Tableau 5 : Résultats de la sélection du GLM pour tester les effets de la typologie des sites de nidification sur la reproduction de l'océanite tempête	19
Tableau 6 : Récapitulatif du modèle GLM de type binomial testant le succès de la reproduction en fonction de la typologie des sites de nidification.....	21
Tableau 7 : Fidélité au site de reproduction et au partenaire en fonction du succès de la reproduction l'année précédente.....	22
Tableau 8 : Fidélité au site de nidification en fonction de la performance de reproduction l'année précédente et du sexe	23
Tableau 9 : Succès de la reproduction en fonction de la fidélité au site de nidification et au partenaire	23
Tableau 10 : Occupation du site n° 77D et bilan de la reproduction par année.....	24
Tableau 11 : Occupation du site n° 55B et bilan de la reproduction par année	24
Tableau 12 : Caractéristiques physiques des sites 77D et 55B	24

Liste des figures

Figure 1 : Carte de la zone d'intervention de l'association Bretagne Vivante	0
Figure 2 : Carte de l'archipel de Molène, au sein du Parc Naturel Marin d'Iroise	4
Figure 3 : Photo aérienne de l'île de Balaneg	5
Figure 4 : Photo d'un océanite tempête adulte	6
Figure 5 : Photo d'un site naturel sous roche	7
Figure 6 : Photo d'un site dans une faille de la roche	7
Figure 7 : Photo d'un terrier sous roche	7
Figure 8 : Photo d'un terrier dans la pelouse	7
Figure 9 : Photo d'un poussin d'océanite tempête	9
Figure 10 : Photo d'une pelote de réjection contenant des restes d'un océanite tempête	10
Figure 11 : ACP des données océanographiques et météorologiques représentant les interactions inter variables dans les dimensions 1 et 2	14
Figure 12 : Succès de la reproduction en fonction de la SST moyenne en été de 1999 à 2018	15
Figure 13 : Succès de la reproduction en fonction de la SST moyenne en hiver de 1999 à 2018... ..	15
Figure 14 : Succès de la reproduction en fonction du maximum des précipitations en 24h en mai et juin de 1999 à 2018	16
Figure 15 : Succès de la reproduction en fonction des rafales maximales en juillet et août de 1999 à 2018	17
Figure 16 : Fréquence d'occupation des sites en fonction des années	18
Figure 17 : Représentation des différents types de topographies sur Enez Kreiz	18
Figure 18 : Représentation des différents types de cavités sur Enez Kreiz.....	18
Figure 19 : Succès de la reproduction en fonction de l'inclinaison de l'entrée du site de reproduction.....	19
Figure 20 : Succès de la reproduction en fonction du recouvrement végétal sur 1m ² autour du site de nidification	20
Figure 21 : Succès de la reproduction en fonction de la distance de l'entrée du site à la cuvette de reproduction.....	20
Figure 22 : Succès de la reproduction en fonction de la pente du terrain	20
Figure 23 : Succès de la reproduction en fonction du poids des adultes couveurs sur œuf	21
Figure 24 : Succès de la reproduction en fonction de la longueur des ailes des adultes reproducteurs.....	21
Figure 25 : Poids des adultes couveurs sur œuf en fonction de la longueur de leurs ailes	22
Figure 26 : Photo du site n° 77	23
Figure 27 : Photo de l'océanite bagué SA897969	23
Figure 28 : Photo du site n° 55	24

Présentation de la structure d'accueil

Bretagne Vivante est une association Loi 1901, créée en 1958 et agréée pour la protection de l'environnement. C'est l'association de référence en matière de protection, de gestion et de conservation d'espaces et d'espèces en Bretagne. Elle est présente sur les 5 départements de la Bretagne historique, avec 18 antennes locales, 50 salariés et est forte de 300 bénévoles actifs et plus de 3 600 adhérents.

C'est la plus ancienne association bretonne de protection de la nature avec ses 60 ans d'existence au service de la nature et de la biodiversité. Son réseau couvre 120 sites naturels, 4 réserves naturelles nationales et 2 réserves naturelles régionales (*figure 1*).

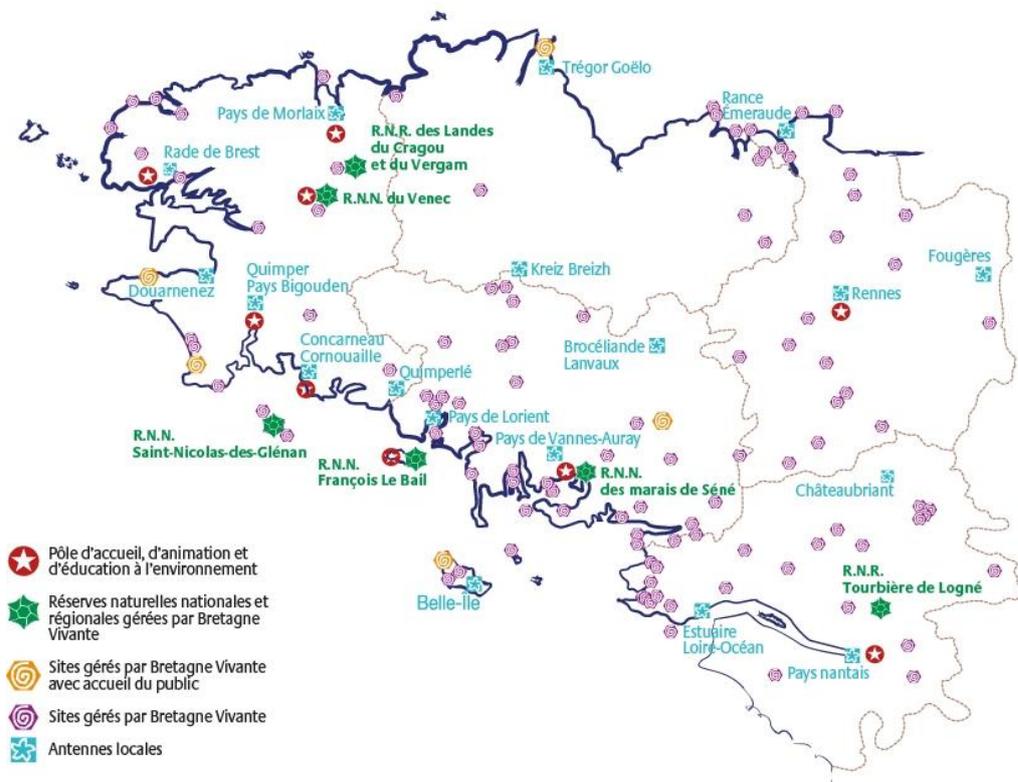


Figure 1 : Carte de la zone d'intervention de l'association Bretagne Vivante

Ses principales missions sont de réaliser des études et expertises naturalistes et scientifiques pour connaître le patrimoine naturel breton dans le but de mieux gérer et conserver les espèces et les habitats, de sensibiliser et former pour développer une éducation populaire à la nature pour tous publics, de protéger les espèces et les sites naturels grâce aux actions de gestion, de suivi et d'animation, et enfin de militer, par les différentes antennes locales et les bénévoles actifs, pour veiller à ce que l'écologie soit prise en compte au quotidien.

Table des matières

Introduction.....	1
Matériels et méthodes	4
A- Présentation de la zone d'étude	4
B- Modèle biologique	5
C- Elaboration d'un bordereau de terrain sur la typologie des sites de reproduction.....	7
D- Suivi de la reproduction	8
E- Traitement des données	10
Résultats	13
A- Données océanographiques et météorologiques	13
B- Typologie des sites de reproduction	18
C- Données biométriques et âge des individus	21
D- Fidélité du couple reproducteur	22
E- Exemples d'histoire de vie	23
Discussion	25
A- Données océanographiques et météorologiques	25
B- Typologie des sites de reproduction	29
C- Données biométriques et âge des individus	31
D- Fidélité du couple reproducteur	32
E- Exemples d'histoires de vie.....	33
Conclusion et perspectives	34
Bibliographie.....	36
Annexes	41

Introduction

L'océan recouvre les deux-tiers de la surface de notre planète bleue, ce qui fait de lui l'écosystème le plus vaste, mais également le plus méconnu. Cet écosystème joue un rôle crucial pour la santé de la biosphère, tant par la biodiversité systémique qu'il contient, que comme régulateur du climat en absorbant 90 % de la chaleur provoquée par les émissions de gaz à effet de serre (Raven *et al.*, 2005). Cependant, les changements globaux actuels, mais aussi la pollution ou la surpêche, exercent une contrainte environnementale sur les océans, notamment par leur réchauffement, ce qui, à long terme, pourrait être fatal à la biodiversité marine (Smale *et al.*, 2019).

Les relevés de température de la couche supérieure de l'océan, à l'échelle mondiale, ont permis de démontrer que l'année 2018 a été la plus chaude jamais enregistrée pour cet écosystème. Cela a de nombreuses répercussions, comme une augmentation des tempêtes et des ouragans, une augmentation de la puissance des vagues ou encore une diminution de la disponibilité en oxygène des océans (Cheng *et al.*, 2019).

Ces phénomènes sont d'une extrême importance pour l'ensemble des réseaux trophiques. Il existe une méthode permettant d'évaluer l'impact du changement climatique sur la santé des écosystèmes marins. Cette méthode est l'étude des espèces qui sont sensibles aux changements de la qualité de leur habitat, qu'on qualifie d'espèces bio-indicatrices (Aguirre et Tabor, 2004a).

Les oiseaux de mer sont considérés comme des bio-indicateurs clés de la dégradation des écosystèmes marins (Aguirre et Tabor, 2004b). En effet, du fait de leur longue durée de vie et de leur place au sommet de la chaîne alimentaire, ils sont susceptibles d'être impactés par les processus écologiques se déroulant à tous les niveaux trophiques (Burger et Gochfeld, 2004). De plus, ils se répartissent sur l'ensemble de la surface océanique, même dans des zones très reculées où la surveillance écologique est absente, mais où la dégradation du milieu est bien présente. Enfin, ils dépendent des écosystèmes marins pour la totalité ou pour une partie de leurs ressources alimentaires, ils sont donc affectés par les changements de la qualité de leur habitat (Barbraud *et al.*, 2012).

Or, les changements globaux impactent les conditions océanographiques et météorologiques, qui elles-mêmes influent sur la production primaire des océans (Richardson, 2008). Cela

affecte le succès reproducteur des oiseaux marins, notamment chez les Procellariiformes, comme les albatros, les pétrels ou les puffins (Fagundes *et al.*, 2016). En effet, il existe une forte relation entre les performances de la reproduction des oiseaux marins, le temps alloué à la recherche alimentaire et la disponibilité des proies (Harding *et al.*, 2007). Le succès reproducteur des oiseaux de mer est donc le reflet de l'impact des changements globaux sur les écosystèmes marins (Peck *et al.*, 2004).

L'importance des facteurs océanographiques et météorologiques sur le succès de reproduction des Procellariiformes sera l'une des problématiques abordées dans ce rapport, cela dans le but de mieux comprendre la dynamique de ces populations.

Mais les conditions océanographiques et météorologiques ne sont pas les seuls facteurs influençant le succès reproducteur des oiseaux marins. Il a été démontré que le succès de reproduction d'un individu dépend en partie de l'habitat dans lequel il vit (Stokes et Dee Boersma, 1998).

Tous les oiseaux marins dépendent du milieu terrestre pour se reproduire, mais, pour la plupart, ils séjournent dans des endroits isolés, comme des îlots. Il existe alors différents facteurs sélectifs qui entrent en jeu, notamment la compétition intra et interspécifique pour l'accès au site de reproduction (Buckley et Buckley, 1980).

Pour les oiseaux, les principaux facteurs qui déterminent la sélection du site de reproduction sont la nourriture disponible et la pression de prédation exercée (Ronan, 2002). Par conséquent, le développement d'adaptations comportementales anti-prédateurs, lié à l'histoire de vie des individus, et les sites de nidification dotés de caractéristiques protectrices devraient être sélectionnés (Sieving et Willson, 1998). Ainsi, la microtopographie, le substrat, la pente, l'exposition, la végétation, ou encore la présence de congénères et d'autres espèces sont des éléments importants de l'habitat et impactent la qualité du site de reproduction (Ramos *et al.*, 1997).

La sélection du site de reproduction est primordiale car elle a des implications importantes sur la survie des poussins, en particulier pour les oiseaux nichant dans des cavités terrestres comme l'océanite tempête *Hydrobates pelagicus* (Mejias *et al.*, 2017).

Les espèces nichant dans des cavités terrestres sont davantage protégées contre les prédateurs ou les intempéries mais sont en revanche très sensibles à la dégradation de leur

habitat (Cadiou *et al.*, 2010). La détérioration de leurs sites de nidification peut être due à l'impact d'espèces introduites ou à l'impact humain qui engendrent une érosion des sols, un piétinement et un fouissage accrus ou encore la modification de la couverture végétale. (Noblet et Le Nevé, 2003).

Pour préserver ces sites, et par conséquent les populations associées, comme l'océanite tempête, des programmes de gestion et de conservation sont mis en place. Le programme LIFE « Archipels et îlots marins de Bretagne » (période 1998-2002), y a contribué en préservant les milieux insulaires d'intérêt patrimonial majeur, tels que les îlots, cela dans le but de maintenir, ou de restaurer, dans un état favorable les milieux de reproduction des oiseaux marins. Pour cela, plusieurs actions ont été menées comme le contrôle de la fréquentation humaine, le piégeage d'espèces introduites (rat, vison d'Amérique), la gestion de la végétation, ou encore l'aménagement des nichoirs artificiels. La construction de cavités artificielles a pour objectif d'augmenter les gîtes d'accueil afin de permettre à la population d'océanite d'augmenter ses effectifs (Noblet et Le Nevé, 2003).

L'étude de la sélection des sites de nidification est primordiale pour conserver les habitats et les populations (Ronan, 2002), c'est dans ce cadre que la typologie des sites de reproduction sera analysée dans ce rapport.

Nous étudierons ici, les facteurs influençant le succès reproducteur de l'océanite tempête *Hydrobates pelagicus*. Tout d'abord, **les facteurs océanographiques et météorologiques** seront analysés pour vérifier s'il existe un lien entre le climat et la dynamique des populations d'océanites tempête. Dans un second temps, **la typologie des sites de reproduction**, à l'échelle du micro-habitat, sera répertoriée et étudiée pour étudier les caractéristiques physiques qui déterminent la succès reproducteur. Enfin, **l'histoire de vie des individus**, avec l'analyse de leurs données biométriques ainsi que leur fidélité à leur partenaire à leur site de nidification, sera également étudiée dans le but de déterminer les critères qui influent sur le succès reproducteur des océanites tempête.

Matériels et méthodes

A- Présentation de la zone d'étude

L'étude est réalisée sur les îlots de la Réserve naturelle nationale d'Iroise, au sein du Parc Naturel Marin d'Iroise (*figure 2*), qui est le premier Parc Naturel Marin français à avoir été créé en 2007. Il recouvre plus de 3 550 km² des zones immergées de la pointe du Finistère.

