

UNIVERSITE DE LA NOUVELLE-CALEDONIE
ECOLE DOCTORALE DU PACIFIQUE
IRD / UNC (UMR 250 Entropie)

Stratégies d'alimentation et d'exploitation de l'espace océanique par deux espèces de Procellariidés en Nouvelle-Calédonie : Application à la conservation

Biologie des Populations et Écologie

ANDREAS RAVACHE

Thèse dirigée par : Éric Vidal et Yves Letourneur

Co-encadrée par : Karen Bourgeois

Soutenue le 2 Décembre 2020

Jury :

Dr. BERTRAND Sophie	UMR Marbec – IRD Sète	Rapportrice
Dr. ROBERT-COUDERT Yan	Centre d'Etudes Biologiques de Chizé - CNRS	Rapporteur
Dr. PAYRI Claude	UMR Entropie – IRD Nouméa	Examinatrice
Dr. MAURER Céline	Office Français de la Biodiversité	Examinatrice
Dr. VIDAL Eric	UMR Entropie - IRD Nouméa	Directeur
Pr. LETOURNEUR Yves	UMR Entropie - Université de Nouvelle-Calédonie	Co-directeur

A mon frère et à mes parents

REMERCIEMENTS

Ma reconnaissance la plus grande revient tout d'abord Eric Vidal, mon directeur de thèse, qui m'a accompagné depuis notre rencontre à Tahiti jusqu'à aujourd'hui. Merci de m'avoir fait confiance tout au long de mon stage et de ma thèse, et de m'avoir permis de travailler dans les meilleures conditions, sur le terrain comme au bureau. Merci d'avoir toujours été présent pour discuter de tous les aspects scientifiques et administratifs de cette thèse. Je n'aurais pas pu espérer un meilleur directeur de thèse.

Merci également à Karen Bourgeois, qui m'a fait partager ses connaissances et sa passion pour les oiseaux marins depuis mon arrivée en Nouvelle Calédonie. Merci de m'avoir appris à baguer et équiper les oiseaux marins, à leur faire des prises de sang, et toutes les autres choses que j'ai pu apprendre sur le terrain comme au bureau. Merci d'avoir continué à être présente autant que possible malgré l'éloignement.

Je remercie Yves Letourneur pour son encadrement et ses conseils tout au long de cette thèse, et pour cette expérience partagée sur la magnifique goélette Tara.

Je remercie Henri Weimerskirch pour son accueil chaleureux au centre CNRS de Chizé, pour son expertise et pour son aide précieuse dans la rédaction des papiers.

Merci à Angélique Pagenaud et Martin Thibault d'avoir partagé mon bureau pendant cette période, d'avoir partagé à de nombreux échanges scientifiques mais surtout d'avoir partagé de nombreuses rigolades et autres galéjades et calembours.

Merci à toutes les personnes qui m'ont beaucoup appris sur le terrain : Sylvain Dromzée avec qui j'ai pu partager mes premières missions quelques heures après mon arrivée en Nouvelle Calédonie pour aller visiter de magnifiques mines, jusqu'à notre épopée à Wallis et Futuna, Sophie de Grissac et Aurélien Prudor, les experts de l'équipement GPS qui m'ont fait partager leur rigueur et leur sérieux. Merci également à toutes les autres personnes qui m'ont accompagné sur le terrain à travers ces très nombreuses missions sur la Grande Terre, sur les îlots, en montagne ou au milieu de l'Océan, merci à Mégane, JB, John, Aurore, Jade, Mathieu, Edouard, Corentin, Nico, Aymeric, Guillaume, Hélène, Maëlle.

Merci à ma mère de m'avoir dès mon plus jeune âge fait comprendre l'importance et la beauté de la nature sous toutes ses formes. Merci à mon père de m'avoir appris la rigueur scientifique

même si ce n'est pas les mathématiques qui m'auront fait aimer la science. Merci à mon frère d'avoir toujours cru en moi, et de m'avoir donné envie de voyager à travers le monde comme il l'a lui-même fait durant ses études. Merci à toute ma famille de m'avoir toujours apporté son soutien dans les choix qui m'ont mené jusqu'ici.

Merci également à tous mes amis en Nouvelle Calédonie qui m'ont permis de découvrir cet endroit magique et son lagon, et de partager pleins de moments en leur compagnie.

Je remercie également tous mes amis de métropole et surtout à la bande de Biarritz avec qui rien n'a changé malgré le temps et la distance. A chaque retour j'ai eu l'impression de n'être jamais parti, et ça, ça n'a pas de prix.

Et enfin, le meilleur pour la fin, je remercie Valentine Meunier, qui a été là tout au long de ma thèse, pour les meilleurs moments comme pour les pires. Merci de m'avoir accompagné dans les hauts et les bas. Merci d'être venu avec moi sur le terrain pour partager ces moments inoubliables. Merci d'avoir supporté mes discussions interminables sur la modélisation et les oiseaux marins.

Nous remercions l'Ecole Doctorale du Pacifique et l'Université de la Nouvelle Calédonie pour avoir financé le contrat doctoral rendant possible cette thèse. Nous remercions également les services environnementaux de la Province Nord et de la Province Sud pour leur aide sur le terrain, leurs financements ainsi que pour les autorisations de travail sur les différents sites. Nous remercions le projet EU BEST 2.0 et l'OFB pour leur aide dans le financement des récepteurs GPS. Nous apprécions également le soutien de M. Brault-Favrou de la Plateforme Analyses Élémentaires du laboratoire LIENSs pour le traitement des échantillons pour les analyses d'isotopes stables, et de G. Guillou de la Plateforme Analyses Isotopiques du laboratoire LIENSs pour la réalisation des analyses d'isotopes stables. Merci au CPER (Contrat de Projet Etat-Région) et au FEDER (Fonds Européen de Développement Régional) pour le financement de l'IRMS du laboratoire LIENS. L'IUF (Institut Universitaire de France) est reconnu pour son soutien à P. Bustamante en tant que Senior Member.

LISTE DES PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

Chapitre	Titre	Etat
III	Weimerskirch H., de Grissac S., Ravache A. , Prudor A., Corbeau A., Congdon B. C., McDuire F., Bourgeois K., Dromzée S., Butscher J., Menkès C., Allain V., Vidal E., Jaeger A., & Borsa P. (2020). At-sea movements of wedge-tailed shearwaters during and outside the breeding season from four colonies in New Caledonia. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 633, 225-238.	publié
IV	Ravache A. , Bourgeois K., Thibault M., Dromzée S., Weimerskirch H., de Grissac S., Prudor A., Lorrain A., Menkes C., Allain V., Bustamante P., Letourneur Y. & Vidal E. (2020). Flying to the moon: Lunar cycle influences trip duration and nocturnal foraging behavior of the wedge-tailed shearwater <i>Ardenna pacifica</i> . <i>Journal of Experimental Marine Biology and Ecology</i> , 525, 151322.	publié
V	Ravache A. , Bourgeois K., Weimerskirch H., Pagenaud A., de Grissac S., Miller M., Dromzée S., Lorrain A., Allain V., Bustamante P., Bylemans J., Gleeson D., Letourneur Y., Vidal E. (2020) Behavioral and trophic segregations help the Tahiti petrel to cope with the abundance of wedge-tailed shearwater when foraging in oligotrophic tropical waters. <i>Scientific Reports</i> , 10, 15129.	publié
VI	Ravache A. , Menkes C., Mangeas M., Bourgeois K., Weimerskirch H., de Grissac S., Allain V., Letourneur Y., Vidal E. Predictive modelling of wedge-tailed shearwaters foraging habitat allow to determine important pelagic areas. <i>Diversity and distributions?</i>	En préparation
-	Thibault M., Weston M., Ravache A. & Vidal E. (2019) Flight-initiation response reflects short- and long- term human visits to remote islets. <i>Ibis</i> , 162(3), 1082-1087.	publié
-	Receveur A., Allain V., Menard F., Lebourges Dehaussy A., Laran S., Ravache A. , Bourgeois K., Vidal E., Hare S., Weimerskirch H., Borsa P., Menkes C. Habitat predictive modelling of several marine predators using abundance of their pelagic prey in the southwest Pacific.	En préparation

