

Note sur la démographie pour une aide à la gestion et à la conservation des populations d'oiseaux marins nicheurs du littoral français

Suite à une sollicitation de Mathieu Enraygues (AFB).

Rédacteurs : Courbin Nicolas, Dortel Emmanuelle, Grémillet David, Lebreton Jean-Dominique, Besnard Aurélien

CEFE, CNRS, Univ. Montpellier, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, EPHE, IRD, Montpellier, France

1. La dynamique de population est dépendante des traits d'histoire de vie

Les espèces d'oiseaux et de mammifères présentent une grande diversité de traits d'histoire de vie (croissance, reproduction et survie), qui s'échelonnent le long d'un gradient lent-rapide d'histoires de vie (Stearns 1983, Gaillard et al. 1989, Promislow et Harvey 1990). Les espèces dites *rapides* sont caractérisées par une maturité sexuelle précoce, une forte fécondité et la production de plusieurs jeunes à chaque événement de reproduction, de faibles taux de survie et par conséquent une courte durée de vie. À l'extrémité *lente* du gradient, on retrouve les espèces longévives, à maturité sexuelle tardive, à plus faible fécondité, produisant généralement un seul jeune par événement de reproduction, et caractérisées par des probabilités de survie juvénile et adulte élevés. La position de l'espèce le long du gradient d'histoires de vie est corrélée avec son temps de génération (Gaillard et al. 2005) et le ratio entre le taux de fécondité et l'âge à la première reproduction (Oli et Dobson 2003). Elle est fortement dépendante de la masse corporelle et de la phylogénie mais l'existence de ce continuum persiste après prise en compte de ces deux éléments (Gaillard et al. 2016).

Pour les **populations d'espèces dites *rapides*, le taux de croissance de la population λ est très fortement influencé par des variations des paramètres reproducteurs (âge à la première reproduction et taux de fécondité)** et il est peu impacté par les variations des taux de survie (Lebreton et Clobert 1991). Au contraire, dans les **populations d'espèces dites *lentes*, λ est largement influencé par les taux de survie juvénile et adulte**, et peu par des changements dans les paramètres reproducteurs (Lebreton et Clobert 1991). Basé sur une étude comparant 138 populations de mammifères, Oli (2004) a empiriquement confirmé ces prédictions. Les populations d'espèces *lentes* sont aussi souvent caractérisées par un taux de survie adulte relativement stable entre les années (canalisation, Gaillard et al. 1998), mais une forte variabilité inter-annuelle du taux de survie juvénile, due à des processus stochastiques (ex. des fluctuations environnementales) ou de la densité-dépendance (Gaillard et al. 1998).

2. Les stratégies démographiques des oiseaux marins nicheurs du littoral français

D'après le 5^{ème} recensement national des oiseaux marins nicheurs en France métropolitaine conduit de 2009 à 2012, il y a 28 espèces d'oiseaux marins nicheurs, dont 24 espèces littorales (Cadiou et al. 2014). Ces espèces se reproduisent, la plupart du temps, en colonie et sont très fidèles à leur site de reproduction (elles reviennent nicher sur la même colonie d'année en année, voire sur leur colonie de naissance). **D'un point de vue démographique, les oiseaux marins nicheurs du littoral français sont généralement des espèces avec une stratégie *lente* caractérisée par (Tableau 1) :**

- une importante longévité, avec un gradient allant de 10 ans à plus de 50 ans ;
- une maturité sexuelle différée : allant de 2-3 à 5-6 ans et même jusqu'à 9 ans, avec un âge de recrutement augmentant généralement avec la longévité de l'espèce ;

- une fécondité faible à moyenne: 1 seul œuf en général, mais certaines espèces en produisent plusieurs, 2-3 chez les mouettes et goélands, jusqu'à 4-5 chez les cormorans ;
- des probabilités de survie adultes inter-annuelles élevées (généralement > 0.95).

Bien que toutes ces espèces d'oiseaux marins nicheurs du littoral français soient longévives, on peut les hiérarchiser selon un gradient de stratégies de reproduction associé à un investissement plus ou moins important dans la productivité ou la survie adulte. Un premier groupe d'espèce (en bleu, Tableau 1) composé par le fulmar boréal, les puffins, l'océanite tempête, le fou de Bassan, le guillemot de Troïl, le pingouin torda et le macareux moine, est constitué d'espèces très longévives (20-30 ans) qui se reproduisent pour la première fois tardivement (4 à 9 ans) et pondent un seul œuf par événement de reproduction. Ces espèces investissent donc peu dans la reproduction mais massivement dans le maintien et la survie. Au contraire les cormorans, les mouettes, les goélands, les sternes et les guifettes, se reproduisent plus tôt (2-3 ans en général), vive généralement moins longtemps (10-20 ans) et produisent entre 2 à 6 œufs selon les espèces (en jaune, Tableau 1). Ces espèces investissent donc plus fortement dans la productivité, au détriment de la survie mais restent malgré tous des espèces dans la partie *lente* du gradient lent-rapide d'histoire de vie à l'échelle de l'ensemble des oiseaux.