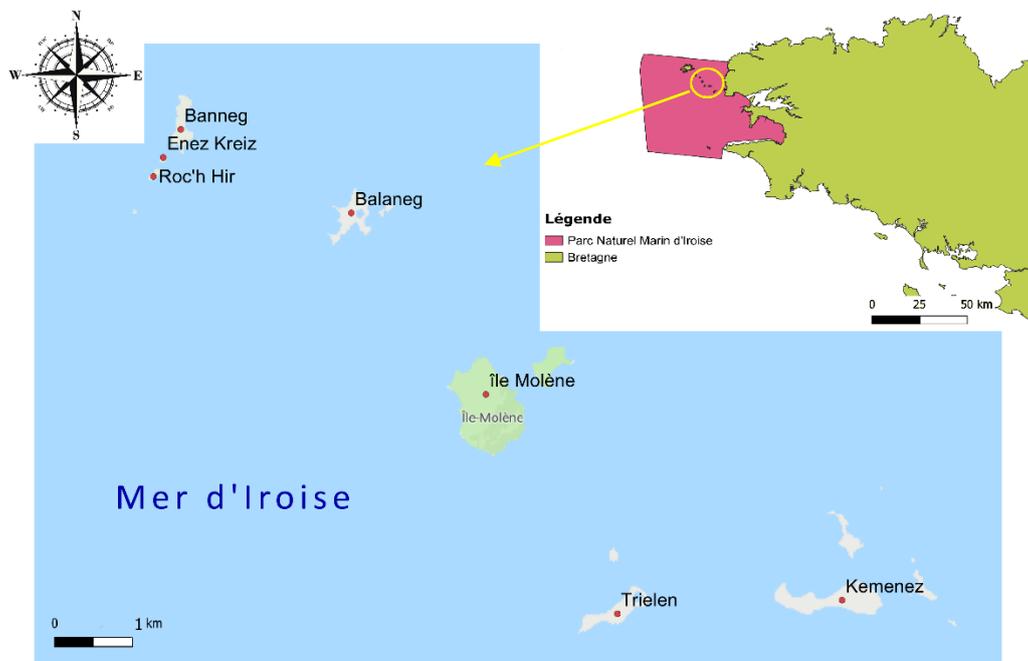


Figure 2 : Carte de l'archipel de Molène, au sein du Parc Naturel Marin d'Iroise

Le Parc Naturel Marin d'Iroise est une zone d'importance majeure pour les oiseaux marins nicheurs. En 2018, douze des dix-sept oiseaux marins nicheurs en Bretagne s'y sont reproduits comme le fulmar boréal, le puffin des anglais, le macareux moine, ou encore l'océanite tempête. Les îles de l'archipel de Molène abritent les plus importantes colonies françaises d'océanites tempête, avec environ les trois quarts des effectifs français du littoral Manche-Atlantique (Cadiou, 2018).

Afin de préserver les sites de nidification des oiseaux marins, l'accès à la partie terrestre des trois îles de l'archipel de Molène est réglementé. L'île de Balaneg est interdite par arrêté préfectoral du 1 avril au 15 juillet, Banneg et ses îlots annexes sont interdits d'accès en tout temps, et l'île de Trielen reste autorisée en tout temps mais les activités y sont réglementées, cela dans le but de préserver ce patrimoine naturel (Beauchamps, 2010). Depuis 2016, la gestion de l'archipel est assurée par l'Agence française pour la biodiversité. Le présent travail est réalisé dans le cadre du contrat 2017-2019 de recherche et développement relatif aux

oiseaux marins, signé entre l'AFB et Bretagne Vivante, et qui a pour objet le suivi des oiseaux marins et l'analyse des données collectées.

Les suivis se sont déroulés plus précisément sur Banneg et son îlot annexe d'Enez Kreiz, et sur Balaneg. L'île de Banneg est longue de 800 m pour une largeur de 200 m avec, dans son prolongement, l'îlot d'Enez Kreiz suivi de l'îlot de Roc'h Hir. Banneg est la plus sauvage des îles de l'archipel, avec à l'ouest, face au large, des fortes houles qui, en frappant les falaises escarpées, projettent d'énormes rochers jusqu'au sommet de l'île, créant des empilements de blocs dit « blocs cyclopéens », et à l'est, des conditions plus clémentes avec des plages de



Figure 3 : Photo aérienne de l'île de Balaneg

sable blanc ou de galets (Fichaut et Suanez, 2007). L'île de Balaneg s'étend sur 750 m pour une largeur de 500 m. Elle est constituée d'une grande diversité de paysages avec une végétation très variée, des plages de sable, d'énormes blocs de granite et d'un lac d'eau saumâtre abritant une faune diversifiée (figure 3).

B- Modèle biologique

L'océanite tempête fait partie de l'ordre des Procellariiformes, de la famille des Hydrobatidae, et du genre *Hydrobates*. Il est classé « espèce quasi-menacée » sur la Liste Rouge des oiseaux de France, « espèce en danger » sur la Liste Rouge des oiseaux de Bretagne et également dans l'Annexe 1 de la Directive oiseaux (Noblet et Le Nevé, 2003).

Etymologiquement, « océanite » vient du grec « okeanite » en référence aux nymphes des mers, et « tempête » est dû à d'anciennes croyances de marins qui le considéraient comme annonciateur de mauvais temps. Certaines légendes prétendent que ce sont les âmes des marins perdus en mer, ou encore des représentations sataniques (Offredo *et al.*, 1995).



Figure 4 : Photo d'un océanite tempête adulte

L'océanite tempête est le plus petit et le plus léger des oiseaux marins d'Europe, avec ses 26 g de moyenne, soit l'équivalent de 4 morceaux de sucre. Ses dimensions rappellent celles d'une hirondelle avec une envergure moyenne de 38 cm (figure 4). L'océanite est un

oiseau de grande longévité. Au sein de l'archipel de Molène,

l'individu répertorié le plus âgé a, au minimum, 33 ans. L'océanite tempête se nourrit de petites proies animales appartenant au plancton, comme des copépodes, des alevins de poissons, ou des larves de crustacés (D'Elbée et Hémerly, 1998).

L'océanite tempête est un oiseau migrateur. Il est présent en Atlantique sud en automne et en hiver et en Atlantique Nord au printemps et en été pour se reproduire. C'est un des oiseaux les plus pélagique, il ne revient sur terre de manière coloniale que durant la période de reproduction soit d'avril à octobre, et ce, uniquement sur des îlots isolés. L'océanite tempête ne construit pas de nid, ni ne creuse de terrier, il se sert de terriers d'autres animaux, comme les lapins et les puffins, qui sont présents dans l'archipel de Molène. Il peut également déposer son œuf unique à l'abri, dans des cavités naturelles, en dessous de blocs rocheux, sous des éboulis rocheux ou des ruines de constructions humaines (Cadiou, 2002). L'océanite détient un autre record, en plus d'être le plus petit oiseau marin d'Europe, il possède le ratio le plus élevé entre le poids de l'œuf et le poids de la femelle, le poids de l'œuf atteignant le quart de celui de la femelle. Pour atteindre cette proportion, la femelle part pendant plus d'une semaine en mer afin d'accumuler assez de réserves. L'incubation dure une quarantaine de jours, mâle et femelle se succédant toutes les 3 nuits environ. La fréquence des relais de couvaie suggère de longs déplacements alimentaires. Le poussin est nourri de purée ou d'huile de poisson, une nourriture très riche permettant une prise de poids rapide (Cadiou, 2001).

C'est l'oiseau marin des côtes atlantiques dont les effectifs sont le plus mal connus, dû aux difficultés de recensement à cause de son mode de nidification souterrain et de son mode de

vie nocturne lors de sa reproduction. Au plan mondial, l'effectif est estimé entre 430 000 à 520 000 couples (UICN, 2018). La reproduction de cette espèce en Bretagne est mentionnée depuis le XIX^{ème} siècle, et notamment dans l'archipel de Molène, avec environ 100 couples sur l'île de Banneg en 1950. Depuis, les effectifs ont augmenté jusqu'à atteindre environ 850 couples aujourd'hui (Cadiou, 2018 ; Cadiou et Mahéo, 2019).

C- Elaboration d'un bordereau de terrain sur la typologie des sites de reproduction

Afin de recenser un maximum de paramètres sur la typologie des sites de reproduction, un bordereau a été réalisé avant la phase de terrain (*annexe 1*). Il a été élaboré à l'aide de la bibliographie consultée (Schramm, 1986 ; Ramos *et al.*, 1997 ; Stokes et Dee Boersma, 1998 ; Bester *et al.*, 2007 ; Bourgeois et Vidal, 2007 ; Fricke *et al.*, 2015) et en s'inspirant d'un bordereau de terrain qui avait été utilisé en 1991 pour les colonies de l'archipel de Molène. Le bordereau est divisé en plusieurs catégories, dans le but de réduire au maximum le temps alloué à chacun des sites. Une première partie concerne l'environnement extérieur au site, avec la topographie du lieu (pelouse, blocs, cordon de galets, microfalaise, muret), le type de cavité (site naturel sous roche (*figure 5*), faille dans roche (*figure 6*), terrier sous roche (*figure 7*), terrier dans pelouse (*figure 8*),



Figure 5 : photo d'un site naturel sous roche



Figure 6 : photo d'un site dans une faille de la roche



Figure 7 : photo d'un terrier sous roche



Figure 8 : photo d'un terrier dans la pelouse

la pente du terrain en degrés, l'exposition de l'entrée principale, l'environnement biotique avec le stade de la végétation (roche, strate herbacée basse, strate herbacée haute, strate arborescente), le recouvrement végétal sur 1m² autour du site et la présence de goélands ou de cormorans nicheurs à moins de 5 m du site de reproduction considéré. La seconde partie concerne l'environnement intérieur au site. Les informations qui y sont répertoriées sont : si le site est relié à un autre, le nombre d'issues possibles, l'inclinaison de l'entrée du site en degrés, si le tunnel est droit, courbe ou sinueux, la distance entre l'entrée de la cavité et la

cuvette de ponte et enfin le substrat du sol, des parois et du toit (terre, roche, gravier, sable). Le bordereau a été affiné et validé après plusieurs tests préalables réalisés sur le terrain. La pente du terrain et l'inclinaison de l'entrée du site ont été mesurées avec un inclinomètre, l'exposition avec une boussole, la distance entre l'entrée et la cuvette de ponte directement avec un mètre ruban ou d'après la longueur de bras insérée dans le site.

La typologie des sites de nidification de l'océanite tempête a été réalisée en même temps que le suivi de la reproduction. Tous les sites d'Enez Kreiz ont été recensés, ainsi que les sites de l'île de Banneg dans lesquels le suivi de la reproduction peut être réalisé avec précision. Une typologie simplifiée a été réalisée pour recenser les sites de l'île de Balaneg. Les seuls paramètres répertoriés ont alors été topographie du lieu, le type de cavité, le nombre d'issues possibles, et si la cuvette de ponte est visible et/ou accessible.

D- Suivi de la reproduction

Le premier recensement dans l'archipel de Molène date de 1967. L'estimation des effectifs nicheurs s'élevait à 250 couples pour Banneg et ses îlots annexes, Enez Kreiz et Roc'h Hir. Puis, d'autres recensements ont eu lieu : en 1969 avec 270 couples sur Banneg et ses îlots annexes et Kervourok ; en 1975 avec plus de 400 couples sur Banneg ; en 1990 avec environ 250 couples dans l'archipel, et, pour la première fois, une reproduction sur Balaneg. A partir de 1997, les suivis deviennent annuels, avec la même méthodologie, les mêmes observateurs et la même pression d'observation, ce qui permet d'étudier les évolutions des effectifs nicheurs. Il en ressort une augmentation moyenne, entrecoupée de périodes de diminution (entre 2003 et 2007). En 2018, l'estimation est de 800 couples nicheurs sur l'ensemble des colonies. Une cartographie très précise est réalisée en 2008, avec un positionnement des sites par GPS centimétrique, ce qui facilite le travail de terrain (Cadiou et Mahéo, 2019).

Les recensements des sites de nidification commencent en mai sur Enez Kreiz, qui est la colonie témoin pour la phénologie des pontes et la production en jeunes, et en juin sur les autres sites, quand la majorité des oiseaux couvent leur œuf. Le suivi de la reproduction se termine en septembre ou octobre, quand tous les jeunes sont volants. L'archipel de Molène compte environ 2 000 sites connus, à visiter si possible au moins deux fois durant la saison de reproduction, en période d'incubation puis en période d'élevage.

Le recensement des effectifs nicheurs se réalise à la main, à la lampe ou à l'endoscope, et quand cela n'est pas possible (site trop long, trop étroit ou non visible) à la repasse*. Cependant, les adultes reproducteurs ne répondent pas toujours à la repasse. Le taux de réponse varie de 14 % à 41 % selon les jours, avec une valeur moyenne de 25 % (Le Gall *et al.*, 2007). Les différents indices démontrant une preuve de nidification sont utilisés pour faire le suivi de la reproduction : reproduction probable (adulte en position apparente d'incubation, adulte chanteur ou répondant à la repasse), reproduction certaine (présence d'œuf ou de coquille d'œuf, présence de poussin ou de duvet de poussin) (Cadiou *et al.*, 2010). A la fin de la saison, le bilan de la reproduction est noté pour les sites accessibles où la production des jeunes peut être suivie, avec le succès probable (présence de grand poussin), le succès certain (poussin à l'envol), ou l'échec certain (œuf non éclos ou prédaté, poussin mort ou disparu à un âge trop jeune pour être volant).



Figure 9 : Photo d'un poussin d'océanite tempête

Quand les sites sont accessibles, les poussins (*figure 9*), ainsi que les adultes, sont bagués au nid, et les individus contrôlés déjà bagués sont notés. Des sessions de baguage nocturne sont également réalisées sur la période de reproduction, durant 3 nuits consécutives en juin, juillet et août, pour capturer les individus qui survolent la colonie. Ces oiseaux capturés aux filets

peuvent être des adultes reproducteurs ou des jeunes prospecteurs qui peuvent visiter les différentes colonies. Pour réaliser les captures, deux filets verticaux de 12 m de long chacun sont positionnés sur l'île de Banneg. Durant ces sessions, les données biométriques des individus capturés sont notées (taille du cloaque, de l'aile, du tarse, poids). Le baguage des individus permet d'étudier leurs déplacements, la fidélité du couple, l'âge de retour des jeunes et l'âge de première reproduction ainsi que l'impact de la prédation ou des conditions océanographiques et météorologiques sur la survie des oiseaux.



Figure 10 : Photo d'une pelote de réjection contenant les restes et la bague d'un océanite tempête

Enfin, les pelotes de réjection* (figure 10) des prédateurs de l'océanite tempête (goélands, hérons) sont décortiquées pour rechercher les éventuelles bagues posées préalablement sur les océanites, afin d'identifier les individus morts. Pour cela, les os d'océanites (humérus, tibio-tarse, furcula) sont répertoriés, ce qui permet de recenser le nombre d'individus présents dans les pelotes.

E- Traitement des données

L'analyse de l'influence des facteurs océanographiques et météorologiques sur le succès de la reproduction de l'océanite tempête a été menée à partir d'une base de données établie de 1999 à 2018, sur l'îlot d'Enez Kreiz, là où la reproduction est la mieux suivie. Ces données ont été compilées et triées à l'aide du logiciel EXCEL afin d'obtenir un fichier exploitable et indiquant le succès de la reproduction (succès certain, succès probable, échec certain) par site de nidification et par année. Ce jeu de données a ensuite été couplé aux données océanographiques, obtenues sur le portail de la datathèque de l'Institut International de Recherche sur le Climat et la Société (<http://iridl.ldeo.columbia.edu/>), et également avec les données météorologiques obtenues sur le site Infoclimat (<https://www.infoclimat.fr/>).

Les données océanographiques concernent la température moyenne de la surface de la mer (SST), pour chaque mois de 1999 à 2018, et ce, au sein de la mer Celtique (zone retenue délimitée par les coordonnées 4°Ouest à 11°Ouest et 47°Nord à 52°Nord). La SST hivernale (de décembre à mars) et la SST estivale (de mai à août) ont été analysées séparément, vu qu'elles n'ont pas le même impact sur la production primaire de l'écosystème marin.