LISTE DES COMMUNICATIONS ORALES ET POSTERS

5th Oceania Congress for Conservation Biology, 3-5 juillet 2018, Wellington, New Zealand – **Oral**

Doctoriales de l'Université de la Nouvelle Calédonie, 1-2 août 2018, Nouméa, Nouvelle Calédonie – **Oral** (*Prix de la meilleure présentation orale*)

Pacific Seabird Group 46th annual meeting, 28 février – 2 mars 2019, Lihue, Hawaii – **Oral & Poster**

Doctoriales de l'Université de la Polynésie Française, 13-15 mai 2019, Puna'auia, Tahiti – **Oral**

CO-ENCADREMENT DE STAGIAIRES

Co-encadrement d'un élève de Master 2 (Mégane Paul), 2017

Co-encadrement d'un élève de Master 1 (Bérénice Lesquene), 2018

Co-encadrement d'un élève de Licence 2 (Jade Allemand), 2019

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE I. Introduction générale.....	1
I.1. La recherche alimentaire : paramètre crucial de la vie des animaux.....	2
I.1.1. Théories des stratégies de déplacements de recherche alimentaire.....	3
I.1.2. Théories du temps passé dans un patch de ressource alimentaire.....	7
I.2. La recherche alimentaire chez les oiseaux marins.....	9
I.2.1. Caractéristiques des oiseaux marins.....	10
I.2.2. Stratégies de recherche alimentaire chez les oiseaux marins.....	11
I.2.3. Facteurs influençant la recherche alimentaire chez les oiseaux marins.....	15
I.3. Particularités des oiseaux marins en milieu tropical.....	25
I.4. Recherche alimentaire chez les Procellariidés.....	26
I.4.1. Caractéristiques des Procellariidés.....	26
I.4.2. Régime alimentaire des Procellariidés tropicaux.....	27
I.4.3. Détection des proies par les Procellariidés.....	28
I.4.4. Capture des proies par les Procellariidés.....	29
I.5. Oiseaux marins : des espèces menacées.....	21
I.6. Oiseaux marins : des espèces bio-indicatrices.....	24
I.7. Objectifs de la thèse.....	30
I.8. Structure de la thèse.....	31
CHAPITRE II. Sites et méthodes d'étude, modèles biologiques.....	33
II.1. Modèles biologiques.....	34
II.1.1. Puffin fouquet.....	34
II.1.2. Pétrel de Tahiti.....	36
II.2. Sites d'étude.....	38
II.2.1. Mer de Corail.....	38
II.2.2. Nouvelle-Calédonie et Parc Naturel de la Mer de Corail.....	39
II.2.3. Colonies étudiées.....	44
II.3. Méthodes d'étude des déplacements et des comportements alimentaires des oiseaux marins.....	51

II.3.1.	Téléométrie	52
II.3.2.	Analyse d'isotopes stables	54
II.3.3.	Metabarcoding ADN.....	60
CHAPITRE III.	Mouvements en mer des puffins fouquet pendant et hors saison de reproduction	61
III.1.	Avant-Propos	62
III.2.	Résumé	63
III.3.	Article #1 : Mouvements en mer des puffins fouquet pendant et hors saison de reproduction depuis quatre colonies en Nouvelle Calédonie. <i>Weimerskirch et al. (2020)</i> . 64	
III.3.1.	Abstract	66
III.3.2.	Introduction.....	67
III.3.3.	Materials and methods	69
III.3.4.	Results	76
III.3.5.	Discussion	85
CHAPITRE IV.	Influence des facteurs environnementaux sur le comportement alimentaire des puffins fouquet : effet du cycle lunaire.	91
IV.1.	Avant-propos	92
IV.2.	Résumé	93
IV.3.	Article #2 : Le cycle lunaire influence la durée des trajets alimentaires et le comportement alimentaire nocturne du puffin fouquet <i>Ardenna pacifica</i>	94
IV.3.1.	Abstract.....	96
IV.3.2.	Introduction	97
IV.3.3.	Material and methods	99
IV.3.4.	Results.....	105
IV.3.5.	Discussion	110
IV.3.6.	Appendixes:	114
CHAPITRE V.	Etude des mécanismes d'évitement de la compétition interspécifique entre deux espèces de Procellariiformes en milieu tropical oligotrophe.	115
V.1.	Avant-propos	116
V.2.	Résumé	117

V.3. Article #3: La ségrégation trophique et comportementale aide le pétrel de Tahiti à cohabiter avec l'abondant puffin fouquet lorsqu'il se nourrit dans des eaux tropicales oligotrophes.	118
V.3.1. Abstract	120
V.3.2. Introduction.....	121
V.3.3. Material and methods.....	123
V.3.4. Results	132
V.3.5. Discussion	144
CHAPITRE VI. La modélisation prédictive des zones d'alimentation des puffins fouquet pour identifier des zones pélagique à protéger	151
VI.1. Avant-propos	152
VI.2. Résumé	153
VI.3. Article #4 (En préparation): Modélisation prédictive de l'habitat marin des puffins fouquet pour identifier des zones d'importance écologique dans la Mer de Corail.	154
VI.3.1. Introduction	154
VI.3.2. Matériel et méthodes	157
VI.3.3. Résultats	163
VI.3.4. Discussion	171
CHAPITRE VII. Synthèse et perspectives	175
VII.1. Acquisition de données sur les oiseaux marins.....	176
VII.2. Stratégies d'alimentation des puffins fouquet en Nouvelle Calédonie	178
VII.3. Stratégies d'alimentation du pétrel de Tahiti en Nouvelle Calédonie	180
VII.4. Compétition interspécifique entre les pétrels de Tahiti et les puffins fouquet nichant en Nouvelle Calédonie	182
VII.5. Détermination de zones de forte biodiversité dans le Parc Naturel de la Mer de Corail à partir des données de déplacement de puffins fouquet	182
VII.6. Conclusion et perspectives	185
Références	187

Liste des figures

- Figure I-1: Exemples de marches aléatoires browniennes simulées sous R avec le package `adehabitatLT` (Calenge 2013). Le triangle bleu représente le point de départ et le carré rouge le point d'arrivée après 500 (a), 1000 (b) et 5000 (c) pas de longueur constante. 4
- Figure I-2: Exemples de marches de Lévy pour différentes valeurs du paramètre μ 5
- Figure I-3: Exemple de simulation d'une marche de Lévy avec un paramètre $\mu=2$ dans un environnement contenant des ressources distribuées de façon hétérogène en patches. Les cercles rouges indiquent les zones de recherche en aire restreinte. Dans cet exemple, la recherche plus intensive se fait en dehors de patch de ressources. Adapté de Benhamou & Collet (2015). 6
- Figure I-4: Exemple de simulation de recherche en aire restreinte par une marche brownienne composite. Les flèches indiquent la direction du mouvement, les points correspondent aux proies. Les proies détectées sont marquées par une étoile. Adapté de Benhamou (1992). 7
- Figure I-5: Représentation graphique de la durée optimale de temps passé dans un patch de ressource. La quantité d'énergie e augmente avec le temps passé dans un patch (i.e. $e=e[t]$), mais le gain d'énergie instantané décroît avec le temps, d'où la courbure de la fonction de gain $e=e[t]$. T représente l'unité de temps pour voyager d'un patch à un autre. Le taux de gain d'énergie est $e[t]/(T+t)$, représenté par la ligne droite connectant le point $-T$ sur l'axe temporel au point $(t,e[t])$ de la fonction de gain. Le temps optimal (t_{opt}) passé dans un patch est celui auquel le taux $[t]/(T+t)$ est maximisé, i.e. quand la ligne bleue est tangente à la courbe de fonction de gain. Plus T augmente, plus t_{opt} augmentera aussi (e.g. courbe verte). Adapté de Charnov (1976). 8
- Figure I-6: Relation hypothétique entre les échelles spatiales et temporelles des processus et la prédictibilité. Plus l'échelle spatiale d'un système est grande, plus son échelle temporelle l'est également. Les études menées sur de longues périodes à des échelles spatiales fines ont une faible capacité de prédiction. Les études menées à proximité des fonctions d'échelle spatio-temporelle ont un pouvoir de prédiction plus élevé. Adapté de Wiens (1989). 13
- Figure I-7: Type de mouvements d'un prédateur à approvisionnement centralisé. Le cercle noir représente la colonie, le trait représente le trajet de l'individu. Adapté de Weimerskirch (2007). 14
- Figure I-8: Modèle conceptuel de l'utilisation des ressources dans le temps chez 3 types de population. Les flèches représentent les individus et les ronds les différentes proies, reflétant l'utilisation des ressources. (a) Population spécialistes et individus spécialistes ; (b) Population généraliste et individus généralistes ; (c) Population généralistes et individus spécialistes. Adapté de Zanden et al., (2010). 18
- Figure I-9: Menaces impactant les Procellariidés, Oceanitidés et Hydrobatidés classées par nombre d'espèces impactées. Adapté de Rodríguez et al., (2019). 22

