

**Thèse présentée pour obtenir le grade de Docteur de l'Université Louis Pasteur
Strasbourg I**

Discipline : Science du Vivant

Spécialité : Physiologie et Biologie des Organismes, Populations, Interactions

par Lorien Pichegru

Stratégies de recherche alimentaire d'oiseaux marins vulnérables dans le Benguela.



Soutenue publiquement le 17 mars 2008

Membres du jury:

Directeur de thèse	David Grémillet, Chargé de Recherche, CNRS, Montpellier
Co-directeur de thèse	Peter Ryan, Professeur, Université du Cap, Cape Town
Co-directeur de thèse	Yvon le Maho, Directeur de Recherche, CNRS, Strasbourg
Rapporteur interne	Francois Gauer, Professeur, Université Louis Pasteur, Strasbourg
Rapporteur externe	Stefan Garthe, Professeur, Kiel, Allemagne
Rapporteur externe	José Manuel Arcos, PhD, Barcelone, Espagne
Examineur	Thierry Boulinier, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier



Remerciements

Ma reconnaissance la plus grande va avant tout à David Grémillet, pour son excellent encadrement, pour sa confiance dans mon travail sur le terrain, pour m'avoir fait découvrir le bonheur d'apprécier l'odeur du guano, m'avoir laissé le temps de faire mon chemin de pensée tout en étant disponible chaque minute pour des conseils toujours appropriés, pour cette année au Cap (waw ! merci !), pour ce soutien qui continue dans le futur et aussi tout simplement pour m'avoir offert l'opportunité de faire cette thèse.

Merci aussi à Peter Ryan pour son pointillisme scientifique, sa disponibilité sur le terrain, une complicité discrète et sa passion intacte au fil des années que l'on envie.

Je remercie chaleureusement mes rapporteurs, François Gauer, Stefan Garthe, Pep Arcos et Thierry Boulinier, d'avoir accepté de prendre le temps d'évaluer ce travail.

Merci également aux membres de mon comité de thèse, Etienne Danchin, Ronald Noë et Jean-Yves Georges pour m'avoir guidée régulièrement tout au long de la thèse.

Merci bien sûr à Yvon Le Maho pour m'avoir orientée vers le bon choix du DEPE pour ma thèse.

Merci à l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, l'Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé et le Ministère de la Recherche pour le soutien financier, à l'ACI (encore merci David) et l'Université du Cap pour le soutien logistique.

Merci à Catherine Florentz pour son écoute, et à Joëlle Hübe, Fanny Humel et Anne Winter.

Merci à Morné du Plessis pour son accueil plein d'humanité au Fitz, et merci à toute l'équipe du Fitz, à Phil Hockey pour ses idées bouillonnantes, Margaret pour son efficacité à trouver des articles introuvables, Hillary et Charleen pour leur disponibilité, Chris et Lionel pour réussir à toujours fournir l'infournissable, aux Tuesday discussion groups et aux Friday morning teas pour contribuer à cette atmosphère scientifique chaleureuse et décontractée.

Merci à toute l'équipe du DEPE, en particulier Jacqueline et Martine pour leur efficacité et leurs réponses à toutes questions, Yannick pour sa gentillesse, Alex pour sa routine d'analyse des tracés de manchots mais aussi pour l'affût à blaireaux, Caro, Damien Chevallier de m'avoir pris la main pour mes premiers pas dans ArcView, Sylvie Massemin pour avoir été là avant aussi, Audrey et Sab ensemble depuis le début, Hélène, et tous les autres pour les pauses cafés ou clopes mais aussi pour les discussions scientifiques stimulantes.

Merci à Jean-Dominique Lebreton et Philippe Jarne de m'avoir accueillie au CEFÉ en cette fin de thèse (j'aurai rentabilisé mon bureau...). Merci en particulier à Thierry Boulinier pour son accueil chaleureux, à Mireille (que ferions-nous sans toi?) et à toute l'équipe ESP : Claire, Arnaud, Marcel, Philippe, Adèle, Afiwa et Marie pour leur accueil et leur amitié.

Merci sincèrement à tous ceux qui ont été indispensables à l'acquisition des données, tout particulièrement à Selma Sari pour les fous rires lors des 4 mois de vie commune, à Ahmed Saeed pour sa gentillesse (à bientôt sur Socotra), à Grégoire Küntz pour ses blagues si fines, et Thierry Lengagne pour la recette des moules et les bains de nuit. Merci aussi à tous ces fous, manchots et cormorans pour avoir contribué à la science bien à leur insu et m'avoir marquée de cicatrices que je peux maintenant fièrement exhiber aux colloques sur les oiseaux marins...

Merci aux South African National Parks (West Coast, Table Mountain & Addo) et à Cape Nature Conservation pour les autorisations et le support logistique sur place. Merci en particulier à Pierre Nel et Freddy sur Malgas ; à Guy Paddyachee pour son aide désintéressée, Lloyd Edwards pour son bateau pour aller sur Bird Island et Jimmy Campbell pour son hélicoptère pour en revenir, à Tony & Marius pour leur générosité et les alikreukels ; à Lauren Waller, aussi pour les futures collaborations, Wilfred Chivell pour les requins blancs, Om Koos pour son talent de skipper dans la forte houle +-(et Penelope pour sa douceur sur Dyer ; à Jacqueline Simon et Mark Kun pour tenir les manchots à Boulders ; enfin merci à Kathy Peard et Jean-Paul Roux pour leur aide en Namibie.

Rien n'aurait été possible sans les loggers et les conseils de Gerrit Peters, Giacomo Dell'Omo et Akiko Kato, merci à eux.

Un merci général au Marine and Coastal Management pour cette base de données époustouflante, et en particulier à Rob Crawford, Carl van der Lingen, Lynn Shannon, Janet Coetzee, Bruce Dyer & Leisha Upfold pour leur aide et leur soutien enthousiaste.

Merci à Jipé Robin pour ses conseils précis et clairs de méthodologie pour la calorimétrie et Liesl Phigeland pour l'aide technique au Cap.

Merci à René Navarro pour son soutien calme, Les Underhill pour ses conseils et son amitié et Anton Wolfhaardt pour ses ptis dessins de manchots.

Merci aussi finalement à Vincent Bretagnolle, car après tout c'est grâce à son appréciation de mon travail de DEA que j'ai pu avoir cette bourse de thèse...

Enfin et surtout merci à Clairette pour les discussions de thèse 12h d'affilée sans interruption, pour le soutien msn à toute heure, les huîtres, le Melocoton, Paris, Bird et San Francisco bientôt, Nadia pour la psy, allez ptet qu'un jour la vie on pourra la trouver simple, Choupette mon inspiration et pour cette vie dans la maison du Bonheur, Vaness pour le poème qu'elle fait de la vie, Yano le lucky luke de la réponse électronique et pour ses ptis dessins de fous, ma ptite femme pour sa fidélité et les questions existentielles sans réponse, Sabrina encore pour son coup de main du tout dernier bout & sa petite famille boulonnaise pour son hospitalité, Clem parce qu'il n'y a pas de mot quand on partage autant, JiBé pour son style d'écriture et pour les longues discussions nocturnes, Maydad for sharing the birds and the solitude, Katia et son sable qui réchauffe le coeur, l'alcool de rendre la vie plus drôle, Amélie pour le traderidera, Joël et son romantisme, Djé les cormorans resteront notre aile en commun, merci pour les conseils cinglants sur la thèse, Jojo pour toute son affection et ses plateaux de fruits de mer, Nany pour les parties de belote et de boggle, Ilan pour avoir accompagné merveilleusement ces premiers moments, Manfred pour son modèle extrêmement utile, Mlinette pour sa générosité et pour avoir égayé ces loooongues journées au cefe grâce à son humour un pti peu vulgaire quand même, si si, mais c'est comme ça qu'on l'aime, Luis pour son hospitalité et ses talents culinaires, David d'avoir été ce qu'il a été, Odette et sa straightmindedness, Deon et ses cookies, Suzette Massal pour son soutien crucial durant cet effort marathonien de la rédaction, Francesco, Massilva et Amédé pour la colloc' sur Montpel, Hannah et son humour so british, Régis un jour peut-être, GM pour ses histoires, Bidi pour avoir été là presque jusqu'au bout, ma mère pour pouvoir toujours compter sur elle, Raphaël le petit rayon de soleil & sa maman Fabiflu, Thomas pour partager des doutes, Gilles pour sa douceur, la Hollande pour les tulipes que je n'ai jamais vues, et Ralf parce que sur le terrain ou dans les bars, en Ecosse ou en Namibie, durant ces longues heures de discussion en complet désaccord, peut-être que des fois quelques éléments ont éventuellement pu être constructifs, mais merci surtout pour le reste...

Stratégies de recherche alimentaire d'oiseaux marins vulnérables dans le Benguela.

PUBLICATIONS présentées au cours de la thèse :

Pichegru L., Ryan P.G., van der Lingen C.D., Ropert-Coudert Y., Coetzee J., Grémillet D. (2007)

Foraging strategies and energetics of Cape gannets *Morus capensis* feeding on live prey and fishery discards in the Benguela upwelling system. *Marine Ecology Progress Series* **350**:127-136.

Pichegru L., Ryan P.G., Crawford R.J.M., van der Lingen C.D. & Grémillet D. (soumis).

Behavioural latency impedes adaptation of a colonial seabird to environmental change.

Grémillet D., **Pichegru L.**, Kuntz G., Woakes A.G., Wilkinson S., Crawford R.J.M. & Ryan P.G.

(2008). A Junk-food Hypothesis for gannets feeding on fishery waste. **18**:1-9 *Proceedings of the Royal Society, London B*.

Grémillet D., **Pichegru L.**, Siorat F. & Georges J.-Y. (2006). Conservation implications of the mismatch between population dynamics and foraging effort in Northern gannets from the English Channel. *Marine Ecology Progress Series* **319**:15-25.

Pichegru L., Ryan P.G., Gimenez O., Lewis S., Petersen S., Le Bohec C., van der Westhuisen J.,

van der Lingen C.D. & Grémillet D. (soumis). Using GPS- tracking to design Marine Protected Areas for threatened seabirds in the Benguela Current.

PUBLICATIONS non présentées dans la thèse

Massemin-Challet S., Gendner J.-P., Samtmann S., **Pichegru L.**, Wulgué A. & Le Maho Y. (2006)
Are settled storks (*Ciconia ciconia*) more efficient than migrant in terms of breeding success?
Ibis **148**:503-508.

Le Bohec C., Visagie J., van der Lingen C., Pinaud D., Ryan P.G., **Pichegru L.** & Grémillet D.
(soumis) Linking foraging hot spots of seabirds with the distribution of pelagic prey.

Ryan P.G., **Pichegru L.**, Kato A., Ropert-Coudert Y., Fort J. & Grémillet D. (en préparation)
Foraging ecology of breeding Cape cormorants (*Phalacrocorax capensis*).

COMMUNICATIONS ORALES

2006: 9th International seabird conference, Aberdeen, Scotland. 1-3 Sept. 2006.

Pichegru L., Ryan P., van der Lingen C., Ropert-Coudert Y. & Grémillet D. How to deal with contrasting environments? A comparison of foraging strategies of Cape gannets from colonies within and outside an upwelling system.

2007: 21st Annual meeting for the Society for Conservation Biology, Port Elizabeth, South Africa. 1-5 July 2007.

Pichegru L., Ryan P., Lewis S, Petersen S., Le Bohec C. & Grémillet D. Using GPS tracking to design Marine Protected Areas for Vulnerable seabirds in the Benguela.

De Ponte M., Musangu M.M., **Pichegru L.** Great White Pelican (*Pelecanus onocrotalus*) predation on South African west coast islands and its impact on seabird populations.

TABLE DES MATIERES

INDEX DES TABLES ET FIGURES	1
<u>PARTIE 1 INTRODUCTION.....</u>	7
I L'ENVIRONNEMENT DES PREDATEURS MARINS EST VARIABLE	8
1- Variabilité océanographique	8
Variabilité physique mondiale	8
L'upwelling côtier en général, le Benguela en particulier	8
2- Variabilité biologique : du plancton aux prédateurs.....	11
Le « bottom-up control » et l'écosystème en « wasp-waist »	11
Les petits pélagiques (les clupéidés) et le changement de régime	12
Variabilité en qualité nutritive des espèces de poissons	14
3- Variabilité anthropique et changements globaux.....	14
Changements climatiques et réchauffement global.....	14
Les prédictions en Afrique australe	15
Surexploitation des stocks de poissons par les pêcheries.....	16
Déstructuration des écosystèmes	16
Les déchets de pêche.....	19
II REPONSE DES PREDATEURS A LA VARIABILITE ENVIRONNEMENTALE.....	20
1- L'évolution des oiseaux marins dans leur milieu.....	20
Histoire de vie des oiseaux marins : le « seabird syndrome »	20
Stratégies d'allocation d'énergie et compromis : le rôle crucial de la saison de reproduction	22
2- Réponse à la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement.....	23
Flexibilité comportementale des prédateurs marins supérieurs	24
Variabilité des réponses selon les caractéristiques et marge d'action.....	26
Un seuil critique de disponibilité des proies	27
En deçà du seuil : émigration ou mortalité adulte.....	28
3- Changements climatiques et conséquences sur les oiseaux marins.....	28
Effets positifs des changements climatiques.....	28
Effets négatifs des changements climatiques.....	29
4- Réponses à la variabilité environnementale induite par les pêcheries et l'influence anthropique... 30	30
Augmentation artificielle des populations de prédateurs marins	30
Conséquence énergétique et hypothèse de la « Junk-food »	31
Fragilité de ces populations dépendantes et de leurs voisins... ..	31
III APPLICATION DE LA BIOTELEMETRIE A LA CONSERVATION	32
1- Etat des lieux : biodiversité marine et rôle des océans.....	32
Le défi de la conservation marine	32
Biodiversité marine et rôle clé des océans	32
Etat de la biodiversité marine.....	33
2- Quelques exemples de solutions.....	33
La limitation des pêches.....	33
La réduction des déchets de pêche et des prises accidentelles.....	34
L'aquaculture	34
La restauration des milieux	34
L'élimination des nuisibles	34
La prévention : sensibilisation du public	35
3- Les Aires Marines Protégées	35

Naissance des AMP	35
Définition & objectifs des Aires Marines Protégées.....	36
La conception des AMP : un challenge	37
4- <i>Des AMP pour les prédateurs supérieurs et l'utilisation de la biotélémetrie</i>	37
Rôle écosystémique des prédateurs marins.....	38
Manques et moyens.....	38
Application de la biotélémetrie à la conservation.....	39
5- <i>Les conflits avec les pêcheurs</i>	39
OBJECTIFS DE LA THESE	41
<u>PARTIE 2 METHODOLOGIE</u>	42
I SITE ET MODELES D'ETUDE.....	43
1- <i>Le Benguela et ses îles, historique de l'exploitation par l'homme</i>	43
2- <i>Le fou du Cap</i>	46
3- <i>Le manchot du Cap</i>	48
II LE SUIVI GPS, L'ANALYSE SPATIALE ET AUTRES DONNEES.....	49
1- <i>Le suivi GPS</i>	50
Les appareils	50
Le déploiement des GPS, GPS-TD et TDR	51
Le contrôle et la variabilité de l'environnement	51
L'équipement de GLS et de HDDLR	52
2- <i>L'analyse spatiale</i>	52
Le filtre des données	52
Les plongées.....	54
Analyse des données GLS et HDDLR.....	55
Analyses kernel.....	55
3- <i>Les autres données</i>	56
Le modèle énergétique	56
Le contenu énergétique des proies des fous.....	56
Le régime alimentaire	56
Le succès reproducteur.....	57
Les données populationnelles	57
Les sondages hydroacoustiques	57
La distribution des bateaux de pêche et leurs prises	57
<u>PARTIE 3 REPONSE DES FOUS DU CAP A LA VARIABILITE SPATIALE DE LEUR ENVIRONNEMENT</u>	58
FORAGING BEHAVIOUR AND ENERGETICS OF CAPE GANNETS <i>MORUS CAPENSIS</i> FEEDING ON LIVE PREY AND FISHERY DISCARDS IN THE BENGUELA UPWELLING SYSTEM	60
<u>PARTIE 4 REPONSE DES FOUS DU CAP A LA VARIABILITE TEMPORELLE DE LEUR ENVIRONNEMENT</u>	71
BEHAVIOURAL LATENCY IMPEDES ADAPTATION OF A COLONIAL SEABIRD TO RAPID ENVIRONMENTAL CHANGE.....	73
<u>PARTIE 5 REPONSE DES FOUS A LA VARIABILITE D'ORIGINE ANTHROPIQUE DE LEUR MILIEU</u>	86
A JUNK-FOOD HYPOTHESIS FOR GANNETS FEEDING ON FISHERY WASTE	88
<u>PARTIE 6 APPLICATION DE LA BIOTELEMETRIE A LA CONSERVATION</u>	97
USING GPS-TRACKING TO DESIGN MARINE PROTECTED AREAS FOR TOP PREDATORS:.....	100

A CASE STUDY WITH TWO ENDEMIC SEABIRD SPECIES FROM THE BENGUELA UPWELLING.....	100
CONSERVATION IMPLICATIONS OF THE APPARENT MISMATCH BETWEEN POPULATION DYNAMICS AND FORAGING EFFORT IN FRENCH NORTHERN GANNETS FROM THE ENGLISH CHANNEL	113
<u>PARTIE 7 SYNTHÈSE & PERSPECTIVES</u>	125
I- SYNTHÈSE.....	125
1- <i>Flexibilité comportementale des fous du Cap en relation avec les conditions environnementales : augmentation de l'effort de recherche alimentaire face à une baisse de disponibilité des proies</i>	125
2- <i>Face à la contrainte spatiale de l'alimentation à partir d'un point central : le changement de régime alimentaire</i>	126
3- <i>Effets des déchets de pêche disponibles dans l'habitat des fous sur la dynamique de leurs populations</i>	126
4- <i>Contrainte de la structure sociale d'une espèce et seuil limite de densité de proies : implication pour une approche écosystémique des pêcheries dans le contexte des changements globaux</i>	127
5- <i>La biotélémétrie appliquée à la conservation</i>	128
6- <i>Des AMP en milieu hauturier pour les oiseaux marins</i>	129
7- <i>Elargissement de l'étude : perspectives générales</i>	131
II- PERSPECTIVES	132
1- <i>Echelle individuelle</i>	132
Dispersion et effort alimentaire des fous juvéniles	132
Ecologie hivernale des manchots	133
Flexibilité du comportement alimentaire selon le stade de reproduction.....	133
2- <i>Echelle populationnelle</i>	134
Emigration (ou non) des fous d'une colonie non-productive.....	134
L'écologie en mer des cormorans du Cap.....	134
Adaptation des manchots à la variabilité spatiale	135
Les Aires Marines Protégées peuvent-elles protéger les prédateurs marins ?	135
Combien de poissons pour le Benguela?	135
3- <i>Echelle méta-populationnelle</i>	136
Besoins énergétiques et compétition avec les pêcheries de 3 espèces d'oiseaux marins vulnérables endémiques au Benguela.....	136
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	137

INDEX DES TABLES ET FIGURES

Figure 1.1. Fonctionnement d'un upwelling. Les eaux de surface, pauvres en nutriment, sont poussées vers le large par les vents sous l'effet de la force de Coriolis (responsable de la divergence vers la gauche des courants dans l'hémisphère sud et vers la droite dans l'hémisphère nord), ce qui appelle les eaux intermédiaires (200-300m), riches en nutriments, à remonter à la surface.

Figure 1.2. Le courant du Benguela, caractéristiques bathymétriques et courants de surface (courtoisie du programme Benguela Current Large Marine Ecosystem).

Figure 1.3. Illustration d'un contrôle de type « wasp-waist » simplifié sur les populations de plancton et de prédateurs supérieurs (tiré de Cury et al. 2001)

Figure 1.4. Tendances globales des prises de pêche de sardines et d'anchois (en millions de tonnes) montrant (a) la synchronie de populations géographiquement très éloignées, et (b) l'alternance de phase des deux espèces de clupéidés (tiré de Cury et al. 2001)

Figure 1.5. Augmentation observée des températures atmosphériques globales des années 1990 et divers scénarios prédictifs pour le siècle en cours (IPCC 2001).

Figure 1.6. Prises de pêche mondiales depuis les années 1950. Les données des invertébrés, poissons plats, poissons pélagiques, des anchois du Pérou et des déchets de pêche proviennent des statistiques de la FAO ; les prises illégales, non reportées ou non réglementées ont été calculées par Pauly et al. 2002 (tiré de Pauly et al. 2002).

Figure 1.7. Situation des ressources marines mondiales, tendances depuis 1974 (FAO 2006)

Figure 1.8. Représentation schématique du rôle clé d'une étoile de mer *Pisaster* prédatrice sur un écosystème intertidale. (a) La prédation par *Pisaster* maintient la biodiversité, (b) la disparition de l'étoile de mer mène à un écosystème dominé par les moules, et réduit la diversité spécifique (tiré de Cury et al. 2001).

Figure 1.9. Le « seabird syndrome », ou comment les caractéristiques communes aux oiseaux marins (une reproduction à terre et une alimentation en mer) façonnent leurs traits d'histoire de vie.

Figure 1.10. Rôle central du comportement alimentaire dans les interactions entre populations et environnement. L'énergie acquise doit être partagée entre reproduction, survie et croissance. La reproduction et la survie adulte sont donc en compromis (inspiré de Boggs 1992).

Figure 1.11. Exemple de réponse fonctionnelle des prédateurs à la densité de leurs proies.

Figure 1.12. Temps passé sur la colonie par les guillemots de Troïl en reproduction en fonction de la densité de proies dans leur aire de recherche alimentaire (tiré de Harding et al. 2007)

Figure 2.1. Prises des sardines et des anchois par les pêcheries à la senne en Afrique du Sud (a) et en Namibie (b) de 1950 à 1997 (tiré de Crawford 1999).

Figure 2.2. Surface des colonies de fous du Cap et biomasse moyenne des petits poissons pélagiques (sardine et anchois) par décennie de la période 1950 - 2000, (a) en Namibie, (b) en Afrique du Sud (tiré de Crawford et al. 2007a).

Figure 2.3. Nombres de manchots du Cap sur Dyer Island (a) et en reproduction sur Robben Island (b) en relation avec la biomasse des anchois (a) et des sardines (b) estimée à partir de sondages hydroacoustiques en Afrique du Sud (tiré de Crawford 1999).

Figure 2.4. Centres de gravité des prises de sardines par les pêcheries à la senne. La taille du barycentre est proportionnelle à la quantité des prises (tiré de Fairweather et al. 2006a).

Figure 2.5. Localisation des 6 colonies de fous du Cap en Afrique australe (tiré de Crawford et al. 2007a).

Figure 2.6. Tendances populationnelles des trois colonies de fous du Cap sud-africaines (nombre de couples en reproduction).

Figure 2.7. Localisation des 30 colonies de manchots du Cap, dont certaines se sont éteintes entre 1978 et 2006 (tiré de Crawford et al. 2007b).

Figure 2.8. Photos des différents appareils déployés. (a) un GPS-TD (earth & Ocean Technologies, Kiel, Allemagne), (b) un enregistreur de pression et température (TDR, Little Leonardo, Tokyo, Japan), (c) un GLS (Global Location Sensors, earth & Ocean Technologies, Allemagne) fixé par une bague de Darvic sur une patte de fou du Cap, (d) un HDDLR (e) un GPS-TD fixé sur un manchot du Cap, (f) un GPS fixé sur un fou du Cap.

Figure 2.9. Détail d'un tracé GPS de fou du Cap. Les zones de tracé régulier indiquent quand l'oiseau se dirige directement vers un endroit. Les tracés sinueux représentent la recherche active de nourriture. Les trajets courts et droits révèlent les zones où l'oiseau s'est reposé en mer, généralement pour y passer la nuit (tiré de Grémillet et al. 2004).

Figure 2.10. Profils de différents types de plongées (tiré de Ropert-Coudert et al. 2006a).

Figure 3.1. *Morus capensis*. Distribution of the colonies (inset) and main currents in Southern Africa (modified from Miller et al. 2006).

Figure 3.2. *Morus capensis*. GPS tracks of foraging birds. Different colours show tracks from different birds (n = 27 birds from each island).

Figure 3.3. *Morus capensis*. Foraging range (density of GPS positions associated with feeding behaviour; n = 27 birds from each island) in relation to the distribution and abundance of (a) anchovies and (b) sardines. Colour code for the foraging range gives the contour levels covering 10% to 90% of the locations. Fish density is given in percentile.

Figure 3.4. *Morus capensis*. Percentage contribution by mass of prey items in the birds' diet (n = 28 birds from each colony).

Fig 4.1. Percentage contribution by mass of the four main prey items in the diet of Cape gannets from Malgas Island during four consecutive breeding seasons

Fig 4.2. Centres of gravity of the foraging positions of Cape gannets breeding on Malgas Island during the four consecutive breeding seasons from 2002-03 to 2005-06, and their foraging areas (MCP100%) during good and bad seasons (see results for details). The centres of gravity, with their variances, and average density of sardines and anchovies off the South African coast are also shown.

Fig 4.3. Foraging parameters of breeding Cape gannets during seasons 'a' or 'b', i.e. their diet comprised >50% or <25% of sardines and anchovies respectively.

Figure 5.1a. Distribution of commercial trawling effort in the Southern Benguela in 2005 by 20'x20' grid square.

Figure 5.1b. Number of trawls conducted every month in 2005 by industrial fisheries within the homerange of Cape gannets from Malgas Island (2005). The horizontal black bar shows the Cape gannet breeding season, and the horizontal white bar the non-breeding season.

Figure 5.2. Proportion by mass of different food types (vertical bars) in the diet of Cape gannets from Malgas Island during 2005 in relation to their breeding season (horizontal bar). Numbers at the top of the vertical bars indicate the number of birds sampled per month. Small pelagics are anchovies (*Engraulis encrasicolus*) and sardines (*Sardinops sagax*), and other fish species are mainly Saury (*Scomberesox saurus*). The secondary axis and the dotted line show the monthly average calorific value of the diet.

Figure 5.3. Combined home ranges of seven breeding (a) and non-breeding (b) Cape gannets in the Benguela as inferred from light levels recorded in 2005 by bird-borne Global Location Sensors (see methods for details). Lines indicate the 500 and 1000 m isobaths.

Figure 5.4. Number of dives per day (a), time spent underwater per day (b), time spent flying per day (c) and average dive depth (d) by Cape gannets between Jan – Nov 2005, showing one data point per day; values are means \pm s.e (N = 5-9). The horizontal bar shows breeding (black) and non-breeding (white) periods.

Figure 6.A.1. Map of the foraging grounds (Kernels 10-30-50-75 % and MCP 100 %) of breeding Cape gannets from Bird Island (Lambert's Bay), Malgas Island (Saldhana Bay) and Bird Island (Nelson Mandela Bay), and African penguins from Dassen Island, Robben Island, Boulders beach, Dyer Island and Bird Island (Nelson Mandela Bay) between 2002 and 2007.

Figure 6.A.2. Map of the annual fisheries catch in tons of combined anchovies and sardines off South Africa averaged between 2002 and 2006 (courtesy of H. Bohbot).

Figure 6.A.3. Proportion of annual catches by pelagic fisheries occurring in the areas where birds spent 3-100% of their time foraging. The proportion of the surface used by the birds in the different areas is also represented.

Fig. 6.B.1. *Morus bassanus*. Size of the northern colony on Rouzic, Sept-Iles archipelago, France, increased steadily throughout the second half of the 20th century. Colony size is given in ln of apparently occupied nests (AON). We also provide average annual growth rate (%) for different

time periods. Note that, even if colony growth rate is reduced in recent years, it is still twice as high as for gannet colonies around the British Isles (2% on average; see Wanless et al. 2005b).

Fig. 6.B.2. *Morus bassanus*. The French northern gannet colony on Rouzic (○) has increased faster than UK colonies of similar size (data from Wanless et al. 2005b, Fig. 3). Note that this is also true for Bass Rock colony, which is 2.7 times larger than Rouzic (48 065 vs. 17 700 apparently occupied nests, AON).

Fig. 6.B.3. *Morus bassanus*. Gannets from Rouzic work harder than gannets from colonies of similar size situated around the British Isles. Data from British Isles are taken from Lewis et al. 2001.

Fig. 6.B.4. *Morus bassanus*. Frequency distribution (% of all observations, n = 288 dives) of the maximum depth attained by 7 breeding Northern gannets from Rouzic, Sept-Iles archipelago, during foraging trips in the Western English Channel.

Fig. 6.B.5. *Morus bassanus*. GPS tracks recorded during the foraging trips of 20 Northern Gannets from the Sept-Iles in the Western English Channel. Different colours show tracks from different birds.

Fig. 6.B.6. *Morus bassanus*. Topographic representation of the density of GPS positions associated to active foraging (see methods for details about the filtering procedure) during trips performed by 20 Northern gannets from the Sept-Iles in the Western English Channel. The colour code gives the density of positions per $0.01^\circ \times 0.01^\circ$.

Fig. 6.B.7. *Morus bassanus*. Topographic representation of the time (h) spent per unit area ($0.1^\circ \times 0.1^\circ$ grid cells) by 20 Northern gannets from the Sept-Iles during foraging trips in the Western English Channel. Note that birds forage extensively within the central part of the English Channel, probably along the tidal front between Atlantic and Channel surface waters. They nonetheless also seek coastal areas on both sides of the Channel.

Figure 7.1. Plans des AMP conçues pour la colonie de manchots de Dyer. Une nouvelle AMP a pu être proposée en prenant en compte l'aire de recherche alimentaire des manchots, mise en évidence par notre suivi GPS.

Tableau 1.1. Définition des 6 types d'aires protégées mondiales (UICN 1982).

Table 3.1. *Morus capensis*. Adult body mass and foraging characteristics. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns: not significant, nd: not determined.

Table 4.1. Foraging parameters, foraging area, reproductive success and average daily metabolism (as a multiple of BMR) for breeding gannets at Malgas Island between 2002/03 and 2005/06. Values given \pm SD. $p < 0.05$ *, $p < 0.01$ **, $p < 0.001$ ***, ns not significant, nd not determined.

Table 4.2. Energetic content (in kJ.g^{-1}) of prey collected from diet samples of gannets from Malgas in October 2006, except for Saury.

Table 6.A.1. Average trip duration, foraging path length and foraging range of Cape gannets and African penguins over 7 colonies and 6 years in South Africa (values are mean \pm SD). Track numbers between parentheses are tracks not complete enough to extract foraging parameters but that were taken into account in the spatial analyses.

Table 6.B.1. *Morus bassanus*. Adult body mass, chick age, and foraging characteristics of northern gannets from Rouzic, Sept-Iles, studied during the chick-rearing phase. Birds ($N = 21$) are taken as the sampling unit, but information derived from GPS tracks is summarized for 20 birds, while diving information is summarized for 7 birds.

Partie 1 Introduction

“La curiosité dynamise l’esprit humain”

Gaston Bachelard

“Savoir pour prévoir, afin de pouvoir”

Auguste Comte

La recherche de compréhension des mécanismes du monde qui nous entoure est peut-être la seule différence entre l’homme et l’animal. La recherche scientifique, en plus de répondre à une continuelle soif humaine de savoir, apporte aussi les moyens de faire face aux profonds bouleversements - d’origine naturelle ou anthropique- qui affectent notre environnement et qui remettent en cause la pérennité même de nos sociétés (Costanza et al. 1997).

Dans ce contexte, l’écologie et la compréhension des interactions des êtres vivants avec leur environnement jouent un rôle déterminant (Bradshaw & Bekoff 2001). L’étude de la flexibilité comportementale des organismes face à la variabilité environnementale permet de prédire leur capacité d’adaptation ainsi que leurs limites, face aux changements globaux. En particulier, le comportement alimentaire est la première interface des êtres vivants qui va être affectée par des changements environnementaux (Hamer et al. 2006). Les prédateurs supérieurs jouent un rôle écosystémique central (Sergio et al. 2006) et leur étude nous permet de répondre à de nombreuses questions quant aux interactions populations-environnement. Ces connaissances sont indispensables pour une approche préventive dans la prise de mesures de conservation efficaces des espèces directement menacées et dans le développement de stratégies appropriées pour une gestion durable des ressources naturelles.



I L'environnement des prédateurs marins est variable

"There is nothing as desperately monotonous as the sea"

James R. Lowe

1- Variabilité océanographique

Variabilité physique mondiale

L'océan, en particulier le milieu hauturier, est généralement perçu comme une vaste étendue uniforme, voire monotone. Effectivement plus pauvres que les eaux côtières (Hunt & Schneider 1987), les eaux pélagiques n'en sont pourtant pas moins diversifiées, avec de larges surfaces improductives et désertiques, ponctuées d'oasis de productivité. Ces oasis sont déterminées par des processus physiques et des interactions biologiques (Wolanski & Hamner 1988) qui influencent la répartition et l'abondance des organismes ectothermiques, qui à leur tour déterminent les distributions et activités de leurs prédateurs endothermiques (Montevecchi et al. 2006).

Il existe différents types d'oasis, et la prévisibilité de leur productivité dépend de l'échelle spatio-temporelle considérée (Fauchald et al. 2000). Par exemple, les fronts océaniques (i.e. zones de convergence des masses d'eau) ou les endroits où les courants interagissent avec la bathymétrie (Hunt et al. 1996) sont des zones de productivité primaire à large échelle présentant généralement une certaine stabilité spatiale et temporelle (Park et al. 1998). A fine échelle par contre, la caractéristique fluide et dynamique des océans en fait un milieu relativement instable et imprévisible, en particulier pour les prédateurs supérieurs (Hunt et al. 1999). De manière générale, ceux-ci s'agrègent dans les points chauds de productivité et de diversité à large échelle (Worm et al. 2003). De fait, la distribution des oiseaux marins en mer et l'emplacement de leurs colonies reflètent la distribution des masses d'eau contenant des proies (Hunt & Schneider 1987, Springer & Roseneau 1985). Les systèmes d'upwelling en sont un exemple.

L'upwelling côtier en général, le Benguela en particulier

L'upwelling est un phénomène océanographique de remontées vers la surface d'eaux intermédiaires riches en nutriments (Fig. 1.1), ce qui stimule la production primaire et fixe une importante partie du CO₂ dissous dans les océans, par l'activité photosynthétique du phytoplancton. Les zones d'upwelling jouent donc un rôle primordial dans la régulation de l'effet de serre. De plus, cette importante productivité va permettre le développement d'une quantité de

biomasse considérable et le maintien d'une large biodiversité de zooplancton, poissons, oiseaux et mammifères marins. A une échelle spatio-temporelle plus fine, un upwelling fonctionne de manière pulsatile, sa structure et son intensité dépendant de nombreux paramètres physiques, tels que la force du vent, la pression et la température atmosphériques (Shannon & O'Toole 2003).

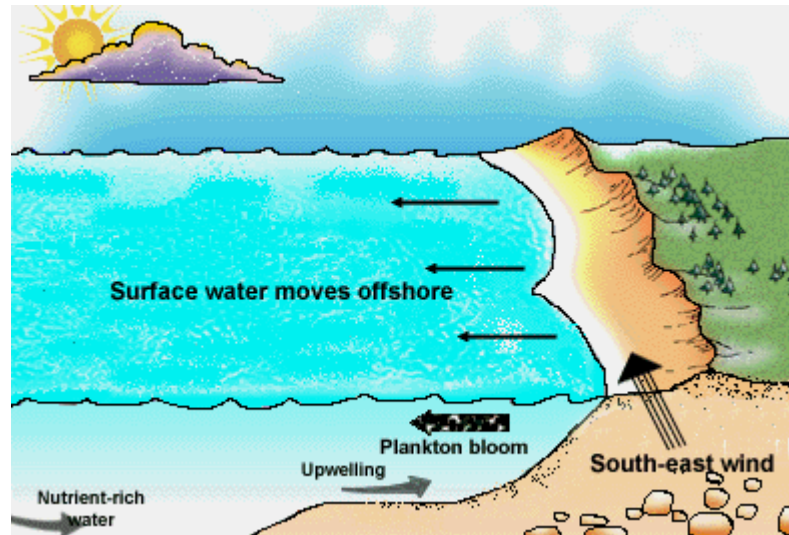


Figure 1.1. Fonctionnement d'un upwelling. Les eaux de surface, pauvres en nutriment, sont poussées vers le large par les vents sous l'effet de la force de Coriolis (responsable de la divergence vers la gauche des courants dans l'hémisphère sud et vers la droite dans l'hémisphère nord), ce qui appelle les eaux intermédiaires (200-300m), riches en nutriments, à remonter à la surface.

Les quatre principaux upwellings côtiers sont le courant de Humboldt, de Californie et des Canaries, ainsi que le Benguela qui s'étend le long des côtes namibiennes et sud-africaines, entre 16 et 34° sud. La particularité du Benguela est d'être bordé au nord et au sud par des courants chauds d'origine tropicale : le courant d'Angola au nord, et celui des Aiguilles (Agulhas Current) au sud (Fig. 1.2). Il possède de plus la zone d'upwelling côtier persistant la plus forte au monde, la cellule de Lüderitz (Hardman-Mountford et al. 2003), qui sépare à la fois physiquement et biologiquement le Benguela en une partie nord et une partie sud. Le Benguela occupe une position critique dans le système climatique mondial et présente une grande fragilité face aux changements climatiques (Shannon & O'Toole 2003).

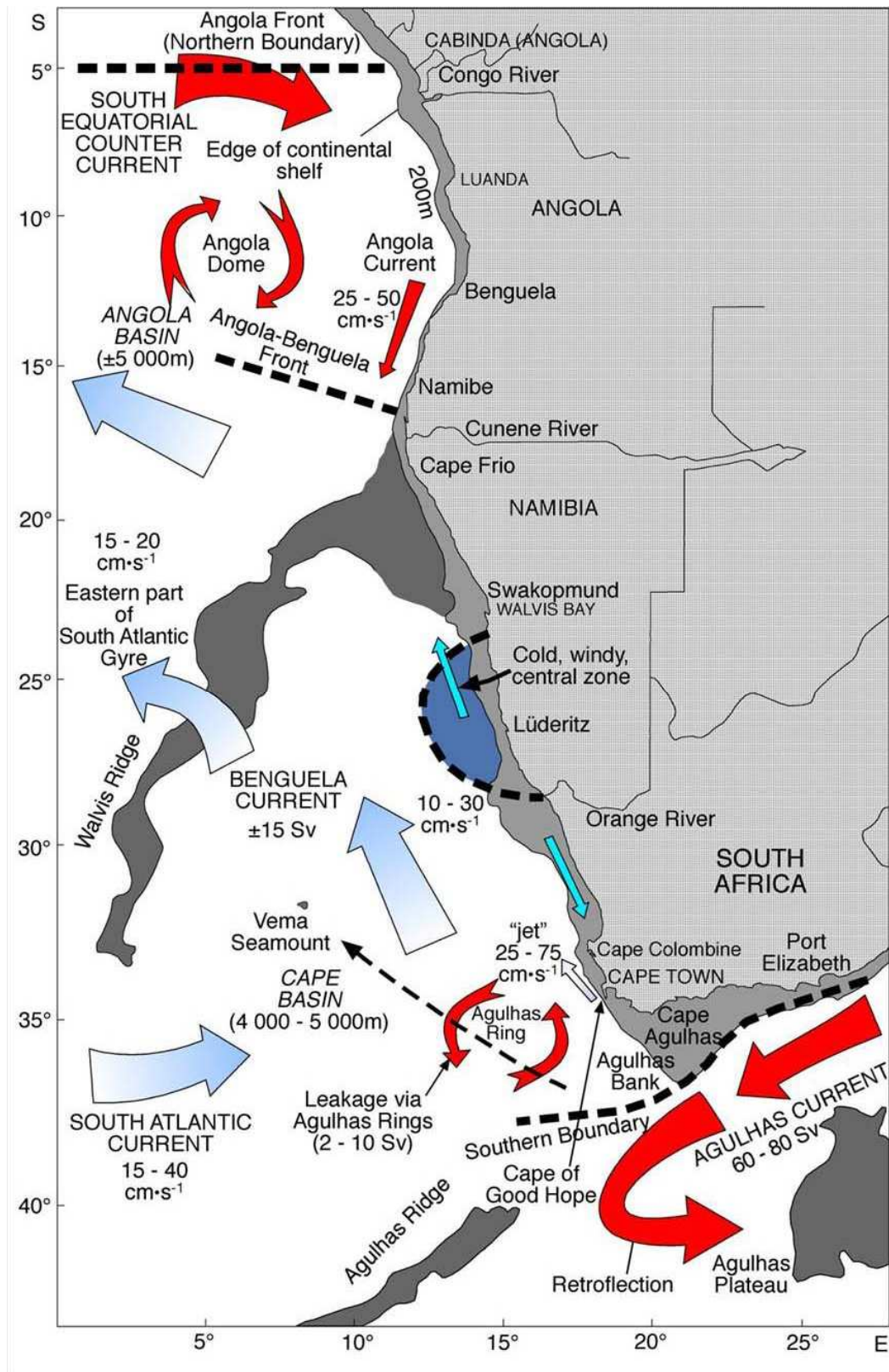


Figure 1.2. Le courant du Benguela, caractéristiques bathymétriques et courants de surface (courtoisie du programme Benguela Current Large Marine Ecosystem).

Le Benguela est doté d'une variabilité spatiale et d'une saisonnalité marquée. Cependant, il se distingue d'autres systèmes d'upwelling par une plus grande imprévisibilité (Demarcq et al. 2003), notamment par des événements extrêmes d'ampleur plus importante, qui peuvent provoquer des perturbations majeures (Shannon & O'Toole 2003). D'origine complexe et mal connue, ces événements sont reliés à des phénomènes océanographiques et climatiques d'ampleur mondiale de différentes natures : i) des intrusions d'eaux chaudes du courant d'Angola dans le Benguela nord (lors de phénomènes de Benguela Niño, Shannon et al. 1986) ou du courant des Aiguilles dans le Benguela sud, ii) des intrusions d'eaux subantarctiques, iii) des changements à large échelle de structure du vent (intensité, direction, fréquence) et iv) des changements de composition et d'advection des eaux de subsurface, produisant des eaux hypoxiques et anoxiques qui peuvent provoquer une mortalité massive et un changement de la distribution et de l'abondance de certaines espèces de poissons (Hamakuaya et al. 1998).

2- Variabilité biologique : du plancton aux prédateurs

Le « bottom-up control » et l'écosystème en « wasp-waist »

La variabilité physique des océans décrite ci-dessus affecte directement la distribution et l'abondance du phytoplancton, premier échelon de la chaîne alimentaire (Bakun 1996), qui va à son tour conditionner la dynamique des populations de consommateurs primaires, notamment le zooplancton (Trathan et al. 2006) et les petits poissons pélagiques (Montevecchi & Myers 1997, Frederiksen et al. 2007). L'abondance de ces consommateurs primaires va déterminer celle des consommateurs secondaires, qui va influencer celle des prédateurs supérieurs. Ce phénomène est connu sous le nom de « bottom-up control » (Frederiksen et al. 2006, Frank et al. 2007).

La plupart des écosystèmes connaissent un gradient de richesse spécifique décroissant à mesure que l'on remonte la chaîne alimentaire, avec de nombreuses espèces qui composent les niveaux trophiques inférieurs et une faible diversité de prédateurs supérieurs. Cependant les upwellings comportent un échelon trophique intermédiaire très étroit, se résumant à une ou deux espèces clé ("wasp-waist system" Cury et al. 2000, Bakun 2006). Ces espèces sont généralement des clupéidés, avec souvent une espèce de sardine et une espèce d'anchois, comme c'est le cas pour le système du Benguela. Cet échelon intermédiaire va jouer un rôle central dans la structure et la dynamique de l'écosystème, à la fois par « top-down control » (contrôle des prédateurs sur les populations de leur proie) sur le plancton dont il se nourrit, et par « bottom-up control » sur les nombreux prédateurs marins dépendants d'eux (i.e. « bottom-up and top-down from the middle » Fig. 1.3, Cury et al. 2000, Hunt & McKinnell 2006). Ces écosystèmes dépendent des fluctuations

des populations de ces poissons et montrent une résilience moindre face aux perturbations (Jordán et al. 2005).

Les petits pélagiques (les clupéidés) et le changement de régime

Les clupéidés (sardines *Sardinops*, *Sardinella*, anchois *Engraulis*, et harengs *Etrumeus*) sont les poissons les plus abondants au monde (www.fishbase.org), constituent la base nourricière de nombreux écosystèmes (Bakun 1996, Cury et al. 2000) et représentent un tiers des pêches mondiales (FAO 2006). Ils sont d'importance biologique et économique cruciale.

Leur cycle de vie est complexe et comporte notamment des « points faibles » qui peuvent être facilement « rompus » par la variabilité du système physique océan-atmosphère (Bakun 1996). Leurs populations subissent alors des fluctuations irrégulières de grande ampleur à une échelle pluriannuelle, appelées « changements de régime » (Lluch-Belda et al. 1989, Bakun 2006, Fig. 1.4b).