Les données météorologiques obtenues à partir de la station météorologique de Ouessant sont : la température moyenne, le cumul des précipitations, le maximum des précipitations par tranche de 24h et les rafales maximales atteintes, également par mois pour cette même période de temps. Seules les données météorologiques obtenues au cours de l'été ont été

analysées, car elles ont potentiellement un impact sur la reproduction de l'océanite tempête contrairement aux données hivernales, les océanites n'étant pas présents sur le lieu d'étude à cette période. Les données estivales ont été divisées en deux catégories, la première concerne la moyenne de ces variables au cours des mois de mai et juin, qui est la période de couvain des œufs, et la deuxième concerne la moyenne des variables au cours des mois de juillet et août, qui est la période d'élevage des jeunes.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur ces données afin de déterminer les possibles corrélations entre les variables. Puis, après avoir testé la normalité et la distribution des variables avec le test de Shapiro-Wilk et de Bartlett, le succès de la reproduction en fonction de la SST et des données météorologiques a été analysé avec un modèle linéaire généralisé (GLM) de type binomial. La sélection des variables du modèle final a été réalisée en comparant la valeur de l'AIC de chaque modèle intermédiaire. Le modèle ayant la valeur d'AIC la plus faible a été considéré comme le meilleur ajustement, le modèle le plus parcimonieux. Le poids du modèle ($w = \frac{\exp(-0.5 \times AIC^i)}{\sum(-0.5 \times AIC^i)}$) a été calculée pour déterminer la probabilité de vraisemblance du modèle. L'importance relative de chaque variable (i) a également été calculée en comparant la valeur de l'AIC du modèle final avec celle de l'AIC du modèle sans la variable en question. La valeur la plus grande signifiant que la variable a un plus grand poids dans la prédiction du succès reproducteur par rapport aux autres variables.

L'impact de la sélection du site de nidification sur le succès de reproduction a été analysé à partir de la base de données sur le bilan de la reproduction de l'océanite tempête par site et par année de 1999 à 2018, au sein de l'îlot d'Enez Kreiz. Cette base de données a été couplée aux données sur la typologie des sites de nidification, recueillies sur le terrain. Il y a 256 sites connus sur l'îlot d'Enez Kreiz dont 245 ont pu être analysés.

Un modèle linéaire généralisé de type binomial du succès reproducteur en fonction de la typologie des sites de reproduction a été réalisé. Pour cela, les variables testées ont été : la topographie, le type de cavité, la pente du terrain ($0^\circ \leq \text{plat} \leq 20^\circ < \text{raide} \leq 30^\circ < \text{très raide}$), l'exposition de l'entrée principale du site, le stade et le recouvrement végétal, le nombre d'issues possibles, l'inclinaison de l'entrée ($\text{très bas} < -30^\circ \leq \text{bas}^\circ \leq -20^\circ < \text{plat} \leq 5^\circ < \text{haut}$), la courbure du site, la distance entre l'entrée de la cavité et la cuvette de ponte et enfin le substrat du sol, des parois et du toit. La sélection du modèle a été réalisée comme décrit plus haut.

L'étude de l'influence des données biométriques et de l'âge sur le succès reproducteur de l'océanite tempête a été menée à partir du fichier EXCEL recensant tous les individus bagués ou contrôlés depuis 1999 jusqu'à 2018. Pour chaque individu, le numéro de bague, l'année, le site dans lequel il a été bagué ou contrôlé avec le succès reproducteur associé, l'âge certain (individus bagués poussins) ou minimal (individu bagué volant d'âge inconnu, mais à au minimum 2 ans) ainsi que ses données biométriques (poids, longueur de l'aile et du tarse) sont répertoriés. Pour notre étude, seul le poids des individus couveurs sur œuf et les âges connus avec certitude sont analysés.

Le succès de la reproduction en fonction des données biométriques et de l'âge des adultes reproducteurs a été comparé par des tests paramétriques de type Anova.

Des tableaux croisés dynamiques ont ensuite été réalisés, avec le logiciel EXCEL, dans le but de retracer l'histoire des sites et des individus. Pour cela, les fichiers concernant le baguage et le contrôle des individus et celui répertoriant le bilan de la reproduction par site et par année ont été compilés. Durant une saison de reproduction, il n'y a souvent qu'un seul des deux partenaires qui est contrôlé car les oiseaux ne sont extraits de leur site qu'en fin d'incubation pour éviter un abandon de l'œuf. Ainsi, les adultes reproducteurs ne sont pas tous contrôlés au cours d'une saison de reproduction, même s'ils sont effectivement présents. L'ensemble des données a donc dû être analysé à la main pour reconstituer l'histoire probable des individus et les considérés potentiellement présents, même si non vu, car ils ont été contrôlés l'année précédente et l'année suivante dans ce même site. Des tableaux ont alors été obtenus avec, pour chaque site et par année, le numéro de bague des adultes s'y reproduisant, ainsi que le bilan de la reproduction associé (*tableau 1*).

Tableau 1 : Occupation du site n° 147E et bilan de la reproduction par année

BAGUE	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
SA899431	X	x?	X	X	x?	x?	x?	x?	X	X	X	X	x?	x?	X	?	?
SA899565	X	X	X	x?	x?	X	x?	x?	X	x?	X	X	X	X	x?	X	X
Bilan	EP	P	P?	P	P	P	EX	P?	P	P?	P	P	P?	P	EO	P	P?

Légende : X = individu présent ; x? = individu potentiellement présent mais non vu ; ? = individu non vu ; P = poussin à l'envol ; P ? = poussin à l'envol probable ; EX = échec à un stade inconnu ; EO = échec au stade œuf ; EP = échec au stade poussin

Ces tableaux ont permis d'étudier la fidélité des individus reproducteurs entre eux et au site de nidification. Pour cela, un individu est considéré fidèle à son partenaire s'il est resté avec lui

d'une année sur l'autre. Par exemple, le tableau 1 montre que les deux adultes reproducteurs sont restés fidèles de 2001 à 2003 et de 2009 à 2015. Entre 2005 et 2008, et après 2015, la fidélité du couple n'a pas pu être analysée, n'ayant pas assez de données de présence. Un individu est considéré comme fidèle à son site s'il est resté dans le même site d'une année sur l'autre. Les informations sur les individus retrouvés morts ont été prises en compte pour ne pas considérer dans les analyses un individu retrouvé mort comme « infidèle » à son partenaire ou à son site. La fidélité a été analysée avec le test statistique du Chi², avec la correction de Yates lorsque cela a été nécessaire (effectif théorique inférieur à 10).

Pour étudier la fidélité des individus à leur site de reproduction en fonction de leur sexe il a fallu déterminer le sexe des adultes reproducteurs. L'océanite tempête possède un très faible dimorphisme sexuel, le sexe des individus a donc été supposé en fonction de la largeur du cloaque et en fonction des partenaires successifs des individus, si le sexe de l'un d'entre eux a été identifié, on peut en déduire le sexe des autres. La taille du cloaque est plus élevée chez les femelles que chez les mâles, particulièrement après la ponte (≥ 70 mm), puis elle a tendance à diminuer peu à peu. Il a donc été défini que les cloaques de taille supérieure ou égale à 70 mm identifient des femelles, et les cloaques de taille inférieure ou égale à 55 mm identifient des mâles, mais cela n'est pas un critère absolu et, à ce jour, le sexage des individus par l'analyse de l'ADN n'est pas réalisé au sein de cette colonie. La fidélité en fonction du sexe des reproducteurs a été analysée avec le test statistique du Chi².

Les analyses statistiques, ainsi que les graphiques, ont été réalisés avec le logiciel R (R Development Core Team, 2018), muni de l'interface graphique RStudio et des packages ade4, car, logLik, Hmisc et ggplot2.

Résultats

A- Données océanographiques et météorologiques

L'analyse en composantes principales présentée ci-dessous a été réalisée sur le jeu de données concernant les variables océanographiques et météorologiques (*figure 11*). L'axe 1 explique 39,2 % de la variabilité des points et l'axe 2 en explique 30,9 %.

Plusieurs variables météorologiques et océanographiques semblent corrélées, comme le cumul des précipitations avec le maximum des précipitations en 24h et avec les rafales

maximales. On observe également une corrélation de la SST en été avec les températures moyennes en été.

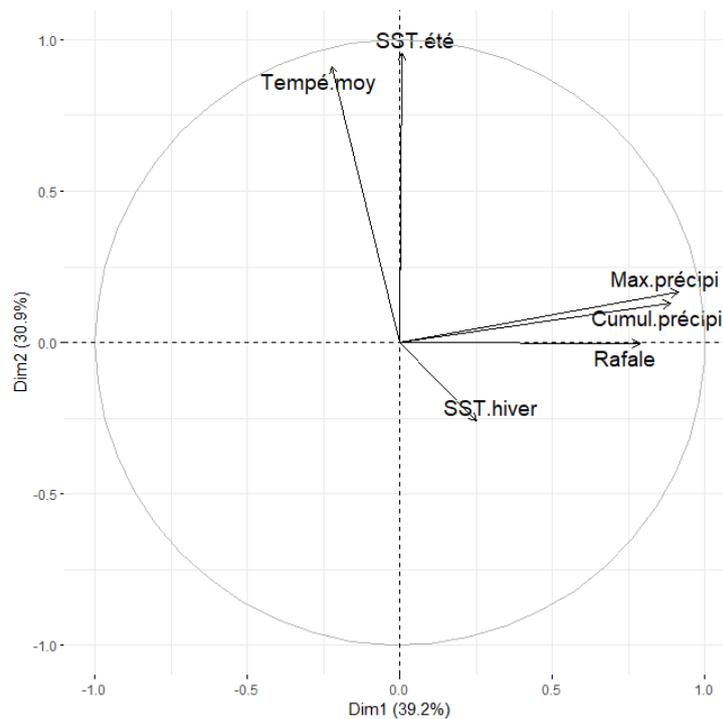


Figure 11 : ACP des données océanographiques et météorologiques représentant les interactions inter variables dans les dimensions 1 et 2

Concernant la matrice de corrélation pour ces mêmes données, on observe une corrélation entre le cumul des précipitations et le maximum des précipitations ($p < 0,05$), et entre les températures moyennes en été avec la SST en été ($p < 0,05$). Les rafales maximales semblent ici indépendantes des autres variables, n'étant pas corrélées de manière significative au seuil de 5 % (tableau 2). Ces corrélations seront prises en compte pour la réalisation du GLM.

Tableau 2 : P-value associées à la matrice de corrélation de Pearson des données météorologiques et océanographiques

	cumulprécipi	maxprécipi	rafale	tempmoy	SSTété	SSThiver
cumulprécipi		0,001	0,124	0,122	0,296	0,801
maxprécipi	0,001		0,093	0,122	0,303	0,797
rafale	0,124	0,093		0,054	0,115	0,766
tempmoy	0,122	0,122	0,054		0,003	0,226
SSTété	0,296	0,303	0,115	0,003		0,101
SSThiver	0,801	0,797	0,766	0,226	0,101	

Le modèle linéaire généralisé retenu du succès reproducteur de l'océanite tempête en fonction des données météorologiques et océanographiques conserve les quatre variables

suivantes : la SST en hiver, la SST en été, le maximum des précipitations en 24h durant les mois de mai et juin et les rafales maximales en juillet et août (AIC = 2973,2). Les étapes de la sélection du modèle final sont présentées ci-dessous (*tableau 3*). La variable ayant le plus de poids dans le modèle est la SST en hiver suivi des rafales maximales.

Tableau 3 : Résultats de la sélection du GLM pour tester les effets des variables abiotiques sur la reproduction de l'océanite tempête (AICⁱ = critère d'information d'Akaike ; ΔAIC = AICⁱ - minAIC ; w = le poids du modèle ; i = importance relative de la variable sélectionnée ; R² = proportion de la variation totale expliquée par le modèle; log(L) = logarithme de la probabilité maximale du modèle)

Modèle	AIC ⁱ	ΔAIC	w	i	R ²	log(L)
Nul	3017,5	44,3	0	0	0	-1507,8
SST hiver	3009	35,8	< 0,001	26	0,034	-1502,5
SST hiver * SST été	2995	21,8	0,182	12	0,094	-1493,6
SST hiver * SST été * Max précipitation	2992	18,8	0,817	18	0,107	-1491,5
SST hiver * SST été * Max précipitation * Rafale	2973,2	0	1	24	0,247	-1470,6

Le succès de la reproduction de l'océanite tempête est prédit par la SST en été (GLM binomiale, Chisq = 10,28, p-value = 0,001) et par la SST en hiver (GLM binomiale, Chisq = 10,22, p-value = 0,001). Le succès reproducteur est meilleur lorsque la SST moyenne est basse en été (Estimate = -1548,58 ± 485, p-value = 0,001, *figure 12*) comme en hiver (Estimate = -2145,6 ± 674, p-value = 0,001, *figure 13*).

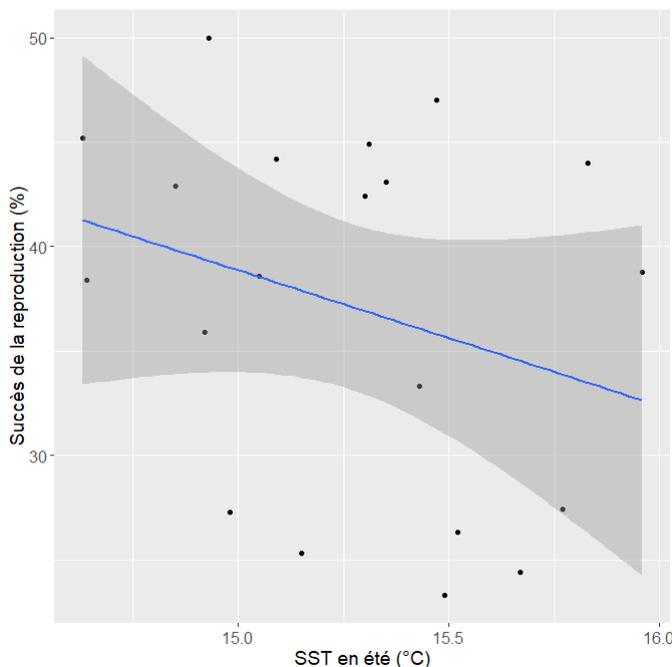


Figure 12 : Succès de la reproduction en fonction de la SST moyenne mensuelle en été de 1999 à 2018

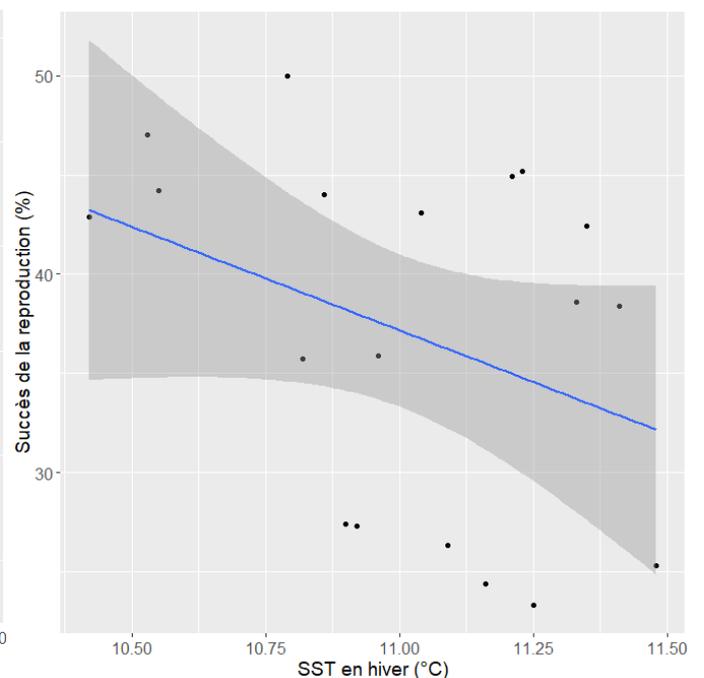


Figure 13 : Succès de la reproduction en fonction de la SST moyenne mensuelle en hiver de 1999 à 2018

Le succès de la reproduction chez l'océanite tempête est également influencé par le maximum des précipitations en 24h au cours du mois de mai et du mois de juin (GLM binomiale, $\text{Chisq} = 12,18$, $p\text{-value} < 0,001$), ce maximum devant être plutôt bas pour que la reproduction soit une réussite (Estimate = $-2244,71 \pm 639$, $p\text{-value} < 0,001$, *figure 14*).