Figure II-1: Gauche: Photographie d'un morphe sombre de puffin fouquet prise en Nouvelle Calédonie, Tubenoses Project © H.Shirihai. Droite : Photographie d'un morphe clair de puffin fouquet, © Brian Sullivan.....	35
Figure II-2: Gauche: Photographie d'un pétrel de Tahiti en vol au large de la Nouvelle Calédonie, Tubenoses Project © H.Shirihai. Droite : Photographie d'un pétrel de Tahiti et de son poussin dans leur terrier, © L.Faulquier.	37
Figure II-3: Limites de la Mer de Corail délimitée par l'Organisation Hydrographique Internationale (ligne noire) et frontières des ZEE de chaque pays. D'après Ceccarelli et al. (2013)	39
Figure II-4: Carte de la Nouvelle-Calédonie et de ses îles et récifs. La bathymétrie a été obtenue de https://carto.gouv.nc/arcgis/services/fond_relief/MapServer/WMSServer . La carte a été réalisée avec QGIS version 2.1841 (URL: https://qgis.org/)	40
Figure II-5: Production primaire moyenne entre 1998 et 2007, estimée par satellite et exprimée en $\text{mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ (en couleur). Les lignes de contour représentent l'isoplèthe de nitrate exprimée en mètres, et les vecteurs représentent les courants géostrophiques exprimés en cm.s^{-1} . D'après Menkes et al. (2015).....	42
Figure II-6: Localisation des colonies étudiées, et des périodes de terrain réalisées pour chaque espèce. La zone hachée en orange représente l'emprise du Parc Naturel de la Mer de Corail. La bathymétrie a été obtenue de https://carto.gouv.nc/arcgis/services/fond_relief/MapServer/WMSServer . La carte a été réalisée avec QGIS version 2.1841 (URL: https://qgis.org/)	44
Figure II-7: photographies de la presqu'île de Pindaï. © A. Ravache.....	46
Figure II-8: Photographies de l'îlot Mato. © A. Ravache	47
Figure II-9: Photographies de l'îlot Canard. © pixalbum.net	47
Figure II-10: Photographies de la colonie de puffins fouquet de l'îlot Tiam'bouene. © T. Berr	48
Figure II-11: Photographies de la colonie de pétrels de Gould située dans les Monts Dzumac, dans la chaîne montagneuse centrale de la Grande Terre. © A. Ravache	49
Figure II-12: Photographies de l'îlot Loop. © E. Vidal et A. Ravache	50
Figure II-13: Photographies de l'îlot Némou. © A. Ravache	51
Figure II-14: Exemple de niches isotopiques à 2 dimensions de 5 espèces d'oiseaux, basées sur les valeurs isotopiques moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de cellules sanguines. (ST= sterne fuligineuse, RFB= fou à pieds rouges, MB= fou masqué, GF= frégate du pacifique, BB= fou brun). Adapté de Young et al. (2010).....	57
Figure III-1: New Caledonia, showing the location of the 4 wedge- tailed shearwater (WTS) colonies: Pindaï (yellow), Temrock (purple), Canards (green) and Mato (red)	70

Figure III-2: Distribution of the duration of foraging trips for all colonies combined	76
Figure III-3: Relationship between duration of foraging trips and maximum range for the 4 colonies studied in New Caledonia. Regression lines are shown for each colony	77
Figure III-4: Two successive trips of a bird from the Pindai colony (orange triangle): a short trip close to the colony, followed by a long trip with commuting straight section, and 2 zones of active area-restricted search (ARS) foraging (ellipses). The colours indicate activity as determined by the expectation maximization binary clustering (EMBC) method. LL: low-speed low turn; LH: low-speed high turn; HL: high-speed low turn; HH: high-speed high turn	78
Figure III-5: Proportion of the different behaviours during foraging trips during the day and at night. See Figure 4 for definitions	78
Figure III-6: Foraging trips of GPS-tracked WTS from four colonies in New Caledonia superimposed on a bathymetric map of the eastern Coral Sea.	79
Figure III-7: Kernel distribution (90%, 50%) of GPS-tracked WTS from four colonies in New Caledonia during foraging (main figure for long trips, inset for short trips)	80
Figure III-8: Distribution of water depths foraged over during short and long trips by WTS from the four colonies	81
Figure III-9: (A) Movement of WTS from 3 colonies in New Caledonia (blue star) during the non-breeding season. Birds were tracked by GLS loggers. (B) Kernel distribution (50%) of WTS from 3 colonies in New Caledonia. Green perimeter: 50% kernel distribution of birds breeding on Heron Island, Great Barrier Reef (green dot) (McDuie & Congdon 2016).....	83
Figure III-10: Depth distribution of the waters where WTS from 3 colonies in New Caledonia occur during the non-breeding season	85
Figure IV-1: Map of New Caledonia, showing the location of the four wedge-tailed shearwaters breeding colonies used in this high resolution GPS study of foraging behavior. Inset shows the position of New Caledonia at the eastern edge of the Coral Sea.	101
Figure IV-2: Results from generalized additive models that assessed self-provisioning and chick-provisioning foraging trip durations of WTS from 4 study colonies on New Caledonia, and the relationships with the phase of the moon at the time of departure from the colony. The figure shows a clear relationship with self-provisioning trips (n = 50, dashed line and circles represent individual trips), but no effect of the moon on chick-provisioning trips (n = 120, solid line and triangles)	106
Figure IV-3: Frequency distribution of wedge-tailed shearwaters arrivals to the colony according to the presence of the moon for (a) all trips, (b) chick-provisioning trips and (c) self-provisioning trips. Sample sizes (number of arrivals to the colony) are as follows: moonless part of nights, n = 55; moonlit part of the night, n = 86; outside the complete night, n = 19	107

Figure IV-4: Percentage of time allocated to each behavior (foraging, extensive search, resting or commuting) by New Caledonia breeding wedge-tailed shearwaters, according to the time of day. The dark grey parts represent the night, the light grey parts the dawn and dusk and the white part the day..... 108

Figure IV-5 : Proportion (mean \pm SE) of behaviors (foraging, extensive search, resting, commuting) assigned along the tracks of New Caledonia breeding wedge-tailed shearwaters according to the presence of the sun and the moon (day, moonlit part of the night or moonless part of the night) 109

Figure V-1: Location of the three study sites in New Caledonia: Nemou islet, a Tahiti petrel (TP) colony, Canard islet, a wedge-tailed shearwater (WTS) colony, and Mato, where WTS and TP breed in sympatry. The insert shows the position of New Caledonia in the South West Pacific. Loyalty Islands are visible at the top of the map. Bathymetry map was obtained from http://carto.gouv.nc/arcgis/services/fond_relief/MapServer/WMSServer. The map was created using QGIS version 2.18(QGIS Development Team 2018) (URL: <https://qgis.org/>). 124

Figure V-2: Periods of tracking for each species, and the extent of the breeding period of wedge-tailed shearwater (WTS) in New Caledonia, from the return of breeding adults to colonies (end of October) to chick fledging (May). Breeding and chick-rearing periods for Tahiti petrel (TP) are not shown as little prior information is available. Pictures are © Tubenoses Project, Hadoram Shirihai. 125

Figure V-3: Top panel: Kernel density estimate of the various breeding periods observed for the Tahiti petrel (TP) on Nemou Islet from July 2018 to March 2020. The top colored rectangles represent the breeding season of wedge-tailed shearwater (WTS). Bottom panel: Breeding periods of TP monitored on Nemou Islet. Each bar represents a burrow. 133