Les causes de ces changements de régimes des clupéidés sont complexes. Toutefois, la synchronie des variations observées entre populations géographiquement très distantes (Fig. 1.4a) implique que ces variations sont probablement dues à des changements environnementaux d'ampleur mondiale (Schwartzlose et al. 1999, Lehodey et al. 2006). L'hypothèse du « piège par le banc » (« school-trap hypothesis ») émise par Bakun & Cury (1999) expliquerait une partie de ces fluctuations par le comportement de banc de ces espèces. Le comportement de banc consiste en l'agrégation d'individus d'une même espèce, ce qui limite les risques individuels de prédation (Lecchini et al. 2007). Quand le stock d'une espèce est trop bas, les individus peuvent se mêler à des bancs d'autres espèces pour contrebalancer leur faible effectif et vont se retrouver ainsi piégés dans des conditions suboptimales de vie et de reproduction (i.e. une trappe écologique, Kristan 2003). Dans ces conditions, la dynamique des populations de cette espèce va s'en trouver affectée et le stock ne se reconstituera alors que très lentement. Une fois l'effectif redevenu suffisamment important, l'espèce pourra reformer des bancs mono-spécifiques dans des habitats de qualité optimale, améliorer ainsi son succès reproducteur et augmenter très rapidement le taux de croissance de la population. Enfin, la surpêche semble aussi très certainement jouer un rôle majeur dans les variations récentes de ces poissons pélagiques (Crawford 1999), en induisant notamment une baisse de leur taux de survie, ainsi qu'une diminution de leur aire de répartition (Lluch-Belda et al. 1989).

Les prédateurs évoluant dans ce type d'écosystème font donc face à une importante imprévisibilité de leur environnement et cette variabilité du régime des petits pélagiques va avoir d'importantes conséquences biologiques et commerciales.

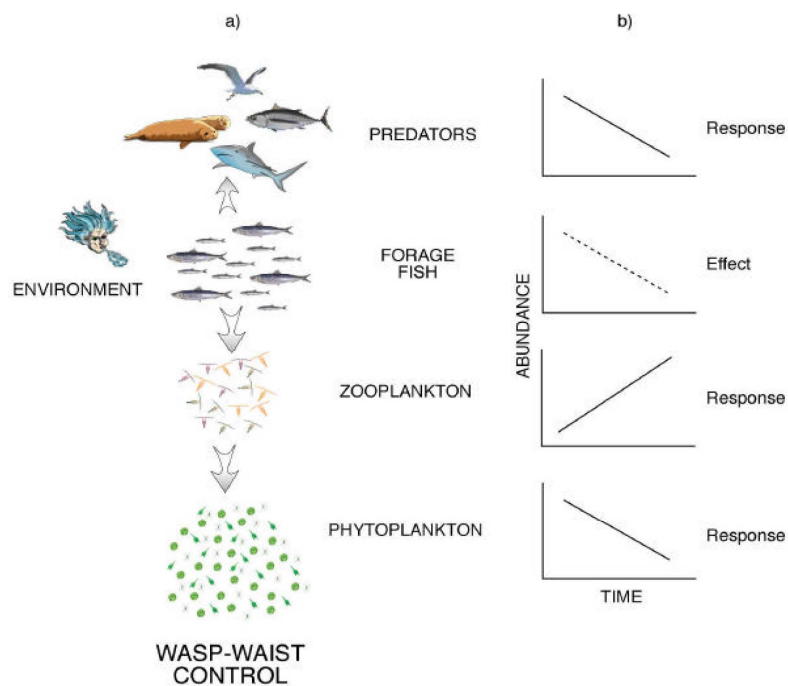


Figure 1.3. Illustration d'un contrôle de type « wasp-waist » simplifié sur les populations de plancton et de prédateurs supérieurs (tiré de Cury et al. 2001)

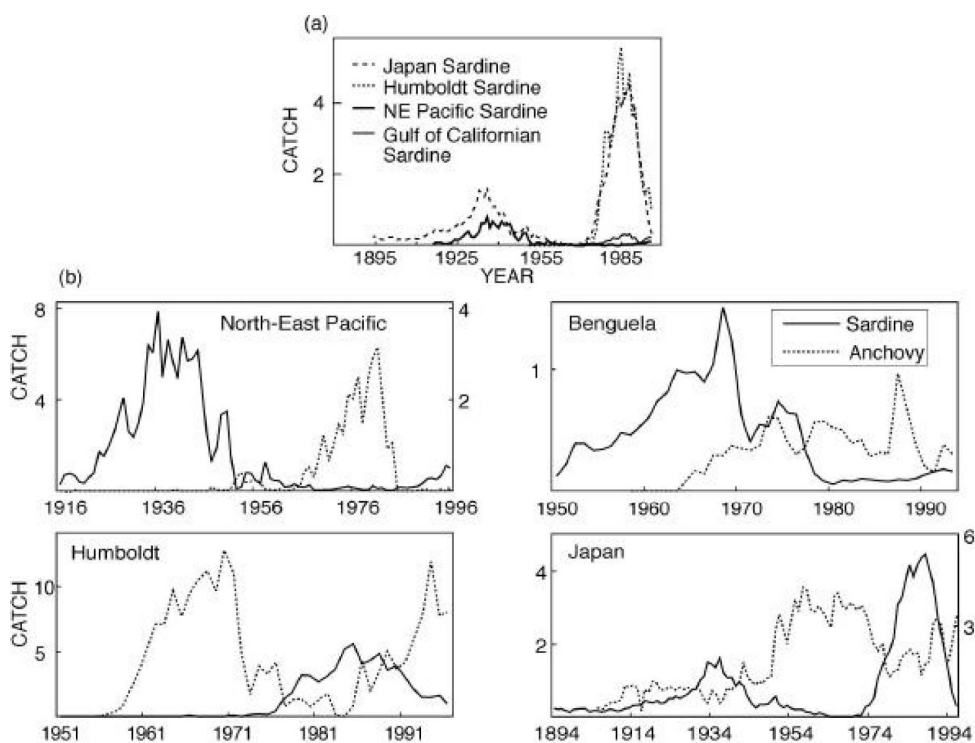


Figure 1.4. Tendence globale des prises de pêche (catch) de sardines et d'anchois (en millions de tonnes) montrant (a) la synchronie de populations géographiquement très éloignées, et (b) l'alternance de phase des deux espèces de clupéidés (tiré de Cury et al. 2001)

Variabilité en qualité nutritive des espèces de poissons

Les variations océanographiques peuvent influencer l'abondance et la distribution des consommateurs secondaires, mais aussi leur condition corporelle. La valeur énergétique de certaines espèces de petits poissons pélagiques, comme les lançons Nordiques (*Ammodytes* spp.) ou les sprats (*Sprattus sprattus*) peut diminuer d'un facteur 4 en 10 ans (Wanless et al. 2005a) ou leur condition corporelle peut baisser de 40% en 10 ans (Österblom et al. 2001). Ces variations peuvent être provoquées par une compétition intra-spécifique accrue, face à un déclin de la biomasse du plancton disponible par exemple (Flinkman et al. 1998). La variabilité de la condition corporelle de ces poissons va influencer directement leur qualité nutritive pour leurs prédateurs.

3- Variabilité anthropique et changements globaux

Changements climatiques et réchauffement global

Outre ces variations naturelles intrinsèques affectant la dynamique de ces espèces, les clupéidés subissent également des perturbations anthropiques importantes, souvent résumées sous le terme de changements globaux. Nous pouvons premièrement identifier comme source de perturbations anthropiques les changements climatiques, qui ajoutent une part importante d'imprévisibilité aux régimes naturels de variations (Parmesan 2006) et déstabilisent les populations de clupéidés. Le climat se réchauffe (IPCC 2001) et la température moyenne globale a augmenté de 0.6°C en 100 ans (Fig. 1.5). L'augmentation des concentrations atmosphériques en CO₂ accroît l'effet de serre dans l'atmosphère, ce qui diminue la quantité de radiations sortant de l'atmosphère et modifie le système climatique global (IPCC 2001). Ce réchauffement climatique rapide affecte les systèmes vivants (Parmesan & Yohe 2003). Pourtant, les organismes ne répondent pas à une augmentation de la température moyenne globale mais aux tendances régionales, très hétérogènes et plus sujettes à des variations extrêmes (Walther et al. 2002). Ces événements extrêmes, pouvant avoir des conséquences dramatiques sur les organismes (Welbergen et al. 2007), sont susceptibles de se produire plus souvent sous l'effet des changements globaux (Parmesan et al. 2000). La variabilité environnementale à laquelle font face les prédateurs s'en trouve donc exacerbée.

Dans les océans, les changements de température de surface induisent des changements dans la circulation des courants et modifient la croissance et le métabolisme des espèces marines souvent ectothermiques (Peters & Lovejoy 1992, Edwards & Richardson 2004). Cela joue sur l'abondance et la disponibilité du plancton, la distribution et la taille des populations planctonivores, et finalement les populations de prédateurs supérieurs (Walther et al. 2002, Croxall

et al. 2006). De plus, comme la surexploitation anthropique des populations de poissons abaisse leur résilience (Pauly et al. 1998), les écosystèmes marins s'en trouvent fragilisés face aux changements climatiques (Walther et al. 2002, Hemery et al. 2008).

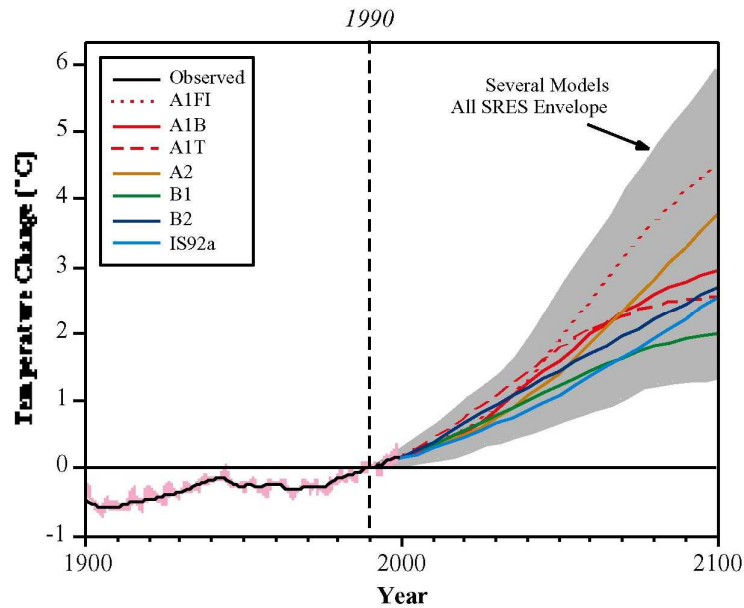


Figure 1.5. Augmentation observée des températures atmosphériques globales des années 1990 et divers scénarios prédictifs pour le siècle en cours (voir IPCC 2001 pour les détails).

Les prédictions en Afrique australe

En Afrique australe, les modèles climatiques prévoient une importante sécheresse (Magadza 1994, Meadows 2006), accentuant le gradient d'aridité est-ouest déjà existant. La conséquence sur la faune terrestre serait un changement de la distribution de la plupart des espèces vers l'est et une contraction générale de leur aire de répartition (Erasmus et al. 2002). De manière surprenante le même genre de prédictions s'applique aux espèces marines. Sous l'effet de l'augmentation des températures de surface et d'un renforcement du vent, la population d'anchois devrait diminuer en taille sous l'effet combiné d'un recrutement plus faible et de la contraction de leur répartition, tandis que les sardines devraient migrer (Lluch-Belda et al. 1989, Young & Richardson 2002). Les populations de clupéidés sont en effet particulièrement sensibles aux changements environnementaux de par leur stade larvaire planctonique et leur mode d'alimentation planctonivore extrêmement dépendant des conditions environnementales (Shannon & O'Toole 2003, Bakun 2006). Les écosystèmes construits en « wasp-waist » reposant largement sur la dynamique de ces espèces semblent donc très vulnérables aux changements climatiques.

“Probably all great sea-fisheries are inexhaustible”

Thomas Huxley (1884)

La surpêche est, paraît-il, inhérente à l’homme et même les peuples premiers et les sociétés précoloniales surexploitaient déjà leur environnement marin (Jackson et al. 2001). S’en sont suivies épidémies, eutrophisation ou introduction de nouvelles espèces (Jackson et al 2001). Le décalage temporel entre surpêche et conséquence sur l’environnement peut être de l’ordre de la décennie, voire du siècle (Jackson et al. 2001). C’est pourquoi ce n’est qu’actuellement qu’on en mesure l’ampleur (Pauly et al. 2002) en termes de bouleversement structurel et fonctionnel des écosystèmes (Botsford et al. 1997). Toujours est-il que c’est le développement de la mécanisation et de la pêche industrielle après la première Guerre Mondiale qui a donné à la surpêche son caractère mondial et alarmant (Pauly et al. 2002, Fig. 1.6). Actuellement, les pêcheries prélèvent jusqu’à 35% de la production primaire dans les systèmes d’upwelling (Pauly & Christensen 1995) et 50% des stocks de poissons mondiaux sont exploités à leur maximum, tandis que 22% sont surexploités (Bostford et al. 1997, Fig. 1.7). Au cours des années 1960-70, la pêche industrielle a réduit de 80% la biomasse des communautés et de 90% la biomasse des poissons prédateurs supérieurs comparées aux niveaux préindustriels (Myers & Worm 2003). Finalement, la biodiversité marine globale aura diminué de 10 à 50% dans tous les océans en 50 ans (Worm et al. 2005). La récupération des stocks après exploitation est plus lente et difficile qu’initialement estimée (Hutchings 2000, Pauly et al. 2002). Une fois un niveau trophique surexploité, la pression excessive de pêche va s’appliquer sur le niveau inférieur, jusqu’à ce que ce niveau trophique ne supporte à son tour plus les taux d’exploitation, etc. (« fishing down marine food webs »). Il apparaît évident que cette politique de pêche n’est absolument pas pérenne (Pauly et al. 1998).

Le Benguela n’a pas échappé à la surexploitation dans les années 1960, et même si les populations de baleines, otaries, oiseaux marins et certains poissons récupèrent depuis, certaines d’entre elles restent sévèrement diminuées, notamment les populations de sardines en Namibie (Crawford 1999, Griffiths et al. 2004, van der Lingen et al. 2006a).

Déstructuration des écosystèmes

En plus des effets directs de la surpêche sur la biodiversité marine, les pêcheries ont aussi un effet indirect déstructurant sur les écosystèmes. La sélection artificielle d’espèces particulières et d’individus de taille précise, ou certaines techniques de pêche qui vont endommager de manière sélective certains organismes (par exemple les oursins ou les coraux par les chaluts, Bergman &

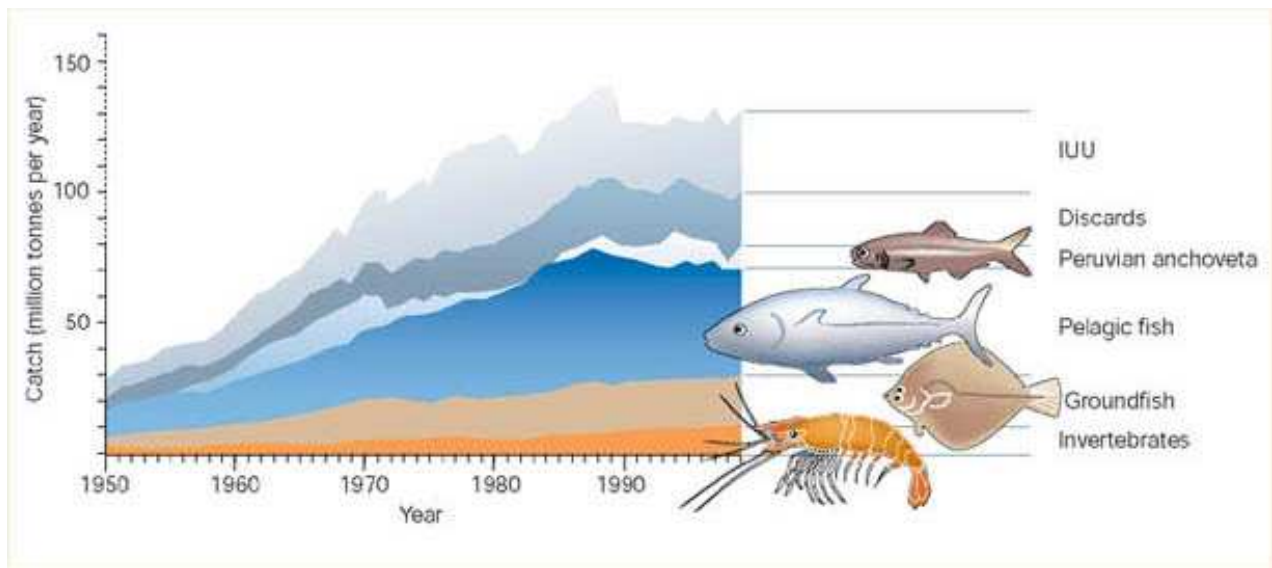


Figure 1.6. Prises de pêche mondiales depuis les années 1950. Les données des invertébrés, poissons plats, poissons pélagiques, des anchois du Pérou et des déchets de pêche proviennent des statistiques de la FAO ; les prises illégales, non reportées ou non réglementées (IUU) ont été calculées par Pauly et al. 2002 (tiré de Pauly et al. 2002).

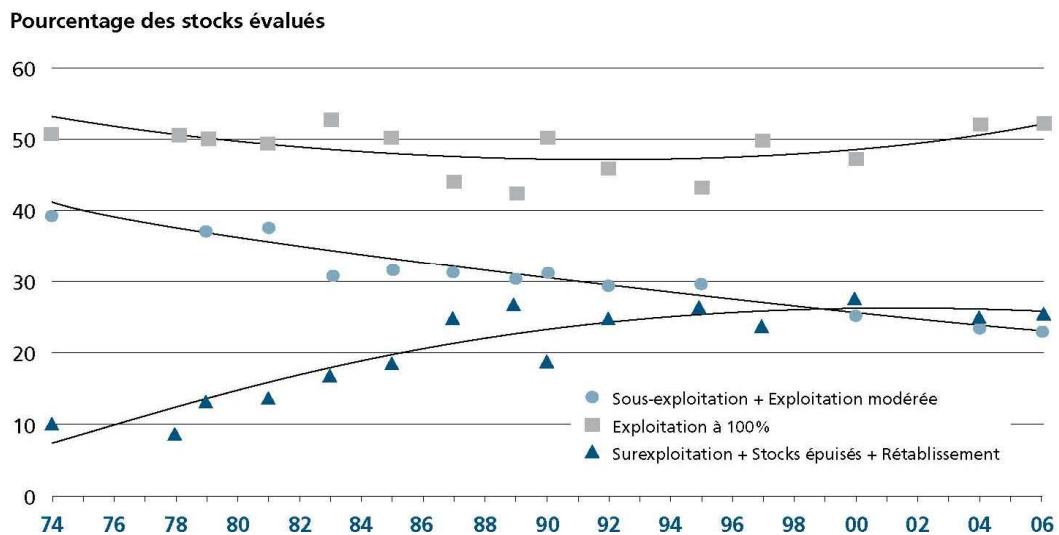


Figure 1.7. Situation des ressources marines mondiales, tendances de 1974 à 2006 (FAO 2006)

van Santbrink 2000), vont affecter directement la diversité génétique des populations (Boehlert 1996) et des écosystèmes, réduisant ainsi leur résilience (Cushing 1988, Pauly et al. 1998).

Le retrait d'espèces clés de la chaîne alimentaire va d'une part réduire les ressources disponibles pour les prédateurs qui dépendent de ces espèces (par effet de « bottom-up control ») et d'autre part réduire le contrôle sur les populations proies (en limitant le « top-down control ») (Fig. 1.8). Cette déstructuration des écosystèmes peut avoir des effets boule-de-neige difficilement réversibles. Par exemple, la surpêche des clupéidés dans le Benguela nord a causé la prolifération de la communauté de méduses, dont la phase planctonique n'est plus régulée par les consommateurs, menant ainsi à un cul-de-sac trophique, les méduses ayant peu de prédateurs (Heymans et al. 2004, Lynam et al. 2006). Dans le Benguela sud, la réduction des populations de prédateurs des otaries, principalement les requins blancs (*Carcharodon carcharias*), a permis à la population de croître (Griffiths et al. 2004). Par contre la compétition actuelle pour les clupéidés avec les pêcheries à la senne réduit le nombre de proies disponibles pour ces populations d'otaries, qui se tournent alors vers une autre source d'alimentation, les oiseaux marins (Makhado et al. 2006, Wolfhaardt & Williams 2006), eux-mêmes classés vulnérables suite aux conséquences de cette même compétition avec les pêcheries (Crawford 1999).

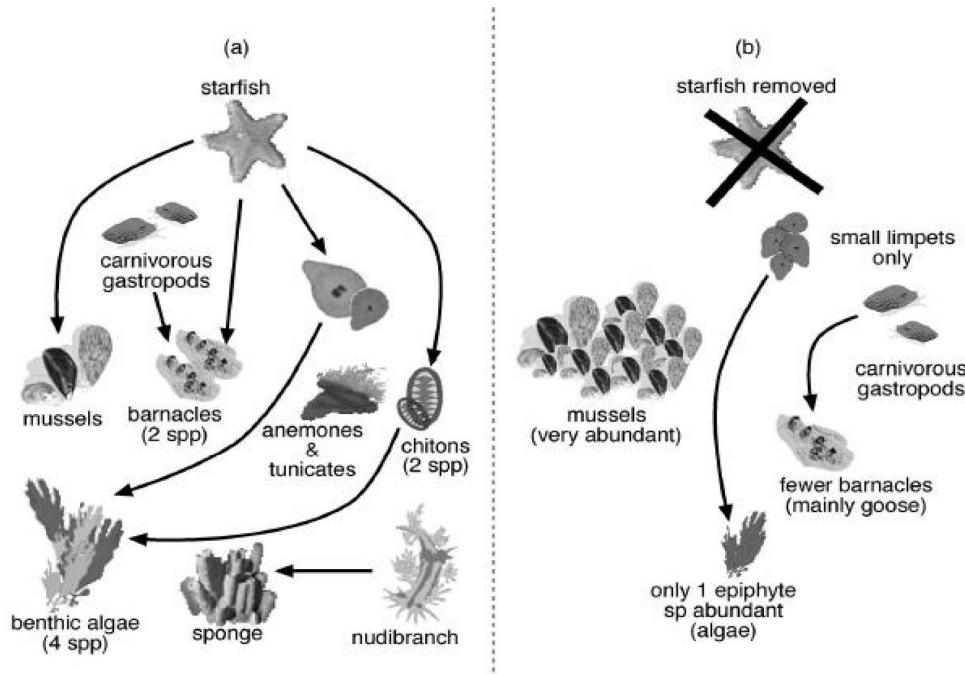


Figure 1.8. Représentation schématique du rôle clé d'une étoile de mer *Pisaster* prédatrice sur un écosystème intertidale. (a) La prédation par *Pisaster* maintient la biodiversité, (b) la disparition de l'étoile de mer mène à un écosystème dominé par les moules, et réduit la diversité spécifique (tiré de Cury et al. 2001).

Les déchets de pêche

Dans toute prise de pêche, une partie est composée de prises accessoires : espèces non ciblées qui ne correspondent aux demandes du marché ou à la ressource recherchée, aux quotas, à la taille ciblée, etc. Ces prises peuvent parfois être réduites en huile ou en farine de poissons utilisée en aquaculture. Mais ce qui n'est pas exploité est rejeté à la mer, avec les abats des poissons préparés pour la consommation humaine. Ces divers éléments constituent les déchets de pêche.

Ces déchets de pêche représentent une biomasse substantielle : 27 millions de tonnes de poissons morts ou mourants (soit un quart du volume mondiale des pêcheries) étaient mondialement rejetés à la mer au début des années 1990 (FAO 1994). C'est une ressource non négligeable de nourriture pour de nombreux organismes (Garthe et al. 1996) et certaines espèces d'oiseaux marins ont rapidement su l'exploiter (Spaans 1971). La nature de ces ressources est cependant très variée et celles-ci sont parfois localisées dans des lieux autres que les proies naturelles des prédateurs marins, autant de facteurs qui contribuent à l'imprévisibilité environnementale à laquelle les prédateurs marins supérieurs doivent faire face.



L'Acqua (1566) de G. Arcimboldo

II Réponse des prédateurs à la variabilité environnementale.

1- L'évolution des oiseaux marins dans leur milieu

Histoire de vie des oiseaux marins : le « seabird syndrome »

Les traits d'histoire de vie sont un ensemble de caractères, démographiques, morphologiques, physiologiques, et éthologiques, reliés directement à la reproduction et à la survie des organismes (Stearns 1992). Ils sont façonnés majoritairement par le milieu dans lequel les espèces ont évolué. Les oiseaux marins partagent un ensemble de traits : une taille de couvée réduite, une longue espérance de vie, un âge à maturité sexuelle retardé, un monomorphisme sexuel et un mode de vie colonial. L'ensemble de ces traits constituent le « seabird syndrome » (Gaston 2004, Fig. 1.9).

Les oiseaux marins sont contraints de se reproduire à terre. Vulnérables aux prédateurs, ils sont amenés à se regrouper, généralement sur des îles isolées, celles-ci étant libres de prédateurs. Ces îles ne sont pas uniformément distribuées et sont limitées en taille (Coulson 2002), ce qui va amener à l'agrégation des oiseaux en colonie (voir la synthèse de Wagner et al. 2000). Cette caractéristique coloniale et leur mode d'alimentation marin induit une séparation spatiale et temporelle entre le lieu de reproduction et le lieu d'alimentation. Se déplacer constamment entre ces deux lieux pendant la saison de reproduction (« central-place foraging » Orians & Pearson 1979) implique un coût énergétique pour les oiseaux. De plus, une colonie va réduire la disponibilité des proies dans son voisinage directe (Ashmole 1963) et forcer les oiseaux à parcourir une plus grande distance entre colonie et zones de recherche alimentaire. Enfin et surtout, le milieu marin est particulièrement stochastique, moins saisonnier et prévisible que le milieu terrestre, et la nourriture y est distribuée en agrégats éphémères (Bakun 1996, Hunt et al. 1996). Les voyages alimentaires des oiseaux marins vont donc être de durée variable, ce qui implique une fréquence de nourrissage du poussin irrégulière (Lack 1968, Hamer & Hill 1997). D'un point de vue évolutif, cette limitation de l'énergie disponible pour la reproduction (« Energy limitation hypothesis » Lack 1968) va favoriser la réduction de la taille de la couvée et rallonger le temps de croissance des poussins.

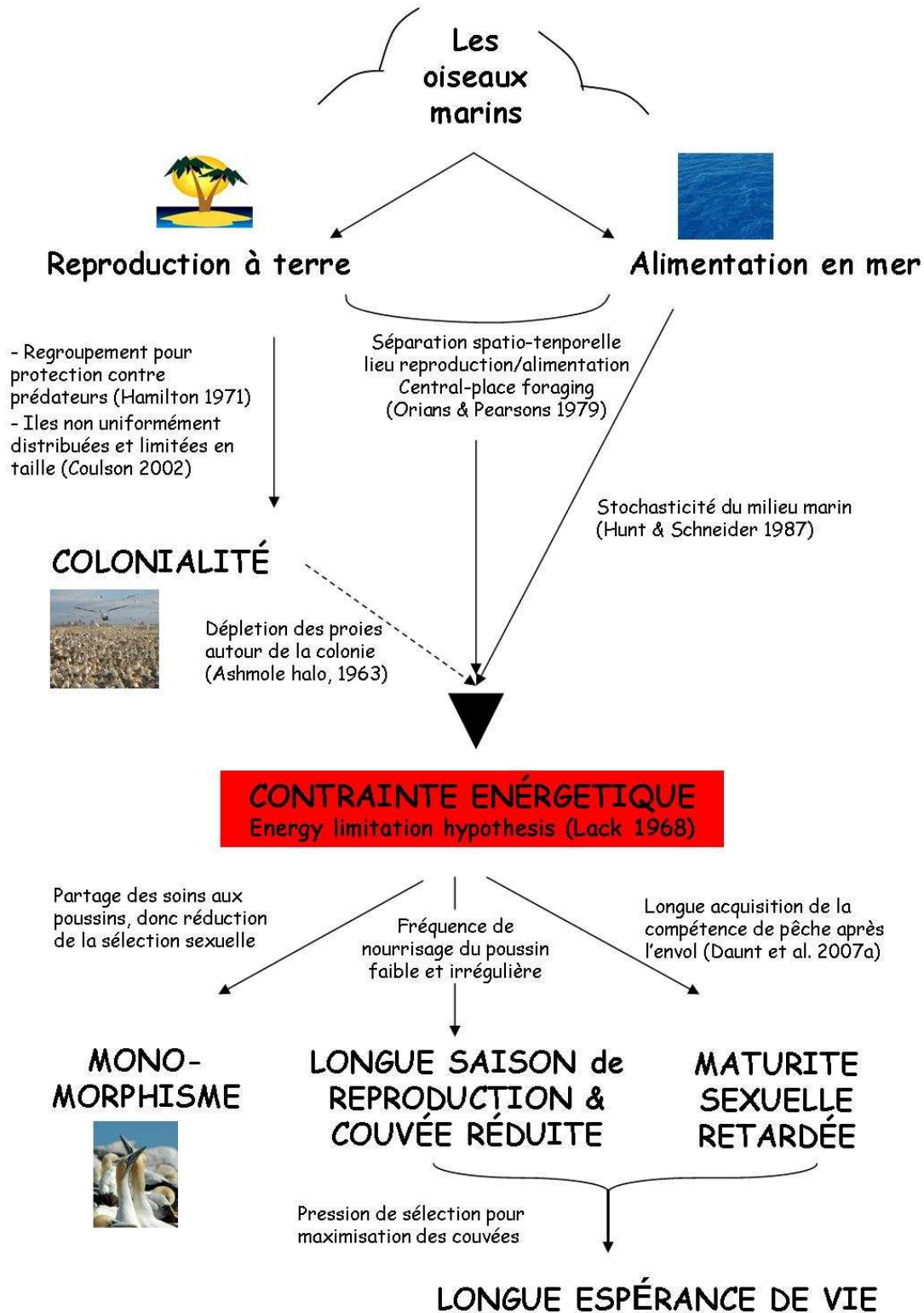


Figure 1.9. Le « seabird syndrome », ou comment les caractéristiques communes aux oiseaux marins (une reproduction à terre et une alimentation en mer) façonnent leurs traits d'histoire de vie.

Pour maintenir un apport suffisant d'énergie au poussin, les deux parents doivent s'impliquer dans les soins à la progéniture, ce qui réduit la sélection sexuelle et la tendance au dimorphisme. Par ailleurs, la complexité des stratégies d'acquisition des ressources va nécessiter un certain temps d'apprentissage pour les jeunes après l'envol (Weimerskirch et al. 2006, Daunt et al. 2007a), ce qui va retarder l'âge à maturité sexuelle. Finalement, avec une couvée de taille réduite et un âge à maturité sexuelle retardé, les individus qui vont vivre plus longtemps, donc maximiser leur nombre de reproductions, vont être favorisés évolutivement (Fig. 1.9).

Pour mettre en évidence le rôle de l'environnement et de la contrainte énergétique sur le comportement d'acquisition des ressources dans l'évolution des traits d'histoire de vie d'une espèce, nous pouvons prendre l'exemple concret de trois populations d'une même espèce, l'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*), qui évoluent dans des environnements différents. Soumises à des pressions de sélection différentes, les traits d'histoire de vie de ces trois populations présentent des divergences particulières (Weimerskirch 2002). En effet, les albatros de Kerguelen se nourrissent dans une zone proche de la colonie (250 km ; moindre contrainte énergétique) : ils ont un succès reproducteur élevé qui ne varie pas entre années, un âge de maturité sexuel relativement précoce et une espérance de vie relativement faible. Les albatros de Géorgie du Sud se nourrissent loin de leur colonie (>500 km) : ils ont un succès reproducteur faible et très variable, un âge de maturité sexuel retardé mais une espérance de vie plus longue. Finalement, les albatros de Campbell se nourrissent dans deux zones différentes alternativement, très loin ou très proche de leur colonie (2000 km ou sur le plateau continental) : leurs caractéristiques sont intermédiaires.

L'écologie d'une espèce joue donc un rôle primordial dans l'évolution de son comportement social et de ses stratégies d'histoire de vie.

Stratégies d'allocation d'énergie et compromis : le rôle crucial de la saison de reproduction

Les stratégies d'acquisition des ressources en particulier conditionnent l'émergence de certains traits. C'est en effet de l'efficacité de ces stratégies que dépend l'énergie disponible à allouer aux différents compartiments (survie, reproduction, croissance) liés à la valeur sélective (fitness) (Boggs 1992, Fig. 1.10). De plus, c'est au cours de ces comportements de recherche alimentaire que les individus sont soumis à la contrainte énergétique la plus importante (Fig. 1.9). C'est lors de la saison de reproduction que s'exerce la pression de sélection évolutive favorisant les individus qui vont maximiser leur succès reproducteur (leur fitness). Le succès ou l'échec des individus accédant à la reproduction va conditionner la dynamique des populations en terme d'effectif, mais va également influencer sur le potentiel évolutif de l'espèce au travers des caractères

généétiques transmis par les parents aux jeunes produits au cours de la saison de reproduction. Or, pour la plupart des espèces, la saison de reproduction est un goulot d'étranglement énergétique pour les adultes (Ricklefs 1983, Stearns 1992) car ils doivent fournir un effort supplémentaire pour alimenter leurs poussins (Bevan et al. 2002, Shaffer et al. 2003). A l'échelle temporelle individuelle, les oiseaux marins vont donc faire face à cette même limitation d'énergie que nous venons de détailler, et vont devoir faire un compromis entre l'investissement énergétique dans leur survie et dans leur reproduction (Stearns 1992, Fig. 1.10). C'est sur ce compromis entre survie adulte et reproduction future, principalement lors de la saison de reproduction, que va peser la variabilité environnementale.

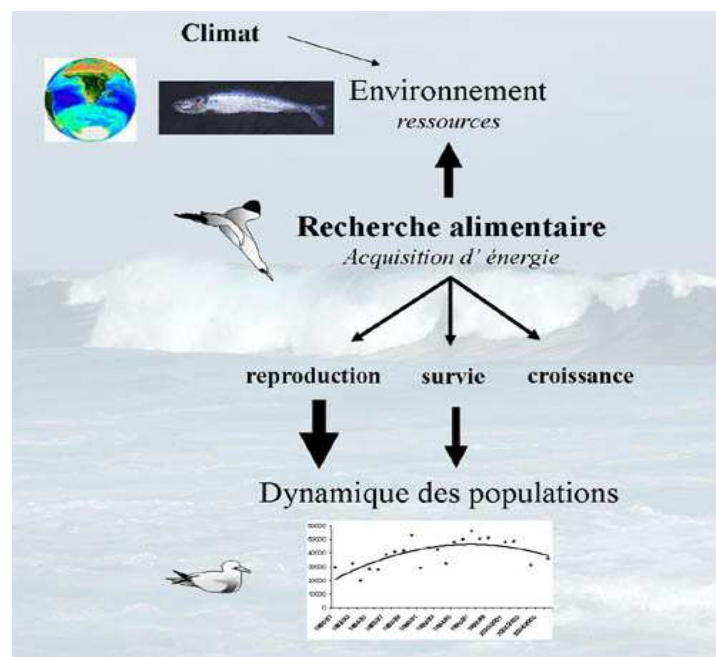


Figure 1.10. Rôle central du comportement alimentaire dans les interactions entre populations et environnement. L'énergie acquise doit être partagée entre reproduction, survie et croissance. La reproduction et la survie adulte sont donc en compromis (inspiré de Boggs 1992).

2- Réponse à la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement

"It takes all the running you can do, to keep in the same place"

Lewis Carrol, Through the looking glass

La réponse fonctionnelle des prédateurs à la densité de leurs proies est non-linéaire et asymptotique, avec un seuil inférieur critique et une zone supérieure d'optimalité (Holling 1959,

Murdoch & Oaten 1975) (Fig. 1.11). Entre ces deux marges se situent les conditions environnementales pour lesquelles le comportement flexible des prédateurs va compenser une baisse de disponibilité des proies. Au niveau du plateau optimal, quand les conditions environnementales sont bonnes, on observe un fort taux de succès reproducteur (Furness 2007) et les prédateurs peuvent même se permettre d'être « repus et paresseux » (« full and lazy » Jeschke 2007). Le seuil minimal en revanche va dépendre des caractéristiques de l'espèce (Piatt 1990), mais aussi de la compétition pour les ressources (e.g. taille de la colonie) ou du risque de prédation (Abrams 1991). En-deçà de ce seuil, le succès reproducteur va chuter drastiquement, et si les disponibilités en ressource sont vraiment basses, la survie adulte peut en être affectée (e.g. Oro et al. 2004, Davies et al. 2005).

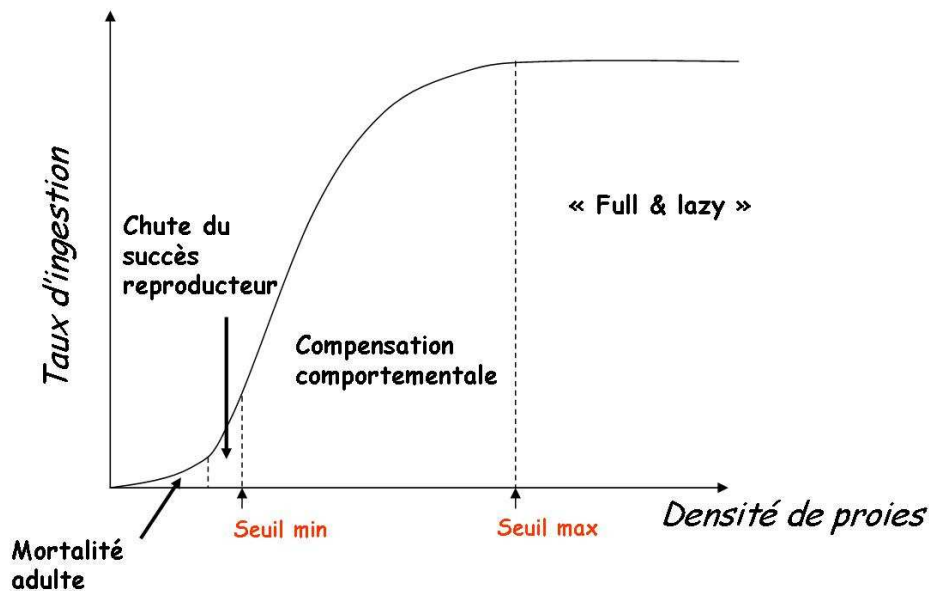


Figure 1.11. Exemple de réponse fonctionnelle des prédateurs à la densité de leurs proies.

Flexibilité comportementale des prédateurs marins supérieurs

En général, on remarque peu d'incidence de la diminution progressive des ressources, du moins jusqu'à un certain seuil, sur la productivité des prédateurs supérieurs marins, que cette diminution soit d'origine naturelle ou anthropique. Les prédateurs marins, évoluant dans un environnement relativement imprévisible, présentent un comportement particulièrement flexible, qui leur permet de tamponner dans une certaine mesure la variabilité temporelle ou géographique de l'abondance de leurs proies.

Par exemple, ils peuvent adopter une certaine plasticité dans **leur régime alimentaire**. Des populations de la même espèce se reproduisant dans des lieux géographiquement éloignés vont

souvent différer dans leur alimentation (Lescroël et al. 2004, Wilson et al. 2005, Iverson et al. 2006). Quand un type de proies fait preuve d'un changement dans sa distribution (e.g. Montevecchi & Myers 1997) ou son abondance (e.g. par la pêche, Furness 2007), certaines espèces de prédateurs marins peuvent se tourner vers des proies de substitution, si celles-ci sont de valeur calorifique équivalente (Hamer et al. 2007).

Ils peuvent aussi faire preuve de flexibilité dans **leurs techniques de pêche**. Les otaries Antarctique à fourrure (*Arctocephalus gazella*) vont suivre la migration journalière du krill dont elles se nourrissent. Le krill effectue des déplacements journaliers verticaux le long de la colonne d'eau en suivant la migration de ses propres proies, le phytoplancton, en fonction de l'intensité lumineuse. Les otaries vont donc plonger plus profondément à l'aube et au crépuscule que durant la nuit (Staniland et al. 2006). Le manchot Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) de Géorgie du Sud (Green et al. 2005) ou le Grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*) hivernant en Arctique (Grémillet et al. 2005) vont plonger plus longtemps et plus efficacement pour s'adapter à la réduction du temps d'éclairement durant l'hiver.

Si les conditions dans certains endroits se détériorent, les prédateurs peuvent modifier **leurs zones d'alimentation**. Le guillemot marbré (*Brachyramphus marmoratus*) va exploiter des zones proches de la colonie quand les proies sont abondantes, mais quand celles-ci diminuent il va se baser sur la température de surface de la mer comme indice pour trouver de nouvelles zones d'alimentation (Becker & Beissinger 2003). Le puffin fuligineux (*Puffinus griseus*) va être capable de localiser les zones les plus productives dans l'hémisphère Nord pour y passer l'hiver et vivre ainsi dans un "été sans fin" quand les conditions environnementales autour de ses colonies néo-zélandaises se dégradent (Shaffer et al. 2006). Le fou de Bassan (*Sula bassana*) va présenter quant à lui une moindre fidélité aux aires de recherche alimentaire là où les ressources sont moins prévisibles (Hamer et al. 2001) et le Grand cormoran peut s'alimenter à la fois dans des zones benthiques ou pélagiques (Grémillet et al. 1998).

Finalement, c'est surtout grâce à un **budget-temps** flexible (temps alloué à différentes activités) et à leurs **réserves énergétiques** que les oiseaux marins peuvent augmenter leur effort de recherche alimentaire (e.g. le temps passé en mer, le nombre de plongées effectuées) et tamponner ainsi la variabilité de leur milieu. L'exemple le plus frappant est celui des otaries à fourrure Antarctique femelles en reproduction, qui sont capables d'augmenter jusqu'à 50% leur effort de prospection alimentaire quand les conditions se dégradent, de telle sorte que la croissance de leurs jeunes n'en est pas affectée (Boyd et al. 1994). De manière générale, de nombreuses espèces sont capables d'augmenter leur effort en cas de besoins énergétiques accrus, comme lors d'années de faible disponibilité en proies (e.g. le guillemot marbré, Becker & Beissinger 2003 ; le guillemot de

Troïl *Uria aalge*, Harding et al. 2007 ; l'albatros à nez jaune *Diomedea chlororhynchos*, Pinaud et al. 2005), sur des colonies localisées dans des environnements moins profitables (e.g. le manchot Papou *Pygoscelis papua*, Lescroël et al. 2004 ; le manchot de Magellan *Spheniscus magellanicus*, Wilson et al. 2005 ; le manchot du Cap *Spheniscus demersus*, Petersen et al. 2006) ou lors d'expériences d'augmentation artificielle de la taille de la nichée (e.g. le fou du Cap *Morus capensis*, Navarro 1991 ; le fou Australien *Morus serrator* Bunce 2001).

Enfin, plus rarement, certaines espèces, comme les stariques de Cassin (*Ptychoramphus aleuticus*), vont adopter une combinaison de comportements pour répondre à la variabilité environnementale, par exemple en changeant d'abord leur régime alimentaire, puis en ajustant le début de leur saison de reproduction à la disponibilité alimentaire à la fin de l'hiver (Abraham & Sydeman 2004).

Variabilité des réponses selon les caractéristiques et marge d'action

La flexibilité comportementale des prédateurs et leur marge d'action face à la variabilité environnementale va dépendre des caractéristiques de chaque espèce, comme leur taille ou leur méthodes d'alimentation (Monaghan 1992, Oedekoven et al. 2001, Carscadden et al. 2002), ainsi que de leur stade de reproduction (incubant ou sur poussins, Shaffer et al. 2003, Green et al. 2005), de leur expérience (Forslund & Pärt 1995, Ratcliffe et al. 1998, Daunt et al. 2007b), de la condition corporelle de l'adulte (Weimerskirch 1999), ou du potentiel reproducteur de la progéniture (i.e. l'âge du poussin, Erikstad et al. 1997).

Ainsi certaines espèces ont un comportement alimentaire coûteux (e.g. les Albatros à bec jaune, Weimerskirch et al. 2001 ; les fous de Bassan, Enstipp et al. 2006 ; les Grands cormorans, Grémillet & Wilson 1999) et vont être plus restreintes dans leur budget énergétique (Enstipp et al. 2006). On peut donc penser qu'elles vont développer une certaine plasticité dans leur régime alimentaire (e.g. Grands Cormorans, Grémillet et al. 1998). A l'inverse, si une espèce est spécialisée pour un type de proie particulier, elle va adopter un budget-temps flexible, afin de pouvoir augmenter son effort de recherche alimentaire et accroître les chances de rencontrer cette proie (e.g. le manchot du Cap, Wilson 1985, Petersen et al. 2006). Mais il existe aussi des espèces spécialistes de certains types de proies et dont le comportement alimentaire est aussi coûteux (e.g. le mergule nain *Alle alle*, Karnovsky et al. 2003 ; la sterne Arctique *Sterna paradisaea*, Monaghan et al. 1992). Celles-ci vont être plus sensibles que les autres à la chute du stock de leurs proies (Furness 2007).