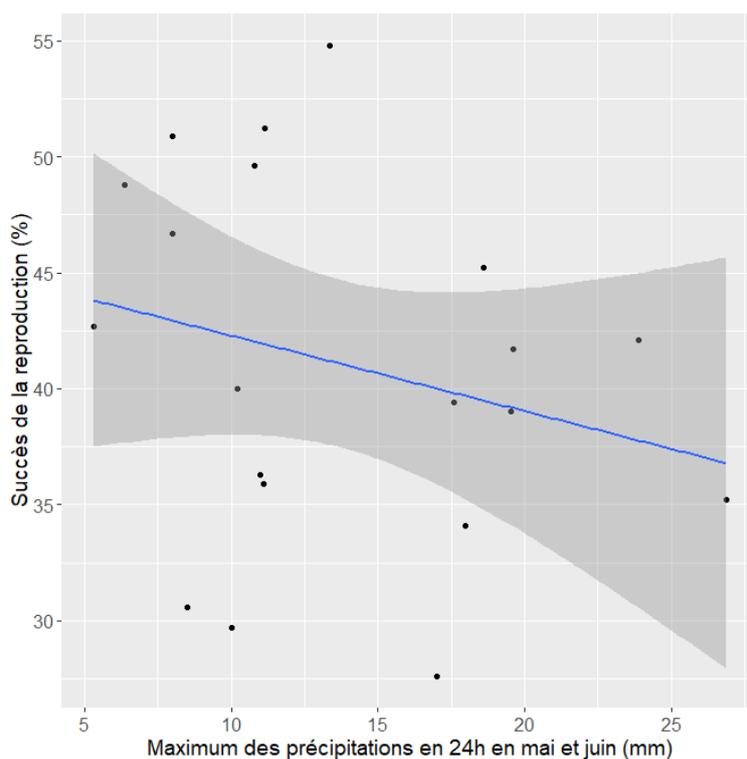


Figure 14 : Succès de la reproduction en fonction du maximum des précipitations en mai et juin de 1999 à 2018

Les rafales maximales des mois de juillet et d'août impactent également la reproduction de l'océanite tempête (GLM binomiale, $\text{Chisq} = 9,96$, $p\text{-value} = 0,002$). Les rafales inférieures à 90 km/h favorisent le succès reproducteur (Estimate = $-281,4 \pm 89$, $p\text{-value} = 0,002$, *figure 15*).

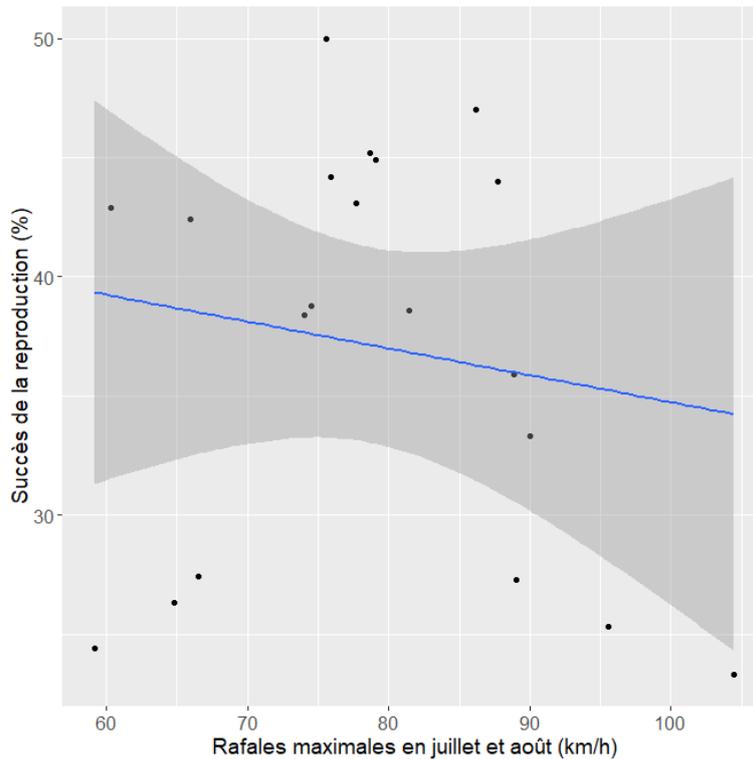


Figure 15 : Succès de la reproduction en fonction des rafales maximales en juillet et août de 1999 à 2018

L'ensemble des interactions du modèle sont statistiquement significatives, et sont présentées dans le tableau ci-dessous (*tableau 4*).

Tableau 4 : Récapitulatif du modèle GLM de type binomial testant le succès de la reproduction en fonction des différentes variables abiotiques

	Chisq	p-value	Effet
SST été	10,28	0,001	-
SST hiver	10,22	0,001	-
Max précipitation (mai/juin)	12,46	< 0,001	-
Rafale (juillet/août)	9,96	0,002	-
Interactions			
SST été * SST hiver	10,13	0,001	-
SST hiver * max	12,18	< 0,001	-
SST été * max	12,39	< 0,001	-
SST hiver * rafale	9,83	0,002	-
SST été * rafale	9,88	0,002	-
Max * rafale	11,87	< 0,001	-

B- Typologie des sites de reproduction

L'îlot d'Enez Kreiz comptabilise 246 sites qui ont été analysés (figure 16). Les sites morts représentent 22 % du total et sont, dans 93 % des cas, des terriers dans une pelouse et, pour le reste, des cavités naturelles sous roche. Ils ont été bouchés par le développement de la végétation ou détruits par des tempêtes.

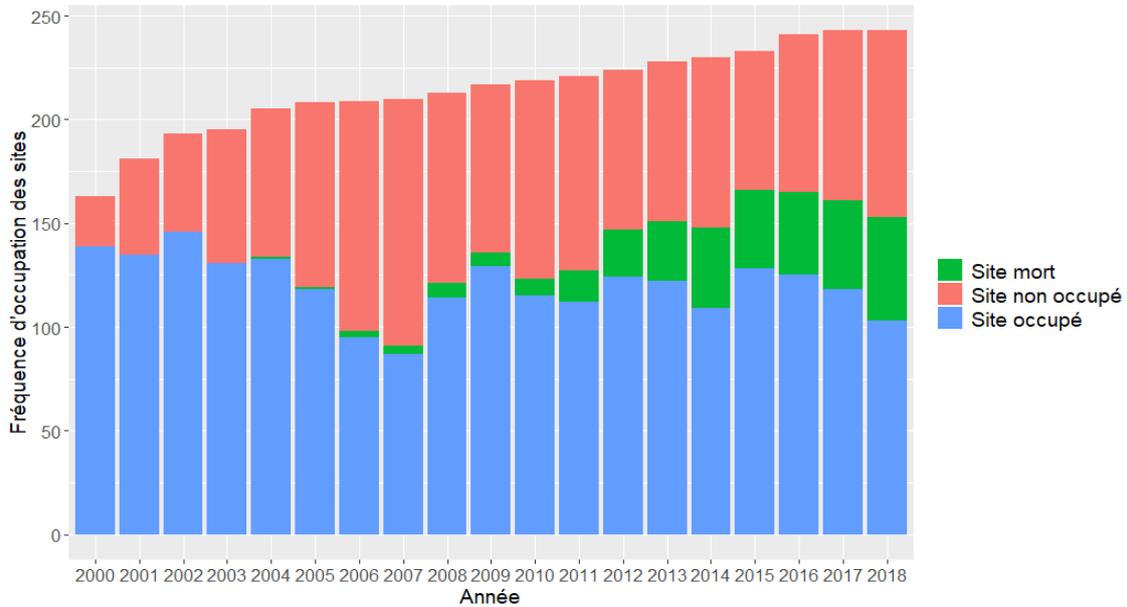


Figure 16 : Fréquence d'occupation des sites en fonction des années

L'îlot d'Enez Kreiz ne présente que deux types de topographies : les pelouses à 77 % et les blocs de pierres à 23 % (figure 17). Ces deux types de topographies se retrouvent également en grand nombre sur les autres îlots étudiés (annexe 2). Les types de cavités les plus retrouvés sur Enez Kreiz sont les terriers dans la pelouse à 73 % suivis des sites rocheux à 13 % (figure 18).

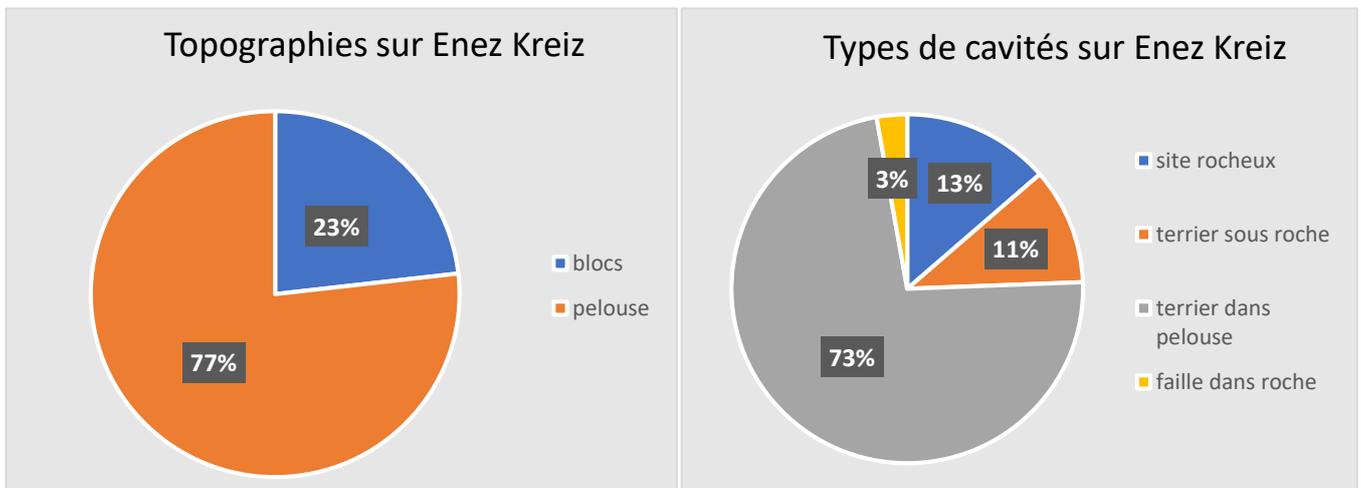


Figure 17 : Représentation des différentes topographies sur Enez Kreiz

Figure 18 : Représentation des différents types de cavités sur Enez Kreiz

Le modèle linéaire généralisé final sur le succès de la reproduction en fonction de la typologie des sites de reproduction conserve les quatre variables suivantes : l'inclinaison de l'entrée du site de nidification, le recouvrement végétal autour du site, la distance entre l'entrée et la cuvette de ponte et la pente du terrain (AIC = 601,8). Aucune interaction n'a été relevée, le modèle a donc été ajusté pour tester l'effet des variables seules. Les étapes de la sélection du modèle final sont présentées ci-dessous (*tableau 5*). La variable qui a le plus grand poids dans le modèle est l'inclinaison de l'entrée du site, suivie du recouvrement végétal.

Tableau 5 : Résultats de la sélection du GLM pour tester les effets de la typologie des sites de nidification sur la reproduction de l'océanite tempête (AICⁱ = critère d'information d'Akaike ; Δ AIC = AICⁱ - minAIC ; w = le poids du modèle ; i = importance relative de la variable sélectionnée ; R² = proportion de la variation totale expliquée par le modèle; log(L) = logarithme de la probabilité maximale du modèle)

Modèle	AIC ⁱ	Δ AIC	w	i	R ²	log(L)
Nul	2268	67	0	0	0	-1133,1
Inclinaison	2242	41	< 0,001	28	0,039	-1119,1
Inclinaison + Recouvrement végétal	2224,5	23,5	0,161	18	0,127	-1109,2
Inclinaison + Recouvrement + Distance entrée-cuvette	2221,2	20,2	0,839	4	0,151	-1106,6
Inclinaison + Recouvrement végétal + Distance + Pente	2201	0	1	2	0,276	-1092,7

L'inclinaison de l'entrée du site de reproduction est une variable importante pour expliquer le succès de la reproduction (GLM binomiale, Chisq = 19,69, p-value < 0,001). En effet, les sites avec une entrée inclinée vers le haut (> 5°) présentent un succès plus élevé que les sites avec une entrée inclinée vers le bas (< -30°) (Estimate = 11,64 ± 0,16, p-value < 0,001, *figure 19*).

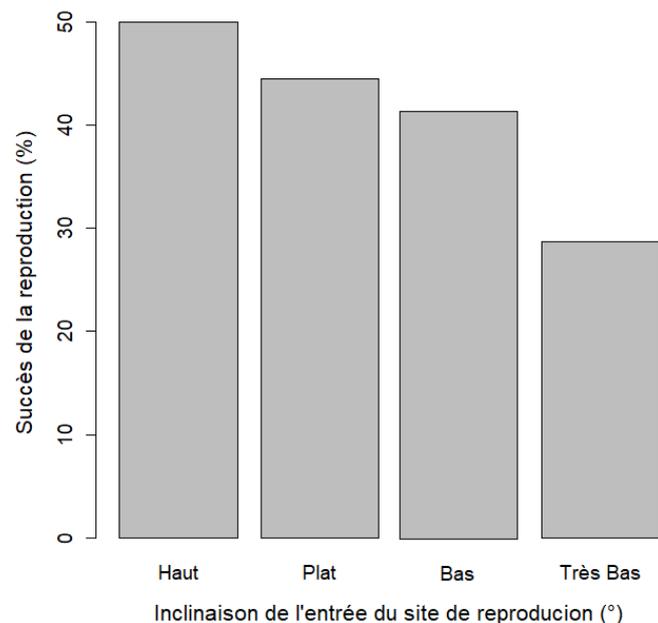


Figure 19 : Succès de la reproduction en fonction de l'inclinaison de l'entrée du site de reproduction

Le succès de la reproduction est également prédit par le recouvrement végétal autour du site de nidification (GLM binomial, $\text{Chisq} = 18,21$, $p\text{-value} < 0,001$) et par la profondeur du site de nidification (GLM binomiale, $\text{Chisq} = 10,68$, $p\text{-value} = 0,001$). Une végétation peu importante est favorable pour la reproduction de l'océanite (Estimate = $-0,07 \pm 0,001$, $p\text{-value} < 0,001$, *figure 20*), tout comme une distance importante entre l'entrée du site et la cuvette de ponte (Estimate = $0,11 \pm 0,003$, $p\text{-value} = 0,001$, *figure 21*).