Étant donné la différence d'investissement dans la reproduction en fonction des espèces d'oiseaux marins, on peut s'attendre à des différences dans l'influence relative des paramètres démographiques sur la dynamique de population. Nous proposons ici d'illustrer ces différences en étudiant l'impact de la modulation des paramètres démographiques (fécondité, survie juvénile et survie adulte) sur la dynamique des populations de deux espèces nichant sur le littoral français et aux histoires de vie contrastées. Nous avons modélisé la dynamique des populations à l'aide de modèles matriciels populationnels (Caswell 2001).

2.1. Cas d'une espèce longévive : le puffin de Scopoli (*Calonectris diomedea*)

Le puffin de Scopoli est une espèce longévive (20-25 ans) ne produisant qu'un seul œuf par an, et sa population semble stable en Méditerranée (Cadiou et al. 2014). Le cycle de vie de l'espèce (10 stades) et les paramètres démographiques des populations des archipels de Marseille ont été caractérisés dans différentes études à partir de données de Capture-Marquage-Recapture (Genovart et al. 2017, Courbin et al. 2018a). Sur le Frioul, le temps de génération estimé est supérieur à 17 ans, le succès reproducteur (nombre de jeune produit par couple reproducteur par an) est de 0.55, le taux de survie annuelle est de 0.45 pour les juvéniles, et de 0.88 pour les immatures et les adultes (Courbin et al. 2018a). Étant donné la faible survie adulte (0.88, soit une valeur très inférieure au 0.95 attendue pour une espèce très longévive), une forte immigration doit avoir lieu pour expliquer le maintien des populations de Marseille (Courbin et al. 2018a) qui pourrait se combiner à une émigration non-négligeable (pouvant expliquer en partie la faible survie apparente).

L'utilisation d'un modèle matriciel populationnel avec différentes valeurs pour les paramètres démographiques indique, comme attendu pour une espèce très longévive, que la dynamique de population du puffin de Scopoli de l'archipel du Frioul est largement pilotée par la survie adulte et très peu influencée par le succès reproducteur (Fig. 1, voir aussi Courbin et al. 2018a pour les analyses de sensibilité et d'élasticité du lambda aux variations des paramètres démographiques). La survie juvénile n'affecte aussi que peu la trajectoire de la population. L'augmentation de 1% du taux de croissance de la population nécessite qu'une augmentation de 2% de la survie adulte, mais une augmentation de 23% de la survie juvénile ou de la fécondité. Le faible potentiel reproducteur du puffin de Scopoli ne lui permet que difficilement de compenser une faible survie adulte (Fig. 1 à droite).

Tableau 1. Traits d'histoires de vie et caractéristiques démographiques des populations d'oiseaux marins nicheurs de France (sauf la Sterne hansel pour laquelle nous n'avons pas trouvé d'estimations). Des résultats provenant de sites d'études situés hors de France sont également mentionnés.