Suivant les caractéristiques de chaque espèce et la nature des changements environnementaux, la dynamique des populations va donc être influencée différemment.

Cependant il existe toujours un seuil critique dans la disponibilité des proies en deçà duquel il n'est plus possible pour le prédateur de compenser la diminution des proies disponibles.

Un seuil critique de disponibilité des proies

Nombreuses sont les études théoriques et empiriques qui suggèrent l'existence d'un tel seuil (e.g. Piatt 1990, Erikstad et al. 1998), mais rares sont celles qui l'ont déterminé.

Ainsi l'étude quantitative de Harding et al. (2007) a montré qu'en dessous d'approximativement 0.05 g/m^3 de proies, les guillemots de Troil diminuaient leur taux de nourrissage au poussin (Fig. 1.12), dont la croissance était alors affectée. Au-delà de ce seuil par contre, les parents sont capables de maintenir le même taux de nourrissage du poussin même si la densité des proies varie d'un facteur 10, en étant flexibles dans leur temps de présence sur la colonie.

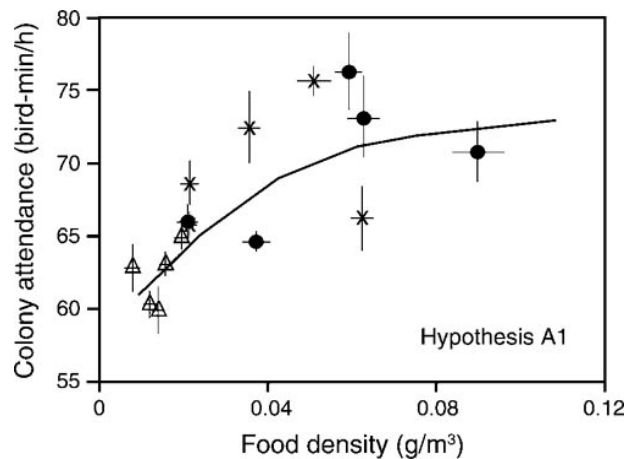


Figure 1.12. Temps passé sur la colonie par les guillemots de Troil en reproduction en fonction de la densité de proies dans leur aire de recherche alimentaire (tiré de Harding et al. 2007)

Furness (2007) a mesuré que le seuil de densité de proies engendrant une diminution de la population de skuas Arctiques (*Stercorarius parasiticus*) est en fait 460 fois supérieur au seuil calculé sur la base de leurs besoins énergétiques. Ceci peut être expliqué par la diminution de la performance prédatrice des oiseaux quand la densité de leurs proies est trop faible (Enstipp et al. 2007). Cette dernière étude a mis en évidence le seuil précis de densité de proies dans l'aire de recherche alimentaire des cormorans à aigrettes (*Phalacrocorax auritus*) en dessous duquel leur performance prédatrice (taux de succès par rapport aux nombres de plongées effectuées) diminue drastiquement.

En deçà de ce seuil de disponibilité des proies, les oiseaux marins, en tant qu'espèces longévives, vont d'abord favoriser leur survie et leur potentiel reproducteur ultérieur, au dépend de

leur reproduction en cours (Erikstad et al. 1998). Par contre, si les conditions environnementales se maintiennent au-dessous de ce seuil pour une période prolongée, cela peut influencer la survie des adultes.

En deçà du seuil : émigration ou mortalité adulte

La grande majorité des oiseaux marins sont très fidèles à leur site de reproduction (e.g. Inchausti & Weimerskirch 2002), avec l'exemple parlant du fou du Cap qui, une fois qu'il a commencé à se reproduire sur une colonie, va revenir nicher année après année dans un même périmètre de quelques mètres carrés (Klages 1994). Cette fidélité au nid présente des avantages évolutifs certains dans un environnement relativement stable (i.e. auto-corrélé temporellement, Boulinier & Danchin 1997) : elle permet d'optimiser l'utilisation de l'information publique et de raffiner les stratégies reproductrices (Danchin et al. 2004, Doligez et al. 2003), en accumulant une connaissance détaillée de l'environnement alimentaire (Grémillet et al. 1999) et en facilitant la localisation des partenaires d'une année à l'autre (Wooller et al. 1989).

Ainsi, très rares sont les cas d'émigration adulte (voir l'exemple des Guillemots de Troïl, Harris et al. 2007) et généralement celle-ci fait suite à un dérangement d'origine anthropique (Griffiths et al. 2004). Lors de faible disponibilité alimentaire lors de la saison de reproduction, les probabilités d'émigration des individus diminuent avec leur âge (Oro et al. 2004).

Pourtant, la disponibilité alimentaire lors de la saison de reproduction peut affecter la survie adulte quand les conditions environnementales sont très pauvres (Barbraud & Weimerskirch 2001, Oedekoven et al. 2001, Weimerskirch et al. 2001, Oro & Furness 2002, Davis et al. 2005). On peut donc penser que cette fidélité au site de reproduction peut parfois représenter un coût et avoir un impact sur la survie adulte. Elle va peser dans la sensibilité d'une espèce aux changements environnementaux.

3- Changements climatiques et conséquences sur les oiseaux marins

Il est largement accepté que le réchauffement climatique actuel affecte les systèmes vivants (Parmesan & Yohe 2003). Les effets du réchauffement sur les communautés, les espèces et les populations peuvent cependant être très diverses (Thomas et al. 2004).

Effets positifs des changements climatiques

La modification de la distribution des sardines dans les eaux australiennes augmente leur disponibilité pour les fous Australiens (*Morus serrator*), et contribue à l'accroissement de leurs

populations (Bunce et al. 2002), ce qui est aussi actuellement le cas pour les fous du Cap nichant dans l'est de l'Afrique du Sud (Fig. 2.5), sur la trajectoire de migration des sardines (Fairweather et al. 2006a, Crawford et al. 2007a). De même, en réduisant la couverture de glace en Antarctique, le réchauffement climatique facilite l'accès aux ressources pour les populations de manchots à jugulaires (*Pygoscelis antarctica*) ou des manchots Adélie (Fraser et al. 1992, Croxall et al. 2006).

Effets négatifs des changements climatiques

Pourtant nombreuses sont les études qui mettent en évidence une corrélation négative entre la température de surface des eaux et le succès reproducteur des oiseaux (e.g. Veit et al. 1997, Barbraud & Weimerskirch 2001, Durant et al. 2003, Jenouvrier et al. 2003). En effet, l'augmentation des températures de surface semble affecter la croissance et la distribution des organismes ectothermiques (Peters & Lovejoy 1992, Edwards & Richardson 2004), donc par là les prédateurs supérieurs via un contrôle de type « bottom-up » (Frederiksen et al. 2004). Autre aspect négatif du réchauffement climatique, la réduction de la couverture glacée réduit l'accessibilité aux lieux de reproduction et d'alimentation pour les espèces polaires, telles que les manchots Empereurs *Aptenodytes forsteri* (Smith et al. 1999, Croxall et al. 2006, Simmonds & Isaac 2007).

Mais l'ampleur de l'impact de ce réchauffement climatique sur les populations va aussi dépendre des caractéristiques de chaque espèce, comme nous l'avons vu auparavant. Par exemple, les espèces planctonivores vont être plus sensibles aux fluctuations océanographiques que les espèces piscivores, du moins sur une échelle temporelle plus courte (Montevecchi et al. 2006). Les espèces qui se dispersent vont être plus sensibles à des indices de changements globaux que les espèces résidentes, qui quant à elles vont être influencées par les conditions locales (Frederiksen et al. 2004). Finalement, certains organismes peuvent faire face aux changements climatiques en comptant sur leur variabilité génétique, et en s'adaptant rapidement aux nouvelles conditions environnementales (Ashley et al. 2003, Berteaux et al. 2004). Mais pour les oiseaux marins, comme pour toutes les espèces longévives, les changements climatiques engendrent des variations de pressions de sélection beaucoup trop rapides pour permettre l'expression de leur potentiel adaptatif, sujet au temps de génération. Ces espèces n'ont donc d'autres choix que d'émigrer et d'établir de nouvelles colonies dans des zones plus profitables (e.g. le manchot du Cap, Underhill et al. 2006).

4- Réponses à la variabilité environnementale induite par les pêcheries et l'influence anthropique

Les pêcheries, et en particulier les pêcheries industrielles, modifient profondément le paysage océanique des espèces marines, en les concurrençant directement sur les mêmes proies et en bouleversant indirectement les écosystèmes. Ces perturbations vont avoir des conséquences différentes sur les populations de prédateurs supérieurs selon leurs caractéristiques spécifiques (Furness & Tasker 2000).

Comme détaillée précédemment, la réponse des prédateurs marins face à la diminution de leurs ressources alimentaires - d'origine naturelle ou anthropique (i.e. compétition directe avec les pêcheries)- va être dans un premier temps d'augmenter leur effort de recherche alimentaire pour tamponner la diminution des ressources. Dans un second temps, si le seuil de densité de proies disponibles est franchi, cet ajustement comportemental ne sera plus suffisant et les paramètres vitaux de ces prédateurs vont être directement affectés (baisse du taux succès reproducteur, puis baisse de la survie adulte, Crawford 1999). Mais l'impact des pêcheries sur les populations de prédateurs marins ne se limite pas à des effets de compétition alimentaire.

Augmentation artificielle des populations de prédateurs marins

En exploitant et en retirant ainsi du milieu marin des espèces prédatrices compétitives des oiseaux et en rejetant par ailleurs des quantités importantes de déchets de pêche, les pêcheries peuvent accroître la disponibilité en ressources pour les prédateurs. Par exemple la surpêche de la morue (*Gadus morhua*) ou autres poissons prédateurs (maquereaux et merlan) en Atlantique nord a permis la prolifération de capelans (*Mallotus villosus*), et de lançons dont se nourrissent aussi différentes espèces d'oiseaux et mammifères marins (Furness 2002, Montevecchi 2002). Les déchets de pêche peuvent également représenter une source considérable de nourriture, et subvenaient au besoin de 5.9 millions de prédateurs en mer du Nord dans les années 1990 (Garthe et al. 1996).

Ainsi de nombreuses populations ont augmenté artificiellement à travers le monde très probablement grâce aux déchets de pêche, comme des populations de goélands, fous de Bassan, fulmars et skuas en mer du Nord (Furness et al. 1992, Garthe 1999), de goélands Dominicain (*Larus dominicanus*) en Patagonie (Yorio & Caille 2004), ou de fous Australien (Bunce et al. 2002). Ces déchets peuvent aussi représenter une nourriture de substitution quand les proies naturelles viennent à manquer (Ryan & Moloney 1988, Hamer et al. 1991, Hüppop & Wurm 2000, James & Stahl 2000).

Conséquence énergétique et hypothèse de la « Junk-food »

Pourtant, la manne alimentaire que peut représenter cette source de nourriture qui ne serait pas disponible sans ces activités de pêche peut aussi bouleverser la balance énergétique de certaines espèces, d'abord parce que les bateaux de pêche peuvent être plus facilement repérables que des bancs de poissons et que les déchets sont plus faciles à attraper que des proies vivantes, mais aussi parce que cette ressource n'est pas de même valeur calorifique que les proies naturelles. Pour des espèces spécialistes de proies de haute valeur calorifique, les déchets de pêche peuvent représenter de la « Junk-food », une nourriture de basse valeur nutritionnelle (Anderson & Piatt 1999). Des juvéniles d'oiseaux marins nourris expérimentalement avec une nourriture pauvre en lipides vont développer une condition corporelle faible (Batchelor & Ross 1984, Romano et al. 2006) et de capacités cognitives déficientes (Kitaysky et al. 2005). On peut donc penser qu'un approvisionnement à base de déchets de pêche de valeur calorifique moindre lors de la saison de reproduction peut avoir un impact important sur le succès reproducteur (Österblom et al. 2001, Litzow et al. 2002, Wanless et al. 2005a), et finalement sur la dynamique des populations.

Fragilité de ces populations dépendantes et de leurs voisins...

La forte dépendance de certaines populations d'oiseaux marins aux déchets de pêche soulève alors la question de leur devenir en cas de changements des pratiques de pêche. En effet, ces populations sont très fragiles face à des modifications dans l'utilisation de ces déchets (Furness 2003) recommandée par la FAO (2006). Par exemple, suite à la déclaration d'un moratoire de pêche dans le détroit de l'Ebre, le succès reproducteur des goélands d'Audouin (*Larus audouinii*) a chuté malgré l'augmentation de leur aire de recherche alimentaire (Oro et al. 1995, Arcos & Oro 1996). Par ailleurs, les populations de prédateurs d'autres oiseaux marins, qui ont augmenté grâce à la disponibilité en déchets de pêche, peuvent représenter une menace pour les populations voisines sur lesquelles ils accroissent leur pression de prédation quand les déchets de pêche diminuent (Regher & Montevecchi 1997, Oro & Furness 2002, Votier et al. 2004).



III Application de la biotélémétrie à la conservation

“La perte des espèces est notre propre perte”

UICN 2007

1- Etat des lieux : biodiversité marine et rôle des océans

Le défi de la conservation marine

Les océans sont souvent perçus comme le dernier espace encore sauvage, principalement parce que l'impact anthropique en général et des pêcheries en particulier n'est pas facilement visible (« out of sight, out of mind ») (Jones 1999). Le caractère indomptable et mystérieux des océans rajoute à cette impression d'espace encore vierge et sauvage, et en a souvent fait un élément finalement adverse à l'homme. De plus, parce qu'ils sont complexes et difficiles d'accès (Hixon et al. 2001), la connaissance scientifique relative à ces milieux est encore insuffisante (Trouvillez 2007). Or « il est difficile de conserver ce qui est inconnu » (Hixon et al. 2001). La nature différente des systèmes terrestres et marins ne permet pas l'application au milieu océanique des modèles préexistants développés sur les systèmes terrestres : les habitats marins sont souvent difficiles à définir, avec des limites dynamiques et fluctuantes, et se situent sur une échelle spatiale bien plus vaste que les habitats terrestres. La conservation du milieu marin reste donc un véritable défi.

Biodiversité marine et rôle clé des océans

Pourtant l'essentiel de la diversité biologique se trouve sous la surface des mers. Représentant 71% de la surface de la planète et 99% du volume de la biosphère, les océans abritent 90% des habitats biologiques de la Terre, où évoluent près de 274 000 espèces recensées (jusqu'à 500 000 espèces estimées). Sur les 33 embranchements du monde vivant existants, 32 sont marins, dont 14 exclusivement. Mais une grande partie de ce monde vivant reste encore à découvrir et des centaines d'espèces d'invertébrés et de poissons sont décrites chaque année (Hixon et al. 2001).

Par ailleurs, les océans jouent un rôle clé dans la régulation du climat et des effets du réchauffement climatique, en piégeant des milliers de tonnes de gaz carbonique par an. Ils représentent le réservoir le plus important de chaleur et d'oxygène (70% de l'oxygène atmosphérique provient du phytoplancton). Ensuite, en termes de services fournis à l'humanité, la valeur des écosystèmes marins a été évaluée à 21 000 milliards de dollars, soit 60% de la valeur économique totale estimée de la biosphère (Costanza et al. 1997). Parmi ces services, les océans

fournissent de la nourriture (20% des protéines animales consommées par l'homme proviennent des mers); des emplois (200 millions de personnes dépendent directement des océans ; UNESCO 2007); des produits minéraux et chimiques (carburants fossiles, sels, substances médicales); et enfin des loisirs et des opportunités d'écotourisme (voir la synthèse de Hixon et al. 2001). De l'état de santé du milieu marin dépendent donc étroitement la survie de l'homme et l'économie mondiale (Costanza 1999). Ainsi, si l'argument de conserver les écosystèmes océaniques peine encore à trouver sa propre légitimité dans les consciences des différents acteurs sociaux, économiques et politiques, il est urgent de prendre conscience de la nécessité de les préserver, ne serait-ce que pour assurer les bénéfices strictement économiques aux sociétés humaines (Costanza et al. 1997, Balsford et al. 2002, Worm et al. 2006).

Etat de la biodiversité marine

L'état de conservation de la biodiversité marine est inquiétant et la pression de pêche toujours grandissante (Pauly et al. 2002, Fig 1.6) ne fait qu'empirer cette situation. Sur les 1530 espèces marines dont l'état de conservation a été évalué par l'UICN, 416 sont menacées (UICN 2007), 7% des espèces marines auraient déjà disparu depuis 1950, la biomasse des grands poissons prédateurs ne représenterait plus à ce jour que 10% des niveaux préindustriels (Myers & Worm 2003), on compte 200 zones marines mortes (zones hypoxiques suite à une pollution d'origine anthropique), 20% des récifs coralliens sont détruits et 54% des mangroves ont disparu (Martinez 2007). Cette dégradation des écosystèmes marins résulte de menaces diverses, telles que changements climatiques, surpêche commerciale, marées noires et rejets d'hydrocarbures, introduction d'espèces exogènes, eutrophisation des milieux (Martinez 2007).

Mais la prise de conscience de la nécessité d'agir ne cesse de croître et des efforts considérables sont actuellement faits pour réviser notamment les stratégies de gestion des pêches. L'accent est mis sur une protection plus active des ressources, via par exemple des quotas de pêche plus stricts ou la création d'Aires Marines Protégées (décrites plus bas). L'impact des pêcheries sur les espèces non-ciblées est également considéré au travers d'une approche écosystémique (Bostford et al. 1997, Huchings 2000).

2- Quelques exemples de solutions

La limitation des pêches

Au lieu d'appliquer un effort de pêche toujours plus important (Pauly et al. 2002) pour compenser la diminution des prises des pêcheries mondiales depuis la fin des années 1980 (Zeller

& Pauly 2005), il faudrait réduire drastiquement les quotas de pêche, par un facteur 2 ou 3, voire plus dans certaines régions (Pauly et al. 2002, Myers et al. 2007a), et installer des moratoires de pêche beaucoup plus fréquemment (Botsford et al. 1997) afin de laisser au stock le temps de se régénérer.

La réduction des déchets de pêche et des prises accidentelles

Pour limiter les problèmes associés à l'inflation artificielle des populations de prédateurs marins se nourrissant des déchets de pêche (en particulier les oiseaux), et réduire les prises accidentelles des oiseaux dans les filets ou les hameçons, Furness et al. (2007) recommandent de mettre fin aux pratiques de rejet en mer de ces déchets. Ces prises accessoires de même que les abats de poissons peuvent être utilisés comme nourriture en aquaculture (Zeller & Pauly 2005). En outre, la modification de certaines techniques de pêche permet de réduire les prises accidentelles (e.g. Myers et al. 2007b, Petersen et al. 2007).

L'aquaculture

L'aquaculture pourrait permettre de réduire la pression de pêche (FAO 2006, Marra 2005). Cependant il ne semble pas qu'elle puisse être une solution durable, compte tenu de la pollution qu'elle engendre, de sa vulnérabilité aux épidémies et de la consommation coûteuse en ressources naturelles que requiert l'élevage des espèces commercialisées, principalement carnivores (Pauly et al. 2002, Baum et al. 2005).

La restauration des milieux

Il est également possible dans une certaine mesure de restaurer activement certains milieux endommagés. Par exemple, de nombreux programmes de réhabilitation de récifs coralliens existent et sont efficaces (voir Fox & Beckley 2005). La réintroduction d'huîtres dans la baie de Chesapeake, aux États-Unis, après surexploitation de la population naturelle, a permis de mettre fin à l'hypoxie du milieu en abaissant les surcharges en nutriments (Lenihan 1999). De même, la réintroduction à petite échelle de poissons herbivores a permis de limiter le développement de macroalgues sur les récifs coralliens des Caraïbes (Lewis 1986).

L'élimination des nuisibles

Dans des systèmes profondément modifiés, quand une population a augmenté de manière incontrôlée après, par exemple, la réduction de son prédateur naturel, une intervention humaine est parfois nécessaire. Ainsi l'élimination active d'un certain nombre d'otaries du Cap (*Arctocephalus*

pusillus pusillus), dont la population a fortement augmenté au cours du 20^{ème} siècle et qui menaçait de manière certaine des populations d'oiseaux endémiques et protégées (Makhado et al. 2006), a permis la réduction à court terme de la mortalité juvénile des fous du Cap qu'elles prédataient (David et al. 2003). Pourtant, dans une approche écosystémique, cette solution reste controversée (Yodzis 1998).

La prévention : sensibilisation du public

Finalement, c'est dans les mains du public, des consommateurs, au bout de la chaîne alimentaire, que réside la responsabilité et le seul réel pouvoir d'exercer une forme de régulation « top-down control » sur les pêcheries. La responsabilisation du consommateur, par sa sensibilisation, est donc un enjeu majeur dans la préservation des écosystèmes marins (Botsford et al. 1997, Hilborne 2007).

3- Les Aires Marines Protégées

Les Aires Marines Protégées (AMP) sont considérées comme le seul futur possible pour retrouver un équilibre écosystémique et une pêche durable (Williams 1998, Pauly et al. 2002).

Naissance des AMP

C'est en 1972 que la convention sur le patrimoine commun de l'humanité ouvre la brèche vers la création de zones de protection marine, en déclarant que les nations sont tenues de préserver leur patrimoine, dont font partie les océans, comme "l'héritage du passé, dont nous profitons aujourd'hui et que nous transmettons aux générations à venir". Elle est appuyée 10 ans plus tard par l'article 192 de la Convention des Nations Unies sur le Droit de la Mer (1982, Montego Bay, Jamaïque), aujourd'hui ratifiée par plus de 148 états, qui stipule que "les états ont l'obligation de protéger et de préserver le milieu marin". Mais c'est la Convention de Rio en 1992, plus pragmatique et soutenue par le monde scientifique, qui exige la protection de 10% des surfaces marines - chiffre comparable à la protection terrestre actuelle - avec un objectif de 20-30% à moyen terme. Ces exigences furent renouvelées à Durban en 2003.

Paradoxalement, à ce jour seulement 0.6% de la surface des océans est protégée sous la juridiction de 5 000 Aires Marines Protégées (AMP) contre 100 000 aires terrestres (Martinez 2007). Très rares sont les zones protégées en milieu hauturier, qui représente pourtant 64% de la surface des océans. Or il est crucial de protéger tous les types d'environnements marins pour préserver la résilience et la stabilité des écosystèmes (Worm et al. 2006).

Définition & objectifs des Aires Marines Protégées

Une Aire Marine Protégée (AMP) correspond à “toute région intertidale ou subtidale, de même que les eaux la recouvrant, ainsi que la flore, la faune et les caractéristiques historiques et culturelles associées, classées par la législation dans le but de protéger partiellement ou intégralement l’environnement inclus” (UICN 1988). La mise en place d’une AMP s’accompagne généralement d’une base juridique en droit interne (arrêté, décret ou loi), d’une réglementation spécifique des principaux usagers (pêche, navigation, recherche scientifique, loisirs) et d’un organisme de gestion. Le terme Aire Marine Protégée recouvre donc toute surface marine sous le joug d’une législation en vigueur particulière. Les restrictions à l’intérieur des différentes AMP peuvent être très variables, de l’interdiction de passage de bateau transportant des matières dangereuses à l’interdiction complète de toute pêche (« no-take zone »). Ainsi, au cours de cette thèse, les termes réserves marines, AMP, sanctuaires marins sont considérés équivalents et réfèrent au même concept, i.e. AMP.

Les buts d’une aire marine protégée sont de i) conserver la biodiversité (minimiser les risques d’extinction), ii) protéger les écosystèmes, iii) rétablir leur intégrité, et/ou iv) augmenter la taille et la productivité des populations de poissons ou d’invertébrés exploités pour aider les pêcheries hors des réserves (Roberts et al. 2001, Halpern 2003). En 1982, L’UICN a défini 6 types d’aires protégées (Tableau 1.1).

Tableau 1.1. Définition des 6 types d’aires protégées mondiales (UICN 1982).

Catégorie	Type
Ia	Réserve Naturelle Intégrale / Zone de Nature sauvage : aire protégée gérée principalement à des fins scientifiques ou de protection des ressources sauvages
Ib	Zone de Nature sauvage : aire protégée gérée principalement à des fins de protection des ressources sauvages
II	Parc National : aire protégée principalement dans le but de protéger les écosystèmes et à des fins récréatives
III	Monument naturel : aire protégée gérée principalement dans le but de préserver des éléments naturels spécifiques
IV	Aire de gestion des habitats ou des espèces : aire protégée gérée principalement à des fins de conservation, avec intervention au niveau de la gestion
V	Paysage terrestre ou marin protégé : aire protégée gérée principalement dans le but d'assurer la conservation de paysages terrestres ou marins et à des fins récréatives
VI	Aire Protégée de ressources naturelles gérées : aire protégée gérée principalement à des fins d'utilisation durable des écosystèmes naturels

La conception des AMP : un challenge

Le problème central et récurrent des AMP réside dans leur conception : quels sites, quelles législations, quelle taille, pour quelle durée (Cabeza & Moilanen 2001, Halpern 2003). Les réserves sont la plupart du temps déclarées à la hâte, sous la pression du public et des autorités politiques, dans l'urgence de résoudre des conflits entre différents usagers (Hockey & Branch 1997). Elles manquent donc souvent de contribution scientifique, ce qui parfois amène à un constat d'inefficacité inquiétant (Steward et al. 2003). Pour aller au-delà de cet opportunisme, des méthodes systématiques ont été proposées pour la conception d'AMP (Pressey et al. 1993), comme par exemple déterminer des "points chauds" (hotspots) de biodiversité, prendre en compte la biogéographie des espèces, ou adopter des solutions mathématiques (e.g. Possingham et al. 2000). Mais l'efficacité de ces méthodes est fortement dépendante du contexte local et souffre donc d'un manque de généralisation évident (Fox & Beckley 2005). Roberts (2002) montre que l'opportunisme est finalement souvent une meilleure solution, aux regards des résultats, que l'optimalité. Par contre, il précise que ces méthodes opportunistes sont souvent bénéfiques pour les espèces sédentaires, mais qu'il est nécessaire de définir plus précisément des zones d'intérêt particulier pour les espèces migratrices ou très mobiles, en prenant notamment en compte corridors migratoires et aires de reproduction, de ponte et de mise bas (Hyrenbach 2000).

La conception d'une AMP est encore plus problématique en milieu hauturier. Le système hauturier est dynamique à une échelle spatiale et temporelle extrêmement large (Hunt et al. 1999, voir plus haut). La plupart de ces habitants sont des espèces très mobiles dont les mouvements sont variables et à ce jour encore mal connus. Il semble donc très difficile d'estimer des limites spatiales pour des réserves en haute mer (Boersma & Parrish 1999). Vraisemblablement, ces limites devraient être établies en connaissance des traits d'histoire de vie des espèces et de la variabilité de leur habitat et devraient être dynamiques (Hyrenbach 2000).

4- Des AMP pour les prédateurs supérieurs et l'utilisation de la biotélémétrie

Les prédateurs sont connus pour s'agréger au niveau de points chauds de productivité (Worm et al. 2003), qui coïncident en général avec des paramètres topographiques et océanographiques définis (Hunt et al. 1998, Hooker et al. 1999, 2002). La distribution en mer des prédateurs marins pourrait donc permettre d'établir des limites spatiales pour des réserves hauturières, en dirigeant l'attention scientifique sur des paramètres océanographiques qui pourraient faire preuve de stabilité spatiale et temporelle (Hooker & Gerber 2004).

Rôle écosystémique des prédateurs marins

Les prédateurs marins sont souvent menacés d'extinction (Worm et al. 2005), victimes de la concurrence rude des pêcheries (Tasker et al. 2000), pêchés eux-mêmes volontairement (Myers & Worm 2003, Heithaus et al. 2007) ou accidentellement (Lewison et al. 2004, Montevercchi 2002), ou encore victimes de la pollution (Wiese & Robertson 2004, Woolfahrdt 2007). Pourtant ces prédateurs supérieurs jouent un rôle essentiel dans le maintien de la fonction des écosystèmes (Bowen 1997, Şekercioğlu et al. 2004, Myers et al. 2007a). Le «top-down control» qu'ils exercent sur les niveaux trophiques inférieurs préserve une certaine stabilité et maintient une plus grande résilience des écosystèmes (Frank et al. 2007, Fig. 1.8). Les exemples de ce «top-down control» sont nombreux, comme celui des morues sur les crevettes (Worm & Myers 2003), des langoustes sur les oursins (Shears & Babcock 2002), des clupéidés sur le plancton (Lynam et al. 2006), ou des loutres sur les abalones (Fanshaw et al. 2003).

Par ailleurs, les prédateurs supérieurs fournissent une vue intégrative de la conséquence de la variabilité environnementale sur les écosystèmes. En bout de chaîne alimentaire, ils vont intégrer les variabilités affectant le flux énergétique à tous les niveaux trophiques. Ainsi ils peuvent servir de baromètres environnementaux, i.e. d'indicateurs de l'état de santé et de la performance des écosystèmes (Monaghan 1996, Furness & Camphuysen 1997, Boyd 2006). Enfin, leur charisme, écologiquement justifié (Zacharia & Roff 2005, Sergio et al. 2006), peut permettre de mobiliser une large gamme d'acteurs pour leur protection et d'aider à lever des fonds publics, ce qui fait de ces espèces des modèles biologiques particulièrement appropriés dans la conception d'AMP pélagiques (Hooker 2006).

Manques et moyens

La conception optimale d'une AMP requiert la compréhension de l'utilisation spatiale et temporelle de leur environnement par ces espèces (Hooker et al. 1999, Louzao et al. 2006), ainsi que la définition de leur «habitat critique», i.e. les unités écologiques qu'elles nécessitent pour se nourrir et se reproduire avec succès (Hyrenbach et al. 2000, Hooker & Gerber 2004). De ce point de vue, étant donné que la disponibilité des ressources au cours de la saison de reproduction joue un rôle clé dans la dynamique des populations (Stearns 1992, Lewis et al. 2006, Fig. 1.9), les zones d'alimentation pendant cette saison sont particulièrement cruciales. Mais nos connaissances sur les prédateurs marins restent encore limitées (Boersma et al. 2002a).

Les développements relativement récents de la télémétrie (Hooker et al. 2007) ont ouvert un nouveau champ de connaissances (Cooke et al. 2004). La biotélémétrie correspond à l'utilisation d'appareils électroniques autonomes attachés à des animaux qui enregistrent différents

paramètres physiques et/ou biologiques (Wilson et al. 2002). Ces appareils permettent ainsi d'enregistrer, pendant des périodes longues et ininterrompues, les comportements d'individus en réponse aux interactions entre congénères et/ou avec leur environnement, et cela dans leur milieu naturel. Ils sont donc particulièrement utiles dans l'étude du milieu marin où l'observation en mer des animaux est contraignante (Hooker et al. 2007).

Application de la biotélémétrie à la conservation

Cette approche est particulièrement appropriée à la conservation, car elle permet d'évaluer les réponses des individus et des populations à différents stress environnementaux (Cooke et al. 2004), notamment dans un contexte où les changements climatiques menacent les populations et la perte d'habitats mène à de larges extinctions (Ropert-Coudert & Wilson 2005). Couplée à une approche énergétique, la biotélémétrie permet, par l'étude détaillée du budget temps d'une espèce (i.e. l'allocation du temps dans différentes activités), de déterminer le budget énergétique (dépense, gain énergétique, marge d'action) d'une population à un moment donné, ce qui peut révéler son état de santé (Grémillet et al. 2006, Call et al. 2007, Hamer et al. 2007).

Plus spécifiquement, la détermination des mouvements des prédateurs permet de mettre en évidence des aires particulièrement exploitées (Hooker & Gerber 2004) et de les proposer à la protection. James et al. (2005) ont découvert, grâce au déploiement de nombreuses balises Argos, que les tortues Luth (*Dermochelys coriacea*) exploitaient intensément des zones du plateau continental à ce jour encore non-protégées et suggéraient de prendre par conséquent des mesures appropriées. La définition par radiopistage des aires marines utilisées par le puffin cendré (*Calonectris diomedea borealis*) durant les différentes saisons de l'année a permis de proposer des Aires Importantes pour les Oiseaux (IBA, Important Bird Areas) pour qu'elles bénéficient d'un statut de protection spécial (Arcos, données non publiées).

Toutefois, c'est une approche multi-espèce qui paraît la plus complète pour déterminer à une échelle fine des points chauds particulièrement exploités par différents prédateurs dans une région donnée (Block et al. 2002, Frydeman & Gales 2007, Hyrenbach et al. 2007) et de mettre en évidence les aires à conserver en priorité (Myers et al. 2000).

5- Les conflits avec les pêcheurs

L'utilisation de la biotélémétrie a montré que les réserves nécessitées par certains prédateurs couvrent des surfaces parfois très larges (voir par exemple le Southern Ocean Sanctuary

S.O.S. pour les baleines dans Gerber et al. 2005), engendrant d'inévitables conflits territoriaux avec les usagers de ces espaces.

Un problème fondamental dans la création d'AMP est de prendre en compte à la fois la nécessité de protection de la biodiversité et les coûts économiques suivant la restriction des activités de pêche (Possingham & Shea 1999, Steward et al. 2003). D'après Mangel (2000), l'implantation réussie de réserves nécessite d'abord de séparer les questions scientifiques et sociétales, afin de définir clairement l'ordre de priorité des problèmes à résoudre.

Il est important de trouver des compromis pour les différents partis : définir les zones indispensables pour les prédateurs, mais aussi évaluer les coûts pour les pêcheries, et éventuellement prendre des mesures alternatives, comme par exemple ne fermer la pêche que pour un temps limité (période de reproduction des prédateurs, par exemple) ou pour certaines espèces particulières de poissons.

En revanche, il est tout aussi important de changer les mentalités et mettre en évidence les bénéfices des réserves marines pour les pêcheurs (voir entre autres Williams 1998, Gell & Roberts 2003, Halpern 2003, Sanchirico et al. 2006) pour favoriser l'acceptation d'une exploitation durable à long terme par rapport aux profits économiques à court terme (Worm et al. 2006).

Finalement, limiter les réserves à 10 ou 20% des surfaces marines sous-entend aussi autoriser la surexploitation et la pollution sans contrôle approprié des 80 à 90% restant des océans. Il serait donc temps de réviser à la hausse nos ambitions de conservation (Lombard 2007).



OBJECTIFS DE LA THESE

Cette thèse a pour objectif de répondre aux questions suivantes :

- 1- Quel est l'impact de la variabilité environnementale (disponibilité des proies dans l'espace) sur les stratégies de recherche alimentaire, la balance énergétique et la dynamique des populations de fou du Cap en Afrique australe ?

Partie 3 - Réponse des fous du Cap à la variabilité spatiale de leur environnement

- 2- La structure sociale du fou du cap peut-elle être un frein à l'adaptation d'une colonie de reproduction face à des changements environnementaux rapides? Quelle va être la marge de flexibilité comportementale et énergétique dont peut faire preuve cette espèce? Quel va-t-être le seuil de disponibilité des proies en-deçà duquel les oiseaux vont abandonner leur reproduction en cours?

Partie 4 - Réponse des fous du Cap à la variabilité temporelle de leur environnement

- 3- Comment les activités de pêche vont-elles influencer les stratégies alimentaires des fous du Cap dans le Benguela? Une alimentation à base de déchets de pêche est-elle bénéfique ou néfaste pour cette population d'oiseaux marins?

Partie 5 - Réponse des fous du Cap à la variabilité d'origine anthropique de leur milieu

- 4- Comment les études des stratégies alimentaires des oiseaux marins peuvent être appliquées à leur conservation? Dans quelle mesure l'enregistrement du comportement alimentaire couplé à la modélisation énergétique nous renseignent-ils sur l'état de santé des populations d'oiseaux marins et peut révéler les zones de l'environnement marin nécessaires au maintien de leurs populations? Quels compromis existe-t-il entre la protection d'oiseaux marins vulnérables et la rentabilité des pêcheries?

Partie 6 - Application de la biotéléométrie à la conservation, définition d'aires marines protégées

Partie 2 Méthodologie



I Site et modèles d'étude

1- Le Benguela et ses îles, historique de l'exploitation par l'homme

La production primaire particulièrement importante du Benguela, due aux phénomènes d'upwelling, supporte une large biodiversité et biomasse de phyto- et zooplancton, poissons, oiseaux et mammifères marins (Shannon & O'Toole 2003). De plus, son isolement océanographique, bordé au nord et au sud par des systèmes moins productifs d'eaux de surface chaudes, et la présence opportune de nombreuses petites îles le long des côtes sud-africaines et namibiennes, a favorisé au cours du temps le développement de nombreuses espèces endémiques, dont 7 espèces d'oiseaux marins (Ryan & Rose 1985). Ajoutées à cela les importantes ressources marines, en minéraux précieux (en particulier de diamants), pétrole et gaz, et la pêche (Shannon & O'Toole 2003), le Benguela est d'un intérêt économique et biologique majeur, dont les humains ont su profiter depuis près de 300 000 ans (Berger & Parkington 1995).

Les colonies d'oiseaux marins insulaires ont été exploitées dès le 16^{ème} siècle par les colons et ravitaillaient les navires en nourriture et en fuel (Griffiths et al. 2004). Au cours du 19^{ème} et au début du 20^{ème} siècle s'est ajouté la collecte du guano, « l'or blanc », important fertilisant avant les engrais chimiques. La collecte directe des œufs de manchots pour la consommation humaine, qui pouvait atteindre jusqu'à 50% de la production annuelle des oiseaux, et le dérangement occasionné par le prélèvement de quantités importantes de guano (on estime que jusqu'à 20 000 tonnes de guano furent prélevées chaque année en Afrique australe dans les années 1920), ont provoqué d'importantes baisses des effectifs des populations d'oiseaux marins (Griffiths et al. 2004). Les manchots en particulier ont vu leur population décroître de 90% en un siècle, ce qui a amené l'espèce à être déclarée vulnérable d'extinction par l'UICN en 2000. De nos jours, le guano encore prélevé sur certaines îles provient de plateformes artificielles et la collecte des œufs de manchots est interdite depuis 1967 (Griffiths et al. 2004).

En revanche, le développement de la compétition avec la pêche à la senne sur les petits poissons pélagiques (sardines du Pacifique *Sardinops sagax* et anchois d'Afrique australe *Engraulis encrasicolus*) à partir des années 1940 a limité les ressources disponibles pour les espèces d'oiseaux dépendantes de ces poissons. Sans gestion appropriée, la pêche intensive des sardines a mené à l'effondrement de leur stock dans les années 1960 en Afrique du Sud, et dans les années 1970 en Namibie (Fig. 2.1).

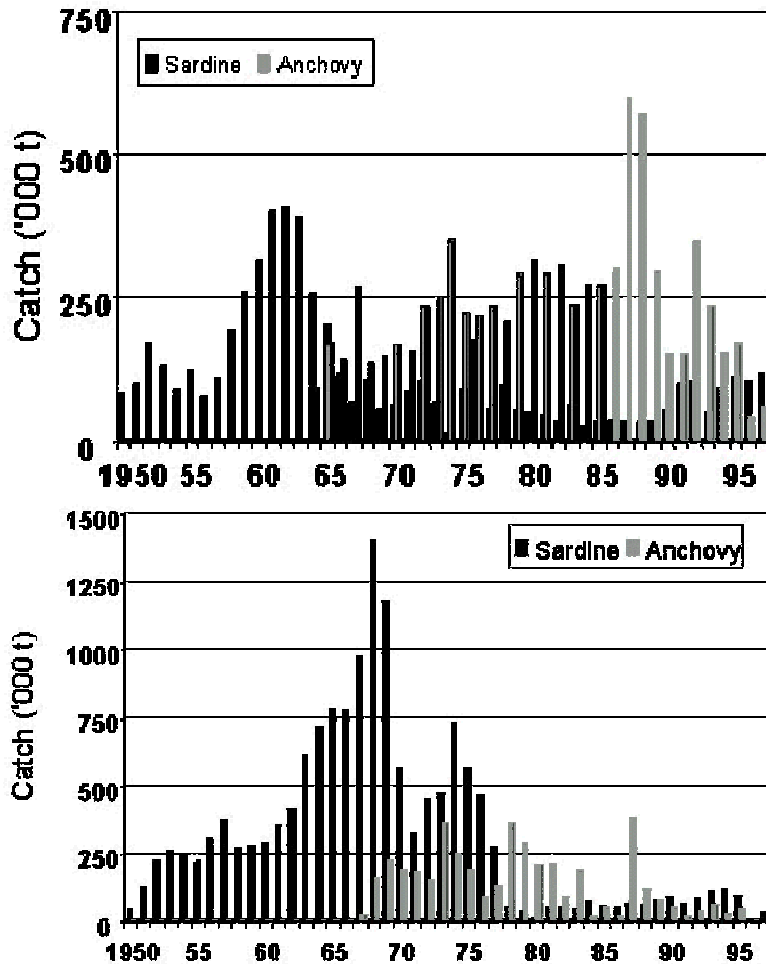


Figure 2.1. Prises des sardines et des anchois par les pêcheries à la senne en Afrique du Sud (a) et en Namibie (b) de 1950 à 1997 (tiré de Crawford 1999).

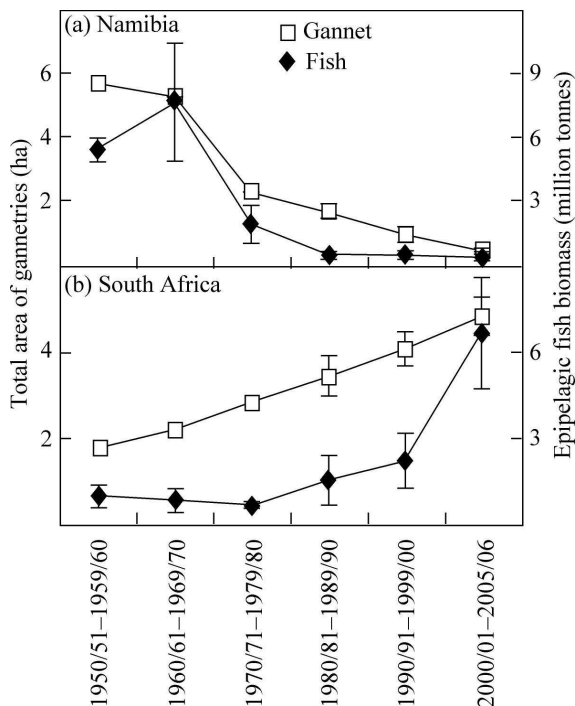


Figure 2.2. Surface des colonies de fous du Cap et biomasse moyenne des petits poissons pélagiques (sardine et anchois) par décennie de la période 1950 - 2000, (a) en Namibie, (b) en Afrique du Sud (tiré de Crawford et al. 2007a).

Les populations de manchots et de fous du Cap dépendent étroitement de la disponibilité et de l'abondance des sardines et des anchois (Fig. 2.2 et 2.3). En conséquence de cette chute du stock de sardines, la population de fous du Cap namibienne a décliné de 95% en 50 ans (entre 1956 et 2006), ce qui correspond à une baisse de 45% de sa population mondiale (Crawford 2007). Ceci a amené cette espèce à également être classée vulnérable d'extinction en 2000 (UICN, www.iucnredlist.org). Dans les eaux sud-africaines, la présence d'anchois, probablement favorisée par la baisse de la compétition avec les sardines, a permis aux populations de fous de survivre en changeant de proie principale (Crawford 1999).

Or un déplacement progressif vers l'est des sardines (depuis 1999) et des anchois (depuis 1996) a été observé au large de l'Afrique du Sud (Fig. 2.4, van der Lingen et al. 2002, 2005, Fairweather et al. 2006a). Même si les stocks de sardines ont à ce jour récupéré de leur surexploitation suite à une meilleure gestion de la pêche (van der Lingen et al. 2006b), ce déplacement diminue fortement l'abondance des proies disponibles pour les colonies d'oiseaux sur la côte ouest. De plus, le recrutement des anchois, bien qu'en augmentation, est plus variable qu'auparavant (van der Lingen et al. 2002) et très récemment, une dégradation de la condition corporelle des sardines adultes a été observée, annonçant très probablement une baisse à venir de leur population (van der Lingen et al. 2006b). Ces changements profonds de la structure de la population de sardines et d'anchois affectent donc directement les populations d'oiseaux marins en Afrique du Sud, et en particulier celles distribuées sur la côte ouest.