Figure V-4: Foraging trips of GPS-tracked wedge-tailed shearwaters from Mato (red) and Canard (pink), and Tahiti petrel from Nemou (yellow) and Mato (orange). Blue dots represent the three study colonies. The three islands close to New Caledonia north coast are the Loyalty Islands, the islands further north are part of the Vanuatu archipelago. Bathymetry data were extracted from 'ETOPO1 Global ReliefModel' from 'National Oceanic and Atmospheric Administration'. The map was created using the package ggplot2 version 3.3.2(Wickham 2016a) in R version 3.6(R Core Team 2018) (URL: <http://www.r-project.org/index.html>)... 135

Figure V-5: Distribution of foraging trip duration for Tahiti petrels (A) and wedge-tailed shearwaters (B). Time spent at sea during the foraging trips of TP (C) and WTS (D). 136

Figure V-6 : Proportion of the four behaviors assigned by EMbC along the tracks of Tahiti petrel (TP) and wedge-tailed shearwaters (WTS). Dots represent outliers. 137

Figure V-7: Percentage of time allocated to each behavior by breeding Tahiti petrels (left) and wedge-tailed shearwater (right), according to the time of day. The dark grey parts represent the night, the light grey parts the dawn and dusk, and the white part represents daytime. 138

Figure V-8: 90 % Utilization distributions (UDs) of foraging GPS locations of Tahiti petrels (TP) and wedge-tailed shearwater (WTS). The overlap between UD 90 % is represented in purple. Bathymetry data were extracted from 'ETOPO1 Global ReliefModel' from 'National Oceanic

and Atmospheric Administration'. The maps were created using the package ggplot2 version 3.3.2(Wickham 2016a) in R version 3.6(R Core Team 2018) (URL: <http://www.r-project.org/index.html>)..... 139

Figure V-9: Frequency distribution of the depth of intensive foraging and extensive search bouts of Tahiti petrels (A) and wedge-tailed shearwaters (B). 140

Figure V-10: Isotopic bivariate niche space of Tahiti petrels (TP, orange triangles) and wedge-tailed shearwaters (WTS, red dots). SEA_C are represented by the solid bold lines. 141

Figure V-11: Relationship between $\delta^{15}\text{N}$ (A) or residuals $\delta^{13}\text{C}$ (B) values in red blood cells and plasma for Tahiti petrels (TP, orange) and wedge-tailed shearwaters (WTS, red). Lines indicate linear regressions and grey shadows their 95% confidence interval. R² and p-values of the models are represented in the boxes of corresponding colors. Significant p-values are indicated in bold..... 142

Figure V-12: Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) plot based on the presence/absence data derived from the DNA metabarcoding analyses of wedge-tailed shearwaters (WTS) and Tahiti petrels (TP) regurgitate samples. Dots represent the samples, ellipses show the clustering of the different samples according to species, and lines represent the distance of samples to the centre of the ellipse..... 144

Figure VI-1: Carte représentant les 5 sites d'étude considérés dans ce chapitre, ainsi que la bathymétrie de la zone géographique. Les triangles représentent les emplacements des colonies : rouge : îlot Mato, violet : îlot Canard, vert : presqu'île de Pindai, orange : îlot Tiam'bouene, bleu : îlot Loop. La ligne continue noire représente les limites de la ZEE calédonienne. Les données bathymétriques ont été extraites d' 'ETOPO1 Global ReliefModel' du 'National Oceanic and Atmospheric Administration'. 158

Figure VI-2: Carte illustrant les trajets alimentaires des puffins fouquet d'une durée strictement supérieure à 3 jours..... 164

Figure VI-3: Carte représentant les points de présence correspondant à 3 comportements d'alimentation consécutifs (rouge) et les points de pseudo-absence associés (noir). La ligne bleue représente les limites de la ZEE calédonienne..... 165

Figure VI-4: Importance relative moyenne de chaque variable explicative du SVM, déterminée par le package R 'vip' configuré avec 10 itérations..... 166

Figure VI-5: Prédiction de la probabilité d'alimentation des puffins fouquet issues du modèle statistique dans la zone maritime entourant la Nouvelle Calédonie (gauche) et erreur standard de cette probabilité à l'échelle du mois (droite) pour les mois de mars (haut) et avril (bas) 2017. Le trait continu bleu indique les limites de la ZEE calédonienne..... 167

Figure VI-6: Prédiction de la probabilité d'alimentation des puffins fouquet issues du modèle statistique dans la zone maritime entourant la Nouvelle Calédonie (gauche) et erreur standard de cette probabilité à l'échelle du mois (droite) pour les mois de mars (haut) et avril (bas) 2018. Le trait continu bleu indique les limites de la ZEE calédonienne..... 168

Figure VI-7 : Prédiction de la probabilité d'alimentation des puffins fouquet issues du modèle statistique dans la zone maritime entourant la Nouvelle Calédonie (gauche) et erreur standard de cette probabilité à l'échelle du mois (droite) pour les mois de mars (haut) et avril (bas) 2019. Le trait continu bleu indique les limites de la ZEE calédonienne..... 169

Figure VI-8: Prédiction de la probabilité d'alimentation des puffins fouquet issues du modèle statistique dans la zone maritime entourant la Nouvelle Calédonie (haut) et erreur standard de cette probabilité (bas) moyenné pour les mois de mars et avril 2017, 2018 et 2019. Le trait continu bleu indique les limites de la ZEE calédonienne. 170

Liste des tableaux

Tableau I-1 : Classification des familles contenant des oiseaux marins au sens large (d'après del Hoyo & Collar 2014). Le nombre d'espèces considérées comme des oiseaux marins dans chaque famille et sous-famille est indiqué. Les familles contenant des oiseaux marins « vrais » sont indiquées en gras. D'après Bourgeois (2020).....	10
Tableau II-1: Caractéristiques principales des sites d'étude.....	45
Table IV-1 : Foraging parameters of wedge-tailed shearwaters studied during the 2017-2018 breeding season in New Caledonia	105
Table IV-2: Proportion (mean \pm SE) of behaviour (foraging, extensive search, resting, commuting) carried out by breeding wedge-tailed shearwaters in New caledonia. Results are presented for night and day confounded (All), during the day (Day), during the night (Night), during the moonless part of the night (Moonless) or during the moonlit part of the night (Moonlit).....	108
Table IV-3: Summary tables of linear models explaining trends in nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and carbon ($\delta^{13}\text{C}$) isotopic values from blood plasma of wedge-tailed shearwater as a function of their percentage of nocturnal foraging, colony and year of sampling. Intercept represent the year 2017 and the site Canard islet.....	110
Table V-1: Table summarizing the number of repeated trips recorded per individual for each species.	127
Table V-2: Numbers of GPS-tracked individuals, trips obtained and GPS-locations, and trip parameters of Tahiti petrel (TP) and wedge-tailed shearwater (WTS) from three colonies in New Caledonia. n represents the number of trips taken into account in the analysis. Adjusted p-values are computed from Tukey HSD post-hoc tests, following an ANOVA.....	134
Table V-3: Percentage of 90% UD overlap (see Material & methods section) among foraging areas of the three study colonies by species (WTS = wedge-tailed shearwater, TP = Tahiti petrel).....	138
Table V-4: Total areas (TA), corrected standard ellipse areas (SEAc), and Bayesian standard ellipse areas (SEAB), all expressed in $\% \text{ } ^\circ^2$, of Tahiti petrels (TP) and wedge-tailed shearwaters (WTS) red blood cells.....	142
Tableau VI-1: Résumé des variables utilisées dans le modèle, leur unité, source, et résolution spatiale et temporelle.	161

CHAPITRE I. INTRODUCTION GENERALE



I.1. La recherche alimentaire : paramètre crucial de la vie des animaux

L'étude des **stratégies de déplacement et d'alimentation** est cruciale en termes de compréhension du fonctionnement des écosystèmes et de conservation des populations, des espèces et des espaces, particulièrement chez les **prédateurs supérieurs** (Louzao et al. 2011; Raymond et al. 2015). En effet, leur étude permet la détermination de mesures de conservation adaptées aux espèces considérées, par une meilleure compréhension des habitats utilisés au cours du cycle de vie. Elle permet de déterminer l'échelle spatiale à laquelle les mesures doivent être prises, et de mettre en place des mesures flexibles dans le temps et dans l'espace afin de réduire les impacts des activités humaines. De plus, l'identification du comportement et de la distribution des prédateurs supérieurs permet d'identifier des aires qui sont importantes pour les prédateurs eux-mêmes, mais également des aires d'importance écosystémique plus large, comme des régions où la productivité et la biomasse aux niveaux trophiques inférieurs sont plus élevées (Worm et al. 2005; Sergio et al. 2006, 2008).