Espèce	Longévité (an)	Couvée (œuf)	Recrutement (an)	Fécondité	Survie juvénile (1ère année)	Survie immature (avant repro)	Survie adulte	Région	Source
Fulmar boréal (<i>Fulmarus glacialis</i>)	20-30, 34	1	9	0.207	-	0.880	0.957	Bretagne (Ouessant)	Kerbioui et al. 2012
			9	0.419	-	0.260	0.936	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Puffin de Scopoli (<i>Calonectris diomedea</i>)	20-25	1	5	0.660	0.450	0.880	0.880	France (Iles de Frioul)	Courbin et al. 2018
Puffin des Anglais (<i>Puffinus puffinus</i>)	20-25, 50	1	5	0.697	-	-	0.870	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Puffin yelkouan (<i>Puffinus yelkouan</i>)	20, 23	1	4	0.500	0.180	0.825	0.920	France (Ile Riou)	Courbin et al. 2018
Océanite tempête (<i>Hydrobates pelagicus</i>)	20	1	4	0.510	-	-	0.735	Espagne (Côte méditerranéenne)	Tavecchia et al. 2006, Sanz-Aguilar et al. 2009
Fou de Bassan (<i>Morus bassanus</i>)	16-20, 21	1	-	0.969	0.350	0.880	0.950	Bretagne (Ile Rouzic)	Grémillet et al. 2006, Mission Migration 2019
			5	0.700	0.424	0.829-0.895	0.919	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Guillemot de Troil (<i>Uria aalge</i>)	32	1	6	0.672	0.560	0.854	0.939	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015, JNCC
Pingouin torda (<i>Alca torda</i>)	20	1	-	0.630	-	-	0.890	Canada	Lavers 2007, Lavers & Jones 2007
			5	0.570	0.630	0.630	0.895	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Macareux moine (<i>Fratercula arctica</i>)	22	1	6	0.620	0.780	-	0.890	Iles écossaises	Saether & Bakke 2000, Miles et al. 2015
			5	0.617	0.709	0.783	0.906	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Grand cormoran (<i>Phalacrocorax carbo</i>)	20	3-4	2	2.500	0.500	0.870	0.900	Danemark	Henaus et al. 2007, Frederiksen et al. 2011
			3	1.985	0.540	0.540	0.868	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Cormoran huppé (<i>Phalacrocorax aristotelis</i>)	15	1-6	-	1.000	0.440	0.760	0.810	Bretagne (Mor Braz)	Fortin et al. 2013
			2	1.303	0.513	0.737	0.858	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Mouette tridactyle (<i>Rissa tridactyla</i>)	21	2	4	0.651	-	-	0.804	Bretagne	Frederiksen et al. 2005
			4	0.690	0.790	0.854	0.854	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Mouette rieuse (<i>Chroicocephalus ridibundus</i>)	10-15, 32	2-3	2-5	0.605-1.732	0.213	0.184	0.860	France (Forez)	Niel & Lebreton 2005, Péron et al. 2010
			2	0.625	-	-	0.825	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Mouette melanocéphale (<i>Larus melanocephalus</i>)	15, 22	2-3	2	1.0-1.6	-	-	-	France	Isenmann et al. 2004
			-	0.5-1	-	-	0.850	Espagne	Carboneras 2015
Goéland railleur (<i>Chroicocephalus genei</i>)	23, 31	2-3	2	0.660	-	0.700	0.810	France (Côte méditerranéennes)	Doxa et al. 2013
Goéland d'Audouin (<i>Larus audouinii</i>)	21	2-3	3	0.380	0.622	0.822	0.892	Espagne	Genovart et al. 2017
Goéland cendré (<i>Larus canus</i>)	10, 24	3	3	0.543	0.410	0.710	0.828	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015, JNCC
Goéland brun (<i>Larus fuscus</i>)	26	3	5	0.530	0.820	0.885	0.885	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015, Nager & O'Hanlon 2016
Goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>)	10-20, 32	2-3	-	1.120	-	-	0.881	Bretagne	Pons & Migot 1995
Goéland leucophée (<i>Larus michahellis</i>)	10	2-3	5	0.920	0.798	0.834	0.834	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
			-	1.600	0.460	-	0.900	Pologne	Skorka et al. 2005
Goéland marin (<i>Larus marinus</i>)	10-20	3	5	1.139	-	-	0.930	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015, Nager & O'Hanlon 2016

Sterne caugek (<i>Sterna sandvicensis</i>)	24, 31	1-2	-	0.490	0.250	0.830	0.940	Bretagne/Grande-Bretagne	Robinson 2010, Jacob 2016
Sterne de Dougall (<i>Sterna dougallii</i>)	10, 16	1-2	-	0.702	0.358	0.741	0.898	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Sterne pierregarin (<i>Sterna hirundo</i>)	10, 25	2-3	3	0.540	-	0.735	0.855	Bretagne/Royaume-Uni	Ratcliffe et al. 2008, Jacob 2016
			3-4	0.460	-	0.280	0.900	Allemagne	Szostek & Becker 2012
			-	0.764	0.441	0.850	0.883	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Sterne naine (<i>Sternula albifrons</i>)	21	2-3	2	0.255	0.601	0.578	0.899	Bretagne/Italie	Tavecchia et al. 2006, Jacob 2016
			-	0.518	-	-	0.800	Royaume-Uni	Horswill & Robinson 2015
Guifette moustac (<i>Chlidonias hybrida</i>)	10	3-5	2	1.900	-	0.540	0.800	Pologne	Ledwon et al. 2014
Guifette noire (<i>Chlidonias niger</i>)	17	3	2	-	0.440	0.570	0.870	USA	Naugle 2004