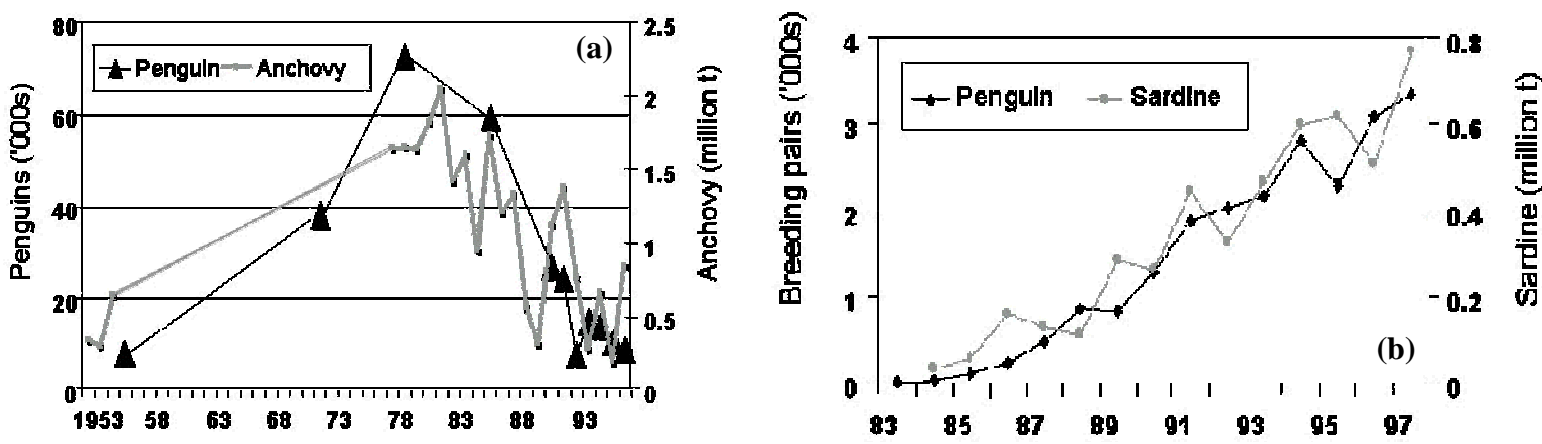


Figure 2.3. Nombre de manchots du Cap sur Dyer Island (a) et en reproduction sur Robben Island (b) en relation avec la biomasse des anchois (a) et des sardines (b) estimée à partir de sondages hydroacoustiques en Afrique du Sud (tiré de Crawford 1999).

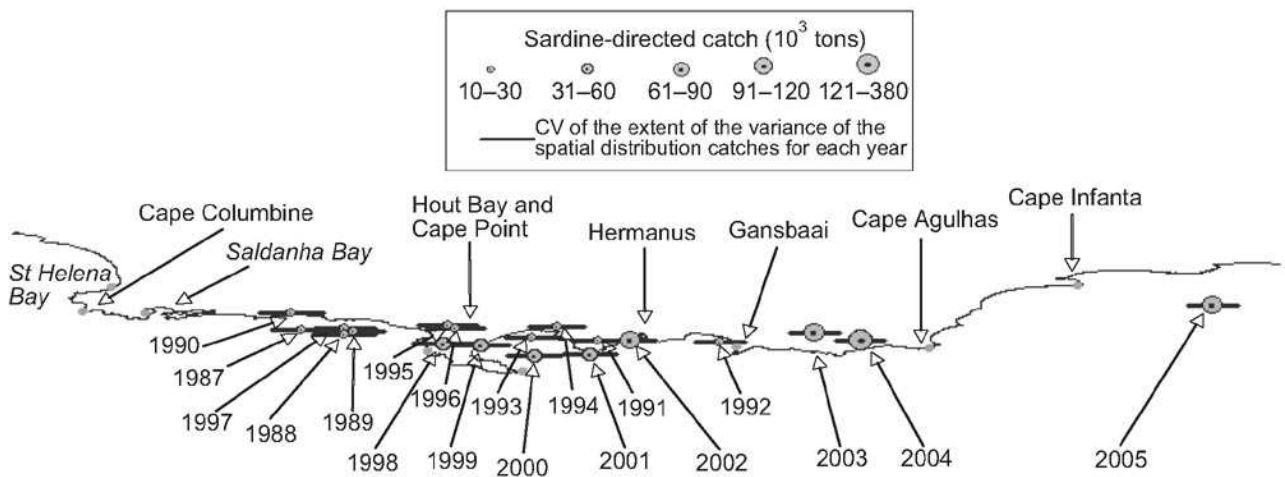


Figure 2.4. Centres de gravité des prises de sardines par les pêcheries à la senne. La taille du barycentre est proportionnelle au volume des prises (tiré de Fairweather et al. 2006a).

2- Le fou du Cap

La population d'environ 300 000 individus reproducteurs de fous du Cap *Morus capensis* (Crawford 2005a) est répartie sur 6 colonies insulaires, 3 au large des côtes namibiennes et 3 en Afrique du Sud (Fig. 2.5). Fidèles à leur site de reproduction (Klages 1994), les fous du Cap se reproduisent entre septembre et février et partagent au sein du couple les soins de l'unique poussin qu'ils élèvent avec un succès reproducteur moyen de 0.6 ± 0.17 (0.38-0.82) poussin par couple (pour les années 1990, Crawford 2005a). Les couvées de 2 poussins sont rares, bien que les adultes peuvent être capables d'élever des couvées artificiellement augmentées, si les conditions environnementales sont favorables (Navarro 1991). Le taux de survie annuel des adultes est de 80-85%, avec un pic de mortalité au cours de la saison de reproduction (Klages 1994), suggérant fortement que le goulot d'étranglement énergétique pour les fous adultes se situe bien pendant cette période. L'âge à la première reproduction varie entre 3 et 5 ans, la durée de vie moyenne des fous est de 13 à 15 ans, avec un maximum connu de 30 ans (Crawford 2005a). Les juvéniles se dispersent durant leurs premières années sur plusieurs milliers de kilomètres (Crawford 2005a) et atteignent alors les côtes d'Afrique de l'Ouest ou du Mozambique. Ils reviennent généralement nicher sur leur colonie natale (Klages 1994), seule une très faible proportion des oiseaux s'établit sur d'autres sites (Crawford 2005a). Au 20^{ème} siècle une seule nouvelle colonie a été créée (Bird Island, Lambert's Bay, Crawford 1999).

Nous avons étudié toutes les colonies de fous du Cap sud-africaines, Bird Island (Lambert's Bay, 32°5'S, 18°18'E), Malgas Island (33°03'S, 17°55'E), et Bird Island (Nelson

Mandela Bay, 33°50'S, 26°17'E), sur lesquelles nichent 90% de la population totale de fous du Cap et qui présentent des tendances populationnelles divergentes (Fig. 2.6). La colonie de Malgas a bénéficié d'une attention particulière et d'un suivi sur plusieurs années car elle représente la plus grosse colonie localisée dans le Benguela au sens strict (voir Fig. 1.2) et par sa position géographique charnière entre les colonies décroissantes de la côte ouest de l'Afrique australe et la colonie croissante de Bird Island, Nelson Mandela Bay (anciennement nommée Algoa Bay).

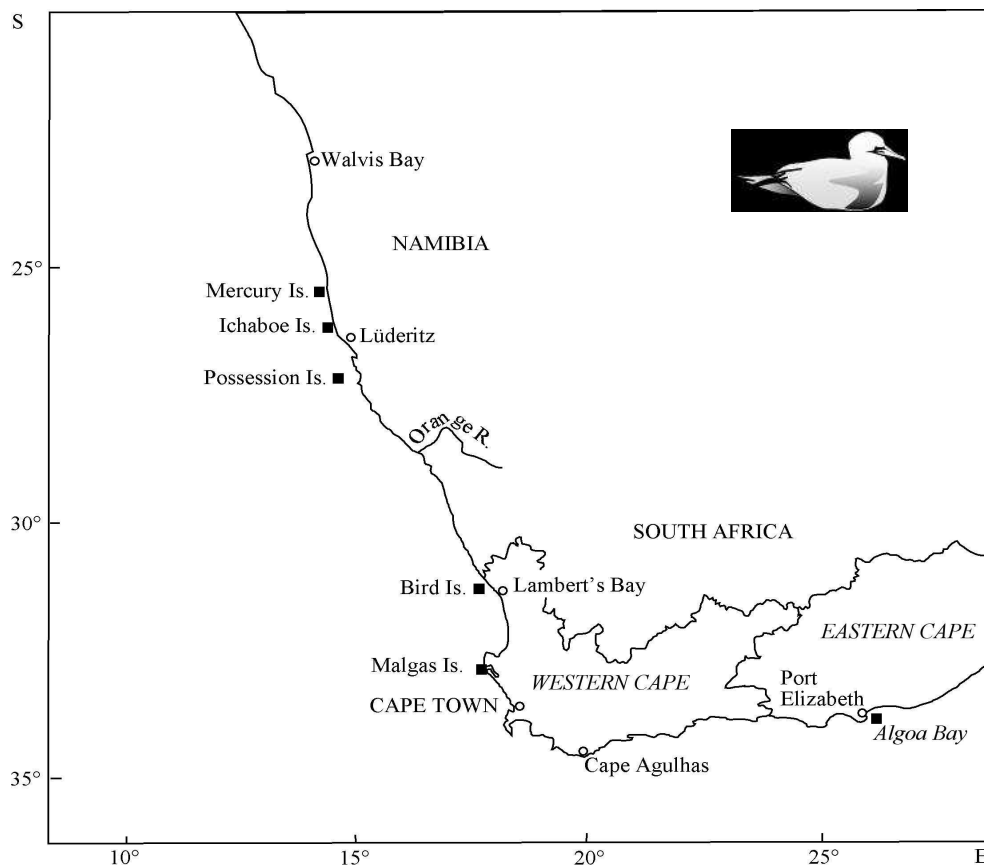


Figure 2.5. Localisation des 6 colonies de fous du Cap en Afrique australe (tiré de Crawford et al. 2007a).

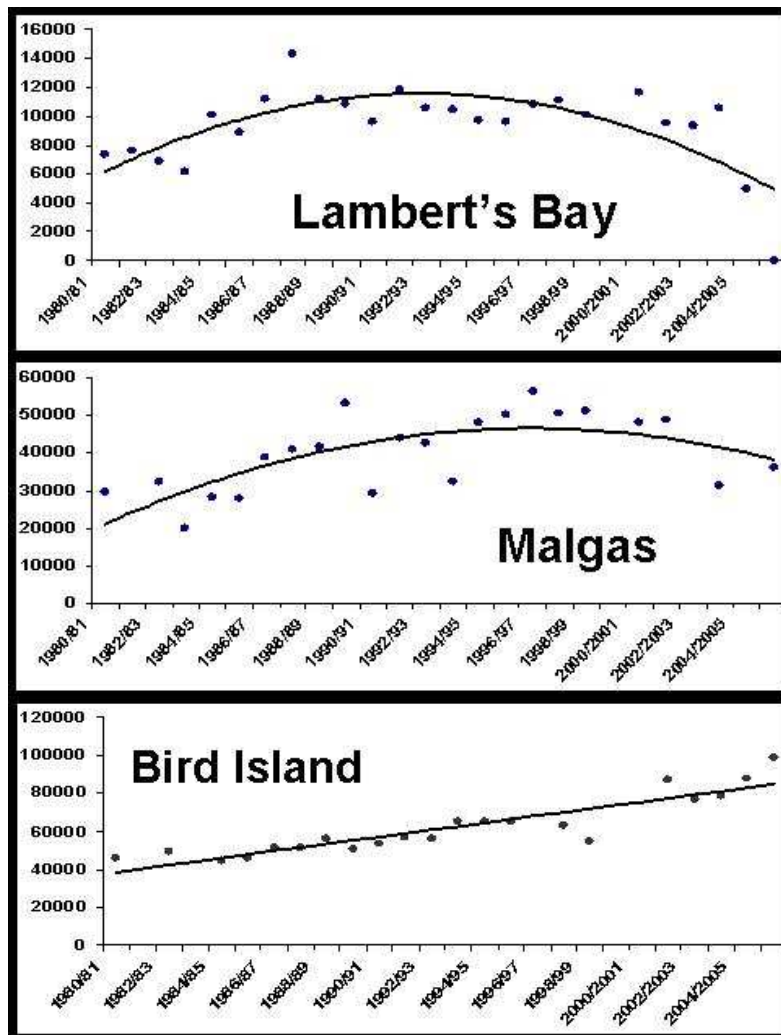


Figure 2.6. Tendances populationnelles des trois colonies de fous du Cap sud-africaines (nombre de couples en reproduction).

3- Le manchot du Cap

La population de manchots du Cap s'élevait à 201 000 adultes dans le début des années 1990 (Crawford & Whittington 2005), mais a sévèrement décliné entre 2004 et 2007 (Crawford, données non publiées), ce qui laisse un doute quant à l'exactitude de la taille actuelle de sa population. Le manchot se reproduit sur 29 sites, 12 en Namibie et 17 en Afrique du Sud (Fig. 2.7), avec des saisons de reproductions asynchrones entre colonies. Certaines colonies, comme celle de Dassen Island, peuvent être actives tout au long de l'année (Wolfhaardt 2007). Monogame et fidèle à son site de reproduction, comme le fou du Cap, il élève souvent deux poussins au cours d'une saison de reproduction, avec un succès reproducteur de 0.37-0.67 poussins produits par an. Il peut entamer deux reproductions au cours d'une année (Crawford & Whittington 2005). Les juvéniles

peuvent se disperser jusqu'à une distance de 1 900 km de leur colonie natale et entament leur première reproduction âgés entre 3 et 6 ans. Ils peuvent vivre jusqu'à 27 ans.

Les cinq colonies que nous avons étudiées, Robben Island ($33^{\circ}47'S$, $18^{\circ}22'E$), Dassen Island ($33^{\circ}25'S$, $18^{\circ}04'E$), Boulders beach ($34^{\circ}12'S$, $18^{\circ}27'E$), Dyer Island ($34^{\circ}40'S$, $19^{\circ}25'E$) et Bird Island (Nelson Mandela Bay) abritent 60% de la population mondiale de manchots du Cap (Crawford & Whittington 2005).

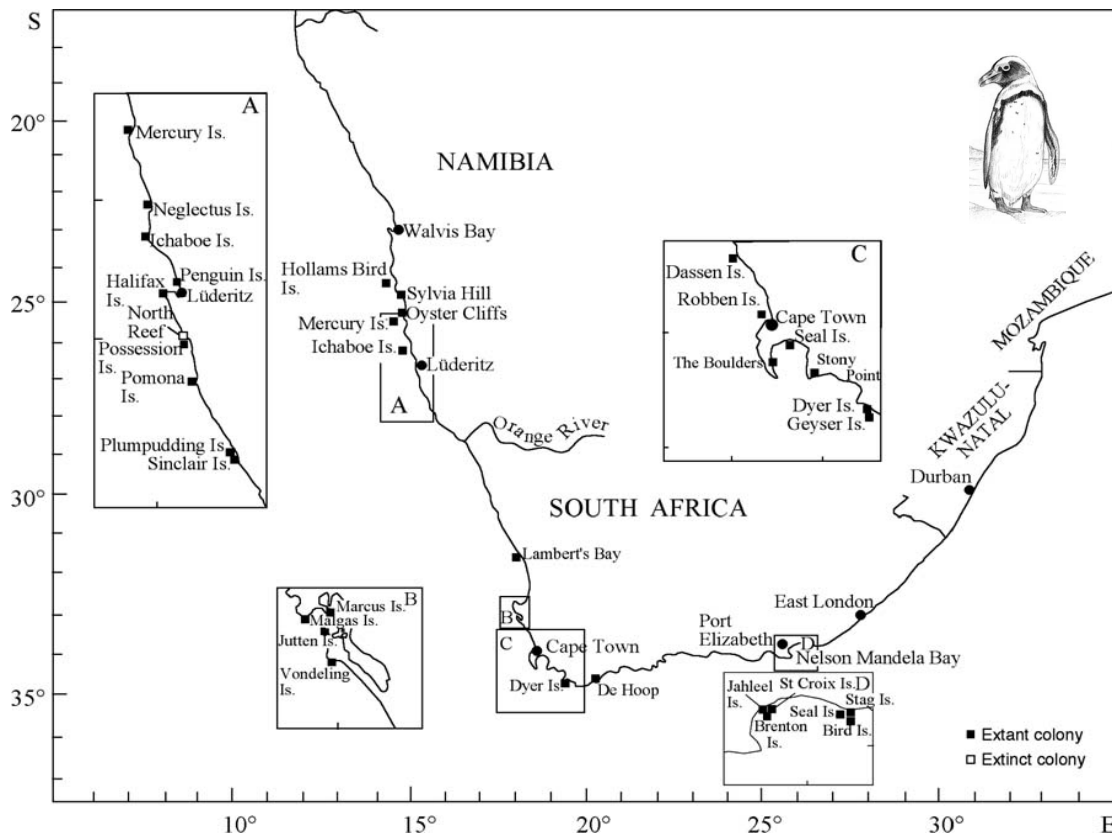


Figure 2.7. Localisation des 30 colonies de manchots du Cap, dont certaines se sont éteintes entre 1978 et 2006 (tiré de Crawford et al. 2007b).

II La biotélémetrie, l'analyse spatiale et autres données

Au cours de cette thèse, nous avons utilisé des données collectées sur des fous du Cap et des manchots du Cap entre 2002 et 2007 avec la permission des Parc Nationaux Sud-Africains (SANParks). Les travaux de terrain effectués depuis le début de la thèse ont concerné la colonie de fous de Malgas sur 3 saisons (2004/05, 2005/06 et 2006/07), les colonies de fous et de manchots de Bird Island (Nelson Mandela Bay) sur 2 saisons (décembre 2005 et avril 2007 respectivement), les colonies de manchots de Boulders et de Dyer pour une saison (mai et juin 2007 respectivement).

1- Le suivi GPS

Les appareils

- (1) L'enregistreur GPS-TD (earth & Ocean Technologies, Kiel, Allemagne) est un GPS (Global Positioning System) miniaturisé combiné avec un enregistreur de pression et température (Time-Depth Recorder). La latitude et la longitude ont été enregistrées à des intervalles de 2 minutes pour les fous et 1 minute pour les manchots, avec une précision de 10 m environ, tandis que la pression et la température ont été enregistrées chaque seconde avec une précision de 0.1 m pour la pression. Les enregistreurs ont été logés dans des boîtiers hydrodynamiques en kevlar et résine époxy de dimensions 96 x 39 x 26.5 mm et pesaient 75 g (Fig. 2.8a).
- (2) Les enregistreurs GPS de Technosmart (Rome, Italie) ont aussi été logés dans les mêmes boîtiers, de dimensions 95 x 48 x 24 mm et pesaient 65 g. Latitude et longitude ont été enregistrées à des intervalles de 10 s, avec une précision de 10 m. Ces enregistreurs n'ont été déployés que sur les fous.
- (3) Les enregistreurs TDR (Time-depth Recorders, M190-D2GT, Little Leonardo, Tokyo, Japan) ont enregistré pression et température toute les secondes avec une précision de 0.1 m. Ils étaient de dimensions 60 x 15 mm, pèsent 15 g (Fig. 2.8b) et ont été déployés en conjonction avec un GPS de Technosmart. L'ensemble GPS + TDR pesait alors 80 g.
- (4) Les GLS (Global Location Sensors, earth & Ocean Technologies, Kiel, Allemagne) avaient un diamètre de 14 mm, une longueur de 45 mm long et pesaient 8.2 g. Les enregistreurs ont été programmés pour enregistrer l'intensité de la lumière toutes les 30 s pour une période maximale de 10 mois. La résolution de la mesure de lumière était de 4.5% à < 0.025% de la lecture (jusqu'à environ 0.001 lux), en fonction du niveau de lumière. Ces mesures ont servi à estimer la position des oiseaux +/- 170 km (Phillips et al. 2004) au lever et au coucher du soleil pendant toute la période d'enregistrement (Fig. 2.8c).
- (5) Les enregistreurs de pression et fréquence cardiaque (Heart Rate Depth Data Loggers, Woakes et al. 1995) mesuraient 60 x 24 x 7 mm et pesaient 20 g. Ils ont été programmés pour enregistrer la pression chaque seconde et la fréquence cardiaque toutes les 2 s, soit continuellement pour certains appareils, soit tous les 2 jours, sur une période maximale de 12 mois. Tous les enregistreurs ont été calibrés avant et après usage, et la mesure de pression avait une résolution de 0.1 m (Fig. 2.8d).

Tous nos appareils pesaient moins de 2.5% de la masse adulte des 2 espèces, fous et manchots, ce qui est en dessous de la limite des 3% recommandée pour des oiseaux volant (Phillips et al. 2003).

Le déploiement des GPS, GPS-TD et TDR

Le déploiement de GPS et de GPS-TD sur les fous du Cap s'est effectué sur des adultes élevant des poussins de 1 à 4 semaines. Les adultes étaient capturés directement sur leur nid à l'aide d'un crochet fixé au bout d'une perche, ce qui permettait une certaine distance avec les bords de la colonie et limiter ainsi le dérangement des nids voisins. La capture avait lieu en présence des deux partenaires afin qu'un des deux parents puisse garder le poussin. Les GPS et GPS-TD étaient attachés au bas du dos des oiseaux en utilisant les 3 plumes centrales de la queue (Fig. 2.8f). Les TDR étaient attachés de la même manière mais sous la queue. Tous les appareils étaient fixés à l'aide d'adhésif étanche (Tesa, Hamburg, Allemagne), qui permet le retrait des appareils en minimisant les dommages causés au plumage des oiseaux. La manipulation des oiseaux durait entre 4 et 7 minutes, de la capture à leur libération, et avait lieu systématiquement à l'ombre, tout en couvrant leur tête afin de minimiser leur stress.

Les adultes étaient pesés à 25 g près (Salter Brecknell Super Samson, RACO Industries, Cincinnati USA) avant l'attachement des appareils et au moment de leur retrait, 1-2 h après leur retour au nid. Sachant que les adultes transfèrent au poussin la majorité de la nourriture qui lui est destinée durant les 2 premières heures suivant leur retour au nid (R. Navarro, données non publiées), ce délai permettait de standardiser la mesure de la masse des adultes et éviter ainsi de prendre en compte des différences de masses entre adultes uniquement dues au fait d'avoir déjà nourri le poussin ou pas. Au moment du retrait des enregistreurs, les tailles des ailes, du bec et de la ligne de peau noire descendant sous le bec étaient aussi mesurées. La plupart du temps, les poussins des nids équipés et contrôles étaient également mesurés (pesés, mesures de l'aile et du bec) afin d'en déterminer l'âge et la condition corporelle.

Les manchots ont été équipés la nuit, juste après le coucher du soleil, pour limiter le stress dû à la manipulation, manipulation qui durait de 5 à 10 minutes, et replacés sur le nid une fois équipés. Le GPS-TD était placé au bas du dos, fixé aussi avec du Tesa (Fig. 2.8e). Au moment du retrait de l'appareil, les adultes ainsi que leurs poussins étaient mesurés (masse, aileron, bec) pour déterminer le sexe de l'adulte, le mâle étant généralement plus gros que la femelle (Crawford & Whittington 2005), ainsi que l'âge des poussins. Pour limiter les problèmes dus à l'autoréplication, les adultes n'ont été équipés que pour un unique voyage.

Le contrôle et la variabilité de l'environnement

Pour estimer l'effet du déploiement d'appareils électroniques sur le comportement des oiseaux, des nids contrôles ont été marqués sans manipulation, avec un marqueur pour animaux fixé au bout d'une perche, en gardant l'âge des poussins équivalent à ceux des nids expérimentaux.

Les nids contrôles et expérimentaux ont été suivis ensuite chaque heure de l'aube au coucher du soleil jusqu'à ce que les deux partenaires aient effectué un voyage en mer complet. Pour les manchots, le suivi des nids marqués a été effectué 24h/24. Nous sommes partis de l'hypothèse que la durée des voyages alimentaires des oiseaux équipés d'appareils électroniques serait modifiée en cas de dérangement (Adams & Klages 1999).

Les nids contrôles ont ensuite été suivis pendant au moins 4 voyages alimentaires complets supplémentaires pour chaque partenaire, afin d'obtenir un index de la variabilité de l'environnement. En effet, dans un environnement prévisible, les oiseaux sont sensés montrer une fréquence de nourrissage du poussin d'une grande régularité (Schreiber & Burger 2002).

L'équipement de GLS et de HRDDL

Les GLS et les HRDDL ont été déployés sur des fous élevant des poussins âgés de 6 à 8 semaines. Les GLS ont été fixés sur des bagues de Darvic aux pattes des fous (Fig. 2.8c), et les HRDDL ont été implantés chirurgicalement dans la cavité abdominale sous anesthésie à l'isoflurane, selon la méthode décrite dans Grémillet et al. (2005).

3- L'analyse spatiale

Le filtre des données

A partir des positions GPS (voir un exemple de tracé Fig. 2.9), nous avons extrait les paramètres suivants :

- la durée totale du voyage en mer, du départ au retour à la colonie.
- la longueur du trajet parcouru, i.e. la distance totale cumulée entre toutes les positions GPS du tracé.
- la distance maximale par rapport à la colonie, calculée en prenant les coordonnées de la colonie comme référence.

Des tracés GPS des fous, nous avons aussi extrait :

- le temps passé en vol, quand la vitesse de l'oiseau était supérieure à 10 km/h (valeur seuil déterminée au moyen du diagramme de fréquence des vitesses des oiseaux, voir Grémillet et al. 2004a).
- la sinuosité du trajet, déterminée en comparant la vitesse réelle de l'oiseau en vol (enregistrée par le GPS) et sa vitesse au sol (calculée entre 3 positions GPS). Un oiseau qui va

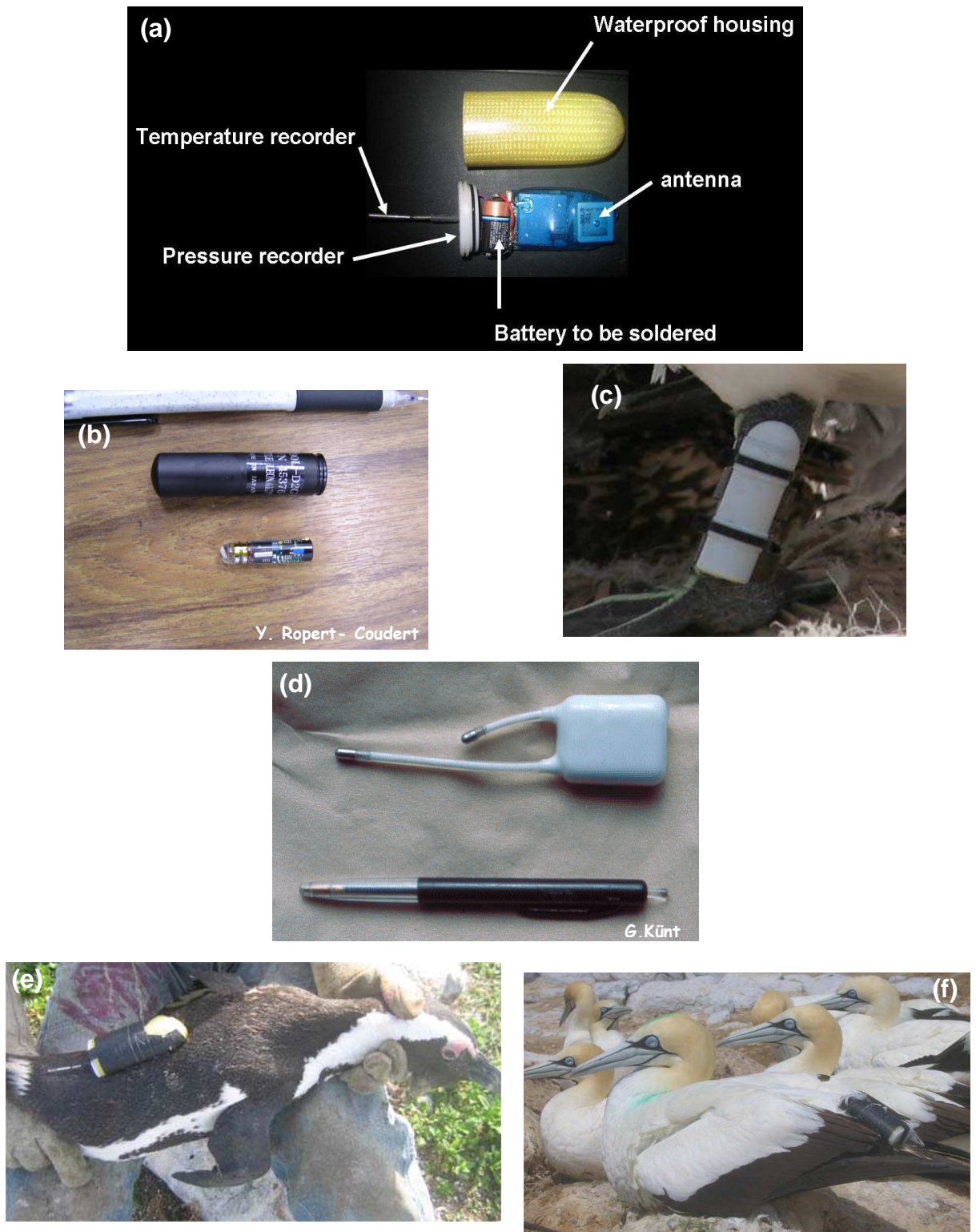


Figure 2.8. Photos des différents appareils déployés. (a) un GPS-TD (earth & Ocean Technologies, Kiel, Allemagne), (b) un enregistreur de pression et température (TDR, Little Leonardo, Tokyo, Japon), (c) un GLS (Global Location Sensors, earth & Ocean Technologies, Allemagne) fixé par une bague de Darvic sur une patte de fou du Cap, (d) un HRDDL (Heart Rate and Depth Data Logger, earth & Ocean Technologies, Allemagne), (e) un GPS-TD fixé sur un manchot du Cap, (f) un GPS fixé sur un fou du Cap.

voler en cercle, pour rechercher activement ses proies, va avoir une vitesse au sol bien inférieure à sa vitesse réelle, donc faire preuve d'un trajet très sinueux. C'est à partir de ce dernier calcul de sinuosité que nous avons isolé les positions associées à la recherche alimentaire active, i.e. les zones d'alimentation, tout en éliminant les zones de déplacement pur, ce qui limite les problèmes de pseudo-réplication. Cette méthode a été validée par Grémillet et al. (2006), par l'utilisation des GPS-TD, qui ont permis de confirmer l'occurrence de plongée dans les parties sinueuses du tracé.

Les plongées

Les profils de plongées enregistrés par les TDR et les GPS-TD ont été analysés avec IGOR Pro (Wavemetrics, Version 4.01) pour les tracés des fous et avec MultiTrace (Jensen Software Systems, Laboe, Allemagne) pour les manchots (Fig. 2.10). Une plongée d'un fou a été définie quand l'appareil enregistrait des pressions supérieures ou égales à 0.5 m pendant plus d'une seconde (voir Ropert Coudert et al. 2004 pour plus de détails), les plongées des manchots à partir d'une profondeur de 2 m, les parties des tracés à une profondeur inférieure à 2 m étant considérées comme du déplacement (Wilson & Wilson 1995). De là, nous avons extrait le nombre de plongées par heure de voyage alimentaire, les durées et profondeurs maximales moyennes des plongées.

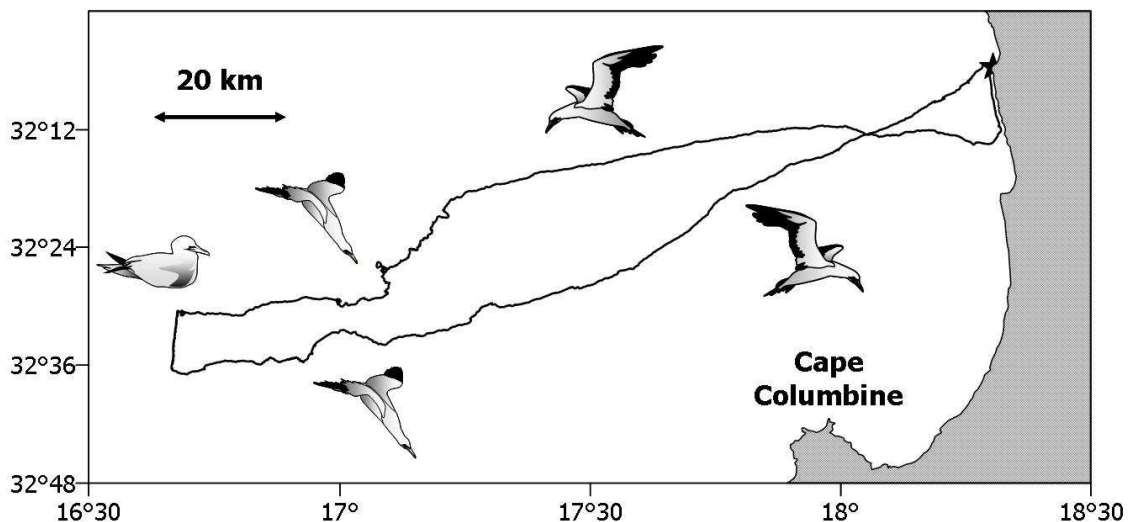


Figure 2.9. Détail d'un tracé GPS de fou du Cap. Les zones de tracé régulier indiquent quand l'oiseau se dirige directement vers un endroit. Les tracés sinueux représentent la recherche active de nourriture. Les trajets courts et droits révèlent les zones où l'oiseau s'est reposé en mer, généralement pour y passer la nuit (tiré de Grémillet et al. 2004a).

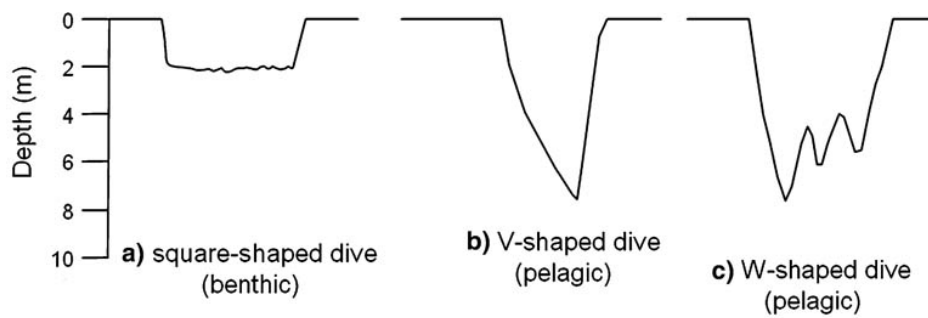


Figure 2.10. Profils de différents types de plongées (tiré de Ropert-Coudert et al. 2006a).

Analyse des données GLS et HDDLR

Les données des GLS ont été analysées en utilisant Multitrace Geolocation (Jensen Software Systems, Laboe, Germany) suivant Wilson et al. (1992).

Les données de plongées et de fréquence cardiaque ont été analysées dans Multitrace, après avoir éliminé les deux premières semaines, pour s'assurer que l'oiseau avait totalement récupéré après l'opération chirurgicale. Les plongées ont été analysées comme précédemment. Le temps total passé en vol par les fous durant la période hivernale a été déterminée selon leur fréquence cardiaque, suivant Ropert-Coudert et al. (2006b), sachant que les oiseaux en vol ont une fréquence cardiaque supérieure à 220 battements par minute et inférieure à ce seuil au repos à terre ou à la surface de l'eau.

Analyses kernel

Pour déterminer les zones que les oiseaux exploitent le plus au cours de leurs voyages en mer, i.e. les zones où ils passent le plus de temps par unité d'espace, nous avons analysé les positions des oiseaux pendant la période hivernale et les positions associées au comportement de recherche alimentaire au cours de la reproduction, au moyen de kernels adaptatifs, selon la méthode des moindres carrés (Girard et al. 2002), avec le logiciel Arcview GIS 3.2. Cette méthode détermine les contours des zones où les oiseaux passent de 10 à 90% de leur temps. L'estimation de la surface de l'aire de recherche alimentaire a été effectuée par la méthode des polygones convexes, qui détermine un polygone contenant 100% des positions des oiseaux, avec Ranges VI (Anatrack, Wareham, UK). La superposition des zones exploitées par les oiseaux durant les différents mois d'hiver a été estimée par la méthode des polygones concaves (90%) avec Ranges VI.

Le calcul des centres de gravité des positions des oiseaux associées à la recherche alimentaire et de ceux de leurs proies naturelles a été effectué selon la méthode détaillée dans Fairweather et al. (2006a). Un centre de gravité est défini par un barycentre, qui est la moyenne pondérée des positions, accompagné de deux axes représentant la variance de ces positions.

Finalement, en recoupant les données de la distribution et de l'abondance des sardines et des anchois au large des côtes sud-africaines et l'aire totale de recherche alimentaire des fous (MCP100%) dans ArcView 3.2, nous avons calculé la densité de proies naturelles présentes dans l'aire de recherche alimentaire des fous chaque saison.

3- Les autres données

Le modèle énergétique

Le modèle énergétique utilisé dans notre étude a été établi par Enstipp et al. (2006) à partir de l'algorithme de Grémillet et al. (2003), en y rajoutant les besoins énergétique des poussins. Cet algorithme calcule les besoins énergétiques individuels quotidiens des adultes en reproduction nécessités pour mener à bien leur reproduction, ceci à partir de leur budget-temps et du coût énergétique connu associé à chaque activité. L'algorithme a été adapté pour les fous du Cap à partir des données de la littérature relatives aux coûts énergétiques des activités et aux besoins des poussins (Adams et al. 1991, R. Navarro données non publiées) et à partir des données provenant de nos enregistreurs électroniques pour leur budget-temps.

Le contenu énergétique des proies des fous

La valeur énergétique de proies collectées à partir de contenus stomacaux de fous de Malgas en Octobre 2006 a été calculée par calorimétrie directe, après avoir été séchées pendant 3 semaines, selon les méthodes de J.-P. Robin (pers. com.).

Le régime alimentaire

Entre 30 et 50 contenus stomacaux de fous du Cap sont collectés mensuellement tout au long de l'année, sur toutes les colonies sud-africaines par les employés du Marine & Coastal Management selon des méthodes décrites par Berruti et al. (1993). Les oiseaux sont capturés en bord de colonie au retour d'un voyage alimentaire et renversés au-dessus d'un contenant dans lequel ils régurgitent leur contenu stomacal. Les proies des fous sont ensuite identifiées (rarement digérées, elles sont aisément identifiables *de visu*) et pesées. Leur proportion en termes de masse à l'ensemble des régurgitats obtenus chaque mois est estimée.

Le succès reproducteur

Le succès reproducteur des fous du Cap est déterminé pour les colonies de Malgas et de Lambert's Bay chaque année par suivi mensuel et bimensuel (au début et vers la fin de la saison respectivement) de nids marqués dans la colonie depuis la ponte (en septembre) jusqu'à l'envol des poussins (février de l'année suivante).

Les données populationnelles

La taille des colonies de fous du Cap (nombre de couples reproducteurs) est estimée à partir de mesures de l'aire occupée par les couples reproducteurs sur des photographies aériennes prises verticalement en novembre ou en décembre, lors du pic de reproduction, en combinaison avec des mesures de densité des nids (Klages et al. 1992). Ces méthodes sont détaillées dans Crawford et al. (2007a).

Les sondages hydroacoustiques

La distribution et l'abondance des petits poissons pélagiques, les sardines du Pacifique et de Whitehead (*Sardinops sagax* et *Etrumeus whiteheadi*) et les anchois de l'Afrique australe (*Engraulis encrasicolus*), au large de l'Afrique du Sud entre Hondeklip Bay sur la côte ouest et East London sur la côte est ont été obtenues au cours de sondages hydroacoustiques par le Marine and Coastal Management chaque année au mois de novembre. Ces sondages consistent en des transects orientés perpendiculairement à la côte et effectués le long du plateau continental au départ de la côte jusqu'à l'isobathe de 200m de profondeur. Des techniques d'intégration sont ensuite utilisées pour estimer la densité des poissons à chaque transect. La composition en espèce et la fréquence de distribution de la taille des poissons de chaque espèce est déterminée par des chaluts à mi-eaux. Une description plus complète de ces techniques est donnée par Barange et al. (1999).

La distribution des bateaux de pêche et leurs prises

La position des bateaux de pêche commerciale, le nombre de traits de filets déployés et le volume total des prises, est compilée dans des registres officiels tenus par le Marine and Coastal Management. Elle est enregistrée dans une grille de cellules de 10 x 10' (approx. 18 x 15 km) pour les pêcheries à la senne ciblant les sardines et les anchois, et de cellules de 20 x 20' (approx. 37 x 30 km) pour les chaluts pélagiques ciblant les merlus (*Merluccius* spp.) (voir les détails dans Fairweather et al. 2006b).

Partie 3 Réponse des fous du Cap à la variabilité spatiale de leur environnement

Les oiseaux marins évoluent dans un environnement particulièrement variable (Bakun 1996) et ils ont développé des comportements de recherche alimentaire flexibles afin de compenser cette stochasticité environnementale (e.g. Crawford 1999, Lescroël & Bost 2005, Wilson et al. 2005). A la variabilité environnementale naturelle viennent s'ajouter les effets des pêcheries qui d'une part entrent en compétition directe avec les oiseaux marins (Tasker et al. 2000), et d'autre part rejettent des déchets de pêche qui peuvent représenter une quantité considérable de nourriture pour les oiseaux (Furness et al. 1992, Garthe et al. 1996). Nous avons comparé l'écologie alimentaire de fous du Cap *Morus capensis* nichant sur deux colonies de taille équivalente, mais de régime alimentaire contrasté et de tendance populationnelle opposée. Une première colonie, Malgas Island, localisée sur la côte ouest de l'Afrique du Sud (Fig. 3.1), subit une baisse démographique (Crawford et al. 2007a, Fig. 2.6) et ses occupants se nourrissent pour une part importante de déchets de pêche (Berruti et al. 1993). La deuxième colonie, Bird Island, sur la côte sud (Fig. 3.1), voit sa population croître (Fig. 2.6) et les individus se nourrissent exclusivement de proies naturelles, des poissons pélagiques (Klages et al. 1992).

En octobre et novembre 2005, nous avons étudié le régime alimentaire, le comportement en mer et les besoins énergétiques des fous sur ces deux colonies lors de leur reproduction. Nous avons ainsi réalisé des observations comportementales directes et utilisé des enregistreurs de données (GPS, température et profondeur) attachés à des adultes partis s'alimenter en mer. La distribution et l'abondance des proies favorites des fous (les sardines *Sardinops sagax* et les anchois *Engraulis encrasicolus*) ont été déterminées simultanément à notre étude par sondage hydroacoustique (voir Barange et al. 1999).

Les fous du Cap sont capables d'adapter leur comportement alimentaire à la disponibilité des ressources dans leurs zones de recherche alimentaire. Les deux colonies faisaient face à des conditions environnementales contrastées : très peu de petits poissons pélagiques (sardines et anchois) étaient disponibles pour les oiseaux de Malgas (Fig. 3.3), avec une densité de 7.2 g m^{-2} et 18.0 g m^{-2} respectivement, c'est-à-dire moitié moins que dans la zone de prospection des fous de Bird Island (17.0 g m^{-2} et 15.0 g m^{-2} pour les sardines et les anchois respectivement). En conséquence, les fous de Malgas ont augmenté leur temps passé en mer et leur temps passé en vol au cours de leur recherche alimentaire (Tableau 3.1). Les oiseaux de Bird Island, au contraire, ont passé une partie importante de leur temps en mer au repos, comme le montre l'absence de relation

significative entre le temps passé en mer et la distance parcourue par les oiseaux, un cas unique chez les sulidés (Hamer et al. 2000, 2007, Lewis et al. 2006). Les fous des deux colonies se sont finalement nourris de proies de différente nature : les oiseaux de Bird Island ont principalement consommé des sardines tandis que les oiseaux de Malgas se sont tournés vers des déchets de pêche (Fig. 3.4). Or la valeur nutritive de ces proies diffère drastiquement, les sardines étant deux fois plus calorifiques que les déchets de pêche (Batchelor & Ross 1984). De manière surprenante, les fous de Malgas ont compensé cette différence de valeur énergétique entre proies naturelles et déchets de pêche en ramenant une charge de nourriture plus importante (Tableau 3.1). Par contre, ils ont certainement été handicapés par cette surcharge. Le modèle énergétique d'Enstipp et al. (2006) appliqué à nos données nous a permis de montrer que l'augmentation de la dépense énergétique due à un effort de recherche alimentaire accru conjointement à une alimentation sur des déchets de pêche de faible valeur calorifique (Batchelor & Ross 1984), comme chez la population de Malgas (Fig. 3.4), ne peut aboutir au succès dans la reproduction.