Le **comportement de recherche alimentaire** est défini comme l'ensemble des activités de recherche, de capture et d'ingestion de proies par un organisme. C'est une activité fondamentale pour les animaux afin de fournir l'énergie nécessaire au maintien de leur métabolisme interne, à la reproduction et à la majeure partie de leurs activités. La recherche alimentaire peut occuper un important budget temps chez les organismes, réduisant alors le temps disponible pour d'autres activités comme la recherche de partenaires, les soins parentaux ou l'évitement de la prédation. Les organismes font donc face à un compromis entre le temps passé à rechercher leur nourriture et leurs autres activités (Schreiber & Burger 2001).

La sélection naturelle impacte les comportements de recherche de nourriture chez les animaux. Les comportements ou décisions non bénéfiques à la survie et/ou à la reproduction auront moins de chance de persister au sein d'une population que des comportements bénéfiques à l'obtention de ressources énergétiques. En effet, les individus les plus efficaces dans leur capacité d'exploiter les ressources ont un taux de survie plus élevé, plus d'énergie à allouer à la reproduction et donc une meilleure valeur sélective. Ces individus seront alors avantagés par la sélection naturelle.

C'est en se basant sur cette théorie que fut développé le modèle d'écologie comportementale de la **stratégie optimale de recherche de nourriture** (« *Optimal Foraging Theory* » ; Charnov

1976). Ce modèle mathématique théorique vise à prédire la stratégie optimale que l'animal peut utiliser afin d'obtenir le plus de bénéfices énergétiques à moindre coût. Il prend en compte 4 aspects de la recherche de nourriture : le **régime alimentaire**, le **choix du patch**¹, **l'exploitation du patch** et les **déplacements** de l'organisme considéré (Pyke et al. 1977). Lorsqu'un individu recherche de la nourriture, il va rencontrer différents types de ressources qu'il va choisir de consommer, ou bien choisir de continuer son déplacement vers un autre type de ressource (MacArthur & Pianka 1966). Ces ressources ne sont généralement pas distribuées de façon uniforme, mais plutôt sous forme de patches. Un organisme à la recherche de nourriture doit donc trouver et choisir quels patches visiter (MacArthur & Pianka 1966), combien de temps passer dans chacun et à quel moment se diriger vers un nouveau patch de ressource (Charnov 1976). Lorsqu'il décide de changer de patch, il doit alors décider de sa direction, sa vitesse et sa possible destination, résultant en différents patrons de déplacements (Siniff & Jessen 1969). L'organisme recherchant de la nourriture aura plutôt intérêt à maximiser le temps passé dans un patch afin de pouvoir en consommer les ressources avant de se diriger vers un nouveau patch de ressource. On parle alors de stratégie de **recherche en zone restreinte** (« *Area restricted search* »). L'individu alterne alors des phases de déplacements rapides et directifs pour rencontrer de nouveaux patches avec des phases de déplacements plus lents et sinueux afin de pouvoir rechercher et consommer localement les ressources au sein d'un patch (Viswanathan et al. 1999).

Cette théorie est à la base de nombreux modèles visant à simuler et expliquer les déplacements d'individu lors de leur recherche de ressources au sein de l'environnement.

1.1.1. Théories des stratégies de déplacements de recherche alimentaire

Lorsqu'il cherche à s'alimenter, l'individu doit prendre des décisions de déplacement dans un environnement potentiellement inconnu afin d'**optimiser sa recherche de nouveaux patches de ressources**. Le déplacement de l'individu peut être modélisé par des **marches aléatoires** (Benhamou 1992). On suppose alors que l'individu se déplace par étapes successives, appelées « pas » dans un environnement où les ressources sont distribuées aléatoirement ou non. Chaque pas est caractérisé par sa direction et sa longueur (i.e. l'orientation et la vitesse

¹ Patch : du fait de la nature hétérogène de la distribution des proies en milieu marin, celle-ci sont parfois concentrées sur une petite zone, que nous définirons par des « patches » d'habitats marins favorables à l'alimentation dans ce premier chapitre.

de déplacement de l'individu). Les valeurs de direction et de longueur peuvent être tirées de façon probabiliste dans des distributions mathématiques (Fig. I-1). Lorsque la longueur suit une distribution gaussienne et les angles une direction uniforme, on parle alors de **mouvement brownien**, utilisé originellement pour décrire le mouvement aléatoire d'une particule immergée dans un fluide (Brown 1828). On néglige ici le temps d'exploitation des ressources en estimant que l'organisme consomme directement les ressources rencontrées. On peut alors calculer la quantité de ressources consommées en fonction du nombre de pas. Ainsi, on peut déterminer les distributions mathématiques définissant l'orientation et la longueur des pas qui vont maximiser la rencontre avec les ressources.

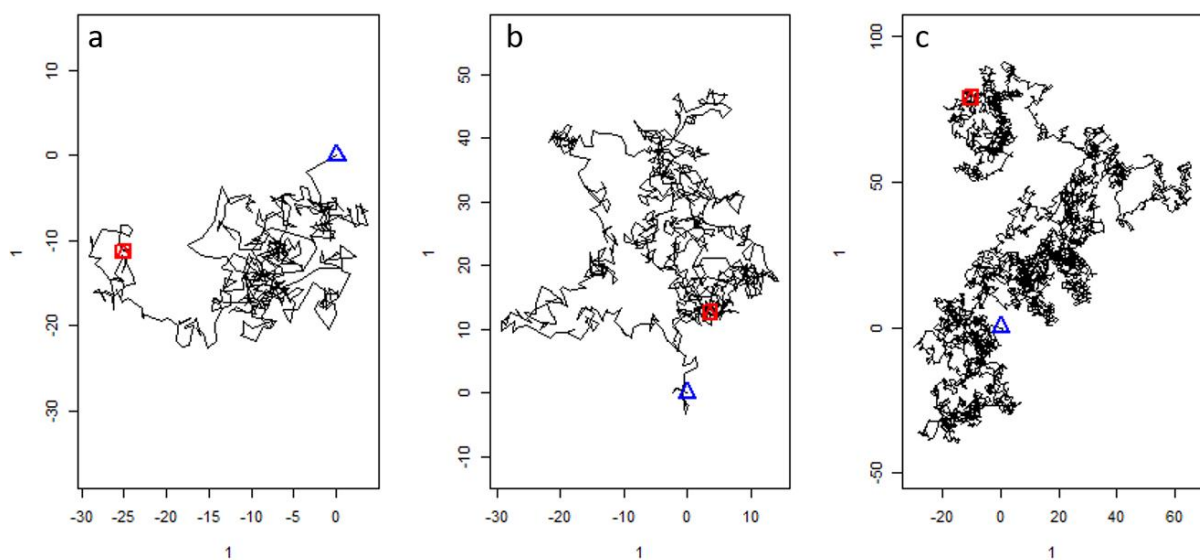


Figure I-1: Exemples de marches aléatoires browniennes simulées sous R avec le package *adehabitatLT* (Calenge 2013). Le triangle bleu représente le point de départ et le carré rouge le point d'arrivée après 500 (a), 1000 (b) et 5000 (c) pas de longueur constante.

Si les ressources sont distribuées de façon uniforme dans l'environnement, alors la stratégie optimale de recherche consiste en un déplacement rectiligne (Bartumeus et al. 2005). Cependant, cette distribution est rarement observée dans la nature. Lorsque les ressources sont distribuées de façon hétérogène (en « patches »), se déplacer en ligne droite ou en marche aléatoire avec un pas constant devient moins efficace.