Références

- Carboneras C. 2015. Bird population dynamics in the wintering season: the case of Mediterranean Gull *Larus melanocephalus*. PhD thesis, University of Barcelona, Barcelona.
- Courbin N, Gremillet D, & Besnard A. 2018. Etude de la dynamique des populations de puffins des Iles d'Hyeres (PNPC) et des Iles de Marseille (PNCal). Rapport scientifique, CEFE, Montpellier, February.
- Doxa A, Besnard A, Bechet A, Pin C, Lebreton J-D, & Sadoul N. 2013. Inferring dispersal dynamics from local population demographic modelling: the case of the slender-billed gull in France. *Animal Conservation*, 16:684-693.
- Fortin M, Bost C-A, Maes P, & Barbraud C. 2013. The demography and ecology of the European shag *Phalacrocorax aristotelis* in Mor Braz, France. *Aquatic Living Resources*, 26:179-185.
- Frederiksen M, Lebreton J-D, & Bregnballe T. 2001. The interplay between culling and density-dependence in the great cormorant: a modelling approach. *Journal of Applied Ecology*, 38:617-627.
- Frederiksen M, Harris MP, & Wanless S. 2005. Inter-population variation in demographic parameters: a neglected subject? *Oikos*, 111:209-214.
- Genovart M, Doak DF, Igual JM, Sponza S, Kralj J, & Oro D. 2017. Varying demographic impacts of different fisheries on three Mediterranean seabird species. *Global Change Biology*, 23:3012-3029.
- Gremillet D, Pichegru L, Siorat F, & Georges J-Y. 2006. Conservation implications of the apparent mismatch between population dynamics and foraging effort in French northern gannets from the English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, 319:15-25.
- Henaux V, Bregnballe T, & Lebreton J-D. 2007. Dispersal and recruitment during population growth in a colonial bird, the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Journal of Avian Biology*, 38:44-57.
- Horswill C, & Robinson RA. 2015. Review of seabird demographic rates and density dependence. Technical Report 552, Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Isemann P, Sadoul N, Walmsley J, & Yésou P. 2004. Mouette mélanocéphale *Larus melanocephalus*. In Cadiou B, Pons J-M, & Yésou P (eds) Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine :1960-2000, pp 92-96, Mèze, Biotope Editions
- Jacob Y. 2016. Sternes de Bretagne 2015. Technical report, Bretagne Vivante.
- JNCC Joint Nature Conservation Committee.
- Kerbiou C, Le Viol I, Bonnet X, & Robert A. 2012. Dynamics of a northern fulmar (*Fulmarus glacialis*) population at the southern limit of its range in Europe. *Population Ecology*, 54:29-304.
- Lavers JL. 2007. Cumulative mortality and population parameters for a vulnerable seabird, the razorbill *Alca Torda*, in Atlantic Canada. PhD thesis, Memorial University of Newfoundland.
- Lavers JL, & Jones IL. 2007. Impacts of intraspecific kleptoparasitism and diet shifts on razorbill *Alca torda* productivity at the Gannet Islands, Labrador. *Marine Ornithology*, 35:1-7.
- Ledwon M, Betleja J, Stawarczyk T, & Neubauer G. 2014. The whiskered tern *Chlidonias hybrida* expansion in Poland: the role of immigration. *Journal of Ornithology*, 155:459-470.
- Miles WTS, Mavor R, Riddiford NJ, Harvey PV, Riddington R, Shaw DN, Parnaby D, & Reid JM. 2015. Decline in an Atlantic puffin population: evaluation of magnitude and mechanisms. *PLoS ONE*, 10:e0131527.
- Nager RG, & O'Hanlon NJ. 2016. Changing numbers of three gull species in the British Isles. *Waterbirds*, 39:15-28.
- Naugle DE. 2004. Black tern (*Chlidonias niger surinamensis*): a technical conservation assessment. Technical report, USDA Forest Service, Rocky Mountain Region.
- Niel C, & Lebreton J-D. 2005. Using demographic invariants to detect overharvested bird populations from incomplete data. *Conservation Biology*, 19:826-835.
- Mission Migration. 2019. www.migration.net
- Peron G, Crochet P-A, Doherty PF, & Lebreton J-D. 2010. Studying dispersal at the landscape scale: efficient combination of population surveys and capture-recapture data. *Ecology*, 91:3365-3375.
- Pons J-M, & Migot P. 1995. Life history strategy of the Herring Gull: variations of the survival and the fecundity parameters of a population under different feeding conditions. *Journal of Animal Ecology*, 64:592-599.
- Ratcliffe N, Newton S, Morrison P, Merne O, Cadwallender T, & Frederiksen M. 2008. Adult survival and breeding dispersal of roseate terns within the Northwest European metapopulation. *Waterbirds*, 31:320-329.
- Robinson RA. 2010. Estimating age-specific survival rates from historical ringing data. *Ibis*, 152:651-653.
- Saether BE, & Bakke F. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81:642-653.
- Sanz-Aguilar A, Massa B, Lo Valvo F, Oro D, Minguez E, & Tavecchia G. 2009. Contrasting age-specific recruitment and survival at different spatial scales: a case study with the European storm petrel. *Ecography*, 32:637-646.
- Skorka P, Wojcik JD, & Martyka R. 2005. Colonization and population growth of Yellow-legged Gull *Larus cachinnans* in southeastern Poland: causes and influence on native species. *Ibis*, 147:471-482.
- Szostek KL, & Becker PH. 2012. Terns in trouble: demographic consequences of low breeding success and recruitment on a common tern population in the German Wadden Sea. *Journal of Ornithology*, 153:313-326.
- Tavecchia G, Baccetti N, & Serra L. 2006. Modelling survival and movement probability of Little Tern *Sterna albifrons* at a postbreeding moulting site: the effect of the colony of origin. In Water-birds around the world, pages 560-561. Boere GC, Galbraith CA, Stroud DA, The Stationery Oce, Edinburgh, UK