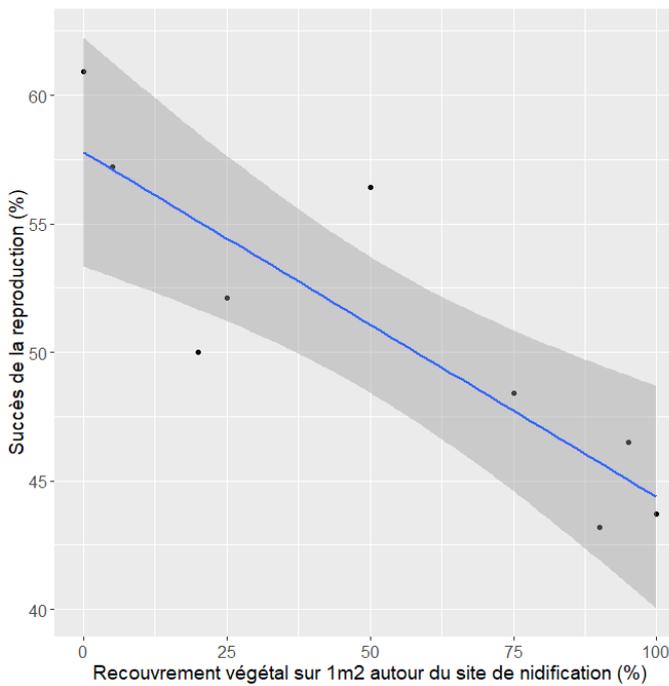


Figure 20 : Succès de la reproduction en fonction du recouvrement végétal sur 1m² autour du site de nidification

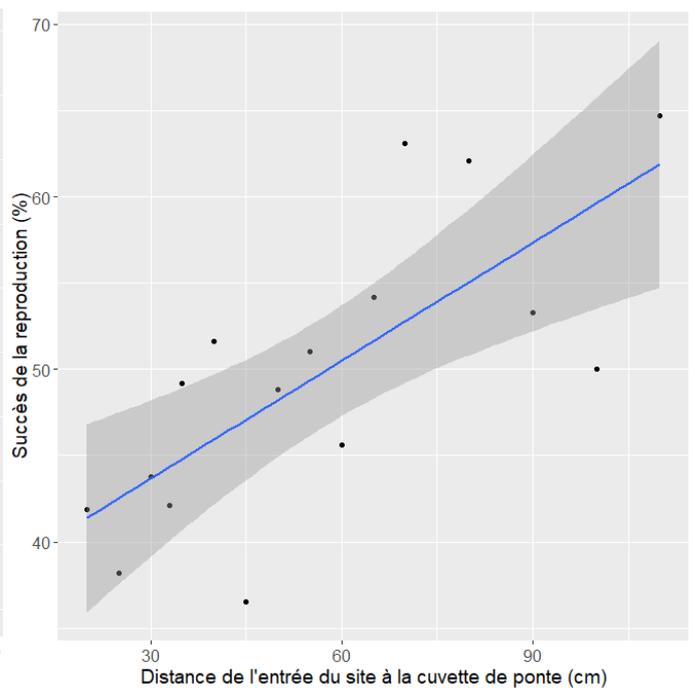


Figure 21 : Succès de la reproduction en fonction de la distance entre l'entrée du site et la cuvette de ponte

Enfin, la pente du terrain a également un impact sur la reproduction de ce procellariiforme (GLM binomiale, $\text{Chisq} = 19,38$, $p\text{-value} < 0,001$). Les fortes pentes favorisent la reproduction contrairement à des terrains plats (Estimate = $0,72 \pm 0,17$, $p\text{-value} < 0,001$, *figure 22*).

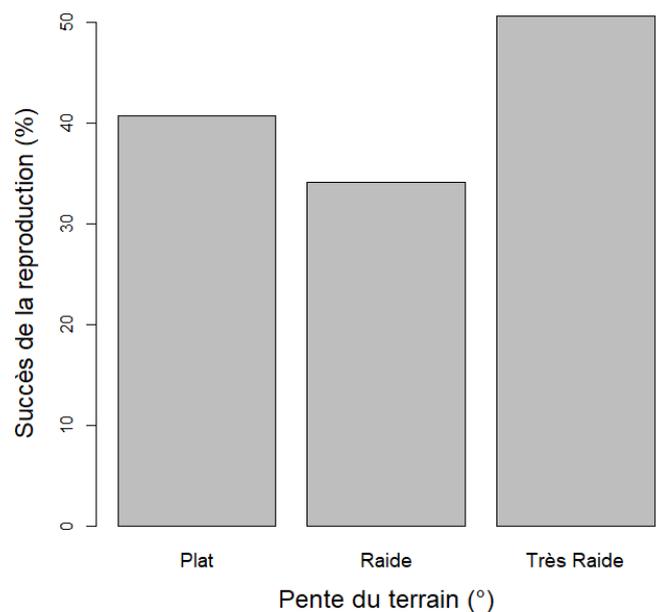


Figure 22 : Succès de la reproduction en fonction de la pente du terrain

Le tableau récapitulatif des variables significativement corrélées au succès de la reproduction est présenté ci-dessous (*tableau 6*).

Tableau 6 : Récapitulatif du modèle GLM de type binomial testant le succès de la reproduction en fonction de la typologie des sites de nidification.

	Chisq	p-value	Effet
Inclinaison entrée du site	19,69	< 0,001	+
Recouvrement végétal	18,21	< 0,001	-
Distance entrée-cuvette	10,68	0,001	+
Pente du terrain	19,38	< 0,001	+

C- Données biométriques et âge des individus

Le poids des individus couveurs sur œuf s'est révélé être une variable importante dans le succès de la reproduction (Anova, $F = 17,95$, $p\text{-value} < 0,001$, *figure 23*), tout comme la longueur des ailes (Anova, $F = 6,24$, $p\text{-value} = 0,013$, *figure 24*). A contrario, la longueur des tarses ne semble pas corrélée avec le succès reproducteur (Anova, $F = 0,789$, $p\text{-value} = 0,374$).

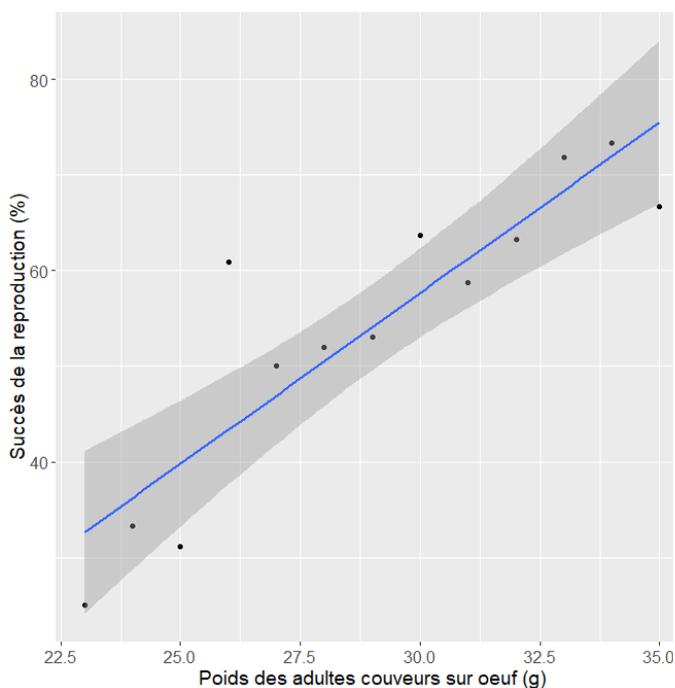


Figure 23 : Succès de la reproduction en fonction du poids des adultes couveurs sur œuf

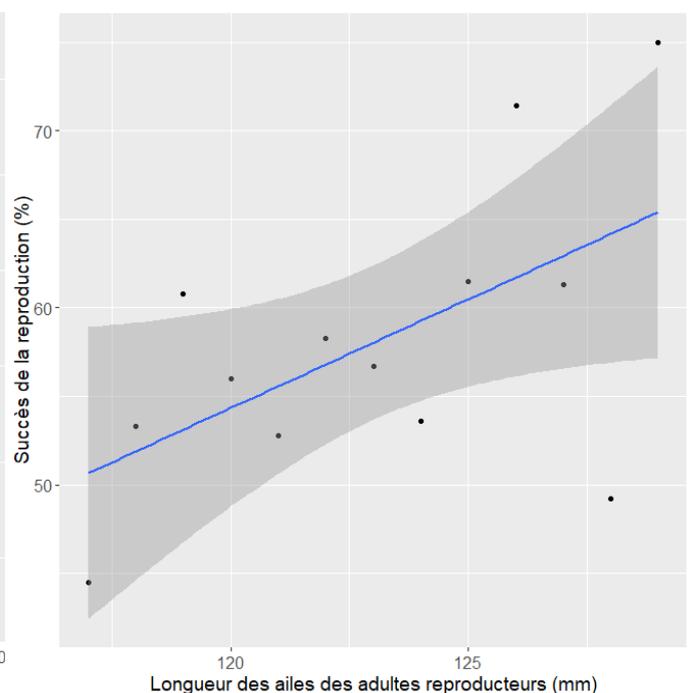


Figure 24 : Succès de la reproduction en fonction de la longueur des ailes des adultes reproducteurs

Le poids des individus couveurs sur œuf est corrélé à leur longueur d'aile (Anova, $F = 87,12$, $p\text{-value} < 0,001$), plus les individus sont grands et plus ils sont lourds (figure 25).

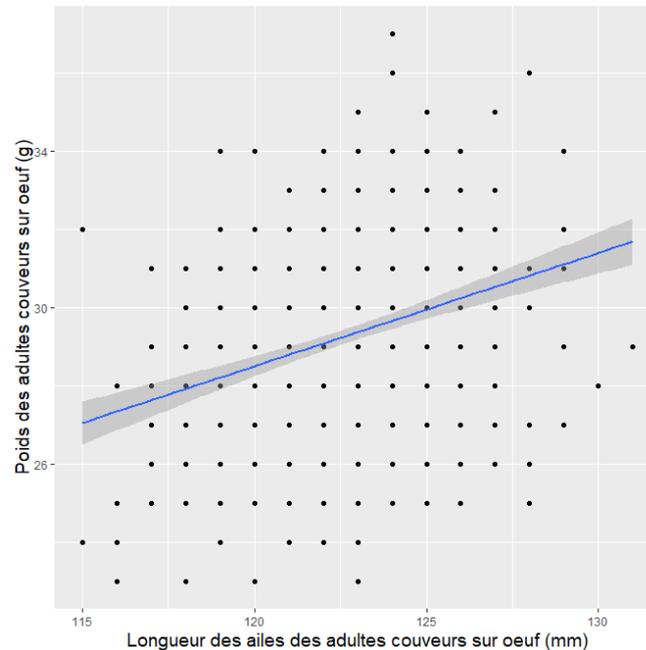


Figure 25 : Poids des adultes couveurs sur œuf en fonction de la longueur de leurs ailes

N'ayant pas assez d'individus d'âge connu avec certitude, le succès de la reproduction en fonction de l'âge des individus reproducteurs n'a pu être analysé.

D- Fidélité du couple reproducteur

L'échec dans la reproduction impact significativement la fidélité des individus à leur site de nidification mais pas la fidélité à leur partenaire (respectivement : $\text{Chi}^2 = 6,42$, $p\text{-value} = 0,011$; Chi^2 avec correction de Yates = $0,06$, $p\text{-value} = 0,809$, *tableau 7*).

Tableau 7 : Fidélité au site de reproduction et au partenaire en fonction du succès de la reproduction l'année précédente

NID	Echec	%	Succès	%
Fidèle	373	78	288	85
Non fidèle	106	22	51	15

PARTENAIRE	Echec	%	Succès	%
Fidèle	51	88	51	91
Non fidèle	7	12	5	9

Il n'y a pas de différences significatives entre les mâles et les femelles dans la fidélité au site de nidification après un succès de la reproduction ($\text{Chi}^2 < 0,01$, $p\text{-value} = 0,974$), ou après un échec de la reproduction ($\text{Chi}^2 = 0,59$, $p\text{-value} = 0,439$) (*tableau 8*).

Tableau 8 : Fidélité au site de nidification en fonction de la performance de reproduction l'année précédente et du sexe

	SEXE	Mâle	%	Femelle	%
Succès	Fidèle	139	85	118	84
	Non fidèle	25	15	21	16
Echec	Fidèle	207	76	125	80
	Non fidèle	64	24	32	20

Si un individu change de site de reproduction d'une année sur l'autre, cela n'impactera pas son succès reproducteur ($\text{Chi}^2 = 0,22$, $p\text{-value} = 0,636$), tout comme le fait de changer de partenaire (Chi^2 avec correction de Yates = 1,18, $p\text{-value} = 0,278$) (*tableau 9*).

Tableau 9 : Succès de la reproduction en fonction de la fidélité au site de nidification et au partenaire

NID	Fidèle	%	Non fidèle	%	PARTENAIRE	Fidèle	%	Non fidèle	%
Succès	283	44	71	47	Succès	47	46	3	18
Echec	356	56	82	53	Echec	55	54	9	82

E- Exemples d'histoire de vie



Figure 26 : Photo du site n° 77

Le site 77D est un terrier dans une pelouse (*figure 26*). Depuis 2002, trois individus différents s'y sont reproduits, dont la femelle, SB.42101, présente au moins 16 années de suite (*tableau 10*). Cette femelle s'est tout d'abord reproduit avec un premier mâle, SB.43603, avant de changer pour un autre partenaire, SA897969 (*figure 27*), un jeune mâle bagué poussin en 2002 dans le site 158, soit à 26 mètres de distance de son site de reproduction. Sur la totalité de l'occupation de ce site depuis qu'il est connu, il n'y a eu que trois échecs dans la reproduction : en 2003 à un stade inconnu, en 2010 au stade de l'œuf et en 2018 au stade de poussin.



Figure 27 : Photo de l'océanite bagué SA897969

Tableau 10 : Occupation du site n° 77D et bilan de la reproduction par année

BAGUE	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
SA897969							X	X	X	x?	X	x?	X	X	x?	X	X	X
SB.42101	X	X	x?	X	X	x?	x?	X	x?	X	X	X	X	X	X	X	?	?
SB.42603		X	X	X	x?													
Bilan	P	EX	P	P	P	P	P	P	EO	P	P	P	P	P	P	P	EP	R

Légende : X = individu présent ; x? = individu potentiellement présent mais non vu ; ? = individu non vu ; P = poussin à l'envol ; EX = échec à un stade inconnu ; EO = échec au stade œuf ; EP = échec au stade poussin ; R = reproduction en cours



Situation opposée, le site 55B, qui est également un terrier dans la pelouse (*figure 28*), a abrité la reproduction de 7 individus différents, formant 5 couples distincts, sur une période de 11 ans (*tableau 11*). Sur toute la période d'occupation de ce site, il n'y a que 3 succès de la reproduction : en 2002, 2009 et 2010.

Figure 28 : Photo du site n°55

Tableau 11 : Occupation du site n° 55B et bilan de la reproduction par année

BAGUE	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
SA897956							X	X			
SA898645				X							
SA899424	X	x?	X	X							
SA899563	X	X									
SB.40453									X	x?	X
SB.47639						X					
SB.47784							X	X	X	X	
Bilan	EP	P	EO	EO	NR	EO	EO	EP	P	P	EP

Légende : X = individu présent ; x? = individu potentiellement présent mais non vu ; P = poussin à l'envol ; EO = échec au stade œuf ; EP = échec au stade poussin ; NR = pas de reproduction

Ces deux sites sont des terriers dans une pelouse mais ils possèdent des caractéristiques différentes, présentées dans le tableau ci-dessous (*tableau 12*).

Tableau 12 : Caractéristiques physiques des sites 77D et 55B

	77D	55B
Inclinaison de l'entrée du site	Droit (-10°)	Très bas (-35°)
Recouvrement végétal	100 %	100 %
Distance entrée du site-cuvette	50 cm	35 cm
Pente du terrain	Très raide (40°)	Plat (4°)

Discussion

A- Données océanographiques et météorologiques

L'ACP réalisée sur les données océanographiques et météorologiques a permis de mettre en évidence plusieurs corrélations. La première corrélation observée a été entre le maximum des précipitations en 24h et le cumul des précipitations. Cela était attendu, ces deux variables étant liées à la pluviométrie. La deuxième corrélation observée a été entre les températures moyennes et la SST en été. Les variations de la SST et de la température atmosphérique sont liées par les flux thermiques existant entre l'eau et l'atmosphère (De Szoeki *et al.*, 2010).