Les fous de Malgas souffrent d'une importante pénurie de proies naturelles due à un déplacement marqué vers l'est de la distribution des poissons pélagiques (van der Lingen et al. 2002, 2005) Or le début de ce déplacement, dans les années 1990s, coïncide avec le début de la décroissance de cette colonie. Ce constat, appuyé par le résultat de notre modèle énergétique, suggère fortement que ces deux phénomènes sont liés, et que les tendances populationnelles locales sont sous-tendues par la disponibilité alimentaire au cours de la reproduction (Lewis et al. 2006). Dans ce contexte, la compétition avec les pêcheries à la senne sur les mêmes proies pèse lourdement sur la survie de cette population (Furness 2003), menacée par ailleurs par une prédation récemment accrue par les otaries et les pélicans blancs *Pelecanus onocrotalus* (Makhado et al. 2006, de Ponte Macchado 2007). Il faudrait donc prendre des mesures de conservation appropriées, comme par exemple la création d'Aires Marines Protégées qui prendraient en compte les besoins des fous de la côte ouest.

Foraging behaviour and energetics of Cape gannets *Morus capensis* feeding on live prey and fishery discards in the Benguela upwelling system

Lorien Pichegru^{1,2*}, Peter Ryan², Carl van der Lingen³, Janet Coetzee³ Yan Ropert-Coudert⁴
and David Grémillet^{1,2}

¹ Centre National de la Recherche Scientifique, Institut pluridisciplinaire Hubert Curien, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, 23 rue Becquerel, 67 087 Strasbourg cedex 2, France.

² DST/NRT Centre of Excellence at the Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology, University of Cape Town, South Africa.

³ Marine and Coastal Management, Department of Environmental Affairs and Tourism, Private Bag X2, Rogge Bay 8012, South Africa.

⁴ National Institute of Polar Research, 1-9-10, Kaga, Itabashi-ku, Tokyo 173-8515, Japan.

[*lorien.pichegru@uct.ac.za](mailto:lorien.pichegru@uct.ac.za)

Running head: Seabird foraging on live prey versus fishery discards

Key-words: Bioenergetic modelling, Fishery waste, GPS tracking, Hydroacoustic survey, Marine management, Pelagic fish, Seabird.

Foraging behaviour and energetics of Cape gannets *Morus capensis* feeding on live prey and fishery discards in the Benguela upwelling system

Lorien PICHEGRU, Peter G. RYAN, Carl D. Van der LINGEN, Janet COETZEE, Yan ROPERT-COUDERT, David GRÉMILLET

Marine Ecology Progress Series, 2007, Vol. 350, Pages 127-136

Pages 61-70 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'ULP peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.3354/meps07128>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

Partie 4 Réponse des fous du Cap à la variabilité temporelle de leur environnement

Sachant que la distribution des proies des fous a commencé à se décaler vers le sud-est à la fin des années 2000, on peut se demander comment les oiseaux ont fait face sur plusieurs années à ce déplacement progressif de leurs proies et en quoi la structure sociale d'une espèce peut affecter son adaptation à des changements environnementaux. La structure sociale d'une espèce a été façonnée par la sélection naturelle en fonction de ses avantages évolutifs. Par exemple, les colonies de reproduction représentent des centres d'information pour les oiseaux marins et leur permettent d'augmenter leurs chances de rencontrer un partenaire de qualité (voir Coulson 2002). Près de 96% des oiseaux marins sont coloniaux (Rolland et al. 1998). La fidélité au site de reproduction augmente en outre la persistance des populations (Schmidt 2004) et facilite la localisation du partenaire d'une année sur l'autre (Wooller et al. 1989). Pourtant les animaux font aussi face à des changements de leur environnement et cette même structure sociale peut parfois compromettre leur adaptation. Si les conditions environnementales s'appauvrissent, la contrainte spatiale et temporelle imposée par la colonialité sur les animaux qui vont devoir voyager entre le lieu de reproduction et lieu d'alimentation (Orians & Pearsons 1989) va s'en trouver accrue et la fidélité au nid risque de pousser les oiseaux à revenir se reproduire d'une année sur l'autre dans un environnement sub-optimal, affectant ainsi leur succès reproducteur.

Va-t-il y avoir un certain seuil de disponibilité alimentaire en dessous duquel la contrainte énergétique imposée par la colonialité sur les adultes reproducteurs va empêcher les oiseaux de se reproduire avec succès ? Nous avons étudié le comportement alimentaire du fou et son succès reproducteur, ainsi que la distribution et l'abondance de ses proies sur quatre saisons de reproduction consécutives pour tester l'hypothèse selon laquelle la structure sociale du fou peut affecter son succès reproducteur en cas de détérioration rapide de son environnement de prospection alimentaire.

Durant quatre années consécutives, nous avons étudié leurs stratégies alimentaires à l'aide d'enregistreurs GPS, collecté des contenus stomacaux et relié leur comportement à la distribution et l'abondance de leur proie (déterminées par sondage hydroacoustique) grâce à un modèle énergétique. Au cours de notre étude, les proies se sont éloignées vers l'est tout en diminuant en abondance (Fig. 4.1). Les oiseaux, en revanche, sont restés dans la même zone de recherche alimentaire (Fig. 4.1). Incapables d'atteindre leurs proies les deux dernières saisons, malgré l'augmentation significative de leur temps de recherche alimentaire (Fig. 4.3), ils se sont alimentés

à l'arrière des bateaux de pêche (Fig. 4.2), sur des proies de valeur calorifique moindre (Tableau 4.2). Si la dépense énergétique des adultes a augmenté de 8% entre 2002 et 2005, le succès reproducteur a quant à lui diminué drastiquement, passant de la production moyenne de 0,4 poussin par adulte à 0,02 (Tableau 4.2).

Le retour régulier à la colonie afin de nourrir leur poussin est une contrainte pour les fous du Cap, étant dès lors limités dans l'étendue de leur recherche alimentaire. En-dessous d'un certain seuil de densité des proies dans cette étendue, ils sont incapables d'augmenter substantiellement leur effort, travaillant déjà probablement à leur capacité physique maximale, et leur succès reproducteur en est extrêmement diminué. Pourtant ils reviennent tenter une nouvelle reproduction dans un lieu improductif, poussés par la fidélité à leur colonie. Ainsi 85% de la population de fous en Namibie a disparu en quelques décennies car les oiseaux, face à la déplétion sévère de leurs ressources (Crawford 1999) et poussés par leur comportement de sélection d'habitat résultant d'une longue évolution, ont été incapables d'émigrer et d'adapter leur comportement en conséquence.

Les raisons de ce déplacement récent de leurs proies vers l'est restent à ce jour inconnu, mais correspondent aux prédictions émises quant aux conséquences des changements climatiques en Afrique australe (Young & Richardson 2002). Les poissons pélagiques sont spécialement enclins à réagir aux changements climatiques (Lluch-Belda et al. 1989). On peut donc penser de manière plus générale que les espèces de prédateurs marins supérieurs qui dépendent fortement des poissons pélagiques, tels que les guillemots de Troil (Wanless et al. 2005a) ou les mouettes tridactyles (Frederiksen et al. 2004), de surcoût fidèles à leur site de reproduction, risquent de souffrir fortement des changements globaux bouleversant la distribution de leurs proies.

Behavioural latency impedes adaptation of a colonial seabird to rapid environmental change

Lorien Pichegru^{1,2*}, Peter G. Ryan², Robert J. M. Crawford³, Carl D. van der Lingen³ and David Grémillet⁴.

¹ Centre National de la Recherche Scientifique, DEPE-IPHC, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France.

² DST/NRF Centre of Excellence at the Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology, University of Cape Town, Rondebosch 7701, South Africa.

³ Marine and Coastal Management, Department of Environmental Affairs and tourism, Private Bag X2, Rogge Bay 8012, South Africa.

⁴ Centre National de la Recherche Scientifique, CEFE – UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34 293 Montpellier cedex 5, France.

* lorien.pichegru@uct.ac.za

Running head: Colonial breeding and environmental change

Key-words: Cape gannet, global change, GPS tracking, site fidelity, pelagic fish

ABSTRACT

1- In a labile environment, organisms are bound to track changes if they are to survive. On the other hand they also need stability, for instance via social structures such as colonial breeding associations. Coloniality and nest-site fidelity present many evolutionary advantages, but also include constraints, such as increasing the energetic costs of central-place foraging via intra-specific competition.

2- When confronted with environmental variability, central-place foragers are limited spatially and temporally. If conditions deteriorate over time, breeding site fidelity might lead animals into an ecological trap as they attempt to breed under sub-optimal conditions instead of emigrating.

3- We tested the behavioural response of the colonial Cape gannet (*Morus capensis*) to a rapid shift in the distribution and abundance of its preferred prey, sardines (*Sardinops sagax*) and anchovies (*Engraulis encrasicolus*) in the Benguela upwelling zone. We studied the distribution and abundance of prey species, and the diet, foraging distribution, foraging effort, energy requirements, and breeding success of adult gannets from Malgas Island (South Africa) over four consecutive breeding seasons.

4- Prey stocks shifted eastwards and away from the gannet colony while decreasing in abundance during the study period. However, Cape gannets used the same foraging area, increasing their foraging time, but not their energy expenditure. When anchovies and sardines were particularly scarce near the colony the gannets fed predominantly on fishery discards of low energetic value. Breeding success was close to nil when the combined anchovy and sardine density within the gannet foraging zone fell to 25 g m^{-2} .

5- These results suggest that central-place foraging by Cape gannets on such a locally scarce resource is not sufficiently rewarding to allow for successful breeding. Similarly, Cape gannets from Namibia remained faithful to their breeding sites despite prolonged scarcity of food due to overfishing, and their population decreased by 95% over five decades.

6- Behavioural latency of colonial seabirds such as Cape gannets, which depend upon small pelagic fish and show high fidelity to their breeding site, makes them particularly vulnerable to global change.

INTRODUCTION

Coloniality occurs in a wide range of organisms, including most vertebrate groups, arthropods and cnidarians, and plays an important role in selection processes. Colonial breeding comprises many advantages, such as increasing the rate of encounters with partners and enhancing protection against predators (see review by Coulson 2002), as well as potentially increasing foraging performance by being an information centre (Wright, Stone & Brown 2003). Most seabirds are colonial (96% of all species, Rolland, Danchin & de Fraipon 1998), typically returning to the same colony for successive breeding attempts. This fidelity to nesting site enhances population persistence (Schmidt 2004), by allowing birds to maximize their use of public information and to refine their breeding strategies (Boulinier & Danchin 1997, Doligez *et al.* 2003), while accumulating detailed knowledge of their foraging environment (Grémillet *et al.* 1999).

On the other hand, animals face environmental changes, often at a short time scale, and their capacity to adapt to these changes conditions the fate of their populations (Red-Queen Hypothesis, Ridley 1994). Ideally animal behaviour should track changes at the same pace. Coloniality increases the time and energy constraints imposed by central place foraging on the foraging ranges of breeding adults provisioning offspring (Orians & Pearson 1979) via enhanced intra-specific competition (Ashmole 1973, Lewis *et al.* 2001). If environmental conditions deteriorate, these energetic constraints might influence population dynamics. Indeed, many seabirds have developed a flexible foraging behaviour to buffer environmental variability (e.g. Weimerskirch 1993, Grémillet *et al.* 1998, Lescroël, Ridoux & Bost 2004) so that when environmental profitability decreases, breeding adults can increase their foraging effort in an attempt to meet the energy requirements of their offspring (Pinaud, Cherel, & Weimerskirch 2005, Pichegru *et al.* 2007). However, beyond a certain threshold of environmental conditions, adults usually favour their own survival and abandon their current reproduction (Erikstad *et al.* 1998). In many species, not all adults breed each year, presumably depending on their ability to accumulate reserves prior to the breeding season. Seabirds compensate for this uncertain breeding output by typically having high adult survival rates, allowing them to spread their reproductive effort over several years. However, if foraging conditions change in a consistent manner for a protracted period, resulting for instance from overfishing or climate change, fidelity to a given breeding site may ultimately influence the dynamics of populations, as it may cause them to come back to breed in sub-optimal foraging conditions, i.e. to remain in an ecological trap. Therefore, colonial breeding and nest-site fidelity might impair the adaptation of seabirds to rapid change. The

threshold for profitable breeding probably occurs when adults can no longer compensate for the energetic constraints of central-place foraging.

Cape gannets (*Morus capensis*) breeding on Malgas Island, South Africa, which target sardines (*Sardinops sagax*) and anchovies (*Engraulis encrasicolus*) as their main natural prey (Berruti *et al.* 1993) have been recently exposed to a progressive eastward displacement of sardine away from the colony (van der Lingen *et al.* 2005), as well as an abrupt eastward shift in the distribution of anchovy spawners that was initiated in 1996 and has persisted since (Roy *et al.* 2007). In addition populations of both sardines and anchovies have shown substantial reductions in size since attaining peak levels in the early 2000s (2001 for anchovy and 2002 for sardine; van der Lingen *et al.* 2006). Adult Cape gannets are faithful to their specific breeding sites (Klages 1994, Crawford 2005) from which they used to exploit abundant food supplies within close reach (Grémillet *et al.* 2004). By investigating the foraging behaviour of breeding Cape gannets at Malgas Island over four consecutive years, during the shift in sardine distribution and after the change in anchovy distribution, we examined how a seabird top predator responds to rapid environmental change. We hypothesised that behavioural latency in colonial breeding Cape gannet restrict their adaptation to a rapid change in abundance and distribution of their prey within their foraging zones.

MATERIAL and METHODS

The foraging behaviour of Cape gannets breeding at Malgas Island (Saldanha Bay, 33°03'S, 17°55'E) in the Western Cape of South Africa was studied during four austral summers (October – January) from 2002/03 to 2005/06 under permits issued by South African National Parks.

Data logger deployments

Birds parenting small chicks (2-4 weeks) were equipped with 65g GPS data-loggers (Newbehavior, Technosmart, Rome, Italy), weighing about 2% of adult body mass. Latitude and longitude were recorded at 10s-intervals, permitting the calculation of speed and flight path. Birds were caught on their nest site prior to a foraging trip when both partners were on the nest, and equipped for a single foraging trip so as to minimize problems with pseudo-replication. The GPS devices were attached at the birds' lower back with Tesa tape minimising damage to the plumage (Wilson *et al.* 2002). Handling lasted 4-7 min from capture to release and took place under shade to avoid heat stress, while covering the bird's head to reduce handling stress. Nest sites with

instrumented birds were monitored and, when the adult returned, it was recaptured and the logger removed. This technique has been used previously on Cape gannets without any apparent impact on the welfare of the animals (Pichegru *et al.* 2007).

Diet sampling and breeding success of Cape gannets

Throughout the study, 30-50 gannet regurgitations were collected each month at Malgas Island using methods described by Berruti *et al.* (1993). Prey species were identified and weighed and their proportions by mass to the overall diet samples determined for each month. We calculated the average contribution by mass of each prey species for each breeding season (diet samples from September to February).

Cape gannet breeding success at the Malgas colony was assessed for each breeding season via monthly and bimonthly checks (at the beginning and towards the end of the season, respectively) of nests marked throughout the colony from egg-laying (September) until fledging (February of the following year).

Distribution and abundance of small pelagic fish

The distribution and abundance of the gannets' preferred prey, sardines and anchovies, were determined from hydroacoustic surveys conducted by Marine and Coastal Management each year from mid-October to the beginning of December. Echo-integration techniques were used to estimate fish density along survey transects, and midwater trawling was used to determine the species composition and size frequency distributions of pelagic fish (see details in Barange, Hampton & Roel 1999).

Spatial analysis

The GPS positions of gannets that were associated with feeding behaviour (i.e. displaying a very sinuous path) were extracted using techniques described by Grémillet *et al.* (2004). From these, the average foraging parameters (trip duration, foraging path length, maximum distance from the nest and time spent flying) and the foraging area (MCP - Minimum Convex Polygon - 100%) of the birds for each year were assessed. The density of small pelagic fish within the foraging area of the birds was calculated from data collected during each of the acoustic surveys using ArcView 3.2 (ESRI), and the centres of gravity of the bird foraging positions and of the distributions of sardine and anchovy were calculated for each season. The centre of gravity is represented by a centroid and major axes. The centroid is the weighted mean position of birds'

feeding positions or fish density, and the axes represent the variance of those positions (see details in Fairweather *et al.* 2006a).

Energetic modelling

The energy content of the main prey items of Cape gannets (sardine, anchovy and hakes *Merulucius* spp. discarded by trawlers) was analysed in a bomb calorimeter from samples collected in October 2006. At least 300g of wet mass of fish, collected from several regurgitations, was analysed for each prey item. No saury (*Scomberesox saurus*), another main prey species, was found in the diet of the birds in October 2006, so the energetic value reported by Batchelor & Ross (1984) was assumed to apply. The information was used to calculate the energetic value of the average diet of the birds for each season.

Following Enstipp *et al.* (2006), we calculated the metabolic scope (average metabolic rate expressed as a multiple of basal metabolic rate, BMR) of adult Cape gannets provisioning chicks. We used time-budget information gained from our data logger recordings, and the adult body mass was taken from literature (2600g, see Crawford 2005).

Statistical analyses

We performed a balanced ANOVA on normally distributed variables (after square-root transformation) with equal variance, with bird foraging parameters as response variables and the category of the season ('A' or 'B') as the explanatory variable. Seasons were defined according to the percentage contribution by mass of sardine and anchovy to the diet of the birds: category A when these prey contributed to >50% of their diet, and category B when they formed <25%. Non-normally distributed variables were analysed using Kruskal-Wallis tests. The threshold for statistical significance (α) was 5%.

RESULTS

A total of 96 GPS tracks and 1161 stomach regurgitations were collected from Cape gannets over the four consecutive breeding seasons (2002/03 to 2005/06) at Malgas Island. There was clear inter-season variability in the foraging behaviour of the birds during these breeding seasons. The average foraging trip duration increased by more than 50% from 18 h in 2003/04 to 31 h in 2004/05, and the average length of the foraging path increased by 30%, from 369 km in 2002/03 to 514 km in 2005/06 (Table 1).

Gannet diet also varied substantially. In 2002/03 and 2003/04, sardine and anchovy together contributed more than 50% to the diet, whereas this value was <25% in 2004/05 and 2005/06, when the gannets fed primarily on saury and hakes (Fig. 1). The hakes found in the diet of Cape gannets are almost entirely scavenged from discards from the demersal trawl fishery (Berruti *et al.* 1993), which operates mainly along the continental shelf edge north of Malgas Island (Fairweather *et al.* 2006b). The energetic content of saury and hakes is 35% less than that of sardine and anchovy (Table 2).

Although the birds showed variable foraging behaviour between years, their average metabolic demand changed little, differing by just 8% between the 2002/03 and 2005/06 seasons (Table 1). Their predicted metabolic rate was nonetheless consistently higher than 4 times their basic metabolic rate (BMR), which has been suggested as a potential ceiling to sustained energy expenditure in breeding birds (Drent & Daan 1980). Gannets did not change their main foraging area during the study period, as shown by the centre of gravity of their feeding positions, although there was a tendency for birds to feed farther south in 2003/04 than in other seasons (Fig. 2). There was a clear movement of sardine and anchovy to the south and east during the study period, and a large decrease in the abundance of sardine (Fig. 2). The birds appeared to follow the south and eastward movement of sardine and anchovy in 2003/04, but as these prey species became less available, they extended their foraging range northward in 2004/05 and 2005/06 (Fig. 2), when they switched their diet to less profitable prey (Fig. 1, Table 2).

The foraging effort of gannets increased significantly during seasons when they fed predominantly on fishery discards (category B, Fig. 3), compared with seasons when they fed on natural prey. The birds increased their foraging trip duration ($H_{1,96} = 11.93$, $p < 0.001$) and their foraging path length ($F_{1,96} = 7.51$, $p < 0.01$). However, they did not increase the proportion of time spent flying per trip ($H_{1,96} = 1.47$, $p = 0.225$), or their foraging range (maximum distance from the nest: $F_{1,96} = 3.57$, $p = 0.067$), which is confirmed by their centres of gravity being located in the same broad area (Fig. 2). The average density of small pelagic fish within the birds' foraging range decreased between years for which birds fed predominantly on pelagic fish (category A), and years during which they fed predominantly on fishery discards (category B). Average small pelagic fish density was 33 and 61 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ in 2002/03 and 2003/04 (category A), respectively, and 31 and 25 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ in 2004/05 and 2005/06 (category B), respectively. During the last season, when the density of pelagic fish was the lowest, the reproductive success of gannets was close to nil (Table 1).

DISCUSSION

During the four breeding seasons that were investigated, Cape gannets faced a progressive shift to the south and east in the distribution of their preferred prey (sardine and anchovy) and there was also an overall decreased abundance of these prey items (Fig. 2). It is often assumed that seabirds are adapted to live in unpredictable environments where prey availability fluctuates over years (Hunt *et al.* 1999), and that they have developed behavioural flexibility to buffer environmental variability. Common guillemots *Uria aalge*, for example, have a flexible time-budget (Harding *et al.* 2007) and Great cormorants *Phalacrocorax carbo* show a high degree of plasticity in their diet (Grémillet *et al.* 1998). The Cape gannets studied here depend on prey with high energy-content, and whereas these birds can adapt their diet to a certain extent, their population dynamics are clearly linked to the availability of their small pelagic prey (Crawford 1999). Indeed, Cape gannet chicks do not survive when fed predominantly on low-energy fishery discards (Grémillet *et al.* 2008). However, the time-budget of breeding adults is sufficiently flexible to increase their foraging effort during years of low availability of their natural prey (Fig. 3, Pichegru *et al.* 2007) or to raise two chicks during artificial twinning experiments under good environmental conditions (Navarro 1991). Nonetheless, during our study, gannets probably reached their maximum working capacity (their predicted metabolic rate was consistently > 4 BMR), and they were unable to increase their energy expenditure any further (Table 1). Consequently they were also unable to extend their foraging range to follow vanishing prey supplies (Fig. 3), and they remained foraging in the same broad area (Fig. 2). Black-browed albatrosses *Diomedea melanophris* from the Kerguelen Islands show a similar response, remaining in the same foraging zone during years of different prey availability, probably working at their maximum capacity (Weimerskirch, Mougey & Hindermeier 1997).

Breeding success was low throughout our study (Table 1) in comparison to previous studies performed at the same breeding site (0.69 ± 0.07 chicks fledged per pair during 1986-1988, Navarro 1991). Reproductive success fell to negligible levels during the 2005/06 season (Table 1), when the density of high energy fish fell to 25 g.m^{-2} within the gannet foraging zone. It is possible that, at this density of prey, gannets acted as prudent parents and abandoned their current reproductive attempt to favour their own survival (Erikstad *et al.* 1998). Gannet breeding success was extremely low when compared to the average hatching success of gannets from Malgas Island (82%, Staveres, Crawford & Underhill in press), indicating that breeding failure mainly occurred during the chick-rearing phase.

During years of reduced prey availability, long-lived seabirds should first reduce their number of breeding attempts (Erikstad *et al.* 1998). However, if poor breeding conditions persist over time, predators should optimally migrate to follow their prey and maintain their populations (Red-Queen dynamics, Ridley 1994). In the Benguela, the eastward shift of sardines has now persisted over several years and data collected during the most recent pelagic spawner biomass survey (2007) indicated that the majority (> 80%) of the sardine population is now found off the south coast (CvdL unpubl. data). Yet, Cape gannets at Malgas Island remain faithful to their breeding site on the west coast where they face extremely poor foraging conditions. This geographic inflexibility of breeding Cape gannets has been noted previously. Facing severe depletion of sardine and anchovy off Namibia in the 1960s most of the Cape gannets persisted in breeding at traditional localities (Crawford 1999). As a consequence, the Namibian gannet population decreased by 95% between 1950 and 2005, and seems unlikely to recover (Crawford 2007). Remaining in such an ecological trap clearly increases the risk of extinction (Kristan 2003).

The actual cause of the distributional shift of the sardine population off South Africa remains unclear (Coetzee *et al.* 2006). According to Roy *et al.* (2007), the abrupt eastward shift in the distribution of anchovy off South Africa appears to have resulted from a sudden rather than a gradual change in environmental conditions. Such a rapid change in the distribution of small pelagic fishes illustrates the sensitivity of these species to environmental perturbation, which also arises from their dependence on short, plankton-based food chains that are highly affected by changes in productivity, and the influence of wind, ocean climate, currents and temperature on egg and larval survival (see Bakun 2006). Given this sensitivity it follows that predators of small pelagic fish are also likely to be vulnerable to environmental change, and there are several examples of severe decreases in populations of seabirds following prolonged scarcity of their small pelagic prey either due to environmental changes and/or to overfishing (e.g. Frederiksen *et al.* 2004, Furness & Tasker 2000, Crawford 2007). In the context of rapid global warming (Walther *et al.* 2002, Parmesan & Yohe 2003), the future of these sensitive populations is rather uncertain.

Some species are better equipped than others to adapt to rapid environmental change. These are short-lived species (Bertheaux *et al.* 2004) with the potential for quick genetic turnover (Peters & Lovejoy 1992), or a capacity to modify their distributional range (Oro *et al.* 2004). Seabirds are long-lived species whose nest-site fidelity delays their adaptation to environmental change. They present genetically fixed behavioural strategies that can be advantageous in a relatively predictable environment, but that strongly impede their adaptation to rapid environmental changes, rendering them vulnerable to climate change, as well as local reductions in prey availability resulting from competition with fisheries.

Acknowledgments

This study was funded by a studentship of the French Ministry of Research to LP, by the Centre National de la Recherche National via an ACI jeunes chercheuses et jeunes chercheurs to DG and by the DEPE-IPHC-CNRS. We thank South African National Parks for granting access to protected areas and the University of Cape Town for transport and logistic support. Marine & Coastal Management kindly provided logistical support in the field. M. Enstipp provided his model of calculation of energetic requirements for breeding Cape gannets; R. Navarro supplied data on the daily energy expenditure of Cape gannet chicks; J.P. Robin and L. Phiegeland provided help with the analysis of the energetic value of the fish; T. Fairweather generously offered her routine for the calculation of the centre of gravity; L Drapeau supplied his grid in ArcView; J. Coetzee analysed the fish distribution; S. Lewis, G. Dell’Omo, S. Sari, J. Fort and R. Mullers were all essential in the field. We warmly thank all of them.

Table 1. Foraging parameters, foraging area, reproductive success and average daily metabolism (as a multiple of BMR) for breeding gannets at Malgas Island between 2002/03 and 2005/06. Values given \pm SD. $p < 0.05$ *, $p < 0.01$ **, $p < 0.001$ ***, ns: not significant, nd: not determined.

	2002-03	2003-04	2004-05	2005-06	significance
N (GPS tracks)	26	20	14	36	nd ***
Trip duration (h)	23.1 \pm 9.7 (3.3 - 47.9)	18.3 \pm 13.2 (4.7 - 48.0)	31.3 \pm 14.1 (6.8 - 51.2)	29.1 \pm 12.7 (4.7 - 55)	**
Path length (km)	368.6 \pm 200.2 (84.9 - 955.9)	412.7 \pm 323.1 (107.5 - 1322.2)	476.9 \pm 199.5 (186.5 - 855.5)	514.4 \pm 234.8 (130.0 - 1085.5)	ns
Maximum distance from colony (km)	105.8 \pm 59.0 (16.8 - 241.5)	114.5 \pm 82.7 (27.6 - 324.7)	122.8 \pm 55.9 (34.9 - 225.6)	132.6 \pm 62.7 (31.5 - 303.0)	***
Time spent flying per trip % of time spent flying per trip	7.96 \pm 2.66 (2.7 - 15.8)	5.01 \pm 4.55 (0.9 - 17.8)	9.39 \pm 4.04 (3.9 - 17.1)	10.13 \pm 4.48 (2.4 - 22.0)	ns
Foraging area (km ²)	9 000	6 900	13 700	14 300	nd
Breeding success (chicks fledged per pair)	0.43	0.42	0.42	0.02	nd
Average daily metabolism (x BMR)	4.32	4.33	4.45	4.70	nd

Table 2. Energetic content (in $\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$) of prey collected from diet samples of gannets from Malgas in October 2006, except for Saury

	Energetic content ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$)
Sardine (<i>Sardinops sagax</i>)	7.0
Anchovy (<i>Engraulis encrasicolus</i>)	7.2
Hake discards (<i>Merluccius sp.</i>)	5.5
Saury* (<i>Scomber scombrus</i>)	6.2

* data from Batchelor and Ross (1984)

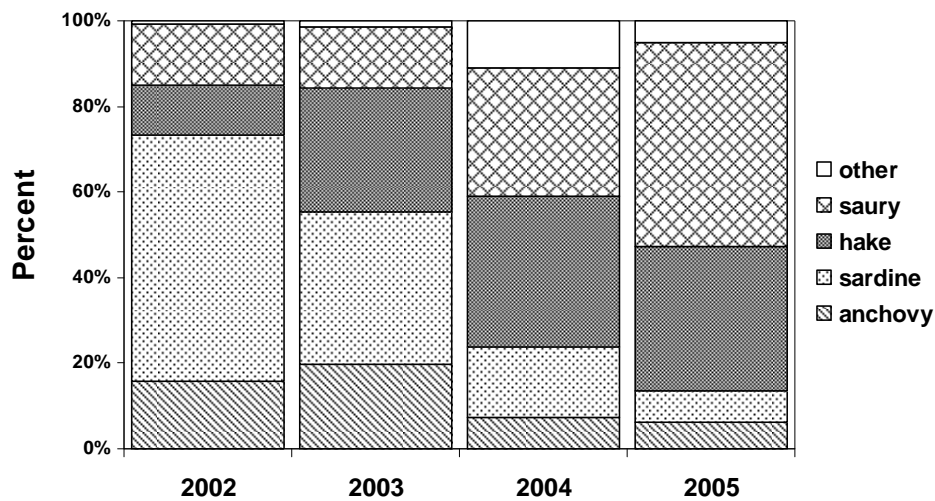


Fig 1. Percentage contribution by mass of the four main prey items in the diet of Cape gannets from Malgas Island during four consecutive breeding seasons

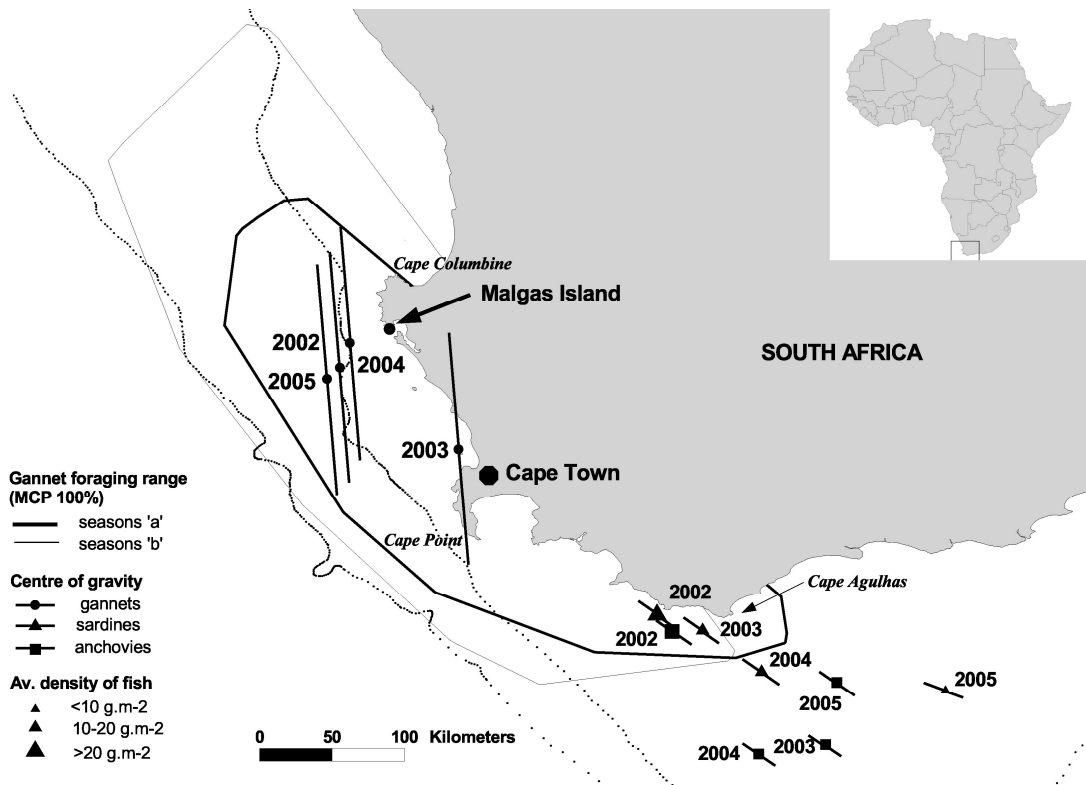


Fig 2. Centres of gravity of the foraging positions of Cape gannets breeding on Malgas Island during the four consecutive breeding seasons from 2002-03 to 2005-06, and their foraging areas (MCP100%) during seasons of category A and B (see results for details). The centres of gravity, with their variances, and average density of sardines and anchovies off the South African coast are also shown.

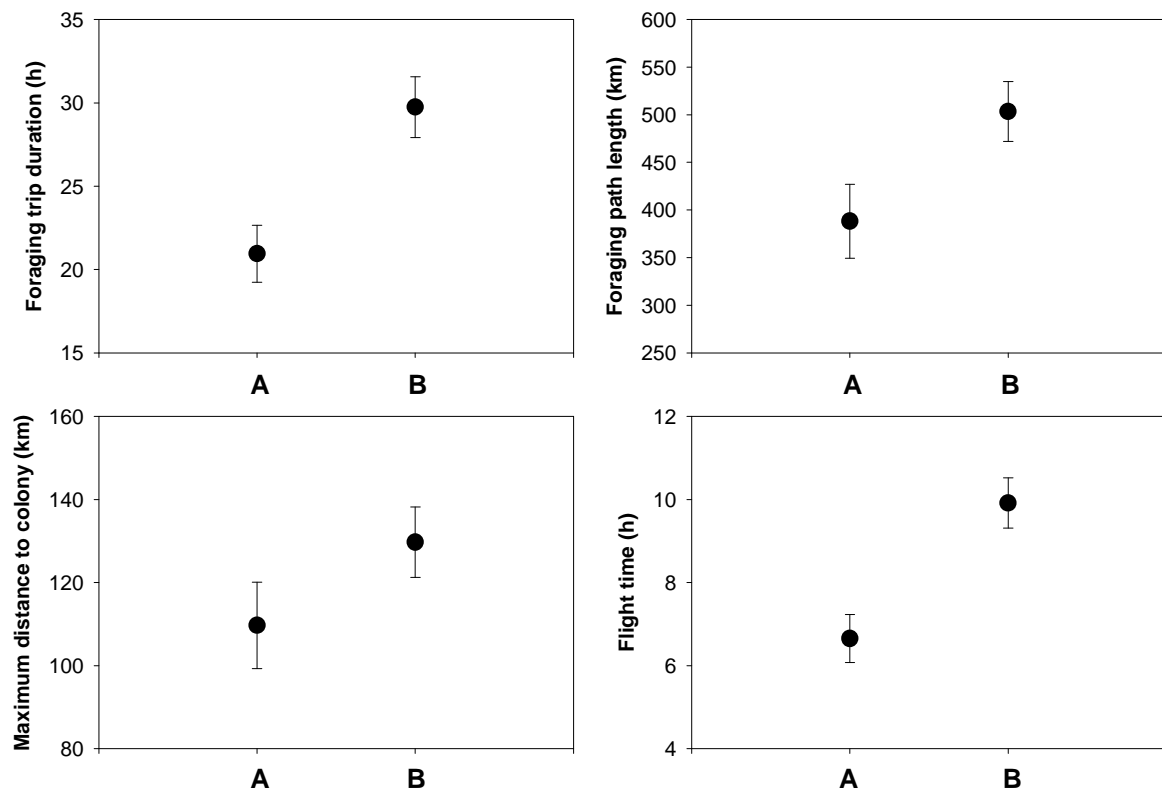


Fig 3. Foraging parameters of breeding Cape gannets during seasons ‘a’ or ‘b’, i.e. their diet comprised >50% or <25% of combined sardines and anchovies respectively. Values are mean +/- SE.

Partie 5 Réponse des fous à la variabilité d'origine anthropique de leur milieu

Nous avons vu dans les deux chapitres précédents que face à la limitation de la disponibilité de leurs ressources, les déchets de pêche peuvent représenter un apport en nourriture important pour les fous du Cap. Certaines populations d'oiseaux marins en mer du Nord ont pu croître grâce à cette ressource (Furness et al. 1992, Garthe et al. 1996). Pourtant les déchets de pêche restent de nature différente des proies naturelles et peuvent bouleverser la balance énergétique des espèces qui s'en nourrissent. De plus il semblerait, d'après notre modèle énergétique (Partie 3, Enstipp et al. 2006), que ce comportement ne serait pas profitable sur le long terme pour la population de fous sur Malgas Island. Ces déchets, de par leur nature énergétique différente des proies naturelles (Batchelor & Ross 1984, Tableau 4.2), représenteraient-ils de la « Junk-food » pour les fous ? En quoi la présence de bateaux de pêche dans les zones d'alimentation des fous du Cap tout au long de leur cycle de vie peut-elle influencer la dynamique de leur population ?

Nous avons répondu à ces questions en déployant des enregistreurs GLS (qui déterminent la position géographique des fous par enregistrement de lumière) pour définir les zones de repos hivernal des fous du Cap de Malgas Island, et des enregistreurs HDDLR (de fréquence cardiaque et de pression) pour enregistrer leur activité au cours de l'hiver et lors de la période de reproduction.

Nos résultats montrent que ces déchets sont profitables pour les oiseaux non-reproducteurs, qui ont un effort de recherche alimentaire réduit (Fig. 5.2 et Fig. 5.4) et une importante probabilité de survie. En revanche, en période de reproduction, les fous doublent leur effort de plongées (Fig. 5.4) et tentent d'approvisionner le poussin préférentiellement avec des proies naturelles de haute valeur nutritive (Fig. 5.2). Cette nourriture n'étant pas disponible, ils échouent et la plupart des poussins meurent. Le taux de succès reproducteur l'année de notre étude a été de seulement 0,03 poussin par adulte. Notre étude soutient l'hypothèse de la « Junk-Food » (Piatt & Anderson 1996) pour les fous du Cap. Bien que ceux-ci parviennent à survivre une faible disponibilité de proies naturelles en complétant leur régime alimentaire avec des déchets de pêche en hiver, la faible valeur calorifique de ces déchets a un impact négatif sur la croissance des poussins (Kitayski et al. 2005, Wanless et al. 2005a), ceux-ci nécessitant généralement un régime alimentaire de haute valeur nutritive, différent de celui des adultes (Davoren & Burger 1999). Les politiques de gestion du milieu marin ne doivent donc pas partir du principe que les déchets de pêche sont

majoritairement bénéfiques pour les oiseaux marins, et que l'abondance de cette ressource va automatiquement accroître leurs populations.

A Junk-food Hypothesis for gannets feeding on fishery waste

David Grémillet^{1,2*}, Lorien Pichegru^{1,2}, Grégoire Kuntz¹, Anthony G. Woakes³, Sarah Wilkinson⁴, Robert J. M. Crawford⁵ and Peter G. Ryan²

¹ Centre National de la Recherche Scientifique, DEPE- IPHC, 23 rue Becquerel, F-67087 Strasbourg Cedex 02, France.

² Percy FitzPatrick Institute, DST/NRF Centre of Excellence, University of Cape Town, Rondebosch 7701, South Africa.

³ School of Bioscience, University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham B15 2TT, UK.

⁴ CapFish, P.O. Box 50035, Waterfront, 8001, South Africa.

⁵ Marine and Coastal Management, Department of Environmental Affairs and Tourism, Private Bag X2, Rogge Bay 8012, South Africa..

* Current address : Centre National de la Recherche Scientifique, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, 1919 Route de Mende, F-34 293 Montpellier cedex 5, France.

david.gremillet@cefe.cnrs.fr

Running title: Junk-Food and seabirds

Keywords: Biotelemetry, Dispersal, Fishery discard management, Foraging behaviour, Industrial fisheries, Scavenger.

A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste

David GRÉMILLET, Lorien PICHEGRU, Grégoire KUNTZ, Anthony G.WOAKES, Sarah WILKINSON, Robert J. M.CRAWFORD and Peter G. RYAN

Proceedings of the Royal society B, 2008, Vol. 275, N° 1639, Pages 1149-1156

Pages 89-96 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2007.1763>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

Partie 6 Application de la biotélémétrie à la conservation

Nous avons montré que les fous du Cap se trouvent fortement menacés par le déclin rapide de la disponibilité de leurs proies (Partie 3 et 4), la compétition accrue avec les pêcheries à la senne ciblant les mêmes proies (Tasker et al. 2000, Crawford 2007) et que les déchets de pêche rendus disponibles par d'autres types de pêcheries ne compensent pas pour ce manque de nourriture (Partie 5). Or les populations de fous du Cap sont déjà vulnérables d'extinction (UICN 2007). De même, les populations de manchots du Cap ont subi récemment une importante chute de leurs effectifs (Crawford, données non publiées), certainement due à une faible disponibilité alimentaire (Crawford et al. 2006). La survie de ces populations requiert donc des mesures de conservation appropriées qui tiennent compte de leurs besoins alimentaires. Pour cela il est nécessaire de créer des aires marines protégées englobant leurs zones d'alimentation.

Un nombre croissant d'Aires Marines Protégées (AMP) ont été créées ces dernières décennies (Agardy 1994) principalement pour limiter les effets perturbateurs de la surpêche sur les écosystèmes marins (Pauly et al. 1998). L'aménagement d'AMP devrait idéalement prendre en compte tous les niveaux trophiques afin de préserver la stabilité de l'environnement (Worm et al. 2006). Pourtant les habitats clés des espèces très mobiles, comme les prédateurs supérieurs, sont difficiles à déterminer (Hyrenbach et al. 2000). Nous proposons d'utiliser la biotélémétrie pour définir des aires protégées en tenant compte à la fois de la conservation d'espèces menacées, et aussi de l'intérêt économique des pêcheries commerciales. En utilisant des enregistreurs GPS miniaturisés, nous avons étudié les mouvements en mer des fous du Cap au large de la totalité des colonies sud-africaines (95% de leur population mondiale, Crawford 2005a) et des manchots du Cap sur cinq colonies sud-africaines (60% de leur population mondiale, Crawford & Witthinton 2005), et ceci sur plusieurs années pour certaines de ces colonies. Le volume des prises par les pêcheries en compétition avec les oiseaux pour les anchois et les sardines a été calculé selon différents scénarios d'aménagement d'aires protégées.

La totalité de l'aire de prospection alimentaire des fous (75 000 km²) inclut toutes les zones de recherche alimentaire des colonies de manchots étudiées, mais aussi toutes les colonies de manchots en Afrique du Sud (Fig. 6.A.1 et 2.7). Pourtant les zones d'alimentation principales des deux espèces d'oiseaux sont localisées entre la côte et 30 km au large, exactement où les pêcheries prélèvent le plus de poissons (Fig. 6.A.2 et 6.A.3). Les manchots exploitent des aires de recherche alimentaire limitées (Tableau 6.A.1) et sont donc plus vulnérables que les fous à la variabilité environnementale. Si des « no-take zones » (zones où toute pêche est exclue) devaient être envisagées autour de chacune des cinq colonies de manchots étudiées, cela représenterait une perte

de 22% des prises annuelles moyennes pour les pêcheries à la senne, mais couvrirait par ailleurs des zones où les fous passent environ 10% de leur temps de recherche alimentaire (Fig. A.6.1). Il serait certainement nécessaire en plus de cela de prendre en considération les zones où les fous passent jusqu'à 30% de leur temps à s'alimenter (Boersma & Parrisch 1999) et d'y limiter les quotas de pêche, afin de réduire la compétition. Ces aires prendraient ainsi en compte la flexibilité comportementale des deux espèces face à la variabilité environnementale, car notre étude intègre le comportement des oiseaux sur plusieurs saisons de reproduction.

Protéger l'habitat des espèces mobiles, ou au moins une partie de cet habitat, permet d'augmenter la résilience de leurs populations (Apostolaki et al. 2002) et le potentiel de recolonisation par la petite sous-population protégée, via migration (Hooker & Gerber 2004). Dans le Benguela, les AMP dont le but est de protéger les zones d'alimentation des fous et des manchots, tous deux menacés d'extinction (UICN 2007), sont complémentaires. L'image charismatique du manchot en fait une « espèce-phare », qui aide à lever des fonds publics pour sa protection, tout en motivant les parties concernées (pêcheries) à y contribuer. A l'inverse, les fous, de par leur large aire de recherche alimentaire, fonctionnent comme une « espèce-parapluie » (Roberge & Angelstam 2004) dont la conservation profiterait grandement à l'écosystème marin du Benguela.

Il est important de noter que les réserves bénéficient souvent aux pêcheries elles-mêmes (Sanichirico et al. 2006), principalement en permettant aux stocks de poissons de se renouveler et de recoloniser les zones hors AMP, donc accessibles aux pêcheries (Gell & Roberts 2003, Worm et al. 2006). D'une manière plus générale, protéger les ressources naturelles représente un gain économique et culturel pour l'humanité (Balmford et al. 2002).