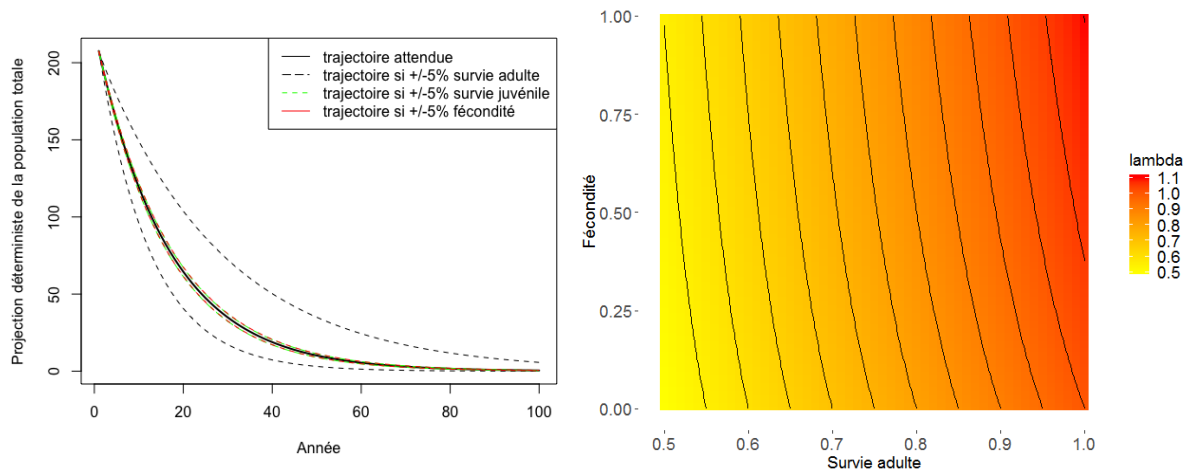


Figure 1. À gauche : Projections déterministes de la dynamique de population de puffins de Scopoli de l'archipel du Frioul sur 100 ans. Différentes trajectoires de population ont été simulées en augmentant ou en diminuant de 5% le taux de survie adulte, le taux de survie juvénile ou le taux de fécondité. À droite : Taux de croissance hypothétique de la population (λ) estimé pour différentes valeurs de fécondité et de survie adulte. Les survies juvénile et immature sont considérées proportionnelles à la survie adulte, les autres paramètres démographiques sont considérés constants. Les isolignes indiquent des taux de croissance allant de 0.55 à 1.1, avec un pas de 0.05.

2.2. Cas d'une espèce moins longévive : le cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*)

Le cormoran huppé a une espérance de vie moindre (15 ans) et une plus forte fécondité (1 à 6 œufs par couvée) en comparaison avec le puffin. Il présente une tendance à l'augmentation des effectifs sur les façades Manche-Atlantique et Méditerranée (Cadiou et al. 2014). Le cycle de vie de l'espèce (5 stades), relativement court par rapport à celui du puffin, et les paramètres démographiques de la population de cormorans huppés du Mor Braz en Bretagne ont été caractérisés dans la littérature (Fortin et al. 2003, Genovart et al. 2017). Le succès reproducteur moyen (fécondité) est de 1.00 et présente une forte variabilité inter-annuelle. La survie juvénile est de 0.44, la survie pour la deuxième année est de 0.76, et la survie adulte est de 0.81 (Fortin et al. 2013).