L'étude des données météorologiques et océanographiques a permis de révéler plusieurs facteurs comme étant fortement liés au succès reproducteur des océanites tempête. Ainsi, le succès reproducteur est positivement corrélé à une SST moyenne basse, en été comme en hiver (*figure 12 et 13*). La SST a un impact sur les fluctuations d'abondance et de disponibilité du zooplancton, principales proies des océanites tempêtes, ce qui explique son importance (Fagundes *et al.*, 2016). En effet, la disponibilité alimentaire est l'une des variables les plus déterminantes pour la reproduction chez les Procellariiformes se reproduisant dans des cavités, comme l'océanite tempête. Il a été observé que la production d'œuf et les phases de couvaison chez ces espèces coïncident avec les pics de disponibilité alimentaire (Ramirez *et al.*, 2016). La production de l'œuf et la couvaison ont un coût énergétique élevé, ainsi, les adultes reproducteurs ont un besoin augmenté en éléments nutritifs. Les poussins ont également de fortes exigences énergétiques et des besoins alimentaires importants pour pouvoir se développer correctement (Ramirez *et al.*, 2016).

Dans des eaux froides et turbulentes, le zooplancton est dominé par des crustacés, en raison de la forte proportion de diatomées dans le phytoplancton, dont ces crustacés s'alimentent. Les crustacés sont des éléments riches dont la biomasse peut supporter un grand nombre de prédateurs, tels que les poissons, les mammifères marins ou les oiseaux de mer. En revanche, dans des conditions chaudes, la colonne d'eau est plus stable, la convection réduite, et la stratification de l'eau plus importante, ce qui bloque les zones riches en nutriments (Fagundes *et al.*, 2016). Dans ces conditions, la production primaire nouvelle est réduite et le zooplancton est alors dominé par des organismes gélatineux comme des cténophores, dont la qualité nutritionnelle est pauvre et ne peut supporter une forte prédation (Richardson, 2008). La

disponibilité en éléments nutritifs dans la colonne d'eau est donc le facteur qui va déterminer l'abondance de proies.

Cependant, l'abondance de zooplancton dans l'océan ne rend pas forcément celui-ci disponible pour les oiseaux marins. En effet, la stratification de la température de l'eau joue sur la dynamique des populations (Ramirez *et al.*, 2016). La dynamique des océans sera différente en surface et en profondeur. En surface, les eaux sont davantage mélangées par les phénomènes atmosphériques, et la température y est plus élevée du fait des rayonnements solaires, tandis qu'en profondeur la température est plus faible et l'eau moins mélangée, les forces de pression comme la salinité de la mer ou la température induisant seules des mouvements de l'eau. La dynamique des océans dépendra donc de la zone de thermocline* qui elle-même dépend des saisons (Aqua portail, 2019). L'océan possède une stratification verticale de la température de l'eau selon trois couches : les eaux chaudes de surface, la zone de thermocline avec une forte oscillation de la température, et les eaux froides en profondeur. Cette stratification de la température délimite une barrière écologique qui impacte la distribution du zooplancton, qui est produit en hiver dans les profondeurs de l'océan (Richardson, 2008). En automne et au printemps, la thermocline est moins prononcée, ce qui permet un brassage plus conséquent entre les eaux de surface et les eaux en profondeur, et donc une distribution plus homogène du zooplancton qui devient accessible aux oiseaux marins (Aqua portail, 2019).

Il existe également des zones particulières qui permettent un brassage des eaux de surface et des eaux plus profondes, comme les zones de plongement. Il existe une zone de plongement au niveau de l'Atlantique Nord qui est due à l'augmentation de la salinité de l'eau par le déversement de la Méditerranée, plus salée, au niveau du détroit de Gibraltar. Cette salinité importante induit une forte densité des eaux de surface qui vont alors plonger dans les couches océaniques plus profondes et donc induire une homogénéisation des eaux (Belkatir *et al.*, 2019). Il existe également des zones, dites d'upwelling, qui permettent un brassage des eaux le long des côtes du Parc Naturel Marin d'Iroise. Ce sont des zones où les eaux en profondeur remontent vers les couches supérieures de l'océan pour compenser les pertes d'eaux de surface dues aux vents qui poussent ces masses d'eau loin des côtes. Ces mouvements d'upwelling sont très productifs pour l'écosystème marin car ils permettent des mouvements d'eau importants près des côtes (Ifremer, 2003).

Cette étude a également mis en évidence le rôle du maximum des précipitations en 24h survenant au cours des mois de mai et de juin sur la reproduction de l'océanite (*figure 14*), contrairement aux mois de juillet et d'août et au cumul des précipitations au cours de l'été. Il a été démontré par différentes études que les événements occasionnels météorologiques catastrophiques, incluant de très fortes précipitations, engendraient une forte mortalité des œufs, chez les espèces nichant dans des cavités, dont l'océanite tempête (Thompson et Furness, 1991 ; Soldatini *et al.*, 2014 ; Lei *et al.*, 2014 ; Fricke *et al.*, 2015). De fortes précipitations sur une courte durée de temps impliquent des risques plus élevés d'inondation des terriers avec un taux élevé de perte des œufs et de mortalité des jeunes poussins encore couvés (Fagundes *et al.*, 2016). Une fois la phase de couvaison terminée, les poussins, sensibles à l'humidité de l'air, vont pouvoir se déplacer dans des zones plus sèches et moins inondables. Les précipitations impactent peu la survie des poussins, et ne jouent donc pas de rôle dans le succès d'envol (Thompson et Furness, 1991).

Les rafales maximales au cours des mois de juillet et d'août impactent également le succès reproducteur des océanites tempête. Des rafales dépassant les 90 km/h sont néfastes pour la reproduction (*figure 15*). Les rafales importantes permettent un brassage des eaux plus conséquent, notamment grâce à l'effet d'upwelling, permettant au zooplancton de remonter jusqu'aux couches supérieures de l'océan et ainsi de devenir accessible aux oiseaux marins (Aqua portail, 2019). Un vent fort apporte donc une provision alimentaire et devrait permettre un meilleur succès dans la reproduction. Cet effet néfaste du vent sur les oiseaux marins a été expliqué par le coût énergétique que ces oiseaux dépensent lors d'un vol (Montevecchi *et al.*, 1992). Les Procellariiformes sont adaptés à un vol plané, à basse vitesse (Pennycuik, 1959). Les rafales importantes augmentent le temps en vol battu ce qui augmente leur taux métabolique de base. En effet, les conditions océanographiques et météorologiques peuvent influencer sur le taux métabolique de base en augmentant la dépense énergétique nécessaire au maintien des fonctions indispensables de l'organisme (Gabrielsen *et al.*, 1987). Ainsi, un fort métabolisme de base est associé à des oiseaux se reproduisant dans des environnements venteux avec des températures importantes (Montevecchi *et al.*, 1992). Saether *et al.* (1993), ont démontré que l'augmentation des dépenses énergétiques lors de la recherche alimentaire n'entraînait pas de diminution du poids des adultes reproducteurs, comme supposé face à l'augmentation de leur taux métabolique. Ainsi, les oiseaux marins compensent une forte

dépense énergétique en gardant pour eux les réserves alimentaires acquises plutôt que de les investir dans leur progéniture. De plus, chez les petits Procellariiformes, les tempêtes peuvent empêcher les adultes de revenir sur le site de reproduction pour alimenter les poussins. La probabilité qu'un individu revienne dans les temps sur son site de reproduction diminue avec les risques de tempêtes et avec la distance de recherche alimentaire (Davis, 1957). Dans de mauvaises conditions météorologiques et océanographiques, avec peu de ressources alimentaires, il y a donc une hausse de la mortalité chez les poussins ainsi qu'un taux important d'abandon des nids par les oiseaux reproducteurs (Dee Boersma et Wheelwright, 1979).

Dans notre étude, la température atmosphérique moyenne ne s'est pas révélée comme une variable influençant le succès reproducteur. Henderson (1930) a permis de démontrer que la température ambiante influence le développement des embryons de poussins de poulets, le taux d'éclosion, ainsi que le taux de survie des jeunes. Il existe une température optimale pour le bon développement de l'embryon et si, lors de l'incubation, la température s'éloigne de cet optimum, cela peut entraîner une modification du développement embryonnaire, et impacter la survie du poussin (Babott, 1937). Cependant, de nombreux Procellariiformes peuvent laisser leur œuf non couvé pendant quelques jours sans que cela impacte le développement des embryons (Dee Boersma et Wheelwright, 1979). En ce qui concerne l'océanite tempête, il a été démontré que l'œuf peut rester jusqu'à 11 jours sans être incubé, sur 41 jours d'incubation au total, sans que cela n'ait de répercussions sur son développement (Davis, 1957). Les embryons de Procellariiformes se développent lentement, à de basses températures d'incubation. Ils ont une forte tolérance au refroidissement ce qui atténue les conséquences d'une incubation interrompue sur une courte période. Cependant, celle-ci n'est pas sans risque. Si l'interruption de l'incubation devient trop importante cela augmente la durée totale d'incubation, ainsi que les risques d'échec de la reproduction avec une viabilité et une taille du poussin réduites (Beck et Brown, 1972). La tolérance des œufs des Procellariiformes au refroidissement est une adaptation face à une ressource alimentaire marine changeante et peu fiable. Cette tolérance permet aux adultes qui sont en train d'incuber de partir en quête de ressources alimentaires avant que leurs conjoints ne soient revenus. Ainsi, ils peuvent rester plus longtemps en mer et d'aller s'alimenter plus loin de leur

site de reproduction afin de chercher une alimentation plus riche, accumuler assez de réserves, limiter la compétition pour la nourriture et ainsi, éviter de compromettre la reproduction (Dee Boersma et Wheelwright, 1979). Face à l'alternative entre s'alimenter correctement ou favoriser la reproduction, un adulte privilégiera la première option plutôt que de retourner incuber, excepté chez les individus les plus âgés. En effet, les vieux reproducteurs ont moins de possibilités de se reproduire dans l'avenir, ils vont donc davantage investir dans la reproduction et incuber sur une plus longue période, après la période d'incubation normale, par comparaison avec les individus les plus jeunes (Williams, 1966).

L'interaction significative entre la SST et les variables météorologiques sur le succès de la reproduction des Procellariiformes s'explique par le flux thermique existant entre l'océan et l'atmosphère. Il existe des échanges de chaleur à l'interface air-mer qui sont régis par les lois aérodynamiques mais également par la vitesse du vent à la surface de la mer et aux gradients d'humidité et de température locaux (Lau, 1996). Ainsi, les variables océanographiques et météorologiques interagissent toutes entre elles, la SST, la température atmosphérique, le vent et la pluviométrie sont tous liés et dépendent les uns des autres.

Le succès de la reproduction requiert donc l'identification de cycle saisonnier dans la production marine pour faire correspondre le début de la nidification avec une disponibilité alimentaire suffisante pour la reproduction. Cela demande une certaine plasticité phénotypique chez les oiseaux marins et une bonne appréciation de leur environnement (Ramirez *et al.*, 2016).

B- Typologie des sites de reproduction

Les caractéristiques des sites de nidification qui favorisent la reproduction de l'océanite tempête sont les sites dont les entrées sont inclinées vers le haut (*figure 19*), avec un faible recouvrement végétal sur 1m² autour du site (*figure 20*), une distance importante entre l'entrée et la cuvette de pont (*figure 21*), et situés sur un terrain pentu (*figure 22*). Les individus sélectionnent leur site en fonction des caractéristiques qui induisent une meilleure protection contre les prédateurs et les intempéries. Ainsi, les sites qui possèdent une entrée

incurvée, une longue cavité et situés sur un terrain pentu permettent une meilleure protection contre les précipitations, le drainage et également le vent (Ramos *et al.*, 1997).

Dans notre étude, l'inclinaison du tunnel s'est révélée être la variable qui a le plus grand poids dans le modèle, donc jouant un plus grand rôle dans la reproduction de l'océanite par rapport, notamment, à la profondeur du site de reproduction (*tableau 4*). Un tunnel sinueux et incliné vers le haut procure une meilleure protection contre les conditions météorologiques défavorables, notamment par la réduction du débit d'air, et permet une stabilisation de la température et du taux d'humidité (Einoder *et al.*, 2014). Ces types de tunnels permettent également de limiter la pénétration de la lumière au sein de la cavité de reproduction (Bourgeois et Vidal, 2007). Une étude sur les oiseaux tropicaux a suggéré que les cavités laissant passer la lumière (entrée large, tunnel droit et peu profond) causent un stress thermique chez les occupants du site et une mortalité élevée des poussins (Mejias *et al.*, 2017). Les tunnels orientés vers le haut limitent également le risque d'inondation des terriers après de fortes pluies. En cas d'inondation, les œufs sont rapidement refroidis, tout comme les petits poussins encore couvés, qui sont encore extrêmement vulnérables aux inondations car ils sont incapables de maintenir leur température corporelle (Davis, 1957). Contrairement aux adultes, les oisillons ne sont pas hydrofuges. Durant les inondations, la partie inférieure de leur corps, exposée à l'humidité, les refroidit tout entiers et ils peuvent donc mourir d'hypothermie (Warham, 1990). Les poussins plus âgés, qui ne sont plus couvés par les parents, résistent mieux aux inondations car, à ce stade, ils sont devenus homéothermes, protégés par une couche dense de graisse sous-cutanée, et ont développé des plumes imperméables (Davis, 1957).

Le recouvrement végétal s'est également révélé comme une variable impactant de manière significative le succès reproducteur de l'océanite tempête. Le succès reproducteur est négativement corrélé à une végétation importante autour du site de reproduction. Une végétation abondante est corrélée à un sol terreux. Même si la végétation permet de stabiliser les sols terreux, ils restent tout de même moins stables que les substrats rocheux, et plus sujets à des effondrements. Une végétation importante augmente également l'humidité dans les terriers ce qui affecte la thermorégulation (Stokes et Dee Boersma, 1998 ; Fricke *et al.*, 2015).

Les cuvettes de ponte qui sont à une grande distance de l'entrée procurent une protection aux œufs et aux poussins mais dans une moindre mesure que les sites inclinés. En effet, ces sites permettent également une stabilisation de la température et de l'humidité mais protègent moins des intempéries comme des vents violents et des inondations (Bourgeois et Vidal, 2007). Une cuvette de ponte située en profondeur permet de diminuer la détection des oiseaux et l'accessibilité au nid par les prédateurs comme les rats (Bester *et al.*, 2007). Cependant, les rats ne sont pas présents sur les îlots étudiés et les goélands marins et les hérons cendrés, prédateurs présents sur notre site d'étude, sont incapables de fouiller les terriers à cause de leur taille. Le rôle de la profondeur des sites sur la reproduction de l'océanite n'est donc pas la protection contre les prédateurs mais bien contre les conditions météorologiques, même si cette protection reste modeste (Bourgeois et Vidal, 2007).

Les fortes pentes sont également ressorties dans le modèle final. Des pentes importantes favorisent l'écoulement de l'eau et évite l'inondation des terriers. Elles sont également utiles pour le décollage des océanites. Les pentes raides exposées aux vents permettent aux océanites un décollage rapide dès la sortie de leur terrier et, ainsi, limitent les risques d'attaque par les prédateurs tels que les goélands marins (Schramm, 1986).

C- Données biométriques et âge des individus

Le poids des individus couveurs sur œuf est un facteur influençant les performances dans la reproduction. Les individus les plus lourds ont un meilleur succès reproducteur (*figure 23*).

La condition physique influence la reproduction chez les oiseaux pélagiques. Ainsi, le poids d'un individu reflète son efficacité dans la recherche alimentaire. L'efficacité alimentaire est également liée à l'âge des reproducteurs. Effectivement, il existe une augmentation des performances de reproduction avec l'âge qui est liée à l'augmentation des performances dans la recherche alimentaire (Weimerskirch, 1992). L'efficacité alimentaire des adultes reproducteurs permet aux poussins d'engraisser rapidement, d'accumuler des réserves, et ainsi de faire face aux périodes de pénurie alimentaire, la ressource marine étant rare et dispersée et sa disponibilité imprévisible (Ricklefs, 1990). La mauvaise condition physique des individus peut résulter d'un manque de proies disponibles dans les océans – c'est le cas si l'on

constate une réduction du poids de tous les individus - ou de l'épuisement de l'état corporel des oiseaux reproducteurs (Brooke, 1978). La relation entre la condition physique des oiseaux et le succès de la reproduction suggère des effets de seuil. Sous un certain seuil de condition précoce, avec un approvisionnement alimentaire insuffisant, les oiseaux s'abstiendront de se reproduire ou abandonneront la reproduction (Chastel *et al.*, 1995). Les individus ne prennent pas de risques pour réaliser leur reproduction, si celle-ci leur coûte un effort trop important, en impactant leur propre survie, ils ne se reproduiront pas afin d'augmenter leur chance de succès reproducteur de l'année suivante (Dee Boersma et Wheelwright, 1979).