L'hypothèse de la **marche de Lévy** (Shlesinger et al. 1993) propose une approche de stratégie de déplacement mieux adaptée à la recherche dans un environnement hétérogène. Elle propose que la solution optimale de déplacement dans un environnement inconnu de l'individu consiste en des pas successifs dont les angles sont tirés dans une loi uniforme entre

0° et 360°, et les longueurs de pas tirées dans une loi de puissance inverse déterminée par un paramètre descriptif μ (Viswanathan et al. 1999). Cette méthode résulte en un grand nombre de déplacements sur de petites distances et un nombre plus faible de grands pas. Plus μ est faible, plus les grands pas sont fréquents et plus on s'approche d'un déplacement rectiligne. Plus μ est grand, plus les petits pas sont fréquents et plus on se rapproche d'une marche aléatoire ou mouvement brownien (Fig. I-2). Selon ce modèle, avec $\mu=2$, l'organisme alterne donc des phases de recherche intense au sein d'un patch de ressources et des déplacements plus larges lui permettant de changer de patch (Fig. I-2).

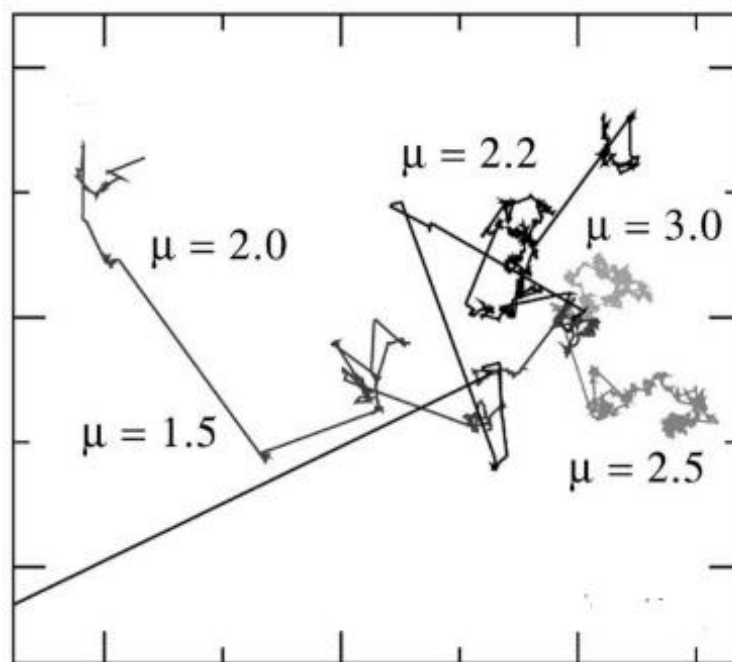


Figure I-2: Exemples de marches de Lévy pour différentes valeurs du paramètre μ .

Cependant, la limite principale de la marche de Lévy pour la simulation de recherche de nourriture est que la probabilité d'effectuer des grands pas ou des petits pas ne dépend pas ici de l'individu et de sa perception de l'environnement. La rencontre avec des ressources n'induit pas de modification du comportement de l'individu. Ainsi, les zones où l'individu effectue des phases de recherche intense ne correspondent pas forcément aux zones où se situent les ressources (Fig. I-3).

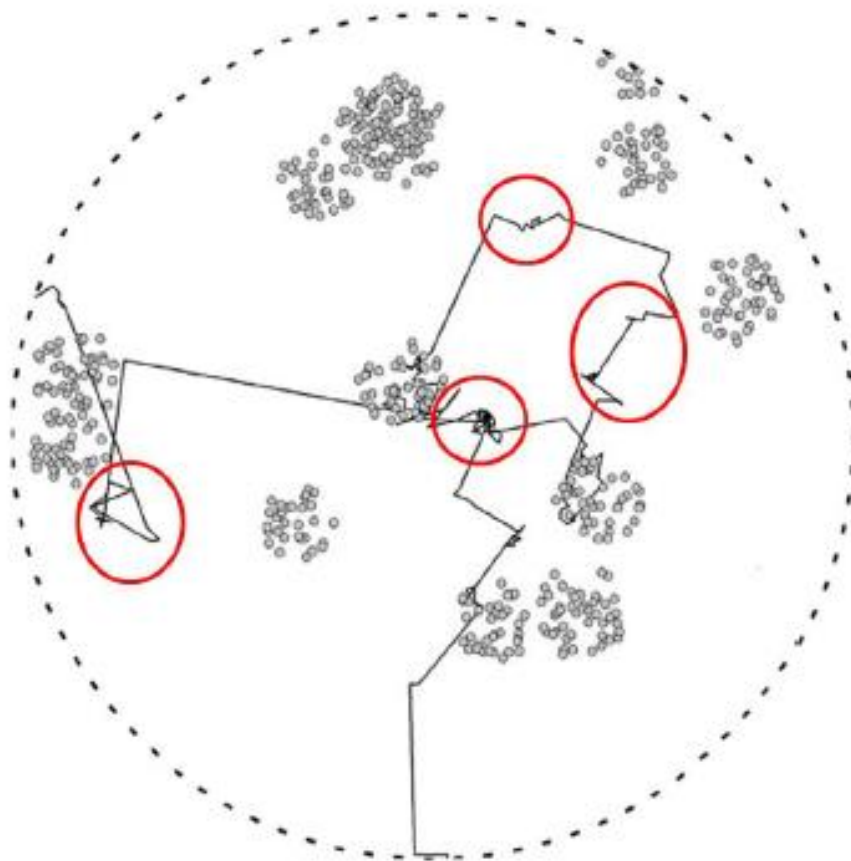


Figure I-3: Exemple de simulation d'une marche de Lévy avec un paramètre $\mu=2$ dans un environnement contenant des ressources distribuées de façon hétérogène en patches. Les cercles rouges indiquent les zones de recherche en aire restreinte. Dans cet exemple, la recherche plus intensive se fait en dehors de patch de ressources. Adapté de Benhamou & Collet (2015).

D'autres modèles permettent de simuler des stratégies de déplacement en prenant en compte l'environnement rencontré. Par exemple, la **marche brownienne composite** consiste à un déplacement rectiligne jusqu'à rencontrer un patch de ressources, puis à effectuer une succession de pas très courts dans des directions aléatoires (i.e. marche brownienne ; Benhamou, 1992). Ainsi, l'organisme effectue une recherche de nourriture à petite échelle après avoir rencontré une première proie (Fig. I-4). Après un certain temps sans détecter de nouvelles proies, il reprend alors un déplacement rectiligne dans une direction aléatoire afin de rencontrer de nouveaux patches de ressources. Ce modèle implique que l'observation de déplacements rectilignes chez un organisme indique qu'il n'a pas rencontré de ressources, tandis que des déplacements plus sinueux traduisent une rencontre avec une proie. Cela a donc une forte implication pour la détermination des comportements des animaux en fonction de leurs motifs de déplacement.

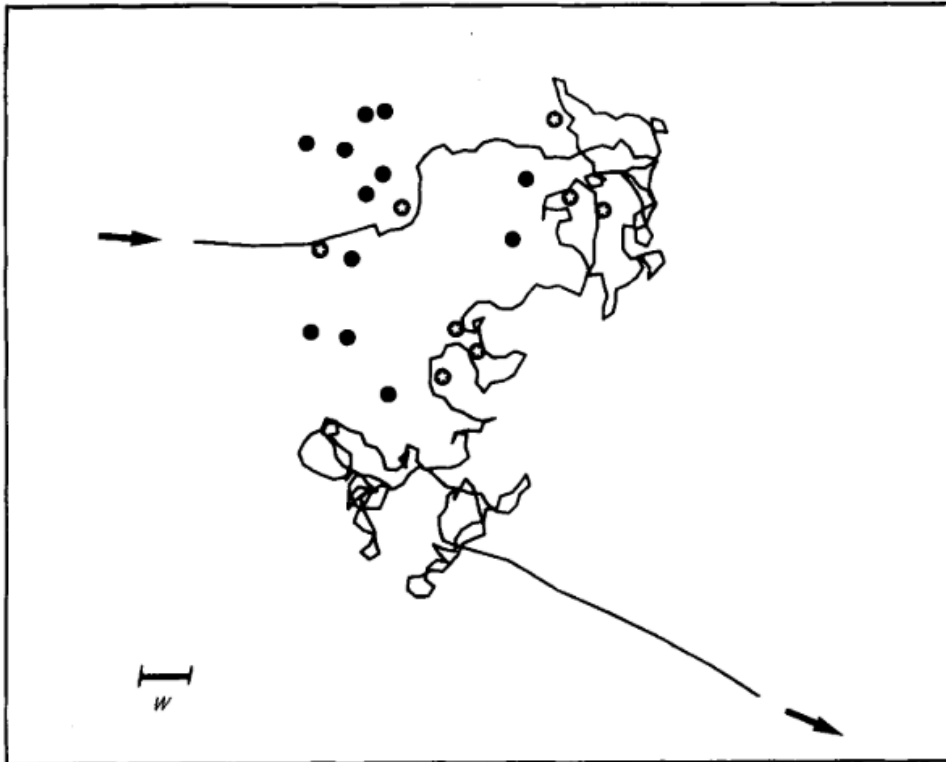


Figure 1-4: Exemple de simulation de recherche en aire restreinte par une marche brownienne composite. Les flèches indiquent la direction du mouvement, les points correspondent aux proies. Les proies détectées sont marquées par une étoile. Adapté de Benhamou (1992).