Le modèle matriciel populationnel indique un temps de génération de 7.6 ans pour cette population. L'utilisation de différentes valeurs pour les paramètres démographiques indique, comme attendu pour une espèce relativement moins longévive et avec un plus fort potentiel de productivité, que la dynamique de la population du cormoran huppé de Mor Braz reste de loin pilotée par la survie adulte mais que la survie juvénile et le succès reproducteur ont une contribution plus importante chez cette espèce que chez les espèces plus longévives comme le puffin (Fig. 2). L'augmentation de 1% du taux de croissance de la population nécessite une augmentation de 1.3% de la survie adulte, ou une augmentation de 8% de la survie juvénile ou de 9% de la fécondité. La Figure 2 illustre aussi comment le potentiel reproducteur de l'espèce peut théoriquement compenser la mortalité adulte, ce qui est beaucoup plus difficile pour le puffin.

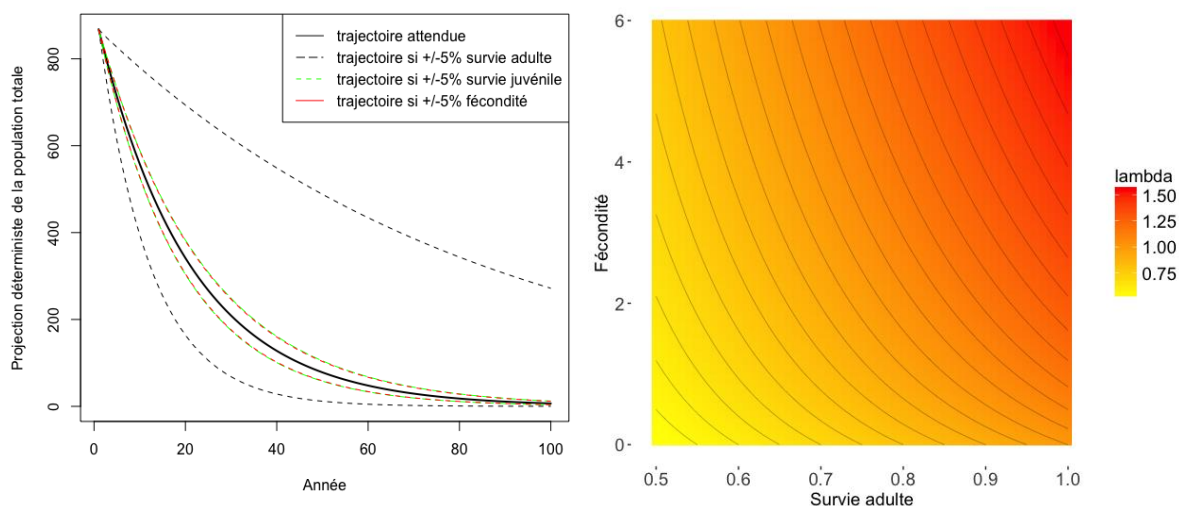


Figure 2. À gauche : Projections déterministes de la dynamique de population de cormoran huppé de Mor Braz sur 100 ans. Différentes trajectoires de population ont été simulées en augmentant ou en diminuant de 5% le taux de survie adulte, le taux de survie juvénile ou le taux de fécondité. À droite : Taux de croissance hypothétique de la population (λ) estimé pour différentes valeurs de fécondité et de survie adulte. Les survies juvénile et immature sont considérées proportionnelles à la survie adulte, les autres paramètres démographiques sont considérés constants. Les isolignes indiquent des taux de croissance allant de 0.55 à 1.55, avec un pas de 0.05.

3. Quelles options pour la gestion et la conservation des populations d'oiseaux marins nicheurs de France ?

L'efficacité des mesures prises par les gestionnaires pour modifier la trajectoire d'une population d'oiseaux marins dépend 1) de la position de l'espèce cible sur le gradient lent-rapide d'histoire de vie et 2) des possibilités du gestionnaire pour influencer sur les paramètres démographiques clés en fonction de l'échelle spatio-temporelle à laquelle ils opèrent.