Le suivi GPS se révèle donc être un outil très pertinent pour déterminer les aires de recherche alimentaire cruciales pour la survie et le maintien de populations menacées de prédateurs marins, et peut aider dans la mise en place de mesures de conservation.

De plus, le suivi détaillé du comportement alimentaire d'une population d'oiseaux marins, couplé à la modélisation énergétique, peut aussi révéler son état de santé dans un temps très court. En effet, l'impact des perturbations environnementales, naturelles ou anthropiques, sur les paramètres populationnels des espèces longévives, peut ne se manifester qu'après un certain délai (Thompson & Ollason 2001). Dans ce contexte les études du comportement alimentaire sont un outil puissant pour déterminer les effets des conditions environnementales à court et moyen terme sur la balance énergétique des individus au sein des populations. Nous avons ainsi étudié ainsi l'unique population de fous de Bassan (*Morus bassanus*) française localisée sur l'île de Rouzic (Bretagne, France) qui montre une croissance forte depuis son établissement en 1939 (Fig. 6.B.1).

Le suivi GPS de 21 adultes reproducteurs, couplé à la modélisation énergétique (Enstipp et al. 2006), a révélé que les oiseaux fournissent un effort de recherche alimentaire bien supérieur à celui d'autres colonies de fous de Bassan de taille équivalente (Fig. 6.B.3). Ce comportement sous-entend une faible marge d'action énergétique face aux changements environnementaux. De plus, les adultes se sont alimentés exclusivement en Manche (Fig. 6.B.5), dans des zones très exploitées par les pêcheries et qui présentent d'importants risques de pollution par les hydrocarbures (Vieites et al. 2004). Notre étude du comportement alimentaire de cette population a donc révélé sa fragilité effective, en contraste avec son taux de croissance observé. Sachant qu'il est important de protéger les populations en bordure de répartition d'une espèce pour leur potentiel génétique (Brooks et al. 2007), les zones d'alimentation de cette colonie devraient bénéficier d'une protection spéciale.

**Using GPS-tracking to design Marine Protected Areas for top predators:
a case study with two endemic seabird species from the Benguela upwelling
system**

Lorien Pichegru^{1,2*}, Peter G. Ryan², Olivier Gimenez³, Samantha Petersen², Sue Lewis⁴, Jan van der Westhuizen⁵, Carl D. van der Lingen^{5,6}, Céline Le Bohec¹ and David Grémillet^{2,3}

¹ Centre National de la Recherche Scientifique, Institut pluridisciplinaire Hubert Curien, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, 23 rue Becquerel, 67 087 Strasbourg cedex 2, France.

² Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology, DST/NRT Centre of Excellence, University of Cape Town, South Africa.

³ Centre National de la Recherche Scientifique, CEFE – UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34 293 Montpellier cedex 5, France.

⁴ Centre for Ecology and Hydrology Banchory, NERC, United Kingdom.

⁵ Marine and Coastal Management, Department of Environmental Affairs and Tourism, Private Bag X2, Rogge Bay 8012, South Africa.

⁶ Marine Biology Research Institute, Zoology Department, University of Cape Town, South Africa.

[*lorien.pichegru@uct.ac.za](mailto:lorien.pichegru@uct.ac.za)

Running head: GPS tracking and MPA design

Key-words (5-8): African penguins, Cape gannets, conservation, industrial fisheries, offshore MPA, small pelagic fish, telemetry.

ABSTRACT

Marine Protected Areas (MPAs) are increasingly being used to limit the impact of fishing on marine ecosystems. To conserve environmental stability, all trophic levels should be considered in the design of MPAs, but key habitats of highly mobile species are often hard to identify. Here we advertise the use of biotelemetry to design protected areas that take into account both conservation and economic interests. Using bird-borne GPS-recorders, we studied the movement of two Vulnerable seabird species in the Benguela upwelling region, Cape gannets (*Morus capensis*) and African penguins (*Spheniscus demersus*), where they compete with purse-seine fisheries for anchovy (*Engraulis capensis*) and sardine (*Sardinops sagax*). Between 2002-2007 a total of 328 birds from 8 colonies, as well as the fishing activities of the purse-seine fishing fleet, were studied in the Southern Benguela (South Africa).

The main foraging areas of both birds were located where purse-seine fisheries caught most fish. Mean foraging ranges around breeding colonies were 112 km for Cape gannets and 12.5 km for African Penguins. Gannets foraged within a 75 000 km² zone (most in shelf waters), which covers the entire foraging range of all studied penguin colonies, and the distribution of all South African penguin colonies. If no-take zones were established within 20 km of all major penguin colonies they would contain 22% of the current annual catch by fisheries. Given an Ecosystem Approach to Fisheries, areas where breeding gannets spend at least 30% of their foraging time should be subject to limited commercial fishing effort. Such areas should take into account inter-annual variability in seabird foraging behaviour and their potential response to global change. MPAs designed to conserve the feeding grounds of gannets and penguins in the Benguela are potentially beneficial for the entire marine ecosystem and for fisheries since they will promote the recovery of depleted fish stocks.

INTRODUCTION

Marine ecosystems are deeply altered by humans, to an extent that has long been underestimated (Jackson et al. 2001). The most profound effect is due to exploitive use of marine resources, mainly through fishing (Pauly et al. 1998, Williams 1998). Awareness of the urgency of this situation is increasing and considerable effort is being made to revise fishery management, with emphasis on more active protection of resources (*e.g.* through enforcement of stricter quotas and/or the creation of marine protected areas) and consideration of the impact of fisheries on non-target species through an Ecosystem Approach to Fisheries (EAF, Agardy 1994).

However, the total surface of marine protected areas (MPAs) is still far from the 10% goal set by the Convention on Biodiversity held in Rio in 1992 and focuses essentially on nearshore habitats, such as coral reefs and coastal areas, protecting mainly sessile organisms and non-pelagic species with small habitat ranges. There is a need to protect all environment types and food web levels in order to preserve ecosystem resilience and stability (Worm et al. 2006). Many marine top predators (such as pinnipeds, cetaceans, seabirds and sharks) that play an important role in the maintenance of ecosystem function (Şekercioğlu et al. 2004, Frank et al. 2007, Myers et al. 2007) are threatened both through mortality caused by fishing gear (*e.g.* González-Zevallos & Yorio 2006) as well as via direct competition with fishery, which has had serious consequences for some seabirds (*e.g.* Crawford 1999, Tasker et al. 2000). Pelagic MPAs are thus critically needed for highly mobile species (Hyrenbach et al. 2000).

A crucial issue regarding the establishment of MPAs is to optimize their design (Cabeza & Moilanen 2001, Halpern 2003) so as to balance requirements for the preservation of biodiversity with the economic cost of the closures (Possingham and Shea 1999). First, it is essential to understand the temporal and spatial use of their environment by the species to be protected (Hooker et al. 1999, Louzao et al. 2006) as well as defining their critical habitats, *i.e.* the ecological units required for successful breeding and feeding (Hooker & Gerber 2004). The location and extent of feeding grounds during the breeding season are of particular importance, as food availability during reproduction plays a key role in the population dynamics of highly mobile species (*e.g.* Lewis et al. 2006), and specially during chick-rearing, when the energetic constraints are strongest on breeding adults (Stearns 1992), as they need to feed both themselves and their growing chicks. Recent developments in miniaturized telemetry are helpful to define key feeding areas, as they allow insights into the at-sea behaviour of marine top predators (Ropert-Coudert & Wilson 2005). Hence protection of their foraging area and the maintenance of adequate levels of food within that area will be crucial for the survival of vulnerable seabird populations, and these

needs could be met by declaring part or all of their foraging area as a marine protected area. However, decisions over size, design and timing of closure of such a MPA should also take account of the societal impact this would have on local fisheries, and we propose to integrate both birds' and fisheries needs in the design of MPAs.

The Benguela upwelling system, one of the most productive ocean areas in the world and a biodiversity hotspot (Shannon & O'Toole 2003), is home to seven endemic seabird species, most of which are threatened with extinction (IUCN, www.iucnredlist.org). Breeding populations of Cape gannet (*Morus capensis*) and African penguin (*Spheniscus demersus*) have decreased dramatically in recent years, threatening them both with being re-classified from vulnerable to endangered (Crawford et al. 2006, Crawford et al. 2007a). The main reason for the recent declines is a lack of food (Crawford et al. 2006, Pichegru et al. 2007), although they also suffer high levels of predation at some colonies (Makhado et al. 2006). Both species highly depend upon anchovies (*Engraulis encrasicolus*) and sardines (*Sardinops sagax*) (Crawford 1999). Coupled with a recent shift in the distribution and availability of their prey (van der Lingen et al. 2005, Roy et al. 2007), these birds now suffer from increased competition with the industrial-scale purse-seine fishery. Both are large species with low fecundity and small geographic ranges (Crawford 2005, Crawford & Whittington 2005), increasing their vulnerability to extinction (Roberts & Hawkins 1999). The impacts on land-based top predators (in particular seabirds) through the removal of these forage fish species by South Africa's pelagic fishery was recently accorded an "Extreme" risk rating in terms of an ecological risk assessment for the South African small pelagic fishery conducted as part of the implementation of an EAF for South Africa's marine fisheries (Shannon et al. 2006). We used GPS tracking of birds attending 8 colonies containing 95% of the global Cape gannet (Crawford 2005) and 60% of the global African penguin populations (Crawford & Whittington 2005) to reveal their foraging areas during the chick-rearing phase of the breeding season. We then estimated the proportion of annual catch of pelagic fish by the fishery in different core areas used by the birds to propose a protection scenario that take account of the needs of both birds and fisheries.

MATERIAL and METHODS

The foraging behaviour of breeding Cape gannets and African penguins was studied between 2002 and 2007 under permits issued by South African National Parks. Cape gannets were studied at Bird Island (Lambert's Bay, 32°5'S, 18°18'E), Malgas Island (33°03'S, 17°55'E), and Bird Island (Nelson Mandela Bay, 33°50'S, 26°17'E). African penguins were studied on Robben

Island (33°47'S, 18°22'E), Dassen Island (33°25'S, 18°04'E), Boulders beach (34°12'S, 18°27'E), Dyer Island (34°40'S, 19°25'E) and Bird Island (Nelson Mandela Bay).

The tracking loggers deployed on the birds have been used on several occasions and are only briefly described here (see details in Grémillet et al. 2004, Ryan et al. 2004). Two types of data loggers were used: GPS data-loggers (Technosmart, Rome, Italy) and GPS-TD loggers (a GPS combined with a time-depth recorder; earth and Ocean Technologies, Kiel, Germany). All devices weighed <2.5% of both species' adult body mass, which is below the 3% limit recommended for flying birds (Phillips et al. 2003). Latitude and longitude were recorded at 10 s-intervals with GPS loggers and 1 min-intervals with GPS-TD loggers. The latter logger also recorded temperature and depth data at 1s intervals.

Birds rearing small chicks of similar age (average of 3 and 2 weeks-old for gannets and penguins, respectively) were caught on their nest site. The devices were attached to their lower back with waterproof tape, allowing minimum damage to the plumage. Handling lasted 4-8 min from capture to release and care was taken to minimize the bird's stress (birds' heads were covered, and those equipped during the day were shaded). Nest sites with instrumented birds were monitored until the adult returned, allowing it to be recaptured and the logger removed. Previous studies showed no significant difference in the foraging behaviour of experimental and control birds (Petersen et al. 2006, Pichegru et al. 2007), and no apparent impacts have been detected on the welfare of the animals.

African penguins have relatively small foraging ranges (Petersen et al. 2006), so their habitat use was analysed from their complete GPS tracks. By comparison, Cape gannet often commute long distances to reach their foraging areas. Therefore, their foraging locations were inferred from their GPS tracks based on the path sinuosity, after Grémillet et al. (2004). For each colony, we defined different core foraging areas, covering their home range (MCP – Minimum Convex Polygon - 100%) and a range of proportional use ranges, based on 3 to 99% (in 3% intervals) of the time spent foraging per unit area (kernel analysis, smoothing factor chosen according to the Least Square Cross Validation method, Girard et al. 2002), using Arcview GIS 3.2. Where data from more than one breeding season were available they were pooled.

African penguins are flightless with a mean travelling speed of 4.2 km.h⁻¹ (Petersen et al. 2006), whereas gannets commute to foraging areas at 48 km.h⁻¹ (Pichegru et al. 2007). Penguins are thus less able to respond to spatial changes in the distribution of their prey. We tested the impact on fishing of closing an area with a 20 km radius around each colony. This radius corresponds with the largest mean foraging range observed (Table 1), and is the size currently

being considered for trial fishery closures by Marine and Coastal Management (R.J.M Crawford in litt.).

The weight (tons) of anchovies and sardines caught per 10x10 nautical miles grid cell by the South African purse-seine fishery between 2002 and 2006 was obtained from catch data recorded by MCM. We calculated the average annual catch of anchovy and sardine in each grid cell to calculate the annual catches of each species in areas where birds spent from 3-100% of their foraging time. We then applied a piecewise regression (Toms & Lesperance 2003) to determine significant break points in the relationship between the proportion of time spent by birds in their foraging areas (3-100%) and the corresponding proportion of annual catches by pelagic fisheries occurring in these areas.

RESULTS

Gannet and penguin foraging areas, and purse-seine fishery catches

Between 2002 and 2007, 237 gannet and 91 penguin foraging tracks were gathered from the eight breeding colonies (Table 1). Gannet foraging trips lasted almost twice as long as those of penguins and had a mean foraging range (112 km) an order of magnitude greater than that of penguins (12.5 km, Table 1). Both species can show substantial inter-annual variability in some foraging parameters. Trip durations during the same period of the breeding cycle can almost double between colonies and years (*e.g.* gannet trips lasted 13.1 h at Lambert's Bay versus 23.1 h at Malgas Island in 2002, and varied from 18.3 h in 2003 to 31.3 h in 2005 at Malgas Island, Table 1).

The total foraging area (MCP 100%) of gannets covered 75 000 km², an area 10-fold greater than penguins', and encompassed the total foraging areas (7 500 km²) of the 5 penguin colonies studied (Fig 1). The important gannet foraging area also included the locations of all other South African penguin colonies (Crawford & Whittington 2005). GPS tracking of the birds revealed that both gannets and penguins foraged mainly in shallow shelf waters (<200 m), except for some gannets from Lambert's Bay which foraged beyond the 200 m isobath (Fig. 1). Most of the annual catch of purse-seine fisheries also occurs on the continental shelf (Fig. 2), with an annual average of 216 000 tons of anchovies and 278 000 tons of sardines over the period 2002-2006. Much of the pelagic catch is taken from within the core of the birds' foraging range (Fig. 3), suggesting the potential for strong competition between the birds and the purse-seine fishery.

The compromise

Although penguins show a restricted foraging range (Table 1, Fig. 1), their colonies are located in areas important for fishery catches (Fig. 1, Fig. 3). Purse seine fisheries catch 22% of their average annual catch in the 7 500 km² used by the studied breeding penguins. This decreased to 11% in the areas where penguins spent 50% of their foraging time (5 200 km²). By comparison, purse seine fisheries caught 90% of their average annual catch in the 75 500 km² used by breeding gannets (Fig. 3). Fisheries still caught 42% of their annual catch in the area where gannets spent 50% of their foraging time (21 100 km²), and 15% of fishery catches were made in the core 10% foraging area for gannets.

Protecting 20 km envelopes around each studied penguin colony would affect areas where 22% of fishery catches were taken. These areas would include zones where gannets forage intensely, spending approximately 10% of their foraging time. Because of their huge foraging range, gannets cannot benefit from no-take zones without unacceptably high cost to the fisheries. Consequently, we suggest reducing fishing quotas for core areas of their foraging range, where birds spend 20-30% of their foraging time (Boersma & Parrish 1999), in order to limit their competition with fisheries.

DISCUSSION

Designing pelagic MPAs

Designing MPAs for open ocean areas is problematic, but highly needed (Hyrenbach et al. 2000). Our study explores using core foraging areas of threatened seabirds as a design tool. As expected, seabirds and fisheries are active in the same core areas in the southern Benguela (Fig. 2), thereby highly competing with each other. Protecting most of the foraging ranges of wide-ranging predators is not viable, but protecting core areas during key life history stages is a more realistic goal. When setting such targets, cognisance needs to be taken of the birds' foraging mode and behaviour. Creating 20 km radius no-take areas around penguin colonies (i.e. 6 280 km² in total) would protect the entire foraging range of chick-feeding penguins (the stage of breeding when energy demands are most intense, Stearns 1992), as well as most intensely exploited areas by breeding gannets. The nominal cost to fisheries would be a 22% reduction in the average annual catches, but their closure does not mean that catches by the pelagic fishery would decrease by this amount since catch can be relocated elsewhere. Further protection for gannets could be achieved by reducing fishing effort in other core foraging areas (Boersma & Parrish 1999). Although the practicalities of implementing partial fishing restrictions might appear more complex to effect in

practice, fisheries could be policed with the application of high technology (*e.g.* satellite monitoring of fishing vessels), presently used mainly to increase fishing pressure (Pauly et al. 2002).

To design effective MPA and limit conflict with stakeholders it is crucial to take account of both ecosystem needs and the economic cost of closures to fisheries. Our study is the first, to our knowledge, to determine the potential losses to fisheries resulting from MPAs designed to protect threatened seabirds. However, the concept of area closures certainly warrants further exploration, particularly for spatially-constrained predators such as African penguins that depend on a reliable prey base within a short commuting distance of their breeding islands. Closure to purse-seine fishing of an area of 20km radius around Dassen Island (see Fig.1) has been implemented for 2008 and 2009 by Marine and Coastal Management, the regulatory authority for South Africa's marine fisheries, as part of an experiment to determine whether such closure might enhance the penguin's reproductive success compared to that of penguins from the colony on nearby Robben Island, which will not be closed to fishing (Anon. 2007).

In the longer term conservation measures need to consider the responses of populations to climate change (Hannah et al. 2002, MacCarty 2002) and the eastward shift in pelagic fish distributions since the end of the 1990s (van der Lingen et al. 2005, Roy et al. 2007) may be due to the impact of climate change (Young & Richardson 2002). Protecting areas around the colonies on South Africa's south coast therefore becomes a priority.

The conservation value of seabirds and the benefits of MPAs

As apex predators, the conservation of seabirds can deliver broader biodiversity benefits (Sergio et al. 2006). Both gannets and penguins show different advantages. Penguins, because of their small foraging ranges (Table 1, Fig. 1), have limited utility as umbrella species (Boersma et al. 2002), but they benefit from a strong public appeal, and thus act as flagships, helping to raise funds and to pressurise fishery stakeholders. Cape gannets have much larger foraging ranges (Table. 1, Fig. 1), and can thus act as an umbrella species (Hooker & Gerber 2004), protecting many ecosystems within their huge home range. For instance, the pelagic waters off Cape Agulhas (Fig 1) are important spawning areas for anchovies and sardines (Twatwa et al. 2005) on the south-west coast of South Africa, providing food for an important diversity of predators (Bakun 2006). Priority should be given to reserves that include spawning areas (Worm et al. 2006) and hotspots of endemism (Myers et al. 2000), areas that in the southern Benguela are included in the foraging grounds of Cape gannets (Fig. 1). Top predators and their prey often aggregate within productivity hotspots (Worm et al. 2003). Therefore, we suggest that conservation measures for gannets and

penguins should be seen as part of a broader initiative to promote EAF among South African fisheries (Shannon et al. 2004). Their protection will be highly beneficial to ecosystems within their foraging grounds (Zacharias and Roff 2005).

Moreover, marine reserves deliver many ecosystem benefits (Hooker 2006), and closure to fishing can even sometimes be an optimal management for fish stock (Sanchirico et al. 2006). There are numerous examples showing the recovery of depleted fish stocks within marine reserves, which excess, later on, split over the reserve boundaries, and become available for fisheries (e.g. Williams 1998, Halpern 2003, Worm et al. 2006). Some reserves can also be used as refugia by large commercially exploited fish species, preventing their populations from over-exploitation. Finally, protecting even only parts of the habitat of highly mobile species enhance the resilience of their populations (Apostolaki et al. 2002, Hooker & Gerber 2004). An increasing number of studies tend to show that protecting wild nature is actually beneficial not only in term of biodiversity and aesthetic, but also in term of economy and culture, up to a benefit to cost ratio of 100:1 (Balmord et al. 2002), and should become a priority. However, such ecosystem management should be performed over a long time period of a few years to several decades, as response to changes in environmental conditions can be slow, complex and species specific (Barrett et al. 2007).

Perspectives

Biotelemetry not only allows the designing of marine reserves to include foraging hotspots of threatened top predators, but it can also estimate how the MPA is used by them (Hyrenbach et al. 2006). The effectiveness of MPA for highly mobile species is still questioned (Hooker 2006), and monitoring the foraging behaviour of predators before and after the formation of MPAs would help answer this question. Foraging behaviour is the first interface between population dynamics and the environment within which populations evolve. Any changes in the environment will affect the foraging behaviour of the predators before their life history traits (Hamer et al. 2006). Coupled with energetic modelling, GPS monitoring thus provides a rapid and powerful index of population health and trends (Grémillet et al. 2006, Lewis et al. 2006, Pichegru et al. 2007) and can be used as a relevant tool in conservation management.

Acknowledgments

This study was funded by the Centre National de la Recherche National via an ACI jeunes chercheuses et jeunes chercheurs to DG and by the DEPE-IPHC-CNRS. LP was funded by a studentship of the French Ministry of Research. We would like to thank South African National Parks, in particular G. Padyachee, J. Simon and M. Kuun; Cape Nature Conservation, in particular L. Waller and P. Michels. Many people gave a hand on this work, either logistically, as L. Edwards, J. Campbell, W. Chivell and O. Koos, or scientifically, as R. Mullers, C. Loiseau and A. Schmidt. We warmly thank them all.

Table 1. Average trip duration, foraging path length and foraging range of Cape gannets and African penguins over 7 colonies and 6 years in South Africa (values are mean \pm SD). Track numbers between parentheses are incomplete tracks from which no foraging parameters could be extracted, but that were taken into account in the spatial analyses.

	Location	year	N (tracks)	Trip duration (h)	Path length (km)	Foraging range (km)
CAPE GANNETS	Bird, Island, Lambert's Bay	2002	41	13.1 \pm 8.8	244.6 \pm 126.1	68.2 \pm 39.0
		2003	30	20.0 \pm 9.3	434.1 \pm 166.2	132.2 \pm 45.3
	Malgas Bird Island, Algoa Bay	2002	26	23.1 \pm 9.7	368.6 \pm 200.2	105.8 \pm 59.0
		2003	20	18.3 \pm 13.1	412.7 \pm 323.1	114.5 \pm 82.7
		2004	14	31.3 \pm 14.1	476.9 \pm 199.5	122.8 \pm 55.9
		2005	36	29.1 \pm 12.7	514.4 \pm 234.8	132.6 \pm 62.7
		2006	43	22.8 \pm 11.1	397.6 \pm 199.6	104.0 \pm 55.7
		2005	27	13.81 \pm 7.18	367 \pm 232	112 \pm 89
	total	166	21.44 \pm 6.54	402 \pm 81.5	111.5 \pm 20.6	
AFRICAN PENGUINS	Boulders beach	2003	10 (12)	14.4 \pm 4.0	46.5 \pm 13.3	19.3 \pm 6.2
		2007	9	10.22 \pm 1.8	25.1 \pm 2.6	9.7 \pm 2.4
		2003	3 (4)	9.2 \pm 1.3	33.6 \pm 2.7	10.1 \pm 0.9
	Dassen Island	2004	28	11.3 \pm 4.7	33.5 \pm 2.5	5.6 \pm 1.2
	Robben Island Bird Island, Algoa Bay	2003	7 (11)	11.1 \pm 2.0	34.4 \pm 7.7	9.5 \pm 3.7
		2007	15	21.75 \pm 5.2	57.8 \pm 17	17.1 \pm 11.2
	Dyer Island	2007	12	14.03 \pm 7.62	46.8 \pm 18	15.76 \pm 4
total	91	13.1 \pm 4.2	39.7 \pm 11.1	12.5 \pm 5.0		

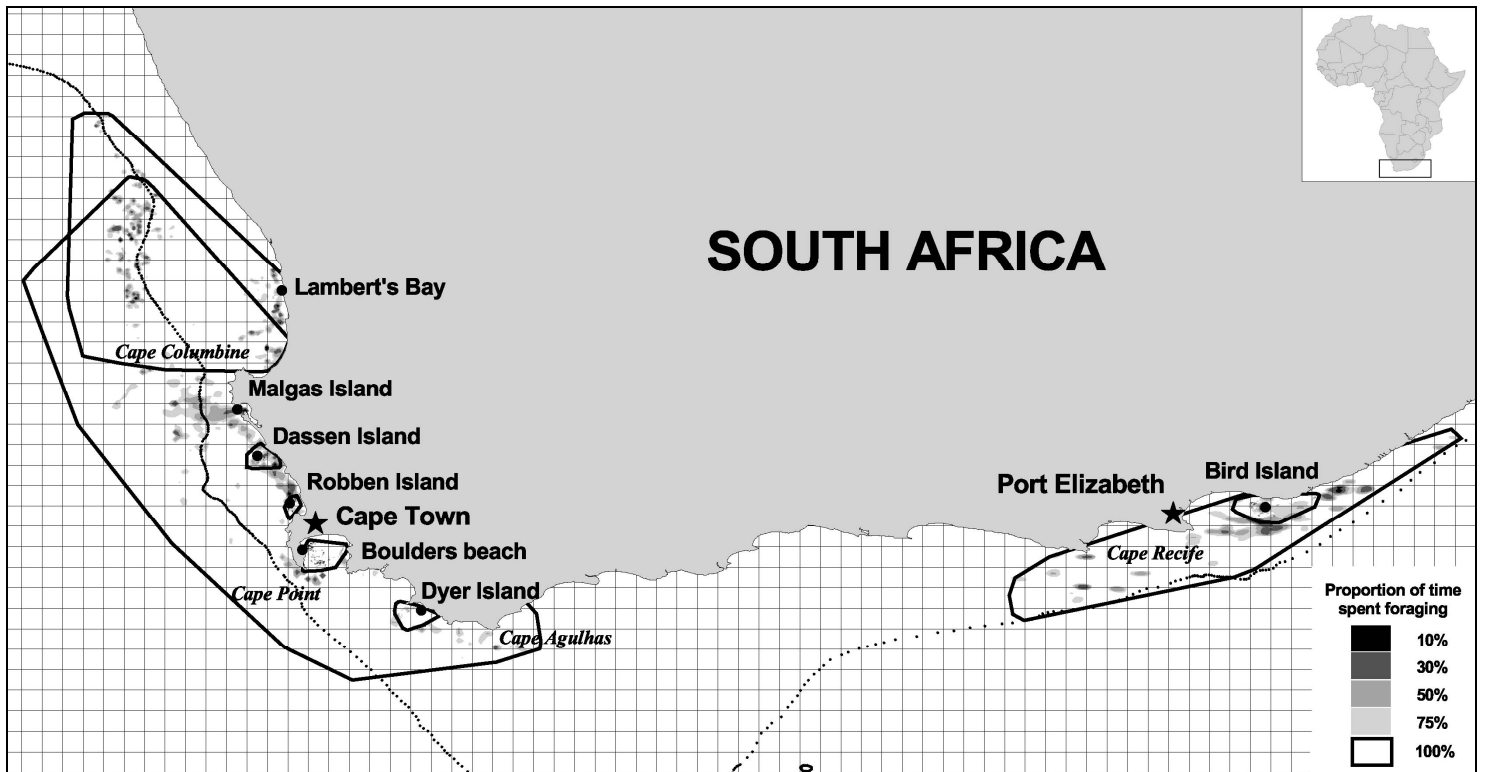


Figure 1. Map of the foraging grounds (Kernels 10-30-50-75 % and MCP 100 %) of breeding Cape gannets from Bird Island (Lambert's Bay), Malgas Island (Saldhana Bay) and Bird Island (Nelson Mandela Bay), and African penguins from Dassen Island, Robben Island, Boulders beach, Dyer Island and Bird Island (Nelson Mandela Bay) between 2002 and 2007.

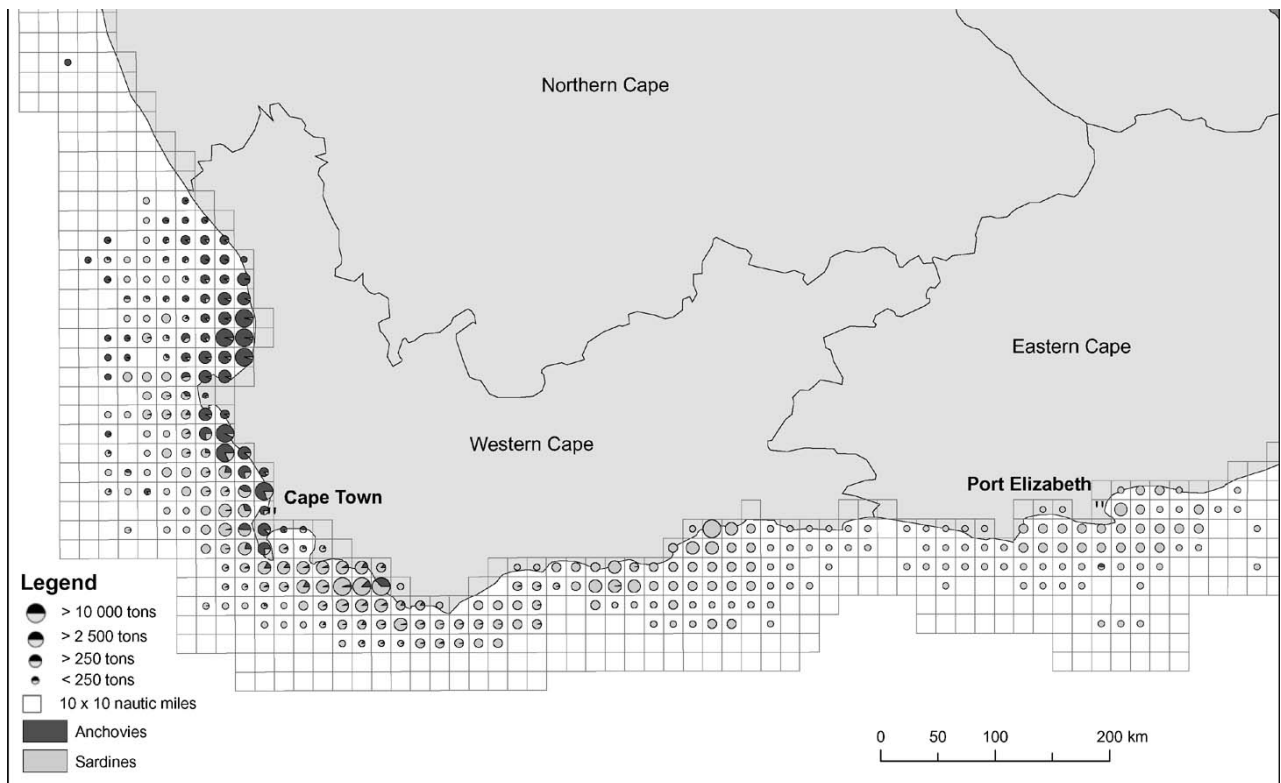


Figure 2. Map showing the average annual catch (in tons) of anchovies and sardines per 10 by 10 nautical mile block off South Africa averaged for the period 2002-2006 (courtesy of H. Bohbot).

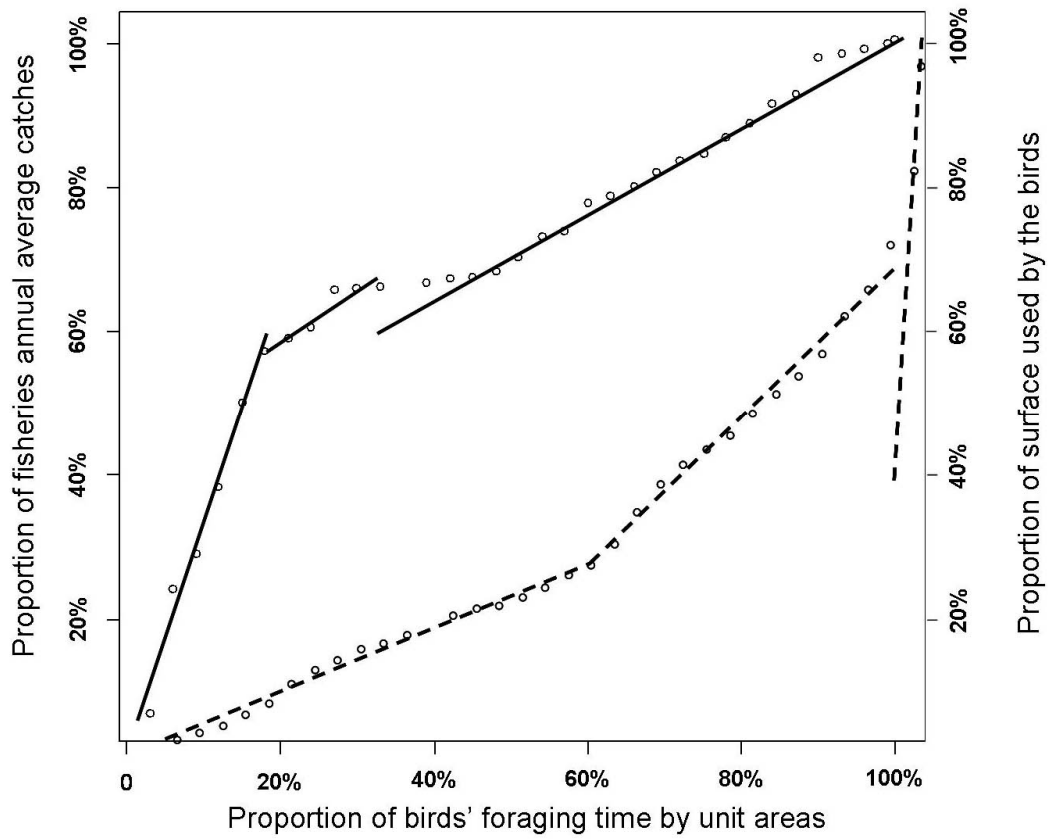


Figure 3. Proportion of annual catches by pelagic fisheries (solid line) occurring in the areas where Cape gannets and African penguins spent 3-100% of their time foraging. The proportion of the surface used by the birds in the different areas is also represented (dashed line).

Conservation implications of the apparent mismatch between population dynamics and foraging effort in French northern gannets from the English Channel

David Grémillet^{1,2}, Lorien Pichegru^{1,3*}, François Siorat⁴ and Jean-Yves Georges¹

¹ Centre National de la Recherche Scientifique, Institut pluridisciplinaire Hubert Curien, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg cedex 2, France.

² DST/NRT Centre of Excellence at the Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology, University of Cape Town, South Africa.

³ Université Louis Pasteur, 4 rue Blaise Pascal, 67070 Strasbourg, France.

⁴ Station Ornithologique de l'Ile Grande, Ligue Pour la Protection des Oiseaux, 22560 Pleumeur-Bodou, France.

[*david.gremillet@c-strasbourg.fr](mailto:david.gremillet@c-strasbourg.fr)

Running head: Conservation of French northern gannets

Key-words: GPS tracking, Interactions with fisheries, Marine protected areas, Marine top predators, *Morus bassanus*, Seabird oiling, Tidal front.

Conservation implications of the apparent mismatch between population dynamics and foraging effort in French northern gannets from the English Channel

David GRÉMILLET, Lorien PICHEGRU, François SIORAT, Jean-Yves GEORGES

Marine Ecology Progress Series, 2006, Vol. 319, Pages 15-25

Pages 114-124 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'ULP peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.3354/meps319015>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

Partie 7 SYNTHÈSE & PERSPECTIVES

I- Synthèse

L'objectif de cette thèse était d'examiner la flexibilité comportementale d'un prédateur marin supérieur, le fou du Cap, face à la variabilité de son environnement. La connaissance approfondie de cette flexibilité (notamment grâce à la télémétrie), mais aussi des limites d'adaptation de cette espèce aux fluctuations environnementales, permet d'estimer les conséquences potentielles des changements globaux sur la dynamique de ses populations menacées d'extinction, ainsi que de contribuer à de nouvelles stratégies de conservation.

1- Flexibilité comportementale des fous du Cap en relation avec les conditions environnementales : augmentation de l'effort de recherche alimentaire face à une baisse de disponibilité des proies

Les fous du Cap font preuve de flexibilité dans leurs stratégies alimentaires selon la disponibilité des ressources. Les oiseaux de Bird Island (Nelson Mandela Bay), où la disponibilité en proies était élevée lors de notre étude (Fig. 3.3), peuvent passer une importante partie de leur temps en mer au repos, comme le montre l'absence de relation significative entre le temps passé en mer et la distance parcourue par les oiseaux, un cas unique chez les sulidés (Hamer et al. 2000, 2007, Lewis et al. 2006).

A l'inverse, durant les 4 années de notre étude sur Malgas les bancs de sardines et d'anchois se sont progressivement éloignés de cette colonie tout en diminuant en abondance (Fig. 4.2, Fairweather et al. 2006a, van der Lingen et al. 2002). Les fous de Malgas, en réponse à ce changement dans la distribution et l'abondance de leurs ressources, ont augmenté leur effort de recherche alimentaire (Fig. 4.3) et ce malgré les importants coûts énergétiques liés à ce comportement (Adams et al. 1991, Ropert-Coudert et al. 2006). Tout comme les fous de Bassan (Hamer et al. 2000), les fous du Cap semblent rechercher en priorité des proies naturelles, de haute valeur calorifique, pour nourrir leurs jeunes.

Pourtant l'augmentation de la dépense énergétique des adultes entre 2002 et 2005 est restée faible (8%, Tableau 4.1), probablement parce que les oiseaux travaillaient déjà aux limites maximales de leur capacité. En effet, leur taux métabolique observé a été chaque année supérieur de plus de quatre fois à leur taux métabolique basal, ce qui a été suggéré comme un seuil maximal

de dépense énergétique chez les oiseaux marins (Drent & Daan 1980). Les oiseaux ne pouvaient donc pas faire preuve de flexibilité dans leur budget énergétique. Ajoutée à cela la contrainte spatiale et temporelle de revenir à la colonie pour nourrir le poussin (le « central-place foraging »), les fous du Cap de Malgas n'ont pu être capables d'étendre leur aire de recherche alimentaire vers le sud-est pour suivre le déplacement de leurs proies et sont restés dans la même zone d'alimentation (Fig. 4.2).

2- Face à la contrainte spatiale de l'alimentation à partir d'un point central : le changement de régime alimentaire

Les oiseaux se tournent alors vers des proies de substitution disponibles dans les limites de leur aire de recherche alimentaire, un comportement similaire à celui de l'albatros à sourcils noirs *Diomedea melanophris*, travaillant lui aussi au maximum de sa capacité (Weimerskirch et al. 1997). Les fous du Cap en l'occurrence se sont nourris majoritairement de déchets de pêche de merlu (*Merluccius* spp.) (Fig. 3.4, Fig. 4.1). Pourtant ces déchets de pêche sont de valeur calorifique moitié moindre que celle de leurs proies naturelles (Tableau 4.2, Batchelor & Ross 1984). De façon inquiétante, les prédictions tirées du modèle d'Enstipp et al. (2006) montrent que ce comportement ne peut être durable et que, si la disponibilité en proie n'augmente pas rapidement, la colonie est vouée à l'extinction. En fait, pour compenser l'augmentation de la dépense énergétique dans le comportement de recherche alimentaire et la pauvreté nutritive de leurs proies, les fous du Cap devraient ingérer quotidiennement beaucoup plus de nourriture qu'ils n'en sont capables (voir partie 3). Dans une telle situation, en tant qu'espèce longévive, le fou va certainement privilégier sa survie au dépend de celle de sa reproduction (Stearns 1992) et le poussin va mourir de faim. De surcroît, lors des voyages en mer prolongés des adultes, le poussin resté seul à la colonie est soumis à un risque accru de prédation et d'attaques par les congénères, ce qui augmente fortement sa mortalité. Finalement, les besoins des poussins diffèrent souvent de ceux de leurs parents (Davoren & Burger 1999) et les déchets de pêche peuvent ne pas représenter une nourriture adaptée pour les poussins de fous du Cap.

3- Effets des déchets de pêche disponibles dans l'habitat des fous sur la dynamique de leurs populations

Même si, face à la limitation de la disponibilité des ressources, les déchets de pêche peuvent représenter un apport en nourriture important pour certaines populations (Furness et al.

1992, Garthe et al. 1996), ces déchets de pêche restent de nature différente par rapport aux proies naturelles. Pour les fous du Cap, les déchets de pêche semblent être bénéfiques en hiver, leur permettant de réduire de 40% leur effort de recherche alimentaire par rapport à la période de reproduction (Fig. 5.4). Ils n'ont plus la nécessité de se disperser en hiver (Fig. 5.3). Cependant, ne pas se disperser à ce moment-là peut aussi avoir un effet négatif indirect sur les oiseaux, en les empêchant éventuellement de localiser les bancs de proies sur lesquels ils se nourriront lors de la reproduction.

Finalement cette nourriture n'est pas suffisamment riche pour mener à bien leur reproduction (Tableau 4.1). Pour les espèces adaptées à une nourriture facile à digérer et de forte valeur calorifique (Hilton et al. 2000), ces déchets de pêche représentent de la « Junk-food » (Anderson & Piatt 1999). Les besoins alimentaires des poussins sont généralement différents de ceux de leurs parents (Davoren & Burger 1999) et des poussins nourris de proies de faible valeur nutritive ont une condition corporelle plus faible et des capacités cognitives réduites (Batchelor & Ross 1984, Kitayski et al. 2005).

En conclusion, les effectifs des populations d'oiseaux marins se nourrissant derrière les bateaux ne se trouvent pas automatiquement accrus grâce à cette ressource artificielle. Si ces populations dépendent de proies de haute valeur calorifique, comme les petits poissons pélagiques, les déchets de pêche ne peuvent même pas compenser la faible disponibilité en proies naturelles.

Pour que ces populations retrouvent un équilibre naturel, il faudrait réduire fortement le rejet en mer de déchet de pêche (Furness et al. 2007). Pourtant, si cet arrêt est trop rapide, il pourrait avoir un impact négatif sur la survie des adultes de certaines espèces (e.g. Oro et al. 1995, Votier et al. 2004). Il faut donc en parallèle assurer une réduction drastique de la compétition par la pêche.

4- Contrainte de la structure sociale d'une espèce et seuil limite de densité de proies : implication pour une approche écosystémique des pêcheries dans le contexte des changements globaux

En 2005, le succès reproducteur a diminué drastiquement, passant d'une production moyenne de 0,4 poussin par adulte les 3 premières années de notre étude à 0,02 en 2005 (Tableau 4.1). La contrainte spatiale et temporelle du retour à la colonie pour nourrir le poussin a limité les possibilités de recherche alimentaire à une zone improductive (Fig. 4.2 et 3.3). Il semble donc qu'en dessous d'un certain seuil de disponibilité de proies naturelles dans leur aire de recherche alimentaire (approximativement 25 g.m^{-2} dans notre étude, Fig. 1.11), la flexibilité

comportementale des fous du Cap n'est plus suffisante pour compenser la pauvreté en ressource, ce qui affecte la survie des poussins et donc leur succès reproducteur.

Ces oiseaux extrêmement fidèles à leur site de nidification (Klages 1994) reviennent obstinément se reproduire dans des conditions suboptimales. Leurs caractéristiques sociales freinent donc leur adaptation aux nouvelles conditions environnementales. Les fous du Cap ont déjà subi par le passé de très importantes chutes dans l'effectif de leur population, suite à des changements environnementaux dus à la surpêche de leurs ressources. Incapables d'émigrer vers des zones plus productives, leur population globale a diminué de près de 50% (Crawford 1999). Le fou du Cap est une espèce très fragile face aux changements environnementaux car il est peu flexible dans son budget énergétique (Tableau 4.1) et dépend de proies planctoniques elles-mêmes très sensibles à leurs conditions environnementales (Lluch-Belda et al. 1989, Bakun 2006) et il est de surcroît fidèle à son site de nidification. Face aux changements globaux rapides (Parmesan & Yohe 2003, Walther et al. 2002), la structure sociale d'une espèce peut donc ralentir son adaptation et les espèces coloniales fidèles à leur site de nidification se retrouvent d'une certaine manière prisonnières de leur passé évolutif (Weimerskirch 2002).

Il faudrait maintenant affiner notre estimation de ce seuil limite de disponibilité des proies en dessous duquel les fous échouent dans leur reproduction en effectuant ces analyses sur plusieurs années. En effet, pour la protection des espèces menacées, il est primordial de déterminer de manière quantitative et précise le seuil de densité de proies minimales dans leur zone d'alimentation pendant leur saison de reproduction (Hooker et al. 2002, Furness 2006) et de le prendre ensuite en considération dans les calculs des quotas de pêche dans une optique de gestion écosystémique des pêcheries. Connaissant maintenant l'aire de recherche alimentaire des fous sur plusieurs années et sachant qu'elle reste relativement constante d'une saison à une autre (Fig. 4.2), il serait possible de relier la quantité de proies disponibles dans cette zone au succès reproducteur des oiseaux sur une période plus longue. De plus, pour mesurer de manière plus précise l'impact des changements globaux sur les populations de fous du Cap, il faudrait estimer leurs capacités à émigrer lors de conditions environnementales peu profitables. En effet l'étude de Klages (1994), la seule à avoir déterminé la fidélité des fous à leur site de reproduction, s'est déroulée au cours d'une période de forte disponibilité des proies.