Cependant, toutes ces approches considèrent que l'organisme ne possède pas d'informations sur son environnement. Il existe d'autres approches prenant en compte la mémoire des individus, et leur capacité à retrouver des zones visitées antérieurement. Plus l'individu possède des informations sur la localisation des ressources, plus il est efficace dans sa recherche et meilleure est sa fitness (McNamara & Dall 2010). Cependant, dans le cas de proies très mobiles qui se déplacent de manière stochastique et sans préférences spatiales, l'individu a plutôt intérêt à ne pas mémoriser d'information sur la localisation de la rencontre avec des proies.

1.1.2. Théories du temps passé dans un patch de ressource alimentaire

Un individu devrait persévérer dans une certaine activité tant que les gains énergétiques en fonction du temps passé à réaliser cette activité sont supérieurs aux coûts. Théoriquement, un nouveau patch de ressources permet l'acquisition rapide de nourriture. Mais le taux d'acquisition diminue avec le temps passé dans ce patch à mesure que l'organisme en épuise les ressources. Le déplacement vers un nouveau patch induit un coût énergétique pour l'individu. Néanmoins, le taux d'acquisition de ressource va diminuer jusqu'à ce qu'il soit plus

avantageux pour l'organisme de se déplacer que de continuer à chercher de la nourriture dans le patch dans lequel il se trouve. La question principale du modèle d'exploitation d'un patch est donc de savoir comment l'organisme perçoit ce seuil.

Ce problème peut être représenté graphiquement et mathématiquement (Fig. I-5). La quantité d'énergie extraite d'un patch augmente avec le temps passé dans ce patch, mais le taux instantané de gain énergétique décline progressivement. Ce modèle simple prend également en compte le temps nécessaire pour se déplacer entre patches. Ainsi, le taux global d'énergie acquis par l'organisme lors de sa recherche de nourriture est le total d'énergie acquis par patch divisé par le temps total par patch, qui est la somme du temps passé dans chaque patch ajoutée au temps pris pour passer au patch suivant.

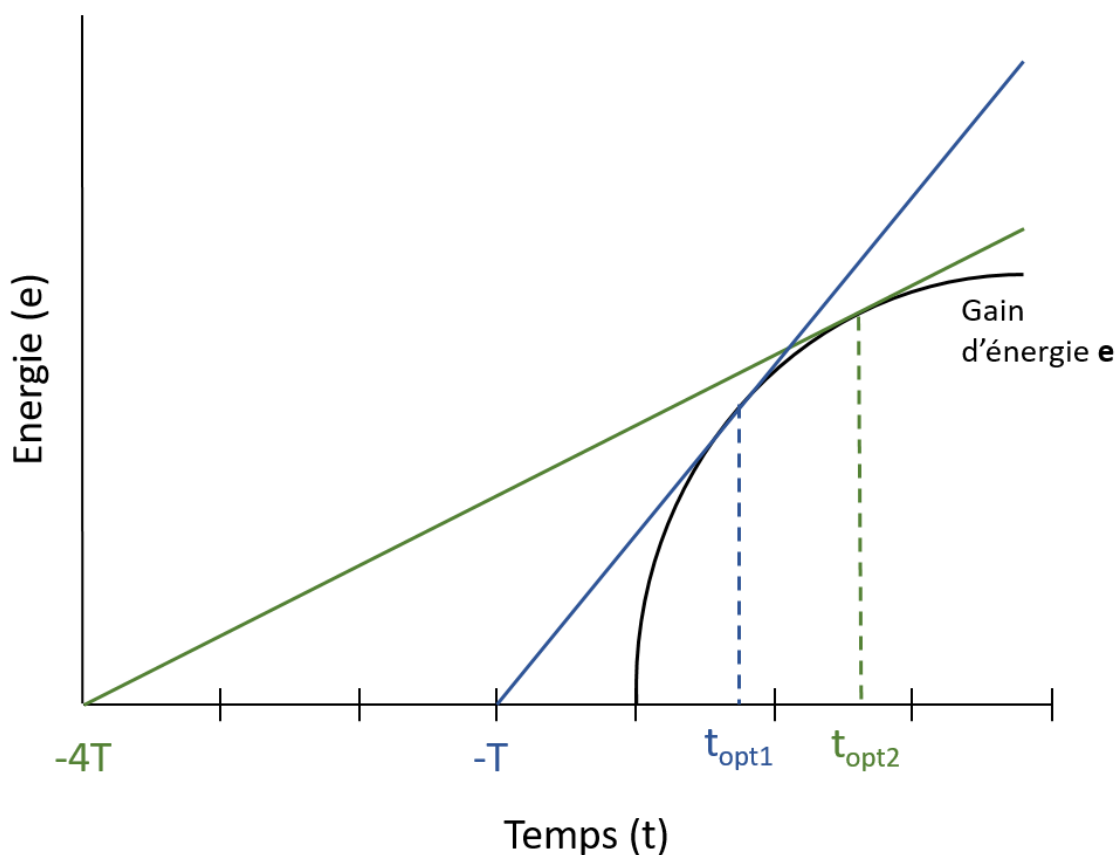


Figure I-5: Représentation graphique de la durée optimale de temps passé dans un patch de ressource. La quantité d'énergie e augmente avec le temps passé dans un patch (i.e. $e=e[t]$), mais le gain d'énergie instantané décroît avec le temps, d'où la courbure de la fonction de gain $e=e[t]$. T représente l'unité de temps pour voyager d'un patch à un autre. Le taux de gain d'énergie est $e[t]/(T+t)$, représenté par la ligne droite connectant le point $-T$ sur l'axe temporel au point $(t,e[t])$ de la fonction de gain. Le temps optimal (t_{opt}) passé dans un patch est celui auquel le taux $[t]/(T+t)$ est maximisé, i.e. quand la ligne bleue est tangente à la courbe de fonction de gain. Plus T augmente, plus t_{opt} augmentera aussi (e.g. courbe verte). Adapté de Charnov (1976).

Ce modèle simplifié prédit donc que les organismes devraient rester plus longtemps dans un patch de ressources lorsque le temps de déplacement vers un nouveau patch augmente, si toutes les autres variables restent constantes. Il prédit également que si la qualité générale de l'habitat augmente (i.e. une fonction de gain plus raide) alors les organismes passeront moins de temps dans chaque patch. Ce modèle simplifié implique que l'énergie dépensée par les organismes est la même lors de la recherche et l'acquisition des ressources dans un patch et le voyage entre les patches, ce qui est rarement le cas en milieu naturel. Cela n'affecte cependant pas les conclusions qualitatives du modèle.

Ce modèle a depuis été largement décliné et amélioré sur beaucoup de plans. Certains chercheurs y ont intégré par exemple le risque de prédation, ou les situations où les organismes rencontrent plusieurs ressources alimentaires simultanément plutôt que de façon séquentielle. Le modèle classique suppose que l'organisme à la recherche de nourriture est adapté aux conditions environnementales comme s'il possédait des informations exactes sur la qualité des patches et des proies et sur leur taux de rencontre. De façon plus réaliste, ces variables sont instables et l'organisme va devoir adapter son comportement en fonction de celles-ci. Néanmoins, ce type de modèles permet de déterminer l'importance d'une certaine zone dans le comportement d'alimentation d'un individu en fonction du temps passé dans cette zone. Ce type d'approche est utilisé aujourd'hui pour déterminer *a posteriori* les zones utilisées pour s'alimenter par des individus suivis par des dispositifs GPS (e.g. Fauchald and Tveraa, 2003).