Le principal levier permettant l'augmentation (ou la baisse) des effectifs d'une population d'oiseaux marins nicheurs en France réside dans la modification de la survie adulte et cela quelle que soit l'espèce d'oiseaux marins ciblée. Le potentiel de « compensation » de la mortalité via une amélioration des paramètres reproducteurs est très limité, sauf pour quelques espèces aux stratégies les moins lentes et si l'amélioration de la reproduction est drastique. **Les actions assurant une bonne survie adulte sont donc à privilégier.** Des actions locales efficaces peuvent être conduites dans les cas avérés de populations dont les adultes nicheurs sont soumis à une forte prédation sur le site de nidification ou dans leur environnement local. Cependant, ces situations sont exceptionnelles et les causes de mortalité sont multiples et interviennent bien souvent hors du site de nidification et/ou en dehors de la période de reproduction. Les principales menaces pour les oiseaux marins proviennent des prises accidentelles par les pêcheries, des marées noires et du développement énergétique offshore (parc éolien offshore) (Cortés et al. 2017, Croxall et al. 2012, Furness et al. 2013, Green et al. 2016), ainsi que de la diminution de la ressource alimentaire qui réduit la condition corporelle des individus (Grémillet et al. 2016). L'effet des mortalités additionnelles de type pêche accidentelle ou collision avec des éoliennes est d'autant plus impactant lorsque les populations d'oiseaux marins font face à des fluctuations environnementales importantes (ex. imprévisibilité de la ressource, Miller et al. 2019), comme chez le puffin de Scopoli s'alimentant à partir de ressources peu prévisibles (Courbin et al. 2018b). La mise en œuvre de mesures pour améliorer la survie adulte des espèces longévives dépassent ainsi bien souvent le champ d'action possible des gestionnaires locaux et nécessitent la mise en place d'actions coordonnées au niveau régional, national, voir international. Dans le cas d'espèces migratrices,

le problème devient mondial et les taux de survie sont également impactés par les conditions environnementales des sites d'hivernage (déplétion de la ressource, prises accidentelles par les grandes pêcheries d'Afrique de l'Ouest, chasse ; Grémillet et al. 2015). Le potentiel d'action sur ces perturbations apparaît assez limité, à court terme en tout cas, et relève plus de décisions internationales que d'actions locales mêmes fortes. Dans le cadre d'une perturbation anthropique impactant la survie adulte, comme la mortalité additionnelle induite par les collisions avec des éoliennes ou les prises accidentelles au cours des activités de pêches, **il apparaît donc comme prioritaire pour les espèces d'oiseaux marins de favoriser des mesures permettant d'éviter ces mortalités plutôt que de compter sur l'efficacité d'éventuelles mesures compensatoires locales, en particulier si ces mesures visent l'amélioration de la fécondité qui seront très peu efficace du fait de la stratégie démographique de ces espèces** (voir ci-dessous).

Dans le cas des espèces d'oiseaux marins les moins longévives, la productivité peut être cependant un élément important de l'accroissement (ou du déclin) des populations sur lesquelles les gestionnaires peuvent agir plus directement. Il faut cependant un impact globalement dix fois plus important sur la fécondité pour obtenir le même effet qu'une modification de la survie. Pour une espèce dont la durée de génération est de l'ordre de 8 ans, la compensation d'un pourcent de mortalité adulte implique une amélioration de 10% au minimum des paramètres de fécondité. Il peut être de fait pertinent pour ces espèces de favoriser les conditions environnementales du site de reproduction afin d'améliorer leur succès reproducteur. Il faut cependant que ce succès reproducteur soit faible localement pour espérer pouvoir l'améliorer, et il faut que cette amélioration soit forte pour quelle ait un impact notable sur la trajectoire des populations. Les principales menaces au niveau des sites de reproduction sont souvent liées à la faible disponibilité de sites de nidification, à la prédation (rats, chats) et aux dérangements humains. L'accroissement des populations peut donc passer par des mesures de réduction locales de ces pressions (contrôle des populations de prédateurs par piégeages chimiques ou mécaniques, diminution de la fréquentation humaine ou ajustement des périodes de fréquentation, amélioration de l'habitat, pose de nids artificiels). Cependant, le succès reproducteur dépend également de la qualité et de la quantité de ressources disponibles lors de l'élevage des jeunes. Les mesures requises pour contrer la déplétion de la ressource ne sont généralement pas du ressort du gestionnaire local et nécessitent l'engagement de concertations et de réglementations à plus large échelle. Ainsi les mesures compensatoires d'amélioration du site de reproduction prises localement par les gestionnaires ne garantissent pas à elles seules l'accroissement des populations d'oiseaux marins ciblées, en particulier chez les espèces très longévives.

En conclusion, toutes les espèces d'oiseaux marins nichant en France se situent à l'extrémité *lente* du gradient lent-rapide de stratégies démographiques. Toutes sont majoritairement sensibles à des altérations de leur survie, bien plus que de leur fécondité. L'amélioration du statut de conservation de ces espèces passe donc, en premier lieu, par une réduction des pressions anthropiques sur la survie adulte via des mesures de gestion opérant à de larges échelles spatio-temporelles, puis par l'amélioration de la fécondité via des mesures locales des gestionnaires lorsque la survie adulte est bonne. Le potentiel de compensation de sources de mortalité additionnelle sur les adultes via des mesures locales sur la reproduction est très limité et ne pourra être efficace que sur quelques espèces et dans le cas d'améliorations drastiques des conditions de reproduction. La conservation des espèces d'oiseaux marins nicheurs du littoral français doit donc continuer de mobiliser les efforts des gestionnaires vis à vis de la reproduction, mais ces efforts doivent être impérativement combinés à la mise en place de mesures régionales, nationales et internationales améliorant la survie des espèces.