5- La biotélémetrie appliquée à la conservation

Nous avons mis en évidence que les études détaillées des stratégies alimentaires d'une population par suivi GPS couplées à des modèles énergétiques permettent d'acquérir des détails

essentiels relatifs au comportement et à l'énergétique de cette population dans un temps donné très court. Idéalement ce suivi devrait concerner des individus à différents stades reproducteurs (incubant, différents stades d'élevage des poussins) et sur plusieurs années afin d'intégrer d'une part la variabilité individuelle selon les besoins énergétiques et d'autre part la réponse des populations face à la variabilité environnementale interannuelle. Mais même à petite échelle, la connaissance du comportement alimentaire d'une population permet de déterminer sa marge d'action face à la variabilité environnementale et de révéler ce que le suivi annuel du succès reproducteur ne peut pas apporter avec autant de finesse, c'est-à-dire la santé des populations et leur fragilité face aux changements de leur environnement. En déployant des GPS sur une population de fous de Bassan dont la forte croissance ne laissait pas douter de sa santé (Fig. 6.B.1), nous avons révélé sa fragilité effective (son effort énergétique de recherche alimentaire bien supérieur à celui d'autres colonies de taille égale, Fig. 6.B.3) et nous avons mis en évidence des zones d'alimentation extrêmement sujettes à la pollution (Fig. 6.B.5).

6- Des AMP en milieu hauturier pour les oiseaux marins

Le suivi du comportement en mer d'une population de prédateurs marins permet aussi de mettre en évidence les zones d'alimentation nécessaires à sa survie pour les prendre en considération dans des mesures de conservation. Par exemple, une Aire Marine Protégée a été proposée pour la colonie de manchots sur Dyer Island sur la côte ouest de l'Afrique du Sud (Fig. 7.1) et sa conception a pu être optimisée grâce à la connaissance des zones exploitées en mer par des manchots en reproduction équipés de GPS-TD (Pichegru, données non publiées).

A plus grande échelle, le suivi du comportement en mer de fous et manchots du Cap de 7 colonies différentes, représentant 95% de la population mondiale de fous et 60% de la population mondiale de manchots (Crawford 2005a, Crawford & Witthington 2005), sur plusieurs années pour certaines colonies, nous a permis de mettre en évidence les zones alimentaires nécessaires au maintien de ces populations menacées (Fig. 6.A.1) qui pourraient être prises en compte dans la conception d'Aires Marines Protégées. Par contre, il est important de prendre en considération les coûts économiques et sociaux de telles aires protégées sur l'industrie de la pêche.

Notre étude a mis en évidence une importante compétition entre oiseaux marins et pêcheries à la senne sur la côte ouest de l'Afrique du Sud (Fig. 6.A.2 et 6.A.3) et la fermeture à la pêche de toutes les zones d'alimentation des fous et des manchots ne peut être mise en œuvre sans coût considérable pour les pêcheries (Fig. 6.A.2). En considérant le comportement en mer des manchots, plus sensibles à la pollution et plus limités dans l'étendue de leur aire de recherche

alimentaire que les fous (Tableau 6.A.1), nous proposons l'établissement de « no-take zones » sur 20 km de rayon autour des principales colonies de manchots, ce qui représenterait une perte de 22% des prises annuelles moyennes des pêcheries à la senne (Fig. 6.A.3). Par ailleurs, il semble nécessaire de protéger des zones supplémentaires exploitées par les fous (voir Fig. 6.A.1), mais il serait impossible d'y exclure la pêche sans des coûts extrêmes pour l'industrie (Fig. 6.A.3). Il serait certainement possible en revanche d'y réduire le volume total des captures autorisées.

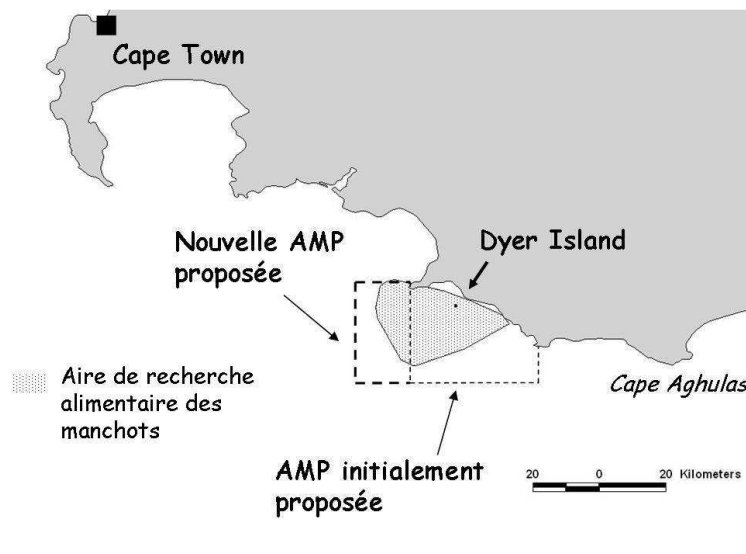


Figure 7.1. Plans des AMP conçues pour la colonie de manchots de Dyer. Une nouvelle AMP a pu être proposée en prenant en compte l'aire de recherche alimentaire des manchots, mise en évidence par notre suivi GPS.

Un point fort de notre étude est qu'elle prend aussi en compte les zones qui sont potentiellement exploitables par les oiseaux en réaction aux changements climatiques, comme il l'est fortement recommandé dans la prise de mesures de conservation (Hannah et al. 2002, McCarthy 2002). En effet, la migration récente vers l'est de la population de sardines sous l'effet probable de changements climatiques (Young & Richardson 2002, Coetzee et al. 2006) augmente fortement la disponibilité de ces proies pour les colonies d'oiseaux dans Nelson Mandela Bay (Fig. 3.2), dont la plus grande colonie de fous du monde, sur Bird Island. De plus en étudiant le comportement alimentaire des oiseaux sur plusieurs années, lors de périodes de différente disponibilité alimentaire, la variabilité interannuelle comportementale des oiseaux est intégrée dans la définition de ces aires. La persistance de la biodiversité en est ainsi accrue.

Pourtant il ne faut pas oublier que les AMP peuvent aussi être utiles pour les pêcheries elles-mêmes, en permettant aux stocks de poissons protégés de récupérer et d'être disponibles par

la suite à l'exploitation (Williams 1998, Gell & Roberts 2003, Halpern 2003, Sanchirico et al. 2006). Pour les espèces mobiles aussi, protéger leur habitat, ou au moins une partie de cet habitat, augmente la résilience de leurs populations (Apostolaki et al. 2002) et permettrait un potentiel de recolonisation par les petites sous-populations protégées, via migration (dynamique « source-sink », Hooker & Gerber 2004). Pourtant, de nombreux débats sont encore en cours quant à la pertinence d'AMP pour les prédateurs supérieurs mobiles (voir Hooker 2006). L'étude comparative du comportement de recherche alimentaire des manchots du Cap pendant leur saison de reproduction sur des colonies proches géographiquement mais localisées à l'intérieur ou à l'extérieur d'une AMP peut permettre de répondre à cette question. Nous participons actuellement à un projet de ce type en collaboration avec le Marine and Coastal Management, Ministère sud-africain de l'environnement et du tourisme. De manière ultime, il faudrait intégrer dans la création d'Aires Marines Protégées pélagiques la distribution et les besoins d'autres prédateurs mobiles, tels que requins et tortues marines. Ce projet est également en cours en collaboration avec le WWF (World Wildlife Fund, South Africa).

Finalement, une fois l'AMP déclarée et mise en place, la biotéléométrie permet d'évaluer le degré de protection qu'offre une réserve pour une espèce en particulier et d'estimer les menaces qui pèsent encore sur cette espèce à l'extérieur ou à l'intérieur de l'AMP (Anderson et al. 2003). La biotéléométrie peut aussi permettre de raffiner une AMP en la divisant en zones soumises à des législations différentes afin de protéger plus efficacement une espèce en particulier (Hyrenbach et al. 2006).

7- Elargissement de l'étude : perspectives générales

Idéalement, il faudrait élargir notre échelle d'analyse au maximum et étendre ces études à d'autres espèces, notamment en priorité à celles qui présentent des besoins comparables à ceux des fous du Cap. Les fous du Cap, manchots du Cap et cormorans du Cap (*Phalacrocorax capensis*) sont tous trois endémiques au Benguela, étroitement dépendants de la disponibilité des petits poissons pélagiques (Crawford 1999) et vulnérables d'extinction (UICN 2007, Kemper et al. 2007). Leur biomasse est très importante et ces oiseaux jouent un rôle central dans l'écosystème du Benguela (Boyd 2006, Crawford 2007). Il est donc crucial d'approfondir notre connaissance de l'écologie en mer de ces trois espèces, notamment sur différents stades reproducteurs, au moment de la dispersion des juvéniles, lors de la période hivernale (voir Perspectives).

La connaissance des besoins énergétiques de ces espèces, ainsi que de leur distribution géographique au cours des différentes périodes de leur cycle de vie est indispensable pour

déterminer l'ampleur de la compétition entre ces populations d'oiseaux et les pêcheries. Evaluer de manière complète et exhaustive leurs besoins énergétiques pour estimer la biomasse de poissons nécessaires au maintien de leurs populations permettrait d'intégrer les besoins de ces espèces dans les calculs de quotas de pêche pour une gestion écosystémique des pêcheries. Ce projet a démarré et implique actuellement une étudiante en master à l'université du Cap.

A plus long terme, il faudrait également prendre en considération dans de telles analyses d'autres espèces de prédateurs : des mammifères marins, comme les otaries du Cap ou les baleines franches (*Eubalaena australis*), mais aussi des poissons prédateurs et des tortues marines. Bien qu'une telle analyse, globale et complète, requiert des moyens substantiels, son entreprise paraît en revanche justifiée au regard de la rapidité des changements globaux observés actuellement (Parmesan & Yohe 2003) et de leurs conséquences qui peuvent potentiellement bouleverser la structure du système du Benguela. En effet, ce système construit en « wasp-waist » (voir partie 1) dépend étroitement des fluctuations des populations des petits poisson pélagiques (Bakun 2006) dont le déplacement vers le sud-est correspond aux prédictions issues des modèles de changements climatiques (Young & Richardson 2002, Partie 2). Les conséquences de ce déplacement mises en évidence par notre étude vont donc s'exprimer sur une large échelle d'espace et de temps. Seule une approche multi-espèce permettra de mieux comprendre le fonctionnement de cet écosystème, pour prédire au mieux les réactions des différentes espèces face aux changements climatiques, et de définir des stratégies de gestion permettant de limiter leur déclin.

II- Perspectives

Dans cette thèse nous avons mis en évidence l'importance de la compréhension des mécanismes de recherche alimentaire des prédateurs supérieurs pour déterminer leur capacité d'adaptation face à la variabilité environnementale, dans le but de prédire la conséquence des changements globaux sur la dynamique de leurs populations et de définir des mesures de conservation appropriées. Même si un certain nombre de réponses quant à la réaction de certains prédateurs marins dans le Benguela face à la variabilité de leur environnement ont été apportées, de nombreuses questions restent encore en suspens.

1- Echelle individuelle

Dispersion et effort alimentaire des fous juvéniles

Les phénomènes de dispersion des juvéniles sont cruciaux dans la dynamique des populations (Inchausti & Weimerskirch 2002) et jouent un rôle important dans la réduction des probabilités d'extinction des populations (Oro et al. 2004). Ainsi le manchot du Cap est capable de créer de nouvelles colonies face au changement de distribution de ses proies (Underhill et al. 2006) et les fous du Cap juvéniles de Namibie ont pu s'installer dans les colonies plus productives d'Afrique du Sud au cours des années 1970 (Crawford 1999). La compréhension de l'écologie des jeunes après l'envol (localisation des zones de dispersion, pression énergétique) peut avoir une importance cruciale pour la conservation d'une espèce (Weimerskirch et al. 2006). Etablir un budget-temps des jeunes fous du Cap et une carte précise de leur comportement de dispersion permettrait de cerner les zones géographiques sensibles pour l'espèce et ainsi de mettre en place des mesures de conservation efficaces, tout en intégrant leurs réponses aux changements climatiques.

Matériel & Méthodes : déploiement d'enregistreurs de lumière et de pression (GLS) sur des jeunes fous à l'envol.

Ecologie hivernale des manchots

Afin de mieux comprendre les raisons de la chute rapide des effectifs de manchots du Cap à l'échelle globale (Crawford, données non publiées), il est important de connaître leur écologie hivernale et d'identifier les pressions énergétiques agissant sur les adultes. En effet, l'hiver peut constituer une période critique d'un point de vue énergétique chez certaines espèces (Fort et al. soumis, Green et al. 2005) et des études récentes ont mis en évidence l'importance de cette période chez les oiseaux marins (Barbraud & Weimerskirch 2003, Grobois & Thompson 2003).

Matériel & Méthodes : déploiement de GLS sur des manchots adultes en fin de reproduction.

Flexibilité du comportement alimentaire selon le stade de reproduction

Souvent, les oiseaux marins exploitent une zone d'alimentation plus vaste lors de l'incubation (e.g. Green et al. 2005, Weimerskirch et al. 2005). Ils peuvent donc montrer une flexibilité comportementale autre que lors de la période d'élevage du poussin. De plus, les oiseaux peuvent faire face à de nouveaux risques lors de la période d'incubation (e.g. risques de pollution). Il est donc primordial de comprendre ses stratégies alimentaires durant cette période. Par ailleurs, il serait possible de comparer le seuil d'abandon de la reproduction par les adultes entre stades de reproduction, afin de tester l'hypothèse que les parents ajustent leur effort de reproduction en fonction du potentiel reproducteur de leur progéniture (Erikstad et al. 1997).

Matériel & Méthodes : Déploiement de GPS-TD sur des adultes incubant et sur des adultes élevant un poussin, comparaison des masses avant un voyage alimentaire des adultes, du nombre de plongées, de la distance parcourue et des zones de recherche alimentaire

2- Echelle populationnelle

Emigration (ou non) des fous d'une colonie non-productive

La conclusion de notre comparaison du comportement alimentaire du fou du Cap sur plusieurs années (partie 4) soulève la question de la capacité à émigrer chez les fous adultes. A ce jour, seule l'étude de Klages (1994) a déterminé la fidélité des fous à leur site de reproduction. Les conditions environnementales lors de cette étude étant plus profitables qu'actuellement, il serait important d'analyser dans la situation actuelle les mouvements des fous entre différentes colonies, notamment entre Malgas et Bird Island. Cette dernière colonie croît de manière plus importante que par le seul recrutement des jeunes produits de cette colonie (Crawford et al. 2007a), ce qui implique l'immigration d'individus d'autres colonies. Il faudrait déterminer si seuls les juvéniles sont à l'origine de ce recrutement ou si des adultes sont aussi capables d'émigrer, et si tel est le cas, quand ont-ils commencé à émigrer (i.e. à partir de quel seuil d'abondance des proies autour de leur colonie d'origine).

Matériel & Méthodes : capture-marquage-recapture et données de distribution et abondance des proies autour de Malgas Island à partir des sondages hydroacoustiques.

L'écologie en mer des cormorans du Cap

Les cormorans du Cap ont changé de statut de protection en 2007, reclassés de Quasi menacés à Vulnérables (Kemper et al. 2007). Tout comme le fou du Cap, ils dépendent étroitement de la disponibilité en anchois et en sardines (Crawford 2005b, Crawford 2007). La totalité de leurs populations étant localisée sur la côte ouest de l'Afrique australe (Crawford 2007), il semble probable que le déplacement des sardines et anchois vers le sud-est soit la cause majeure de leur déclin et de son changement de statut. En termes de conservation, l'examen approfondi des conséquences de ce déplacement est donc crucial et urgent. Pour cela, il faut avant tout étudier l'écologie en mer de cet oiseau, afin de comprendre ses stratégies alimentaires, de déterminer les zones océaniques nécessaires au maintien de ses populations, d'évaluer ses besoins énergétiques et la menace que peut représenter la compétition avec les pêcheries.

Matériel & Méthodes : GPS et TDR sur des cormorans du Cap sur poussins, modélisation énergétique.

Adaptation des manchots à la variabilité spatiale

Les manchots du Cap présentent des traits d'histoire de vie légèrement différents de ceux des fous. Ils sont notamment plus restreints dans l'étendue de leur recherche alimentaire (Tableau 6.A.1) mais aussi plus spécifiques dans leur alimentation (Crawford & Witthinton 2005). Dans ce contexte, il serait important de déterminer la flexibilité de différentes colonies de manchots face à la variabilité spatiale de la distribution et de l'abondance des proies ainsi que leur réaction face au déplacement de leurs proies. En effet, cela permettrait de dégager des principes plus larges sur le comportement des oiseaux marins face aux fluctuations de la disponibilité des proies. Pour cela, il faudrait déterminer les stratégies alimentaires des adultes reproducteurs au même stade de reproduction dans des colonies aux conditions environnementales contrastées.

Matériel & Méthodes : déploiements de GPS-TD simultanément sur des adultes reproducteurs dans des colonies aux conditions environnementales contrastées.

Les Aires Marines Protégées peuvent-elles protéger les prédateurs marins ?

De nombreux débats sont encore en cours quant à la pertinence d'AMP pour les prédateurs supérieurs mobiles (voir Hooker 2006, cette synthèse). L'étude comparative du comportement de recherche alimentaire des manchots du Cap pendant leur saison de reproduction sur des colonies proches géographiquement mais localisées à l'intérieur ou à l'extérieur d'une AMP peut permettre de répondre à cette question.

Matériel & Méthodes : Déploiements simultanés de GPS-TD sur des adultes reproducteurs tout au long de la saison de reproduction sur des colonies géographiquement proches mais localisées en dehors ou à l'intérieur d'AMP

Combien de poissons pour le Benguela?

Dans une optique de gestion des espèces en danger d'extinction, il est primordial de calculer la densité de proies qu'elles vont nécessiter pour mener à bien leur saison de reproduction dans leur zone d'alimentation (Hooker et al. 2002, Furness 2006).

Matériel & Méthodes : Connaissant la zone générale d'alimentation des fous (après suivi GPS sur 6 saisons de reproduction), leur succès reproducteur depuis 1988 (données du Marine and Coastal Management) et la quantité de proies disponibles dans leur zone d'alimentation depuis 1984 (grâce à des sondages hydroacoustiques), il sera possible d'estimer avec plus de précision le seuil limite de disponibilité des proies en-dessous duquel les fous échouent dans leur reproduction.

3- Echelle méta-populationnelle

Besoins énergétiques et compétition avec les pêcheries de 3 espèces d'oiseaux marins vulnérables endémiques au Benguela

Dans un but de gestion écosystémique des pêcheries, il est nécessaire avant tout d'estimer le niveau de leur compétition avec les populations animales endémiques qui ciblent les mêmes proies. Les cormorans du Cap, fous du Cap et manchots du Cap sont tous trois endémiques au Benguela et vulnérables d'extinction et se nourrissent essentiellement de sardines et d'anchois (Crawford 2007). Ils sont donc tous trois en compétition avec les pêcheries à la senne locales. Evaluer leurs besoins énergétiques en quantité de poissons, localiser leur pression de prédation et la comparer à la pression des pêcheries permettrait de cerner les points chauds à protéger et établir des mesures de conservation raisonnées, de concert entre la biodiversité et l'économie locale.

Matériel & Méthodes : calcul à partir de la littérature des besoins énergétiques des 3 espèces d'oiseaux convertis en quantité de sardines et d'anchois. Estimation à partir des données GPS connues de la localisation de leur pression de prédation et superposition avec la distribution des bateaux de pêches et leurs prises (données du Marine and Coastal Management).



Références bibliographiques

- Abraham C.L. & Sydeman W.J. (2004) Ocean climate, euphausiids and auklet nesting: inter-annual trends and variation in phenology, diet and growth of a planktivorous seabird, *Ptychoramphus aleuticus*. *Marine Ecology Progress Series* **274**:235-250.
- Abrams R.W. (1985) Pelagic seabird community structure in the Southern Benguela region: changes in response to man's activities? *Biological Conservation* **32**:33-49.
- Abrams R.W. (1991) Life history and the relationship between food availability and foraging effort. *Ecology* **72**:1242-1252.
- Adams, N.J., Abrams, R.W., Siegfried, W.R., Nagy, K.A. & Kaplan, I.R. 1991. Energy expenditure and food consumption by breeding Cape Gannets *Morus capensis*. *Marine Ecology Progress Series* **70**:1-9.
- Adams N.J. & Klages N.T.W. (1999) Foraging effort and prey choice in Cape gannets. *South African Journal of Marine Science* **21**:157-163.
- Agardy M.T. (1994) Advances in marine conservation: the role of marine protected areas. *Trends in Evolution and Ecology* **9**:267-270.
- Anders A.D. & Marshall M.R. (2005) Increasing the accuracy of productivity and survival estimates in assessing landbird population status. *Conservation Biology* **19**:66-74.
- Anderson P.J. & Piatt J.F. (1999) Community reorganization in the Gulf of Alaska following ocean climate regime shift. *Marine Ecology Progress Series* **189**:117-123.
- Anderson D.J., Huyvaert K.P., Wood D.R., Gillikin C.L., Frost B.J. & Mouritsen H. (2003) At-sea distribution of waved albatrosses and the Galápagos Marine Reserve. *Biological Conservation* **110**:367-373.
- Apostolaki P., Milner-Gulland E.J., McAllister M.K. & Kirkwood G.P. (2002) Modelling the effect of establishing a marine reserve for mobile fish species. *Canadian Journal of Zoology* **59**:405-415.
- Arcos J.M. & Oro D. (1996) Changes in foraging range of Audouin's gulls *Larus audouinii* in relation to a trawler moratorium in the Western Mediterranean. *Colonial Waterbirds* **19**:128-131.
- Ashley M.V., Willson M.F., Pergams O.R.W., O'Dowd D.J., Gende S.M. & Brown J.S. (2003) Evolutionary enlightened management. *Biological Conservation* **111**:115-123.
- Ashmole N.P. (1963) The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* **103**:458-473.
- Bakun A. (1996) Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College System, National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), La Jolla, CA

- Bakun A. & Cury P. (1999) The “school trap”: a mechanism promoting large-amplitude out-of-phase population oscillations of small pelagic fish species. *Ecology Letters* **2**:349-351.
- Bakun A. (2006) *Wasp-waist* populations and marine ecosystem dynamics: Navigating the « predator pit » topographies. *Progress in Oceanography* **68**:271-288.
- Balmford A. & 18 co-authors (2002) Economic reasons for conserving wild nature. *Science* **297**:950-953.
- Barange M., Hampton I. & Roel B.A. (1999) Trends in the abundance and distribution of anchovy and sardine on the South African continental shelf in the 1990s, deduced from acoustic surveys. *South African Journal of Marine Science* **21**:367-391.
- Barbraud C. & Weimerskirch H. (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature* **411**:183-186.
- Barbraud C. & Weimerskirch H. (2003) Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society of London B* **270**: 2111-2116.
- Barclay R.M.R (1994) Constraints on reproduction by flying vertebrates – Energy and calcium. *American Naturalist* **144**:1021-1031.
- Barrett N.S., Edgar G.J., Buxton C.D. & Haddon M. (2007) Changes in fish assemblage following 10 years of protection in Tasmanian marine protected areas. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **345**:141-157.
- Batchelor A.L. & Ross G.J.B. (1984) The diet and implications of dietary change of Cape gannets on Bird Island, Nelson Mandela Bay. *Ostrich* **55**:45-63.
- Baum J.K., McPherson J.M. & Myers R.A. (2005) Farming need not to replace fishing if stocks are rebuilt. *Nature* **437**:26.
- Beaugrand G. (2004) The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography* **60**:245-262.
- Becker B.H. & Beissinger S.R. (2003) Scale-dependent habitat selection by a nearshore seabird, the marbled murrelet, in a highly dynamic upwelling system. *Marine Ecology Progress Series* **256**:243-255.
- Beissinger S.R. & Westphal M.I. (1998) On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* **62**:821-841.
- Berger L. R. & Parkington J. E. (1995) A new Pleistocene hominid-bearing locality at Hoedjiespunt, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology* **98**:601–609.
- Bergman M.J.N. & van Santbrink J.W. (2000) Mortality in megafaunal benthic populations caused by trawl fisheries on the Dutch continental shelf in the North Sea in 1994. *ICES Journal of Marine Science* **57**:1321-1331.

- Berruti A., Underhill L.G., Shelton P.A., Moloney C.L. & Crawford R.J.M. (1993) Seasonal and interannual variation in the diet of two colonies of the Cape gannet (*Morus capensis*) between 1977-78 and 1989. *Colonial Waterbirds* **16**:158-175.
- Berteaux D., Réale D., McAdam A.G. & Boutin S. (2004) Keeping pace with fast climate change: can arctic life count on evolution? *Integrative and Comparative Biology* **44**:140-151.
- Bevan R.M., Butler, P.J., Woakes A.J. & Boyd I.L. (2002) The energetics of Gentoo Penguins, *Pygoscelis papua*, during the breeding season. *Functional Ecology* **16**:175-190.
- Block B.A., Costa D.P., Boehlert G.W. & Kochevar R.E. (2002) Revealing pelagic habitat use: the tagging of Pacific pelagic program. *Oceanologica Acta* **25**:255-266.
- Boehlert G.W. (1996) Biodiversity and the sustainability of marine fisheries. *Oceanography* **9**:28-35.
- Boersma P.D. & Parrisch J.K. (1999) Limiting abuse: marine protected areas, a limited solution. *Ecological Economics* **31**:287-304.
- Boersma P.D., Clark J.A. & Hillgarth N. (2002a) Seabird conservation. *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger). pp 559-579. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Boersma P.D., Stokes D.L. & Strange I.J. (2002b) Applying ecology to conservation: tracking breeding penguins at New Island South reserve, Falkland Islands. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **12**:63-74.
- Boggs C.L. (1992) Ressource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Functional Ecology* **6**:508-518.
- Boulinier T. & Danchin E. (1997) The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology* **11**:505-517.
- Bostford L.W., Castilla J.C. & Peterson C.H. (1997) The management of fisheries and marine ecosystem. *Science* **277**:509-515.
- Bowen W.D. (1997) Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* **158**:267-274.
- Boyd I.L., Arnould J.P.Y., Barton T. & Croxall J.P. (1994) Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance. *Journal of Animal Ecology* **63**:703-713.
- Boyd I.L., Wanless S. & Camphuysen C.J. (2006) Introduction. Foraging energetics of North Sea birds confronted with fluctuating prey availability. In: *Top predators in Marine Ecosystems* (eds I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen) (Symposium of the Zoological Society London). p1-10. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bradshaw G. A. & M. Bekoff (2001) Ecology and social responsibility: the re-embodiment of science. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:460-465.
- Brooks T., Hannah L., da Fonseca G.A.B. & Mittermeier R.A. (2007) Prioritizing hotspots, representing transitions. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:673.

- Brown J.H., Stevens G.C. & Kaufman D.M. (1996) The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecological Systems* **27**:597-623.
- Bunce A. (2001) Effects of supplementary feeding and artificial twinning on nestling growth and survival in Australasian Gannets (*Morus serrator*). *Emu* **101**:157-162.
- Bunce A., Norman F.I., Brothers N. & Gales R. (2002) Long-term trends in the Australasian gannet (*Morus serrator*) population in Australia: the effect of climate change and commercial fisheries. *Marine Biology* **141**:263-269.
- Burger J. & Gochfeld M. (2002) Effects of Chemicals and Pollution on Seabirds. In: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Boca Raton, FL, p 485-525.
- Cabeza M. & Moilanen A. (2001) Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trends in Evolution and Ecology* **16**:242-248.
- Cadiou B., Pons J.-M. & Yésou P. (2004) Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000). Editions Biotope, Mèze.
- Call K.A., Fadely B.S., Greig A. & Rehberg M.J. (2007) At-sea and on-shore cycles of juveniles Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) derived from satellite dive-recorders: a comparison between declining and increasing populations. *Deep-Sea Research II* **54**:177-182.
- Camphuysen C.J. & van der Meer J. (2005) Wintering seabirds in West Africa: foraging hotspots off Western Sahara and Mauritania driven by upwelling and fisheries. *African Journal of Marine Science* **27**:427-437.
- Carscadden J.E., Montevecchi W.A., Davoren G.K. & Nakashima B.S. (2002) Trophic relationships among capelin (*Mallotus villosus*) and seabirds in a changing ecosystem. *ICES Journal of Marine Science* **59**:1027-1033.
- Catchpole, T.L., Frid, C.L.J. & Gray, T.S. 2006 Importance of discards from the English Nephrops norvegicus fishery in the North Sea to marine scavengers. *Marine Ecology Progress Series* **313**:215-226.
- Coetzee J.C., van der Lingen C.D., Fairweather T. & Hutchings L. (2006) Has fishing pressure caused a major shift in the distribution of South African Sardine? *International Council for the Exploration of the Seas* CM/2006/B, 11.
- Cooke S.J., Hinch S.G., Wikelski M., Andrews R.D., Kuchel L.J., Wolcott T.G. & Butler J. (2004) Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **19**:334-343.
- Costanza R. (1999) The ecological, economic, and societal importance of the oceans. *Ecological Economics* **31** :199-213.
- Costanza R. & 12 co-authors (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387** :253-260.
- Coulson J.C. (2002) Colonial breeding in seabirds. In: *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger). pp 87-113. CRC Press, Boca Raton, FL.

- Crawford R.J.M. (1999) Seabird responses to long-term changes of prey resources off southern Africa. In: *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban* (eds N.J. Adams & R.H. Slotow). pp 688-705. Johannesburg, BirdLife South Africa.
- Crawford R.J.M. (2005a) Cape Gannet. In: *Roberts' Birds of Southern Africa VIIIth ed.* (eds P.A.R. Hockey, W.R.J. Dean, P.G. Ryan). pp 565-567. John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town.
- Crawford R.J.M. (2005b) Cape cormorant. In: *Roberts' Birds of Southern Africa VIIIth ed.* (eds P.A.R. Hockey, W.R.J. Dean, P.G. Ryan). pp 579-580. John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town.
- Crawford R.J.M. (2007) Food, fishing and seabirds in the Benguela upwelling system. *Journal of Ornithology* 148:S253-260.
- Crawford R.J.M. & Whittington P.A. (2005) African Penguin. In: *Roberts' Birds of Southern Africa VIIIth ed.* (eds P.A.R. Hockey, W.R.J. Dean, P.G. Ryan). pp 631-634. John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town.
- Crawford R.J.M., Shannon L.V. & Pollock D.E. (1987) The Benguela ecosystem. 4. The major fish and invertebrate resources. In: *Oceanography and Marine Biology. An annual Review* 25. (ed M. Barnes). pp 353-505. Aberdeen University Press.
- Crawford R.J.M., Ryan P. & Williams A.J. (1991) Seabird consumption and production in the Benguela and Western Agulhas ecosystems. *South African Journal of Marine Science* 11:357-375.
- Crawford R.J.M., Barham P.J., Underhill L.G., Shannon L.J., Coetzee J.C., Dyer B.M., Leshoro T.M. & Upfold L. (2006) The influence of food availability on breeding success of African penguins *Spheniscus demersus* at Robben Island, South Africa. *Biological Conservation* 132:119-125.
- Crawford R.J.M., Dundee B.L., Dyer B.M., Klages N.T.W., Meyer M.A. & Upfold L. (2007a) Trends in numbers of Cape gannets (*Morus capensis*) 1956/57-2005/06, with a consideration of the influence of food and other factors. *ICES Journal of Marine Science* 64:169-177.
- Crawford, R.J.M., L.G. Underhill, L. Upfold, and B.M. Dyer. (2007b). An altered capacity of the Benguela upwelling ecosystem for African penguins (*Spheniscus demersus*). *ICES Journal of Marine Science*, 64:570-576.
- Croxall J.P., Trathan P.N. & Murphy E.J. (2006) Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science* 297:1510-1514.
- Cury P., Bakun A., Crawford R.J.M., Jarre A., Quinones R.A., Shannon L.J. & Verheye H.M. (2000) Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57:603-618.
- Cury P., Shannon L. & Shin Y.-J. (2001) The functioning of marine ecosystems. *Reykjavik Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*. Reykjavik, Iceland, 1-4 October 2001.

- Cury P.M., Mullon C., Garcia S.M. & Shannon L.J. (2005) Viability theory for an ecosystem approach to fisheries. *ICES Journal of Marine Science* **62**:577-584.
- Cushing D.H. (1988) *The provident sea*. Cambridge University Press.
- Danchin E., Giraldeau L.A., Valone T.J. & Wagner R.H. (2004) Public information: from nosy neighbours to cultural evolution. *Science* **305**:487-491.
- Daunt F., Afanasyev V., Adam A., Croxall J.P. & Wanless S. (2007a) From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biology Letters* **3**:371-374.
- Daunt F., Wanless S., Harris M.P., Money L. & Monaghan P. (2007b) Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Functional Ecology* **21**:561-5767.
- David J.H.M., Cury P., Crawford R.J.M., Randall R.M., Underhill L.G. & Meyer M.A. (2003) Assessing conservation priorities in the Benguela ecosystem, South Africa: analysing predation by seals on threatened seabirds. *Biological Conservation* **114**:289-292.
- Davis S.E., Nager R.G. & Furness R.W. (2005) Food availability affects adult survival as well as breeding success of parasitic jaegers. *Ecology* **86**:1047-1056.
- Davoren, G.K. & Burger, A.E. (1999) Differences in prey selection and behaviour during self-feeding and chick provisioning in rhinoceros auklets. *Animal Behaviour* **58**:853-863.
- Demarcq H., Barlow R.G. & Shillington F.A. (2003) Climatology and variability of sea surface temperature and surface chlorophyll in the Benguela and Agulhas ecosystems as observed by satellite imagery. *South African Journal of Marine Science* **25**:363-372.
- de Ponte Machado M. (2007) Is predation on seabirds a new foraging behaviour for Great White Pelicans? History, foraging strategies and prey defensive responses. In: *Final Report of the BCLME (Benguela Current Large Marine Ecosystem) Project on Top Predators as Biological Indicators of Ecosystem Change in the BCLME* (ed S.P. Kirkman). pp 131-142. Avian Demography Unit, Cape Town.
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E. & Boulinier, T. (2003) When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour* **66**, 973-988.
- Drent R. & Daan S. (1980) The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. *Ardea* **68**:225-252.
- Durant J.M., Anker-Nilssen T. & Stenseth N.C. (2003) Trophic interactions under climate fluctuations: the Atlantic puffin as an example. *Proceedings of the Royal Society of London B* **270** 1461-1466.
- Edwards M. & Richardson A.J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* **430** :881-884.

- Ellis H.I. & Gabrielsen G.W. (2002) Energetic of free-ranging seabirds. In: *Biology of marine birds* (ed. E.A. Schreiber & J. Burger), pp. 359-407. Boca Raton: CRC Press.
- Enstipp M.R., Daunt F., Wanless S., Humphreys E.M., Hamer K.C., Benvenuti S., & Grémillet D. (2006) Foraging energetics of North Sea birds confronted with fluctuating prey availability. In: *Top predators in Marine Ecosystems* (eds I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen) (Symposium of the Zoological Society London). pp 191-210. Cambridge University Press, Cambridge.
- Enstipp M.R., Grémillet D. & Jones D.R. (2007) Investigating the functional link between prey abundance and seabird predatory performance. *Marine Ecology Progress Series* **331**:267-279.
- Erasmus B.F.N., van Jaarsveld A.S., Chown S.L., Kshatriya M. & Wessels K.J. (2002) Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology* **8**:679-693.
- Erikstad K.E., Asheim M., Fauchald P., Dahlhaug L. & Tveraa T. (1997) Adjustment of parental effort in the puffin; the roles of adult body condition and chick size. *Behavioral Ecology & Sociobiology* **40**:95-100.
- Erikstad K.E., Fauchald P., Tveraa T. & Steen H. (1998) On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* **79**:1781-1788.
- Fairweather, T.P., van der Lingen, C.D., Booth, A.J., Drapeau, L., & van der Westhuizen, J.J. (2006a) Indicators of sustainable fishing for South African sardine *Sardinops sagax* and anchovy *Engraulis encrasicolus*. *African Journal of Marine Science* **28**:661-680.
- Fairweather T.P., Booth A.J., Sauer W.H.H. & Leslie R.W. (2006b) Spatial description of hake-directed fishing activity off the west coast of South Africa. *African Journal of Marine Science* **28**:13-24.
- Fanshaw S., Vanblaricom G.R. & Shelly A.A. (2003) Restored top carnivores as detriments to the performance of Marine Protected Areas intended for fishery sustainability: a case study with red abalones and sea otters. *Conservation Biology* **17**:273-283.
- Fauchald P., Erikstad K.E. & Skarsfjord H. (2000) Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* **81**:773-783.
- Flinkman J., Aro E., Vuorinen I. & Viitasalo M. (1998) Changes in northern Baltic zooplankton and herring nutrition from 1980s to 1990s: top-down and bottom-up processes at work. *Marine Ecology Progress Series* **165**:127-136.
- Forslund P & Pärt T. (1995) Age and reproduction in birds – hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 374-378.
- Fort J., Porter W.P. & Grémillet D. (soumis) Thermodynamic modelling predicts energetic bottleneck for seabirds wintering in the northwest Atlantic.
- Franck K.T., Petrie B. & Shackell N.L. (2007) The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **22**:236-242.

- Fraser W.R., Trivelpiece W.Z., Ainley D.G. & Trivelpiece S.G. (1992) Increases in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming. *Polar Biology* **11**:525-531.
- Frederiksen M., Wanless S., Harris M.P., Rothery P. & Wilson L.J. (2004) The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North Sea black-legged kittiwakes. *Journal of Applied Ecology* **41**:1129-1139.
- Frederiksen M., Edwards M., Richardson A.J., Halliday N.C. & Wanless S. (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* **75**: 1259-1268.
- Frederiksen M., Edwards M., Mavor R.A. & Wanless S. (2007) Regional and annual variation in black-legged kittiwake breeding productivity is related to sea surface temperature. *Marine Ecology Progress Series* **350**: 299-312.
- Frydeman S. & Gales N. (2007) HeardMap: tracking marine vertebrate populations in near real time. *Deep-Sea Research II* **54**:177-182.
- Furness R.W. (2002) Management implications of interactions between fisheries and sandeel-dependent seabirds and seals in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science* **59**:261-269.
- Furness R.W. (2003) Impacts of fisheries on seabird communities. *Scientia Marina* **67**:33-45.
- Furness R.W. (2006) How many fish should leave in the sea for seabirds and marine mammals? In: *Top predators in Marine Ecosystems* (eds I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen) (Symposium of the Zoological Society London). pp 211-222. Cambridge University Press, Cambridge.
- Furness R.W. (2007) Responses of seabirds to depletion of food fish stock. *Journal of Ornithology online*
- Furness R.W. & Camphuysen K.C.J. (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science* **54**:726-737.
- Furness R.W. & Tasker M.L. (2000) Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitivity of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* **202**:253-264.
- Furness R.W., Ensor K. & Hudson A.V. (1992) The use of fishery waste by gull populations around the British Isles. *Ardea* **80**:105-113
- Furness R.W., Edwards A.E. & Oro D. (2007) Influence of management practices and of scavenging seabirds on availability of fisheries discards to benthic scavengers. *Marine Ecology Progress Series* **350**:235-244.
- Garthe S. (1999) The influence of fishing activities on the distribution and feeding ecology of seabirds at sea. In: Adams, N.J. & Slotow, R.H. (eds) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban: 706-716. Johannesburg: BirdLife South Africa.

- Garthe S. & Hüppop O. (1994) Distribution of ship-following seabirds and their utilisation of discards in the North-Sea in summer. *Marine Ecology Progress Series* **106**:1-9.
- Garthe S., Camphuysen C.J. & Furness R.W. (1996) Amounts of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* **136**:1-11.
- Gaston A.J. (2004) *Seabirds, a natural history*. Yale University Press, London.
- Gell F.R. & Roberts C.M. (2003) Benefits beyond boundaries: the fishery effects of marine reserves. *Trends in Evolution and Ecology* **18**:448-455.
- Gerber L.R., Hyrenbach K.D. & Zacharias M.A. (2005) Do the largest protected areas conserve whales or whalers? *Science* **307**:525-526.
- Girard I., Ouellet J.P., Courtois R., Dussault C. & Breton L. (2002) Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home-range size estimations. *Journal of Wildlife Management* **66**:1290-1300.
- González-Zevallos, D. & Yorio P. (2006) Seabird use of discards and incidental captures at the Argentine hake trawl fishery in the Golfo San Jorge, Argentina. *Marine Ecology Progress Series* **316**:175-183.
- Green J.A., Boyd I.L., Woakes A.J., Warren N.L. & Butler P.J. (2005) Behavioural flexibility during year-round foraging in macaroni penguins. *Marine Ecology Progress Series* **296**:183-196.
- Grémillet D. & Wilson R. (1999) A life in the fast lane: energetics and foraging strategies of the great cormorant. *Behavioral Ecology* **10**:516-524.
- Grémillet D., Argentin G., Schulte B. & Culik B.M. (1998) Flexible foraging techniques in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo* and Shags *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis* **140**: 113-119.
- Grémillet D., Wilson R.P. Storch S. & Gary Y. (1999) Three dimension space utilization by a marine predator. *Marine Ecology Progress Series* **183**:263-273.
- Grémillet D., Kuntz G., Delbart F., Mellet M., Kato A., Robin J.-P., Chaillon P.-E., Gendner J.-P., Lorentsen S.H. & Le Maho Y. (2004a) Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. *Functional Ecology* **18**:1-7.
- Grémillet D., Dell’Omo G., Ryan P.G., Peters G., Ropert-Coudert Y. & Weeks S. (2004b) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of cape gannets from neighbouring breeding sites. *Marine Ecology Progress Series* **268**:265-279.
- Grémillet D., Kuntz G., Gilbert C., Woakes A.J., Butler P.J. & Le Maho Y. (2005) Cormorants dive through the Polar night. *Biology Letters* **1**:469-471.

- Grémillet D., Pichegru L., Siorat F. & Georges J.Y. (2006) Conservation implications of the apparent mismatch between population dynamics and foraging effort in Northern gannets from the English Channel. *Marine Ecology Progress Series* **319**:15-25.
- Griffiths C.L., van Sittert L., Best P.B., Brown A.C., Clark B.M., Cook P.A., Crawford R.J.M., David J.H.M., Davies B.R., Griffiths M.H., Hutchings K., Jerardino A., Kruger N., Lamberth S., Leslie R.W., Melville-Smith R., Tarr R. & van den Lingen C. (2004) Impacts of human activities on marine life in the Benguela: a historical overview. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **42**:303-392.
- Grobois V. & Thompson P.M. (2003) North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos* **109**:273-290.
- Guitton J., Dintheer C., Dunn M.R., Morizur Y. & Tétard A. (2003) Atlas des pêcheries de la Manche. Ed. Ifremer.
- Halpern B.S. (2003) The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications* **13**:S117-S137.
- Hamilton W.D. (1971) Geometry of the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* **31**:295-311.
- Hamakuaya, H., O'Toole M.J., Woodhead P.M.J. (1998) Observations of severe hypoxia and offshore displacement of Cape hake over the Namibian shelf in 1994. *South African Journal of Marine Science* **19**:41-57.
- Hamer K.C. & Hill J.K. (1997) Nestling obesity and variability of food delivery in Manx Shearwaters, *Puffinus puffinus*. *Functional Ecology* **11**: 489-497.
- Hamer K.C., Furness R.W. & Caldow R.W.G. (1991) The effects of changes in food supply on the breeding ecology of great skuas *Catharacta skua* in Shetland. *Journal of Zoology of London* **223**:175-188.
- Hamer K.C., Phillips R.A., Hill J.K., Wanless S. & Wood A.G. (2001) Contrasting foraging strategies of gannets *Morus bassanus* at two North Atlantic colonies: foraging trip duration and foraging area fidelity. *Marine Ecology Progress Series* **224**:283-290.
- Hamer K.C., Lewis S., Wanless S., Phillips R.A., Sherratt T.N., Humphreys E.M., Hennicke J. & Garthe S. (2006) Use of gannets to monitor prey availability in the northeast Atlantic Ocean: colony size, diet and foraging behaviour. In: *Top predators in Marine Ecosystems* (eds I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen) (Symposium of the Zoological Society London). pp 236-248. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hamer K.C., Humphreys E.M., Garthe S., Hennicke J., Peters G. Grémillet D., Phillips R.A., Harris M.P. & Wanless S. (2007) Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: flexibility, consistency and constraint. *Marine Ecology Progress Series* **338**:295-305.
- Hannah L., Midgley G.F., Lovejoy T., Bon W.J., Bush M., Lovett J.C., Scott D. & Woodward F.I. (2002) Conservation of biodiversity in a changing climate. *Conservation Biology* **16**:264-268.