D- Fidélité du couple reproducteur

L'échec dans la reproduction s'est révélé comme un facteur influençant la fidélité d'un adulte reproducteur à son site de reproduction mais pas à son partenaire (*tableau 7*). Après un succès dans la reproduction, un individu reste très fidèle à son site de nidification. En effet, Weimerskirch (1990) et Thibault (1994) ont mis en évidence que les couples ayant échoué dans la reproduction sont plus susceptibles de changer de site de nidification et de partenaire que ceux qui ont réussi. Dans une précédente étude, les changements de nid s'accompagnaient toujours d'un changement de partenaire (Thibault, 1994). Cela est également le cas sur notre zone d'étude. Seuls deux couples ont changé de site tout en gardant leur partenaire. Après un échec de reproduction, le premier couple a changé son site de nidification pour un autre site situé à 2 m du site initial. Le second couple, lui, a changé de site après un succès de reproduction pour s'installer dans le boyau voisin. Le nid peut être utilisé comme point de rencontre pour les couples. De cette manière, un individu peut facilement localiser son précédent partenaire quand il revient à la colonie (Bried *et al.*, 2003). Les individus vont changer de site de nidification pour un site avec de meilleures caractéristiques physiques pour la protection contre les intempéries. De ce fait, ils vont également changer de partenaire pour s'apparier avec un individu compatible génétiquement, ou qui possède de bonnes capacités parentales, afin d'augmenter les performances de reproduction (Robert *et al.*, 2014).

Chez les Procellariiformes, la grande fidélité des individus reproducteurs au nid et au partenaire est due au coût élevé des divorces et aux avantages de garder le même site et le

même partenaire (Bried *et al.*, 2003). En effet, un couple qui se lie pour une première tentative de reproduction a plus tendance à échouer que deux partenaires qui se sont déjà reproduits plusieurs fois ensemble (Weimerskirch, 1990). Les individus ont besoin de coordonner leur routine d'incubation et de recherche alimentaire (Ollason et Dunnet, 1979). Les océanites tempête sont très vulnérables aux interruptions d'approvisionnement alimentaire, du fait de leur petite taille (Bolton, 1995). La fidélité au site et au partenaire devrait alors être plus forte lorsque la prévisibilité du résultat de la reproduction augmente, donc dans des habitats dont la disponibilité de la ressource alimentaire est prévisible et avec un faible effort individuel de recherche de nourriture (Robert *et al.*, 2014). En moyenne, le temps passé en mer pour acquérir assez de réserves pour revenir prendre le relai d'incubation, est de 3 jours chez les océanites tempête, mais cela dépend des performances de recherche de nourriture de chaque individu. De manière générale, plus un individu passera du temps en mer plus il gagnera en masse (Bolton, 1995). Chaque adulte reproducteur doit donc décider du temps passé en mer, entre le fait d'acquérir assez de réserves pour tenir son relai d'incubation, et ne pas laisser le partenaire trop longtemps au nid.

E- Exemples d'histoires de vie

Les tableaux représentant l'histoire de vie des individus ont permis de mettre en évidence les principales différences entre les sites de reproduction. Ainsi, les sites 77D et 55B, qui sont tous deux des terriers dans une pelouse, ont pu être comparés (*tableau 12*). Le site 77D présente un taux de succès reproducteur de 82 % contre 3 % pour le site 55B. Cette différence de réussite dans la reproduction s'explique par les typologies différentes de ces sites. Le faible taux de succès de la reproduction pour le site 55B est principalement dû à son entrée inclinée vers le bas qui permet à l'eau de s'engouffrer dans le tunnel plus facilement, à la faible profondeur de la cuvette de ponte qui expose le poussin aux conditions météorologiques, ainsi qu'à une faible pente du terrain qui limite l'écoulement de l'eau et donc augmente l'humidité dans les terriers. Également en cause, le faible taux de fidélité des individus entre eux et au site. Concernant le site 77D, les trois échecs de la reproduction au cours de son histoire peuvent être dus aux conditions météorologiques survenant au cours de ces années. En effet, en août 2010 il y a eu de fortes précipitations qui pourraient être la cause de l'échec dans la reproduction. Concernant les deux autres années, l'échec pourrait être dû à la SST en été qui

était plus élevée que la moyenne, pouvant entraîner une baisse de la disponibilité de la ressource alimentaire.

Conclusion et perspectives

L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature a répertorié 38 % des espèces d'oiseaux de mer, sur les 346 espèces au total, comme menacées, ou quasi-menacées d'extinction à l'échelle mondiale (IUCN, 2018), principalement dû à la pêche intensive qui provoque un épuisement des ressources marines et entretient en compétition avec les oiseaux marins, et à la destruction de leur habitat (Grémillet *et al.*, 2018). Cela fait des oiseaux marins le groupe d'oiseaux le plus menacé au monde, particulièrement pour l'ordre des Sphenisciformes (manchots) et l'ordre des Procellariiformes (albatros, fulmars, océanites, pétrels, puffins), groupe qui contient l'océanite tempête (BirdLife, 2012).

Face aux changements globaux, il est essentiel de prévoir la façon dont les espèces marines vont réagir afin de prévoir des stratégies de conservation efficaces. Les changements globaux ont des effets importants sur les écosystèmes marins, incluant des changements dans la phénologie et la démographie des espèces marines (Wolf *et al.*, 2010). L'augmentation de la température de la mer conduit à des inadéquations dans la chaîne alimentaire, notamment entre le phytoplancton et le zooplancton, en raison de leur sensibilité différente à la température (Ramirez *et al.*, 2016). Une étude a permis de mettre en évidence que la prolifération printanière des diatomées a avancé de 20 jours, induisant une inadéquation avec la prolifération de daphnies, principaux consommateurs de cette algue, avec, pour conséquence, le déclin des populations des daphnies, qui se répercute jusqu'au sommet de la chaîne alimentaire (Winder et Schindler, 2004). En effet, le réchauffement des océans au printemps entraîne un décalage entre la reproduction des oiseaux marins et la disponibilité de leurs proies (Richardson, 2008). De plus, l'augmentation de la température de l'océan entraîne une migration du plancton vers les pôles, ce qui pourrait engendrer une reproduction plus nordique des océanites tempête. L'étude de la plasticité phénotypique de ces oiseaux pour faire correspondre la reproduction avec une disponibilité alimentaire suffisante est cruciale pour comprendre l'évolution de la dynamique de ces populations.

Les modèles des changements globaux prédisent une réponse modérée de la pluviométrie, ce qui ne devrait pas avoir d'impact sur la reproduction des océanites tempête. Les modèles

climatiques prédisent également l'augmentation des températures qui auront des conséquences néfastes sur la viabilité des œufs et des juvéniles (Wentz et *al.*, 2007), ou encore la diminution des mouvements d'upwelling, très productifs pour l'écosystème marin, pendant la période de reproduction de l'océanite tempête, qui entraînera une baisse de la disponibilité des proies (Wolf et *al.*, 2010).

L'ensemble des prédictions climatiques prévoit des écosystèmes marins moins productifs, des environnements plus chauds avec des épisodes météorologiques extrêmes entraînant un déclin des populations d'oiseaux marins.

Face à ce déclin prédit, il est crucial de mettre en place des projets de sauvegarde des populations d'oiseaux marins. L'étude de la typologie des sites de reproduction est déterminante pour orienter les mesures de gestion. Ainsi, connaître la typologie des sites favorables aux océanites peut permettre l'élaboration de sites de nidification artificiels idéals pour sa reproduction afin d'augmenter ses effectifs de manière significative. La gestion du milieu est également très importante. Elle doit passer par la gestion de la végétation et par la limitation de la fréquentation humaine qui a tendance à dégrader le milieu et à perturber les espèces locales (Cairns, 1980). Pour cela, la sensibilisation des acteurs locaux semble indispensable.

Le principal facteur de la dynamique des populations d'oiseaux marins reste les ressources alimentaires disponibles. Connaître les zones d'alimentation des océanites tempête peut permettre la mise en place d'actions pour le maintien de cette ressource alimentaire. La pose de GPS miniaturisés sur certains océanites de la colonie de l'archipel de Molène est prévu pour l'année prochaine, afin de répertorier les zones d'alimentation exploitées par les individus lors de leur reproduction.

Bibliographie

Aguirre A., Tabor G. (2004a). Ecosystem health and sentinel species: adding an ecological element to the proverbial "Canary in the Mineshaft". *EcoHealth*, 1: 226-228.

Aguirre A., Tabor G. (2004b). Introduction: marine vertebrates as sentinels of marine ecosystem health. *EcoHealth*, 1: 236-238.

Aqua portail. Définition Thermocline [en ligne]. Aquaportail, 2019 [consulté le 27/05/2019]. Disponible sur : <https://www.aquaportail.com/definition-1067-thermocline.html>

Babott H.G. (1937). Effect of temperature, humidity, and other factors on hatch of hen's eggs and on energy metabolism of chick embryos. *Department of Agriculture, Technical Bulletin*, 553: 1-45.

Barbraud C., Rolland V., Jenouvrier S., Nevoux M., Delord K., Weimerskirch H. (2012). Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 454: 285-307.

Beauchamps P.G. (2010). La réserve naturelle d'Iroise. *Réserves Naturelles de France/ Terre Sauvage*, 2 p.

Beck J. R., Brown D.W. (1972). The biology of Wilson's Storm Petrel, *Oceanites oceanicus* (Kuhl). *British Antarctic Survey Bulletin*, 69: 1-54.

Belkatir S., Coutens C., Rondeau N. Circulation thermohaline océanique [en ligne]. EMSE [consulté le 3/06/2019]. Disponible sur : <https://www.emse.fr/~bouchardon/enseignement/processus-naturels/Ocean%20%20Circulation%20thermohaline%20-%20Belkatir%20Coutens%20&%20Rondeau.htm# A.1>

Bester A.J., Priddel D., Klomp N.I., Carlile N., O'Neil L.E. (2007). Reproductive success of the Providence Petrel *Pterodroma solandri* on Lord Howe Island, Australia. *Marine Ornithology*, 35: 21-28.

BirdLife International (2012). Spotlight on seabirds [en ligne]. Presented as part of the BirdLife State of the world's birds website [consulté le 14/08/2019]. Disponible sur : <http://www.birdlife.org/datazone>

Bolton M. (1995). Energy expenditure, body-weight and foraging performance of Storm Petrels *Hydrobates pelagicus* breeding in artificial nesting chambers. *Ibis*, 138: 405-409.

Bourgeois K., Vidal E. (2007). Yelkouan shearwater nest-cavity selection and breeding success. *Comptes Rendus Biologies*, 330: 205-214.

Bried J., Pontier D., Jouventin P. (2003). Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Animal Behaviour*, 65: 235-246.

Brooke M. (1978). Weights and measurements of the Manx shearwater, *Puffinus puffinus*. *Journal of Zoology*, 186: 359-374.

Buckley F.G., Buckley P.A. (1980). Habitat selection and marine birds. In Burger J., Olla B.J., Winn H.E. (Eds), *Behavior of Marine Animals*, vol. 4. New York, Plenum: 69-112.

- Burger J., Gochfeld M. (2004). Marine birds as sentinels of environmental pollution. *EcoHealth* 1, 263-274.
- Cadiou B. (2001). The breeding biology of the European Storm-Petrel *Hydrobates pelagicus* in Brittany, France. *Atlantic Seabirds*, 3: 149-164.
- Cadiou B. (2002). Conservation de l'avifaune en milieu insulaire : le cas de l'océanite tempête. *Penn ar Bed*, 185: 87-93.
- Cadiou B., Bioret F., Chenesseau D. (2010). Response of breeding European Storm Petrels *Hydrobates pelagicus* to habitat change. *Journal of Ornithology*, 151: 317-327.
- Cadiou B. (2018). Iroise 2018 – Programme de suivi des populations de puffin des Anglais et d'océanite tempête. *Rapport d'activité 2018 de la Réserve Naturelle d'Iroise*, 1-8.
- Cadiou B., Mahéo H. (2019). Bilan d'un demi-siècle de suivis des colonies d'Océanite tempête *Hydrobates pelagicus* de l'archipel de Molène. *Alauda*, 87: 125-136.
- Cairns D. (1980). Nesting density, habitat structure and human disturbance as factors in black guillemot reproduction. *Wilson Bulletin*, 92: 350-361.
- Chastel O., Weimerskirch H., Jouventin P. (1995). Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology*, 76: 2240-2246.
- Cheng L.J., Zhu J., Abraham J., Trenberth K.E., Fasullo J.T., Zhang B., Yu F., Wan L., Chen X., Song X. (2019). 2018 continues record global ocean warming. *Advances in Atmospheric Sciences*, 36: 249-252.
- Davis P. (1957). The breeding of the Storm Petrel. *British Birds*, 50: 85-384.
- Dee Boersma P., Wheelwright N.T. (1979). Egg neglect in the procellariiformes: reproductive adaptations in the fork-tailed storm-petrel. *The Condor*, 81: 157-165.
- D'Elbée J., Hémerly G. (1998). Diet and foraging behaviour of the British Storm Petrel *Hydrobates pelagicus* in the Bay of Biscay during summer. *Ardea*, 86: 1-10.
- De Szoeké S.P., Fairall C.W., Wolfe D.E., Bariteau L., Zuidema P. (2010). Surface flux observations on the southeastern tropical Pacific Ocean and attribution of SST errors in coupled ocean-atmosphere models. *Journal of Climate*, 23: 4152-4174.
- Einoder L.D., Emmerson L.M., Southwell D.M., Southwell C.J. (2014). Cavity characteristics and ice accumulation affect nest selection and breeding in snow petrels *Pagodroma nivea*. *Marine Ornithology*, 42: 175-182.
- Fagundes A.I., Ramos J.A., Ramos U., Medeiros R., Paiva V.H. (2016). Breeding biology of a winter-breeding procellariiform in the North Atlantic, the Macaronesian shearwater *Puffinus Iherminieri baroli*. *Zoology*, 119: 421-429.
- Fichaut B., Suanez S. (2007). Les amas cyclopéens de Banneg. *Penn ar Bed*, 199: 13-24.