Références citées

- Cadiou B. et les coordinateurs régionaux, coordinateurs départementaux et coordinateurs- espèce. 2014. Cinquième recensement national des oiseaux marins nicheurs en France métropolitaine : bilan final 2009-2012. Rapport Gisom & AAMP, Brest, 75 p.
- Caswell H. 2001. Matrix population models. Wiley Online Library.
- Cortés V., Arcos J. M., & González-Solís J. 2017. Seabirds and demersal longliners in the northwestern Mediterranean: factors driving their interactions and bycatch rates. *Marine Ecology Progress Series*, 565:1-16.
- Courbin N., Grémillet D., & Besnard A. 2018a. Étude de la dynamique des populations de puffins de Scopoli et yellkouan du Parc National des Calanques et du Parc National de Port-Cros. Rapport scientifique, CEFE, Mai 2018.
- Courbin N., Besnard A., Péron C., Saraux C., Fort J., Perret S., Tornos J., & Grémillet D. 2018b. Short-term prey fidelity constrains individual specialisation in resource selection and foraging site fidelity in a marine predator. *Ecology Letters*, 21:1043-1054.
- Croxall J. P., Butchart S. H., Lascelles B. E. N., Stattersfield A. J., Sullivan B. E. N., Symes A., & Taylor P. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International*, 22:1-34.
- Fortin M., Bost C.-A., Maes P., & Barbraud C. 2013. The demography and ecology of the European shag *Phalacrocorax aristotelis* in Mor Braz, France. *Aquatic Living Resources*, 26:179-185.
- Furness R. W., Wade H.M., & Masden E.A. 2013. Assessing vulnerability of marine bird populations to offshore wind farms. *Journal of Environmental Management*, 119:56-66.
- Gaillard J.-M., Pontier D., Allainé D., Lebreton J.-D., Trouvilliez J., & Clobert J. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, 56:59-76.
- Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M., & Yoccoz N. G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution*, 13:58-63.
- Gaillard J.-M., Yoccoz N. G., Lebreton J. D., Bonenfant C., Devillard S., Loison A., Pontier D., & Allaine D. 2005. Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *The American Naturalist*, 166:119-123.
- Gaillard J.-M., Lemaître J.-F., Berger V., Bonenfant C., Devillard S., Douhard M., Gamelon M., Plard F., & Lebreton J.-D. 2016. Life Histories, Axes of Variation in. In: Encyclopedia of Evolutionary Biology. vol. 2, R.M. Kliman (ed.), pp. 312-323. Academic Press, Oxford.
- Genovart M., Doak D. F., Igual J.-M., Sponza S., Kralj J., & Oro D. 2017. Varying demographic impacts of different fisheries on three Mediterranean seabird species. *Global Change Biology*, 23:3012-3029.
- Green R. E., Langston R. H. W., McCluskie A., Sutherland R., & Wilson J. D. 2016. Lack of sound science in assessing wind farm impacts on seabirds. *Journal of Applied Ecology*, 53:1635-1641.
- Grémillet D., Péron C., Provost P., & Lescroël A. 2015. Adult and juvenile European seabirds at risk from marine plundering off West Africa. *Biological Conservation*, 182:143-147.
- Grémillet D., Péron C., Kato A., Amélineau F., Ropert-Coudert Y., Ryan P. G., & Pichegru L. 2016. Starving seabirds: unprofitable foraging and its fitness consequences in Cape gannets competing with fisheries in the Benguela upwelling ecosystem. *Marine Biology*, 163:35.
- Lebreton J.-D., & Clobert J. 1991. Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modeling. In: Bird population studies: their relevance to conservation and management, C. M. Perrins, J. D. Lebreton, & G. J. M. Hirons (eds), pp. 105-125. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Miller J. A. O., Furness R. W., Trinder M., Matthiopoulos J. 2019. The sensitivity of seabird populations to density-dependence, environmental stochasticity and anthropogenic mortality. *Journal of Applied Ecology*, doi: 10.1111/1365-2664.13448
- Oli M. K., & Dobson F. S. 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate: Cole's prediction revisited. *The American Naturalist*, 161:422-440.
- Oli M. K. 2004. The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology*, 5:449-463.
- Promislow D. E. L., & Harvey P. H. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology*, 220:417-437.
- Stearns S. C. 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in mammals. *Oikos*, 41:173-187.