- Harding A.M.A., Piatt J.F., Schmutz J.A., Shultz M.T., van Pelt T.I., Kettle A.B. & Speckman S.G. (2007) Prey density and the behavioural flexibility of a marine predator: the common murre (*Uria aalge*). *Ecology* **88**:2024-2033.
- Hardman-Mountford N.J., Richardson A.J., Agenbag J.J., Hagen E., Nykjaer L., Shillington F.A. & Villacastin C. (2003) Ocean climate of the South East Atlantic observed from satellite data and wind models. *Progress in Oceanography* **59**:181-221.
- Heithaus M.R., Burkholder D., Hueter R.E., Heithaus L.I., Pratt H.L. & Carrier J.C. (2007) Spatial and temporal variation in shark communities of the lower Florida Keys and evidence for historical population declines. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **64**:1302-1313.
- Hemery G., d'Amico F., Castege I., Dupont B., d'Elbee J., Lalanne Y & Mouche C. (2008) Detecting the impact of oceanic-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index : the case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). *Global Change Biology* **14**:27-38.
- Hendriks I.E., Duarte C.M. & Heip C.H.R. (2006) Biodiversity research still grounded. *Science* **312**:1715.
- Heymans J.J., Shannon L.J. & Jarre A. (2004) Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s, and 1990s. *Ecological Modelling* **172**:175-195.
- Hilborn R. (2007) Moving to sustainability by learning from successful fisheries. *Ambio- a Journal of the Human Environment* **36**:296-303.
- Hilton G.M., Furness R.W. & Houston D.C. (2000) A comparative study of digestion in the North Atlantic seabirds. *Journal of Avian Biology* **31**:36-46.
- Hochscheid S., Grémillet D., Wanless S. & du Plessis M.A. (2002) Black and white under the South African sun: are juvenile Cape gannets heat stressed? *Journal of Thermal Biology* **27**:325-332.
- Hockey P.A.R. & Branch G.M. (1997) Criteria, objectives and methodology for evaluating marine protected areas in South Africa. *South African Journal of marine Science* **18**:369-383.
- Holling C.S. (1959) The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* **91**:293-320.
- Hooker S.K. (2006) Marine reserves and higher predator. In: *Top predators in Marine Ecosystems* (eds I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen) (Symposium of the Zoological Society London). pp 347-360. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hooker S.K. & Gerber L.R. (2004) Marine reserves as a tool for ecosystem-based management: the potential importance of megafauna. *Bioscience* **54**:27-39.
- Hooker S.K., Whitehead H. & Gowans S. (1999) Marine protected area design and the spatial and temporal distribution of cetaceans in a submarine canyon. *Conservation Biology* **13**:592-602.

- Hooker S.K., Whitehead H. & Gowans S. (2002) Ecosystem consideration in conservation planning: energy demand of foraging bottlenose whale (*Hyperoodon ampullatus*) in a marine protected area. *Conservation Biology* **104**:51-58.
- Hooker S.K., Biuw M., McConnell B.J., Miller P.J.O. & Sparling C.E. (2007) Bio-logging science: Logging and relaying physical biological data using animal-attached tag. *Deep-Sea Research II* **54**:177-182.
- Hunt G.L. & Schneider D.C. (1987) Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds.
- Hunt G.L. & McKinnell S. (2006) Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. *Progress in Oceanography* **68**:115-124.
- Hunt G.L., Bakken V. & Mehlum F. (1996) Marine Birds in the marginal ice zone of the Barents Sea in late winter and spring. *Arctic* **49**: 53-61.
- Hunt G.L., Russell R.W., Coyle K.O. & Weingartner T. (1998) Comparative foraging ecology of planktivorous auklets in relation to ocean physics and prey availability. *Marine Ecology Progress Series* **167**:241-259.
- Hunt G.L., Mehlum F., Russell R.W., Irons D., Beth Decker M. & Becker P.H. (1999) Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban* (eds N.J. Adams & R.H. Slotow). pp 2040-2056. Johannesburg, BirdLife South Africa.
- Hüppop O. & Wurm S. (2000) Effects of winter fishery activities on resting numbers, food and body condition of large gulls *Larus argentatus* and *L. marinus* in the south-eastern North Sea. *Marine Ecology Progress Series* **194**:241-247.
- Hutchings J.A. (2000) Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* **406**:882-885.
- Huxley T. H. (1884) Inaugural address. *Fisheries Exhibition Literature* **4**:1-22.
- Hyrenbach K.D., Forney K.A. & Dayton P.K. (2000) Marine protected areas and ocean basin management. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems* **10**:437-458.
- Hyrenbach K.D., Keiper C., Allen S.G., Ainley D.G. & Anderson D.J. (2006) Use of marine sanctuaries by far-ranging predators: commuting flights to the California Current System by breeding Hawaiian albatrosses. *Fisheries Oceanography* **15**:95-103.
- Hyrenbach K.D., Veit R.R., Weimerskirch H., Metzl N. & G.L. Hunt (2007) Community structure across a large-scale ocean productivity gradient: Marine bird assemblages of the Southern Indian Ocean. *Deep Sea Research II* **54**:1129-1145.
- Inchausti P. & Weimerskirch H. (2002) Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequence for its response to long-line fisheries. *Journal of Animal Ecology* **71**:765-770.

- Intergovernmental Panel on Climate Change Third Assessment Report *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability* (eds J.J. McCarthy, O.F. Canziani, N.A. Leary, D.J. Dokken & K.S. White). Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- Iverson S.J., Stirling I. & Lang S.L.C. (2006) Spatial and temporal variation in the diets of polar bears across the Canadian Arctic: indicators of changes in prey populations and environment. In: *Top predators in Marine Ecosystems* (eds I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen) (Symposium of the Zoological Society London). pp 98-117. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jackson J.B.C. and 18 co-authors (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* **293**:629-638.
- James G.D. & Stahl J.-C. (2000) Diet of southern Buller's albatross (*Diomedea bulleri bulleri*) and the importance of fishery discards during chick rearing. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **34**:435-454.
- James M.C., Ottensmeyer C.A. & Myers R.A. (2005) Identification of high-use habitat and threats to leatherback sea turtles in northern waters: new directions for conservation. *Ecology Letters* **8**:195-201.
- Jennings S., Kaiser M.J. & Reynolds J.D. (2001) *Marine fisheries ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, 432 pp.
- Jenouvrier S., Barbraud C. & Weimerskirch H. (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* **72**:576-587.
- Jeschke J.M. (2007) When carnivores are « full and lazy ». *Oecologia* **152**:357-364.
- Jodice P.G.R., Roby D.D., Turco K.R., Suryan R.M., Irons D.B., Piatt J.F., Shultz M.T., Roseneau D.G., Kettle A.B. & Anthony J.A. (2006) Assessing the nutritional stress hypothesis: relative influence of diet quantity and quality on seabird productivity. *Marine Ecology Progress Series* **325**:267-279.
- Jones P.J.S. (1999) Economics and sociocultural priorities for marine conservation. In: *Effects of fishing on non-target species and habitats: biological, conservation and socio-economic issues* (eds M.J. Kaiser & S.J. de Groot). pp 354-365. Blackwell Science, Oxford.
- Jordán F., Liu W.-C. & Wyatt T. (2005) Topological constraints on the dynamics of wasp-waist ecosystems. *Journal of Marine Systems* **57**:250-263.
- Karnovsky N.J., Kwaśniewski S., Węśławski J.M., Walkusz W. & A. Beszczyńska-Möller (2003) Foraging behaviour of little auks in a heterogeneous environment. *Marine Ecology Progress Series* **253**:289-303.
- Kelleher K. (2005) *Discards in the world's marine fisheries: an update*. FAO Fisheries Technical Paper No. 470, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 131 pp.
- Kemper J., Underhill L.G., Crawford R.J.M. & Kirkman S.P. (2007) Revision of the conservation status of seabirds and seals breeding in the Benguela Ecosystem. In: *Final Report of the*

BCLME (Benguela Current Large Marine Ecosystem) Project on Top Predators as Biological Indicators of Ecosystem Change in the BCLME (ed S.P. Kirkman). pp 325-342. Avian Demography Unit, Cape Town.

- Kitaysky A.S., Kitaiskaia E.V., Piat J.F. & Wingfield J.C. (2005) A mechanistic link between chick diet and decline in seabirds? *Proceedings of the Royal Society of London, B* **273**:445-450.
- Klages N.T.W. (1994) Dispersal and site fidelity of Cape gannets *Morus capensis*. *Ostrich* **65**:218-224.
- Klages N.T.W., Willis A.B. & Ross G.J.B. (1992) Variability in the diet of the Cape gannet at Bird Island, Nelson Mandela Bay, South Africa. *South African Journal of marine Science* **12**:761-771.
- Krebs C.J. (1996) Population cycles revisited. *Journal of Mammalogy* **77**:8-24.
- Kristan W.B. (2003) The role of habitat selection behaviour in population dynamics: source-sink systems and ecological traps. *Oikos* **103**:457-468.
- Kurlansky M. (1998) *Cod: A Biography of the Fish That Changed the World*. Penguin Books
- Lack D. (1968) *Ecological adaptations for breeding birds*. London, Methuen.
- Lecchini D., S. Planes & R. Galzin. (2007) The influence of habitat characteristics and conspecifics on attraction and survival of coral reef fish juveniles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **341**:85-90.
- Lehodey P., Alheit J., Barange M., Baumgartner T., Beaugrand G., Drinkwater K., Fromentin J.-M., Hare S.R., Ottersen G., Perry R.I., Roy C., van der Lingen C.D. & Werner F. (2006) Climate variability, fish, and fisheries. *Journal of Climate* **19**:5009-5030.
- Lenihan H.S. (1999) Physical-biological coupling on oyster reefs: how habitat structure influences individual performance. *Ecological Monographs* **69**:251-275.
- Lescroël A. & Bost C.-A. (2005) Foraging under contrasted oceanographic conditions: the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago. *Marine Ecology Progress Series* **302**:245-261.
- Lescroël A., Ridoux V. & Bost C.A. (2004) Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelan Islands. *Polar Biology* **27**:206-216.
- Lewis S.M. (1986) The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs* **56**:183-200.
- Lewis S., Sherratt T.N., Hamer K.C. & Wanless S. (2001) Evidence for intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* **412**:816-819.
- Lewis S., Sherratt T.N., Hamer K.C., Harris M.P. & Wanless S. (2003) Constrating diet quality of Northern gannets *Morus bassanus* at two colonies. *Ardea* **91**:167-176.

- Lewis S, Hamer KC, Money L, Griffiths R, Wanless S, Sherratt TN (2004) Brood neglect and contingent foraging behavior in a pelagic seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**:81-88.
- Lewis S., Grémillet D., Daunt F., Ryan P.G., Crawford R.J.M. & Wanless S. (2006) Using behavioural variables to identify proximate causes of population change in a seabird. *Oecologia* **147**:606-614.
- Lewison R.L., S.A. Freeman & L.B. Crowder (2004) Quantifying the effects of fisheries on threatened species: the impact of pelagic longlines on loggerhead and leatherback sea turtles. *Ecology Letters* **7**:221-231.
- Litzow M.A., Piatt J.F., Prichard A.K. & Roby D.D. (2002) Response of pigeon guillemots to variable abundance of high-lipid and low-lipid prey. *Oecologia* **132**:286-295.
- Lluch-Belda D., Crawford R.J.M., Kawasaki T., MacCall A., Parrish R.H., Schwartzlose R.A. & Smith P.E. (1989) World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *South African Journal of marine Science* **8**:195-205.
- Lombard A.T. (2007) Communication du 2 juillet 2007 à la conférence de la Society for Conservation Biology, tenue à Port Elizabeth, Afrique du Sud, du 2 au 7 juillet 2007.
- Louzao M., Hyrenbach K.D., Arcos M.J., Abello P., de Sola L.G. & Oro D. (2006) Oceanographic habitat of an endangered Mediterranean procellariiform: implications for marine protected areas. *Ecological Applications* **16**:683-695.
- Lynam C.P., Gibbons M.J., Axelsen B.E., Sparks C.A.J., Coatsee J., Heywood B.G. & Brierley A.S. (2006) Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current Biology* **16**:R492-493.
- MacCarthy J.P. (2002) Ecological consequence of recent climate change. *Conservation Biology* **15**:320-331.
- Magadza C.H.D (1994) Climate change: some likely multiple impacts in Southern Africa. *Food Policy* **19**:165-191.
- Makhado A.B., Crawford R.J.M. & Underhill L.G. (2006) Impact of predation by Cape fur seals *Arctocephalus pusillus pusillus* on Cape gannets *Morus capensis* at Malgas Island, Western Cape, South Africa. *African Journal of Marine Science* **28**:681-687.
- Mangel M. (2000) On the fraction of habitat allocated to marine reserves. *Ecology Letters* **3**:15-22.
- Marra J. (2005) When will we tame the oceans? *Nature* **436** :175-176.
- Martinez C. (2007) Biodiversité marine et droit français: Etat des lieux et propositions pour une loi Mer française. Comité français de l'UICN, Paris, France.
- Meadows M.E. (2006) Global change and southern Africa. *Geographical Research* **44**:135-145.
- Miller D.C.M., Moloney C.L., van der Lingen C.D., Lett C., Mullon C. & Field J.G. (2006) Modelling the effects of physical-biological interactions and spatial variability in spawning

and nursery areas on transport and retention of sardine *Sardinops sagax* eggs and larvae in the southern Benuela ecosystem. *Journal of Marine Systems* **61**:212-229.

Mitchell P.I., Newton S.F., Ratcliffe N. & Dunn T.E. (2004) Seabird Populations of Britain and Ireland. TD Poyser.

Monaghan P. (1992) *Seabirds and sandeels*. Biodiversity and Conservation.

Monaghan P. (1996) Relevance of the behaviour of seabirds to the conservation of marine environments. *Oikos* **77**:227-237.

Monaghan P., Uttley J.D. & Burns M.D. (1992) Effect of changes in food availability on reproductive effort in Artic Terns *Sterna paradisaea*. *Ardea* **80**:71-81.

Montevecchi W.A. (1991) Incidence and types of plastic in gannets nests in the northwest Atlantic. *Canadian Journal of Zoology* **69**:295-297.

Montevecchi W.A. (2002) Interactions between fisheries and seabirds. In: *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger). pp 527-557. CRC Press, Boca Raton, FL.

Montevecchi W.A. & Myers R.A. (1997) Centurial and decadal oceanographic influences on changes in northern gannet populations and diets in the north west Atlantic: implications for climate change. *ICES Journal of Marine Science* **54**:608-614.

Montevecchi W.A., Garthe S. & Davoren G. (2006) Biophysical influences on seabird trophic assessments. In: *Top predators in Marine Ecosystems* (eds I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen) (Symposium of the Zoological Society London). pp 118-130. Cambridge University Press, Cambridge.

Murdoch W.W. & Oaten A. (1975) Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* **9**:1-131.

Muus B.J. & Dahlström P. (1985) Meeresfische der Ostsee; der Nordsee, des Atlantiks. BLV Verlagsgesellschaft, München.

Myers R.A. & Worm B. (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* **423**:280-283.

Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. & Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**:53-58.

Myers R.A., Baum J.K., Shepherd T.D., Powers S.P. & Peterson C.H. (2007a) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* **315**:1846.

Myers R.A., Boudreau S.A., Kenney R.D., Moore M.J., Rosenberg A.A., Sherrill-Mix S.A. & Worm B. (2007b) Saving endangered whale at no cost. *Current Biology* **17**:R10-11.

Navarro R.A. (1991) Food addition and twinning experiments in the Cape gannets: effects on breeding success and chick growth and behaviour. *Colonial Waterbirds* **14**:92-102.

Nelson J.B. (1978) *The sulidae. Gannets and Boobies*. Oxford University Press, Oxford, 1012 pp.

- Nelson J.B. (2002) *The Atlantic Gannet*. Fenix Books, Norfolk.
- Noodahl K. & Korpimaki E. (2002) Seasonal changes in the numerical responses of predators to cyclic vole populations. *Ecography* **25**:428-438.
- Oedekoven C.S., Ainley D.G. & Spear L.B. (2001) Variable responses of seabirds to change in marine climate: California Current, 1985-1994. *Marine Ecology Progress Series* **212**:265-281.
- Orians G.H. & Pearson N.E. (1979) On the theory of the central place foraging. In: *Analysis of ecological systems* (eds D.J. Horn, R.D. Mitchell & G.R. Stairs) pp 154-177. Ohio State University Press, Columbus.
- Oro D. & Furness R.W. (2002) Influences of food availability and predation on survival of kittiwakes. *Ecology* **83**:2516-2528.
- Oro D., Bosch M. & Ruiz X. (1995) Effects of trawler moratorium on the breeding success of the Yellow-legged Gull *Larus cachinnans*. *Ibis* **137**:347-349
- Oro D., Cam E., Pradel R. & Martínez-Abraín A. (2004) Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London, B* **271**:387-396.
- Österblom H., Bignert A., Fransson T. & Olsson O. (2001) A decrease in fledging body mass in common guillemot *Uria aalge* chicks in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* **224**:305-309.
- Park Y.H., Charriaud E. & Fieu M. (1998) Thermohaline structure of the Antarctic surface water/winter water in the Indian sector of the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems* **17** :5-23.
- Parnesan C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**:637-669.
- Parnesan C. & Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**:37-42.
- Parnesan C., Root T.L. & Willig M.R. (2000) Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bulletin of American Meteorological Society* **81**:443-450.
- Pauly D. & Christensen V. (1995) Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* **374**:255-257.
- Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. & Torres F.J. (1998) Fishing down marine food webs. *Science* **279**:860-863.
- Pauly D., Christensen V., Guénette S., Pitcher T.J., Sumaila U. R., Walters C.J., Watson R. & Zeller D. (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature* **418**:689-695.
- Peters R.L. & Lovejoy T.E. (1992) *Global warming and biological diversity*. pp 91-99. Yale University Press.

- Petersen S.L., Ryan P.G. & Grémillet D. (2006) Is food availability limiting African penguins at Boulders? A comparison of foraging effort at mainland and island colonies. *Ibis* **148**:14-26.
- Petersen S.L., Honig M.B. & Nel D.C. (2007) The impact of longline fisheries on seabirds in the Benguela Current Large Marine Ecosystem. In: *Towards and ecosystem approach to longline fisheries in the Benguela: an assessment of impacts on seabirds, sea turtles and sharks* (eds S. Petersen, D. Nel & A. Ouardien). WWF South Africa Report Series – 2007/Marine/001.
- Phillips R.A., Xavier J.C. & Croxall J.P. (2003) Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *The Auk* **120**:1082-1090.
- Phillips R.A., Silk J.R.D., Croxall J.P., Afanasyev V. & Briggs D.R. (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecological Progress Series* **266**:265-272.
- Piatt J.F. (1990) The aggregative response of Common murre and Atlantic puffins to shoals of capelin. *Studies in Avian Biology* **14** :36-51.
- Pichegru L., Ryan P., van der Lingen C., Coetzee J., Ropert-Coudert Y. & Grémillet D. (2007) Foraging behaviour and energetics of Cape gannets feeding on live prey and fishery waste in the Benguela upwelling system. *Marine Ecological Progress Series* **350**:127-136.
- Pinaud D., Chérel Y. & Weimerskirch H. (2005) Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Marine Ecological Progress Series* **298**:295-304.
- Pingree R.D., Forster G.R. & Morrison G.K. (1974) Turbulent convergent tidal fronts. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* **54**:469-479.
- Possingham H.P. & Shea K. (1999) The business of biodiversity. *Australian Journal of Zoology* **31**:3-5.
- Possingham H.P., Ball I.R. & Andelman S. (2000) Mathematical methods for identifying representative reserve networks. In: *Quantitative methods for Conservation Biology* (eds S. Ferson & M. Burgman). pp 291-305. Springer-Verlag, New-York.
- Pressey R.L., Humphries C.J., Margules C.R., Vane-Wright R.I. & Williams P.H. (1993) Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Evolution and Ecology* **8**:124-128.
- Primack R.B. (2000) *A primer of conservation biology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland.
- Rademeyer R.A. & Butterworth D.S. (2006) Updated Reference Set for the South African *Merluccius paradoxus* and *M. capensis* Resources and Projections under a series of Candidate OMPs Marine and Coastal Management, South Africa WG/09/06/D:H:**33**.
- Ratcliffe N., Furness R.W. & Hamer K.C. (1998) The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of great skuas. *Journal of Animal Ecology* **67**:853-862.

- Redman K.K., Lewis S., Griffiths R., Wanless S. & Hamer K.C. (2002) Sexing Northern Gannets from DNA, morphology and behavior. *Waterbirds* **25**:230-234.
- Regher H.M. & Montevecchi W.A (1997) Interactive effects of food shortage and predation on breeding failure of black-legged kittiwakes: indirect effects of fisheries activities and implication for indicator species. *Marine Ecological Progress Series* **155**:249-260.
- Ridley M. (1994) *The Red-Queen*. Penguin books.
- Roberge J.-M. & Angelstam P. (2004) Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology* **18**:76-85.
- Roberts C.M. (2002) Selecting marine reserve locations: optimality versus opportunism. *Bulletin of Marine Science* **66**: 581-592.
- Roberts C.M. & Hawkins J.P. (1999) Extinction risk in the sea. *Trends in Evolution and Ecology* **14**:241-246.
- Roberts C.M., Bhonsack J.A., Gell F., Hawkins J.P. & Goodridge R. (2001) Effects of marine reserves on adjacent fisheries. *Science* **294**:1920-1923.
- Ropert-Coudert Y. & Wilson R.P. (2005) Trends and perspectives in animal-attached remote-sensing. *Frontiers in Ecology and the Environment* **3**:437-444.
- Ropert-Coudert Y., Grémillet D., Kato A., Ryan P., Naito Y. & Le Maho Y. (2004) A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into the foraging strategies of coastal seabirds. *Animal Behaviour* **67**:985-992.
- Ropert-Coudert Y., Kato A. & Grémillet D. (2006a) Swim speeds of free-ranging great cormorants. *Marine Biology* **149** :415-422.
- Ropert-Coudert Y., R.P. Wilson, Grémillet D., Kato A., Lewis S. & Ryan P. (2006b) Electrocardiogram recordings in free-ranging gannets reveal minimum difference in heart rate during flapping versus gliding. *Marine Ecology Progress Series* **328**:275-284.
- Ricklefs R.E. (1983) Avian postnatal development. In: *Avian Biology*. Academic Press.
- Rolland C., Danchin E. & de Fraipont M. (1998) The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *The American Naturalist* **151** 514-529.
- Romano M.D., Piatt J.F. & Roby D.D. (2006) Testing the Junk-food hypothesis on marine birds: effects of prey type on growth and development. *Waterbirds* **29**:407-524.
- Rosen D.A.S. & Trites A.W. (2000) Digestive efficiency and dry-matter digestibility in Steller sea lions fed herring, pollock, squid, and salmon. *Canadian Journal of Zoology* **78**:234-239.
- Ryan P.G. & Rose B. (1985) Migrant seabirds. In: *Oceans of life off southern Africa* (eds A.I.L. Payne & R.J.M. Crawford). pp 274-287. Cape Town, Vlaeberg.

- Ryan P.G. & Moloney C.L. (1988) Effect of trawling on bird and seal distribution in the southern Benguela region. *Marine Ecology Progress Series* **45**:1-11.
- Ryan P.G., Petersen S., Peters G. & Grémillet D. (2004) GPS tracking a marine predator: the effects of precision, resolution and sampling rate on foraging tracks of African Penguins. *Marine Biology* **145**:215-223.
- Saether B.E. & Bakke O. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* **81**:642-653 .
- Sanchirico, J.N., Malvadkar U., Hastings A. & Wilen J.E. (2006) When are no-take zones an economically optimal fishery management strategy? *Ecological Applications* **16**:1643-1659.
- Sanz J.J. (2002) Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout the western Palaearctic. *Global Change Biology* **8**:409-422.
- Schmidt K.A. (2004). Site fidelity in temporally correlated environment enhances population persistence. *Ecology Letters* **7**:176-184.
- Schreiber EA, Burger J (2002) Seabirds and the marine environment. In: *Biology of Marine Birds* (E.A. Schreiber & J. Burger). pp 87-113. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Schwartzlose R.A. & 20 co-authors (1999) Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. *South African Journal of marine Science* **21**:289-347.
- Şekercioğlu, Ç.H., Daily G.C. & Ehrlich P.R. (2004) Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**:18042-18047.
- Sergio F., Newton I., Marchesi L. & Pedrini P. (2006) Ecologically justified charisma: preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *Journal of Applied Ecology* **43**:1049-1055.
- Shaffer S.A., Costa D.P. & Weimerskirch H. (2003) Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Functional Ecology* **17** 66-74.
- Shaffer S.A., Tremblay Y., Weimerskirch H., Scott D., Thompson D.R., Sagar P.M., Moller H., Taylor G.A., Foley D.G., Block B.A. & Costa D.P. (2006) Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**:12799-12802.
- Shannon L.V. (1985) The Benguela Ecosystem. Part I. Evolution of the Benguela, physical features and processes. *Oceanography Marine Biology Annual Review* **23**:105-183.
- Shannon L.V., Boyd A.J., Bundrit G.B. & Taunton-Clark J. (1986) On the existence of an El Niño-type phenomenon in the Benguela system. *Journal of Marine Science* **44**:495-520.
- Shannon, L.V. & O'Toole M.J. (2003) Sustainability of the Benguela: ex Africa semper aliquid novi. In: *Large Marine Ecosystem: Trends in exploitation, protection and research* (eds G. Hempel & K. Sherman). pp 227-253. Elsevier, B.V.

- Shannon L.J., Cochrane K.L., Moloney C.L. & Fréon P. (2004) Ecosystem approach to fisheries management in the southern Benguela: a workshop overview. *African Journal of Marine Science* **26**:1-8.
- Shears N.T. & Babcock R.C. (2002) Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia* **132**:131-142.
- Simonds M.P. & Isaac S.J. (2007) The impacts of climate change on marine mammals: early signs of significant problem. *Oryx* **41**:19-26.
- Sims D.W., Southall E.J., Tarling G.A. & Metcalfe J.D. (2005) Habitat-specific normal and reverse diel vertical migration in the plankton-feeding basking shark. *Journal of Animal Ecology* **74**:755-761 .
- Siorat F. (1992) Evolution des effectifs de Fou de Bassan, Macareux moine et Puffin des Anglais sur l'archipel des Sept-Iles (Bretagne). Rapport LPO Ministère de l'Environnement.
- Siorat F. & Rocamora G. (1995) Changes in Numbers and Distribution of the Northern Gannet (*Morus bassanus*) on Rouzic Island, (Réserve Naturelle des Sept-Iles, Bretagne), France 1939-1994. *Colonial waterbirds* **18**:172-178.
- Siorat F. (1998) Evolution de la colonie de fous de Bassan, *Morus bassanus*, de l'Île de Rouzic de 1939-1996. *Le Cormoran* **47**:173-175.
- Siorat F. (2004) Fou de Bassan. In : Cadiou B, Pons J-M, Yésou P (eds) Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000). Editions Biotope, Mèze. p 70-73.
- Smith R.C., Ainley D., Baker K., Domack E., Emslie S., Fraser B., Kennett J., Leventer A., Mosley-Thompson E., Stammerjohn S. & Vernet M. (1999) Marine ecosystem sensitivity to climate change. *Bioscience* **49**:393-404.
- Sokal R. & Rohlf F.J. (1981) Biometry 2nd Edition. Freeman and Company, New York.
- Southward A.J. & 18 co-authors (2005) Long-term oceanographic and ecological research in the western English Channel. *Advanced Marine Biology* **47**:1-105.
- Spaans A.L. (1971) On the feeding ecology of Herring gulls *Larus argentatus* Pont in the northern part of the Netherlands. *Ardea* **59**:73-188.
- Springer A.M. & Roseneau D.G. (1985) Copepod-based food webs: auklets and oceanography in the Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series* **21**: 229-237.
- Staniland I.J., Trathan P. & Martin A.R. (2006) Consequences of prey distribution for the foraging behaviour of top predators. In: *Top predators in Marine Ecosystems* (eds I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen) (Symposium of the Zoological Society London). pp 131-142. Cambridge University Press, Cambridge.
- Staverees L., Crawford R.J.M. & Underhill L.G. (in press) Factors influencing the breeding success of Cape gannets *Morus capensis* at Malgas Island 2002-2003. *Ostrich*.
- Stearns S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.

- Stephens D.W. & Krebs J.R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Steward, R.R., Noyce H. & Possingham H.P. (2003) Opportunity cost of ad hoc marine reserve design decisions: an example from South Australia. *Marine Ecological Progress Series* **253**:25-38.
- Tasker M.L., Camphuysen C.J.K., Cooper J., Garthe S., Montevecchi W.A. & Blaber S.J.M. (2000) The impact of fishing on marine birds. *ICES Journal of Marine Science* **57**:531-547.
- Taylor S.S., Leonard M.L. & Boness D.J. (2001) Foraging trip duration increases for Humboldt Penguins tagged with recording devices. *Journal of Avian Biology* **32**:369-372.
- Thomas C.D. and 18 co-authors (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* **427**:145-148.
- Thompson P.M. & Ollason J.C. (2001) Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature* **413**:417-420.
- Trathan P.N., Murphy E.J., Forcada J., Croxall J.P., Reid K. & Thorpe S.E. (2006) Physical forcing in the southwest Atlantic: ecosystem control. In: *Top predators in Marine Ecosystems* (eds I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen) (Symposium of the Zoological Society London). pp 28-45. Cambridge University Press, Cambridge.
- Trouvillez 2007 Communication du 20 Novembre 2007 au 1^{er} Colloque National sur les aires marines protégées
- Twatwa, N.M., van der Lingen C.D., Drapeau L., Moloney C.L. & Field J.G. (2005) Characterising and comparing the spawning habitats of anchovy *Engraulis capensis* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *African Journal of Marine Science* **27**:487-499.
- Ulrich C., Le Gallic B., Dunn M.R. & Gascuel D. (2002) A multi-species multi-fleet bioeconomic simulation model for the English Channel artisanal fisheries. *Fish Res* **58**:379-401.
- Underhill, L.G., Crawford R.J.M., Wolvaardt A.C., Whittington P.A., Dyer B.M., Leshoro T.M., Ruthenberg M., Upfold L & Visagie J. (2006) Regional coherent trends in colonies of African penguins *Spheniscus demersus* in the Western Cape, South Africa, 1987-2005. *South African Journal of Marine Science*, **28**:697-704.
- van der Lingen C.D., Coetzee J. & Hutchings L. (2002) Temporal shifts in the spatial distribution of anchovy spawners and their eggs in the Southern Benguela: Implications for recruitment. *GLOBEC Report* **16**:46-48.
- van der Lingen C.D., Coetzee J., Demarcq H., Drapeau L., Fairweather T.P. & Hutchings L. (2005) An eastward shift in the distribution of the southern Benguela sardine. *GLOBEC Newsletter* **11**:17-22.
- van der Lingen C.D., Shannon L.J., Cury P., Kreiner A., Moloney C.L., Roux J.P. & Vaz-Velo F. (2006a) Resource and ecosystem variability, including regime shifts, in the Benguela Current system. In: *Benguela: Predicting a Large Marine Ecosystem* (eds V. Shannon, G. Hempel, P. Malanotte-Rizzoli, C.L. Moloney & J. Woods eds) *Large Marine Ecosystem Series* **14**:147-184, Elsevier, Amsterdam.

- van der Lingen C.D., Fréon P., Fairweather T.P. & van der Westhuizen J.J. (2006b) Density-dependent changes in reproductive parameters and condition of southern Benguela sardine *Sardinops sagax*. *African Journal of Marine Science* **28**:625-636.
- Votier S.C. & 14 co-authors (2004) Changes in fisheries discard rates and seabird communities. *Nature* **427**:727-730.
- Veit R.R., McGowan J.A., Ainley D.G., Wahl T.R. & Pyle P. (1997) Apex marine predator declines ninety percent in association with changing oceanic climate. *Global Change Biology* **3**:23-28.
- Vieites D.R., Nieto-Roman S., Palanca A., Ferrer X. & Vences M. (2004) European Atlantic: the hottest oil spill hotspot worldwide. *Naturwissenschaften* **91**:535-538.
- Votier S.C. & 14 co-authors (2004) Changes in fisheries discard rates and seabird communities. *Nature* **427**:727-730.
- Wagner R.H., Danchin E., Boulinier T. & Helfenstein F. (2000) Colonies as byproducts of commodity. *Behavioural Ecology* **11**:572-573.
- Walmsley SA, Leslie RW, Sauer WHH (2007) Managing South Africa's trawl bycatch. *ICES Journal of Marine Science* **64**:405-412.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O. & Bairlein F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**:389-395.
- Wanless S., Harris M.P., Redman P. & Speakman J.R. (2005a) Low energy value of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Marine Ecological Progress Series* **294**:1-8.
- Wanless S., Murray S. & Harris M.P. (2005b) The status of Northern Gannet in Britain & Ireland in 2003-2004. *Britannic Birds* **98**:280-294.
- Weavers B.W. (1992) Seasonal foraging ranges and travels at sea of little blue penguins *Eudyptula minor*, determined by radiotracking. *Emu* **91**:302-307.
- Weimerskirch H. (1999) The role of body condition on breeding and foraging decisions in albatrosses and petrels. In: *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban* (eds N.J. Adams & R.H. Slotow). pp 1178-1189. Johannesburg, BirdLife South Africa.
- Weimerskirch, H. (2002) Seabird demography and its relationship with the marine environment. In: *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger). pp 115-135. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F. & Jouventin, P. (1993) Foraging strategy of Wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk* **110**, 325-342.

- Weimerskirch H., Mougey T. & Hindermeyer X. (1997) Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. *Behavioral Ecology* 8:635-643.
- Weimerskirch H., Zimmermann L. & Prince P.A. (2001) Influence of environmental variability on breeding effort on a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behavioral Ecology* 12:22-30.
- Weimerskirch H., Le Corre M., Jaquemet S. & Marsac F. (2005) Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *Marine Ecological Progress Series* 288:251-261.
- Weimerskirch H., Akesson S. & Pinaud D. (2006) Postnatal dispersal of wandering albatross *Diomedea exulans*: implications for the conservation of the species. *Journal of Avian Biology* 37:23-28.
- Welbergen J.A., Klose S.M., Markus N. & Eby P. (2007) Climate change and the effects of temperature extremes on Australian flying-foxes. *Proceedings of the Royal Society of London B online*
- Wiese F.K. & Robertson G.J. (2004) Assessing seabird mortality from chronic oil discharges at sea. *Journal of Wildlife Management* 68:627-638.
- Williams, N. 1998. Overfishing disrupts entire ecosystems. *Science* 279:809.
- Wilson R.P. (1985) The Jackass Penguin (*Spheniscus demersus*) as a pelagic predator. *Marine Ecological Progress Series* 25:219-227.
- Wilson R.P. & Wilson M.-P.T. (1995) The foraging behaviour of the African Penguin *Spheniscus demersus*. In: *The Penguins* (editors P. Dann, I. Norman & P. Reilly), Pages 244-265. Chipping Norton: Surrey Beatty and Sons.
- Wilson R. P., Duchamp J. J., Rees W. G., Culik B. M. & Niekamp K. (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. In *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals* (ed. I. M. Priede & S. M. Swift), pp. 131-134. Chichester: Ellis Howard.
- Wilson R.P., Grémillet D., Syder J., Kierspel M.A.M., Garthe S., Weimerskirch H., Schäfer-Neth C., Sclaro J.A., Bost C.-A., Plötz J. & Nel D. (2002) Remote-sensing systems and seabirds: their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Marine Ecological Progress Series* 228:241-261.
- Wilson R.P., Pütz K., Peters G., Culik B.M., Sclaro J.A., Charassin J.-B. & Ropert-Coudert Y. (2005) How do Magellanic penguins cope with variability in their access to prey? *Ecological Monograph* 75:379-401.
- Woakes A.J., Butler P.J. & Bevan R.M. (1995) Implantable data logging system for the heart rate and body temperature: its application to the estimation of field metabolic rates in Antarctic predators. *Med. Biol. Eng. Comput.* 33:145-151.
- Wolanski E. & Hamner W.M. (1988) Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influences. *Science* 241: 177-181.

- Wolfaardt A.C. & Williams A. J. (2006) Sealed off – predation threatens seabirds and tourism. *Africa – Birds and Birding* **11**:60–67.
- Wood A.G., Naef-Daenzer B., Prince P.A. & Croxall J.P. (2000) Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to albatross locations. *Journal of Avian Biology* **31**:278-286.
- Wolfahrt A.C. (2007) The effects of oiling and rehabilitation on the breeding productivity and annual moult and breeding cycles of African penguins. PhD Thesis, Department of Statistical Sciences, University of Cape town.
- Wooller R.D., Bradley J.S. & Croxall J.P. (1992) Long-term population studies of seabirds. *Trends in Evolution and Ecology* **7**:111-114 .
- Wooller R.D., Bradley J.S., Skira I.J. & Serventy D.L (1989) Short-tailed Shearwater. In: *Lifetime Reproduction in Birds* (ed I. Newton). pp 405-417. Academic Press Limited, London.
- Worm B. & Myers R.A. (2003) Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food-web. *Ecology* **84**:162-173.
- Worm B., Lotze H.K. & Myers R.A. (2003) Predatory diversity in the blue ocean. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA* **100**:9884-88.
- Worm B., Sandow M., Osclhies A., Lotze H.K. & Myers R.A. (2005) Global patterns of predator diversity in the open oceans. *Science* **309**:1365-1369.
- Worm B. & 13 co-authors (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* **314**:787-790.
- Wright J., Stone R.E. & Brown N. (2003) Communal roosts as structured information centres in the raven, *Corvus corax*. *Journal of Animal Ecology* **72**:1003-1014.
- Yodzis P. (1998) Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem. *Journal of Animal Ecology* **67**:635-658.
- Yorio P. & Caille G. (2004) Fish waste as an alternative resource for gulls along the Patagonian coast: availability, use, and potential consequences. *Marine Pollution Bulletin* **48**:778-783.
- Young, S. & Richardson, A.J. (2002) Possible effects of climate change on pelagic fish recruitment in the Southern African Benguela System. *Change on Marine Biodiversity in South Africa* (eds B.M. Clarke, N.C. Steffani, S. Young, A.J. Richardson & A.T. Lombard) pp 5-27. Foundation for Research Development, Pretoria.
- Zacharias M.A. & Roff J.C. (2005) Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. *Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **15**:367-385.
- Zeller D. & Pauly D. (2005) Good news, bad news: global fisheries discards are declining, but so are total catches. *Fish and Fisheries* **6**:156-159.

Si l'on veut former quelque idée de l'existence pure, c'est plutôt la mer qu'il faut regarder. Ici une forme efface l'autre ; un instant efface l'autre. On voudrait parler à la vague mais déjà elle n'est plus ; tout cela se secoue et ne vise à rien. Chaque goutte est poussée ici et là ; et les gouttes sont faites de gouttes ; ne cherchez point de coupable. Ici est le champ de l'irresponsable. Chaque partie nous renvoie à d'autres, sans aucun centre. « Tumulte au silence pareil » ; ainsi par le poète de ces temps-ci. Pesez cette parole, si vous pouvez. L'homme a donc enfin compris ce murmure qui ne dit rien ?

Alain, Propos sur la Nature

ABSTRACT

In the context of rapid global changes, understanding the foraging mechanisms of marine top predators is crucial to determine their ability to adapt to environmental variability, in order to predict the consequences of changes on population dynamics and to define appropriate conservation measures for threatened species and the trophic webs to which they belong.

In the Benguela upwelling system, in South Africa, Cape gannets (*Morus capensis*) and African penguins (*Spheniscus demersus*) are vulnerable to extinction and are facing for 10 years onward a progressive south-eastward shift of their main prey, sardines (*Sardinops Sagax*) and anchovies (*Engraulis encrasicolus*), probably due to climate change.

We performed a detailed study on Cape gannet foraging strategies, using bird-borne recorders, and analysing their diet and the distribution and abundance of their prey in the Benguela. We showed that Cape gannets are able to increase substantially their foraging effort facing poor natural prey availability on the west coast of South Africa. However they are limited in the extent of their foraging area by the need to regularly come back to the colony to feed their young. Thus they turn to feeding behind trawlers on hake fishery discards (*Merluccius* spp.) of poor nutritional content. These prey represent « Junk-food » for the gannet chicks and have a negative impact on their survival. Even if they allow adults to significantly decrease their foraging effort during winter, fishery discards can not compensate for a poor availability in sardines and anchovies during the breeding season.

We have determined that below a density of 25 g m⁻² of natural prey in their foraging area, breeding Cape gannets can not equilibrate their energy balance and fail massively in their breeding attempt. Faithful to their breeding site, Cape gannets come back to attempt breeding under sub-optimal conditions, and so are lead to an ecological trap, instead of emigrating. The social structure of a species can therefore lag its adaptation to environmental changes.

Small pelagic fish, sardines and anchovies, are currently scarce off the west coast of South Africa, enhancing the competition between seabirds and purse-seine fisheries. Biotelemetry, and particularly GPS tracking on Cape gannets and African penguins at sea, allowed us to precisely define these birds' foraging zones. Basing our decision on these data and on purse-seine fisheries activities, we suggest conservation measures that take into account foraging areas of these top predators, while considering local economic needs. These zones are crucial for the maintenance of threatened endemic populations and our data would help in an ecosystemic approach to fisheries management, for a sustainable exploitation of the environment.

RESUME

Dans un contexte de changements globaux rapides, il est crucial de comprendre les mécanismes de recherche alimentaire des prédateurs marins supérieurs afin de déterminer leur capacité d'adaptation face à la variabilité environnementale, dans le but de prédire les conséquences de ces changements sur la dynamique de leurs populations et de définir des mesures de conservation appropriées pour ces espèces menacées et les réseaux trophiques auxquels elles participent.

Dans l'upwelling du Benguela, en Afrique du Sud, les fous du Cap (*Morus capensis*) et les manchots du Cap (*Spheniscus demersus*) sont vulnérables d'extinction et font face depuis une dizaine d'années au déplacement vers le sud-est de leurs proies principales, les sardines (*Sardinops Sagax*) et les anchois (*Engraulis encrasicolus*), sous l'influence probable des changements climatiques.

Nous avons effectué une étude détaillée des stratégies de recherche alimentaire des fous du Cap au moyen d'enregistreurs électroniques miniaturisés portés par ces oiseaux tout au long de leurs voyages en mer, ainsi que des suivis de leur régime alimentaire et de l'abondance et de la distribution de leurs proies dans le Benguela. Nous avons montré que les fous du Cap sont capables d'augmenter substantiellement leur effort de prospection alimentaire face à une faible disponibilité des proies naturelles sur la côte ouest de l'Afrique du Sud. Ils restent pourtant limités dans l'étendue de leur aire de recherche alimentaire par la nécessité de retourner régulièrement à la colonie pour nourrir leur progéniture. Ils se tournent alors vers des proies de substitution, des déchets de pêche au merlu (*Merluccius* spp.) de faible valeur nutritive. Ces proies représentent de la « Junk-food » pour les poussins de fous et ont un impact négatif sur leur survie. Même s'ils permettent aux adultes de réduire significativement leur effort de prospection en hiver, les déchets de pêche ne compensent donc pas la faible disponibilité des sardines et des anchois au cours de la saison de reproduction.

Nous avons déterminé que pour une densité des proies naturelles inférieure à 25 g m^{-2} dans l'aire de nourrissage des fous du Cap, les adultes reproducteurs ne parviennent plus à équilibrer leur balance énergétique et échouent massivement au cours de la reproduction. Poussés par la fidélité à leur site de reproduction, les fous du Cap étudiés reviennent cependant tenter de se reproduire dans des conditions environnementales sub-optimales et se retrouvent victimes d'un piège écologique. La structure sociale d'une espèce peut donc ralentir son adaptation aux changements environnementaux.

Les petits poissons pélagiques, sardines et anchois, sont désormais rares au large de la côte ouest de l'Afrique du Sud et la compétition des oiseaux marins du Benguela avec les pêcheries industrielles à la senne atteint son paroxysme. La biotélémétrie, particulièrement le suivi GPS des fous et des manchots du Cap en mer, nous a permis de définir leurs zones d'alimentation de manière très précise. En nous basant sur ces données et sur des suivis des activités de pêche à la senne, nous proposons des mesures de conservation qui prennent en compte les zones d'alimentation des prédateurs supérieurs concernés tout en considérant les besoins économiques locaux. Ces zones permettront le maintien des populations d'oiseaux marins menacées et nos données alimenteront également les plans de gestion écosystémique des pêcheries dans le but d'une exploitation durable des ressources naturelles.