- Fricke E.C., Blizzard K.M., Gannon D.P., Mauck R.A. (2015). Model of burrow selection predicts pattern of burrow switching by Leach's Storm-Petrels. *Journal of Field Ornithology*, 86: 326-336.
- Gabrielsen G.W., Mehlum F., Nagy K.A. (1987). Daily energy expenditure and energy utilization of free-ranging Black-legged Kittiwakes. *The Condor*, 89: 126-132.
- Grémillet D., Ponchon A., Paleczny M., Palomares M.L., Karpouzi V., Pauly D. (2018). Persisting worldwide seabird-fishery competition despite seabird community decline. *Current Biology*, 28: 1-5.
- Harding A., Piatt J., Schmutz J., Schultz M., Van Pelt T., Kettle A., Speckman S. (2007). Prey density and the behavioral flexibility of a marine predator: the Common Murre (*Uria aalge*). *Ecology*, 88: 2024-2033.
- Henderson E.W. (1930). Growth and development. XVI. The influence of temperature and breeding upon the rate of growth of chick embryos. *Missouri, Agricultural Experiment Station Research Bulletin*, 149: 1-47.
- Ifremer. Vents, upwelling, et la chaîne alimentaire [en ligne]. Futura Planète, 2003, 2015 [consulté le 3/06/2019]. Disponible sur : <https://www.futura-sciences.com/planete/dossiers/climatologie-phenomene-el-nino-246/page/6/>.
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species [en ligne], Version 2018-2 [consulté le 7/08/2019]. Disponible sur : <http://www.iucnredlist.org>.
- Lau N.C. (1996). Interactions between Global SST Anomalies and the Midlatitude Atmospheric Circulation. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 78: 21-33.
- Lei B.R., Green, J.A., Pichegru L. (2014). Extreme microclimate conditions in artificial nests for endangered African Penguins. *Bird Conservation International*, 24: 201-213.
- Le Gall J.Y., Cadiou B., Le Hir M., Brigand L. (2007). *Réserve naturelle d'Iroise. Rapport d'activité 2007. Bretagne Vivante*, 50 p.
- Mejias M.A., Wingate D.B., Madeiros J.L., Wiersma Y.F., Robertson G.J. (2017). Nest-cavity selection and nesting success of Bermudian White-Tailed Tropicbirds (*Phaeton lepturus catesbyi*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 129: 586-599.
- Montevecchi W.A., Birt-Friesen V.L., Cairns D.K. (1992). Reproductive energetics and prey harvest of leach's Storm-petrels in the northwest Atlantic. *Ecology*, 73: 823-832.
- Noblet E., Le Nevé A. (2003). Life « Archipels et îlots marins de Bretagne » ; Recueil d'expériences. *Bretagne Vivante SEPNEB / Commission européenne / Ministère de l'Écologie et du Développement durable / Communauté urbaine de Brest*, 32 p.
- Offredo C., Cadiou B., Monnat J.-Y. (1995). Oiseaux de mer de Bretagne. *Penn ar Bed, numéro hors série (2de édition révisée)*, 120 p.

- Ollason J.C., Dunnet G.M. (1979). Age, experience and other factors affecting the breeding success of the fulmar, *Fulmarus glacialis*, in Orkney. *Journal of Animal Ecology*, 47: 961-976.
- Peck D., Smithers B., Krockenberger A., Congdon B. (2004). Sea surface temperature constrains wedge-tailed shearwater foraging success within breeding seasons. *Marine Ecology Progress Series*, 281: 259-266.
- Pennycuik C.J. (1959). Gliding flight of the fulmar petrel. *Journal of Experimental Biology*, 37: 330-338.
- Ramirez F., Afan I., Tavecchia G., Catalan I.A., Oro D., Sanz-Aguilar A. (2016). Oceanographic drivers and mistiming processes shape breeding success in a seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 20152287.
- Ramos J.A., Monteiro L.R., Sola E., Moniz Z. (1997). Characteristics and competition for nest cavities in burrowing procellariiformes. *The Condor*, 99: 634-641.
- Raven J., Caldeira K., Elderfield H., Hoegh-Guldberg O., Liss P., Riebesell U., Sheperd J., Turley C., Watson A. (2005). Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. *Royal Society Policy Document*, 60 p.
- R Development Core Team. (2018) R: A language and environment for statistical computing [en ligne]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing (version 3.5.1) [consulté le 16/08/2019]. Disponible sur : <http://www.Rproject.org/>.
- Richardson A.J. (2008). In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 279-295.
- Ricklefs R.E. (1990). Seabird life histories and the marine environment: some speculations. *Colonial Waterbirds*, 13: 1-6.
- Robert A., Paiva V.H., Bolton M., Jiguet F., Bried J. (2014). Nest fidelity is driven by multi-scale information in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1793), 20141692.
- Ronan N.A. (2002). Habitat Selection, Reproductive Success, and Site Fidelity of Burrowing Owls in a Grassland Ecosystem. *Master of Science Thesis in Wildlife Science, Oregon State University*, 68 p.
- Saether B.E., Andersen R., Pedersen H.C. (1993). Regulation of parental effort in a long-lived seabird: an experimental manipulation of the cost of reproduction in the antarctic petrel, *Thalassoica antarctica*. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 33: 147-150.
- Schramm M. (1986). Burrow densities and nest site preferences of petrels (Procellariidae) at the Prince Edward Islands. *Polar Biology*, 6: 63-70.
- Sieving K.E., Willson M.F. (1998). Nest predation and avian species diversity in northwestern forest understory. *Ecology*, 79: 2391-2402.

Smale D., Wernberg T., Oliver E., Thomsen M., Harvey B., Straub S., Burrows M., Alexander L., Benthuyzen J., Donat M., Feng M., Hobday A., Holbrook N., Perkins-Kirkpatrick S., Scannell H., Sen Gupta A., Payne B., Moore P. (2019). Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nature Climate Change*, 9: 306-312.

Soldatini C., Albores-Barajas Y.V., Massa B., Gimenez O. (2014). Climate driven life histories: the case of the Mediterranean Storm Petrel. *PLoS ONE*, 9: 1-10.

Stokes D., Dee Boersma P. (1998). Nest-site characteristics and reproductive success in Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*). *The Auk*, 115: 34-49.

Thibault J.C. (1994). Nest-site tenacity and mate fidelity in relation to breeding success in Cory's Shearwater *Calonestris diomedea*. *Bird Study*, 41: 25-28.

Thompson K.R., Furness R.W. (1991). The influence of rainfall and nest-site quality on the population dynamics of the Manx shearwater *Puffinus puffinus* on Rhum. *Journal of Zoology*, 225: 427-437.

Warham J. (1990). The petrels: their ecology and breeding systems. *Academic Press, London, San Diego*, 452 p.

Weimerskirch H. (1990). The influence of age and experience on breeding performance of the Antarctic fulmar, *Fulmarus glacialis*. *Journal of Animal Ecology*, 59: 867-875.

Weimerskirch H. (1992). Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos*, 64: 464-473.

Wentz F.J., Ricciardulli L., Kyle H., Mears C. (2007). How much more rain will global warming bring? *Science* 317: 233-235.

Williams G.C. (1966). Adaptation and natural selection. *Princeton University Press*, 307 p.

Winder M., Schindler D.E. (2004). Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology*, 85: 2100-2106.

Wolf S.G., Snyder M.A., Sydeman W.J., Doak D.F., Croll D.A. (2010). Predicting population consequences of ocean climate change for an ecosystem sentinel, the seabird Cassin's auklet. *Global Change Biology*, 16: 1923-1935.

Annexes

annexe 1 : Bordereau de terrain avec quelques exemples de sites de reproduction

col : EK	Environnement extérieur										Environnement intérieur										Obs	Prod	Remarques												
	hab		topographie		type de cavité		physique		biotique		physique		biotique		physique		biotique																		
	date :	Site	MF	Pls	Bl	CG	M	SR	FR	TR	TP	pen	exo	stad	recvrmt	esp	végétales	goélands	cormorans	nicheurs				site relié	à un autre	nb	issues	inclinaison	site	sol	parois	toit	tunnel	D	S
2019	36 o											0	NE	1	5	cochléaire			3	CH			1		-5	T	R/R	R	+			40	M	o	
	37E1 o		+								35	SO	2	100	armérie						56		2		-35	T	T/R	T	+			40	M	o	
	37E2 o		+								35	SO	2	100	armérie						56		2		-35	T	T/T	T	+			60	M	o	
	37F o		+								34	SO	2	100	armérie						56		2		-40	T	T/T	T	+			?		n	fond inaccessible
	38 o		+								29	S	3	100	silène								1		31	T	T/T	T	+			?		n	fond inaccessible
	39 o		+								22	S	2	100	armérie								1		-34	T	T/T	T	+			35	M	o	
	40E-D1 M		+																															n	
	40E-D2 o		+								16	N	2	100	silène								2		10	T	PVC	PVC	+			35	M	o	site refait en PVC

Légende :

EK = Enez-Kreiz

hab = site habitable (o = oui ; M = mort)

topographie : MF = microfalaize ; Pls = pelouse ; Bl = blocs ; CG = cordon de galets ; M = muret

type de cavité : SR = site naturel sous roche ; FR = faille dans roche ; TR = terrier sous roche ; TP = terrier dans pelouse

Pente = pente du terrain en °

Expo = exposition du site

Stad vgtat = stade de la végétation (1 = roche ; 2 = strate herbacée basse ; 3 = strate herbacée haute)

Recvrmt végétal = recouvrement végétal en %

Cormorans nicheurs : CH = cormorans huppés

Sol/parois/toit = substrat (T = terre ; R = roche)

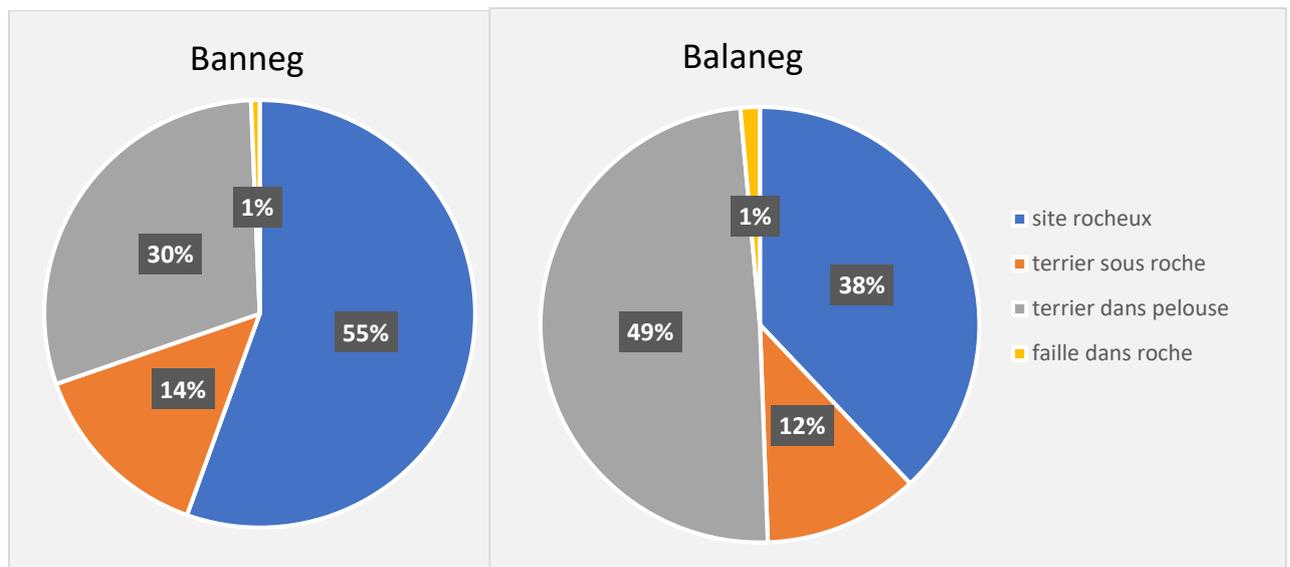
Tunnel : D = droit ; S = sinueux

Dist ent/nid = distance de l'entrée du site à la cuvette de ponte en cm

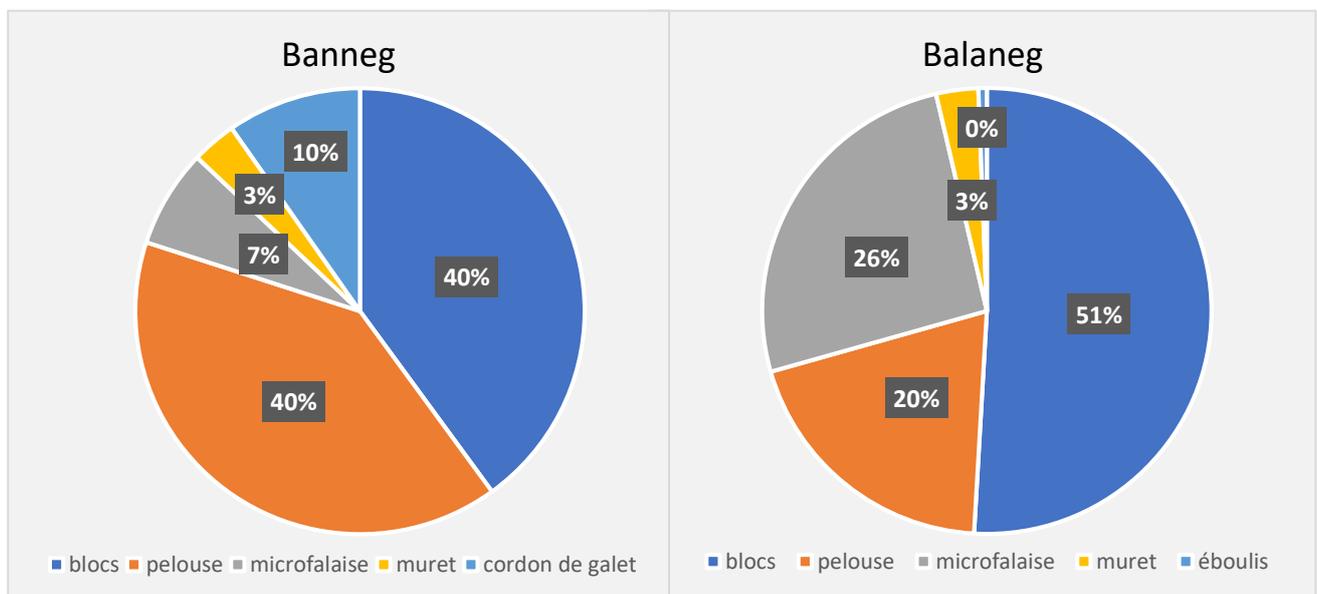
Obs = observation du site (M = à la main)

Prod = suivi de la reproduction du site possible (o = oui ; n = non)

Annexe 2 : Représentation des différentes topographies des îlots étudiés : Banneg et Balaneg



Annexe 3 : Représentation des différents types de cavités des îlots étudiés : Banneg et Balaneg



Résumé

Mots clefs : *Hydrobates pelagicus*, succès reproducteur, climat, typologie des sites de reproduction, fidélité, données biométriques

Les changements globaux entraînent une hausse de la température de la mer ce qui bouleverse cet écosystème et les réseaux trophiques associés. Les oiseaux marins, comme l'océanite tempête, sont considérés comme bio-indicateur de l'écosystème marin, mais sont également le groupe d'oiseau le plus menacé au monde. Pour les préserver, il est crucial de comprendre tous les facteurs qui influencent leur succès reproducteur. Ainsi, un premier GLM a permis d'étudier l'influence des données océanographiques et météorologiques sur la reproduction de l'océanite tempête. La SST en été, la SST en hiver, le maximum des précipitations en 24h en mai et juin, et les rafales maximales en juillet et août, impactent de manière significative le succès reproducteur. Un second GLM réalisé sur les typologies des sites de nidifications a révélé l'impact de l'inclinaison du site, du recouvrement végétal, de la distance entre l'entrée du site et la cuvette de ponte, et de la pente du terrain sur la reproduction de ce Procellariiforme. Enfin, la fidélité des individus entre eux, ainsi que leur poids, sont également des facteurs qui impactent leur reproduction.

Key words : *Hydrobates pelagicus*, breeding success, climate, typology of breeding sites, fidelity, biometric data

Global changes have increased the temperature of the sea that was disrupting this ecosystem and the associated food webs. Seabirds, such as storm petrels, are considered to be a bioindicator of the marine ecosystem, but are also the most threaten group of bird families in the world. To preserve them, it is crucial to understand all the factors that influence their reproductive success. Thus, a first GLM allowed to study the influence of the oceanographic and meteorological data on the breeding of storm petrels. Summer and winter SST, maximum precipitation in 24 hours in May and June, and maximum gusts in July and August, have a significant impact on breeding success. A second GLM performed on the typology of the nesting sites revealed the impact of the slope of the site, the vegetation cover, the distance between the entrance to the site and the nest scrape, and the slope of the ground on the breeding of this Procellariiforme. Finally, the fidelity of mates, as well as their weight, are also factors that impact their breeding.