Toutes ces approches théoriques sur les stratégies d'alimentation permettent de faire des prédictions sur les comportements adoptés par les organismes, ainsi que d'expliquer des comportements observés *in natura*. Ces approches théoriques sont à la base des méthodes d'identification comportementale des animaux à partir de données de déplacement. Elles seront utilisées dans cette thèse pour mieux comprendre les **stratégies d'alimentation et d'exploitation de l'espace océanique** de certains **oiseaux marins**.



















1.2. La recherche alimentaire chez les oiseaux marins

Du fait de leurs caractéristiques particulières, les oiseaux marins représentent des modèles d'étude idéaux de la recherche alimentaire en milieu marin. Ils sont accessibles en grand nombre sur les colonies où ils se reproduisent, et sont donc plus faciles à étudier que des espèces se déplaçant exclusivement en milieu marin.

1.2.1. Caractéristiques des oiseaux marins

Les oiseaux marins ne constituent pas une entité taxonomique particulière mais sont plutôt répartis dans différents groupes phylogéniques. On dénombre au total 371 espèces d'oiseaux marins au sens large, dont 337 sont des oiseaux marins « vrais » se nourrissant exclusivement en mer (Nombre variable selon les critères et la classification taxonomique considérée ; Croxall et al. 2012; del Hoyo et al. 2014; Dias et al. 2019; IUCN 2020) appartenant à plusieurs familles (Tableau I-1)

Tableau I-1 : Classification des familles contenant des oiseaux marins au sens large (d'après del Hoyo & Collar 2014). Le nombre d'espèces considérées comme des oiseaux marins dans chaque famille et sous-famille est indiqué. Les familles contenant des oiseaux marins « vrais » sont indiquées en gras. D'après Bourgeois (2020)

Ordre	Famille	Sous-famille	Espèces	Nombre d'espèces
Anseriformes	Anatidae	Anatinae	Canards marins	 23
Charadriiformes	Alcidae	Alcinae	Pingouins, guillemots, mergules	 16
		Fraterculinae	Stariques, macareux	 9
	Laridae	Larinae	Goélands, mouettes	 49
		Sterninae	Sternes, noddis, gygis, guifettes	 40
		Scopolacidae	Phalaropodinae	Phalaropes
	Stercorariidae		Labbes	 7
Gaviiformes	Gaviidae		Plongeurs	 5
Pelecaniformes	Pelecanidae		Pélicans	 3
Phaethontiformes	Phaethontidae		Phaétons	 3
Podicipediformes	Podicipedidae		Grèbes	 4
Procellariiformes	Diomedeidae		Albatros	 22
	Hydrobatidae		Océanites boréaux	 18
	Oceanitidae		Océanites austraux	 9
	Procellariidae		Pétrels, puffins, fulmars, prions, puffinures	 98
Sphenisciformes	Spheniscidae		Manchots, gorfous	 18
Suliformes	Fregatidae		Frégates	 5
	Phalacrocoracidae		Cormorans	 30
	Sulidae		Fous	 10

Leur caractéristique commune est de se nourrir essentiellement en milieu marin (Schreiber & Burger 2001). Certaines espèces utilisent des habitats uniquement littoraux, tandis que d'autres se nourrissent également ou uniquement en milieu pélagique (e.g. manchots, sternes, fous, albatros, pétrels, puffins et pingouins), de la surface jusqu'à plusieurs centaines de mètres de profondeur (Brooke 2004). Cette caractéristique commune est à la base de **traits de vie** partagés par les oiseaux marins. Les traits de vie se définissent comme un ensemble de caractères morphologiques, physiologiques, démographiques et/ou éthologiques reliés directement à la survie et à la reproduction des organismes. Chez les oiseaux marins, ces traits de vie consistent principalement en leur longue espérance de vie, leur taille de couvée réduite, leur mode de vie colonial et leur monomorphisme sexuel présent

chez la plupart des espèces. Ces traits constituent ce qu'on appelle le **syndrome de l'oiseau marin** (« *seabird syndrome* », Gaston 2004). En effet, les oiseaux marins alternent des phases de vie en mer avec des phases de vie à terre où ils viennent se reproduire. Très vulnérables aux prédateurs durant cette période, ils se regroupent généralement sur des îles ou ilots isolés, le plus souvent exempts de mammifères. Ces îles étant de tailles modestes, les oiseaux sont souvent agrégés en colonies denses. Durant la période de reproduction, ils effectuent des trajets successifs depuis leur colonie vers leurs zones d'alimentation afin de se nourrir et simultanément couvrir leurs œufs ou nourrir leurs poussins. On parle alors d'**approvisionnement centralisé** (« *central place foraging* » ; Orians & Pearson 1979). Cette méthode d'alimentation particulière impose plusieurs contraintes à ces espèces. La plupart des oiseaux marins doivent être capables de se déplacer sur de longues distances pour trouver leur nourriture, puis retrouver leur nid, ce qui implique un important coût énergétique. L'alimentation des nombreux individus va tendre à réduire les ressources en proies à proximité directe de la colonie (**effet halo de Ashmole**, Ashmole, 1963), forçant les oiseaux à utiliser des zones d'alimentation plus éloignées. De plus, les ressources en milieu marin sont parfois distribuées en agrégats éphémères (Bakun 1996). Les poussins seront donc nourris de façon irrégulière. Ces contraintes communes à de nombreux oiseaux marins vont favoriser des traits de vie similaires. La difficulté d'accès aux ressources va induire une limitation de l'énergie disponible pour la reproduction. Cela avantage évolutivement la réduction de la taille des couvées et le rallongement du temps de croissance des poussins. Ces contraintes alimentaires vont également privilégier une maturité sexuelle tardive afin que les oiseaux soient devenus assez efficaces en termes de recherche de nourriture pour assumer leur survie et celle de leur(s) poussin(s). Certaines espèces d'oiseaux marins auront une saison de reproduction prenant place durant la période où les ressources sont les plus abondantes sur leur zone de reproduction. Enfin, afin de pouvoir maintenir un apport d'énergie suffisant au poussin, il est nécessaire que les deux parents s'impliquent de manière égale dans les soins parentaux. Ceci va donc favoriser le monomorphisme sexuel chez de nombreuses espèces d'oiseaux marins, bien que d'autres soient dimorphiques (Schreiber & Burger 2001).

1.2.2. Stratégies de recherche alimentaire chez les oiseaux marins

La recherche alimentaire chez les oiseaux marins est particulièrement importante durant la saison de reproduction car ils doivent alors simultanément subvenir à leurs propres besoins

et couvrir leur(s) œuf(s) ou nourrir leur(s) poussin(s) (Shaffer et al. 2003). Durant cette période, ils dépendent de ressources souvent éphémères, distribuées de façon hétérogène et parfois à grande distance des terres, et doivent retourner fréquemment à la colonie (Ashmole 1971). Les interactions entre les courants, la bathymétrie et d'autres processus physiques et biologiques conduisent à la production et l'agrégation de plancton dans des zones particulières (Dandonneau & Gohin 1984; McGillicuddy et al. 1998, 2007; Klein & Lapeyre 2009; Chelton et al. 2011). Ces mécanismes conduisent à l'hétérogénéité de la distribution des proies des oiseaux marins, directement ou indirectement liées à ces organismes planctoniques. Ces processus physiques et leurs composantes biologiques sont donc dépendants de l'échelle considérée, variant de large (plus de 1000 Km) à méso (100 à 1000 Km), à fine (1-100 Km) et à très fine échelle (moins d'1 Km). Ainsi, les patchs de proies à très fine échelle peuvent être contenus dans des patchs de plus grande échelle (**structure hiérarchique des patchs**; Kotliar & Wiens 1990). Plus l'échelle spatiale augmente, plus l'échelle de temps des processus physiques augmentera (Fig. I-6; Wiens, 1989). Il est donc important de prendre en compte l'échelle spatiale dans laquelle la recherche de nourriture prend place lorsqu'on étudie le comportement des oiseaux marins évoluant dans des environnements hétérogènes. Etant donné la forte variation spatio-temporelle de la distribution des proies des oiseaux marins, on s'attend à ce que leur effort de recherche varie avec l'échelle considérée (Fauchald 1999).

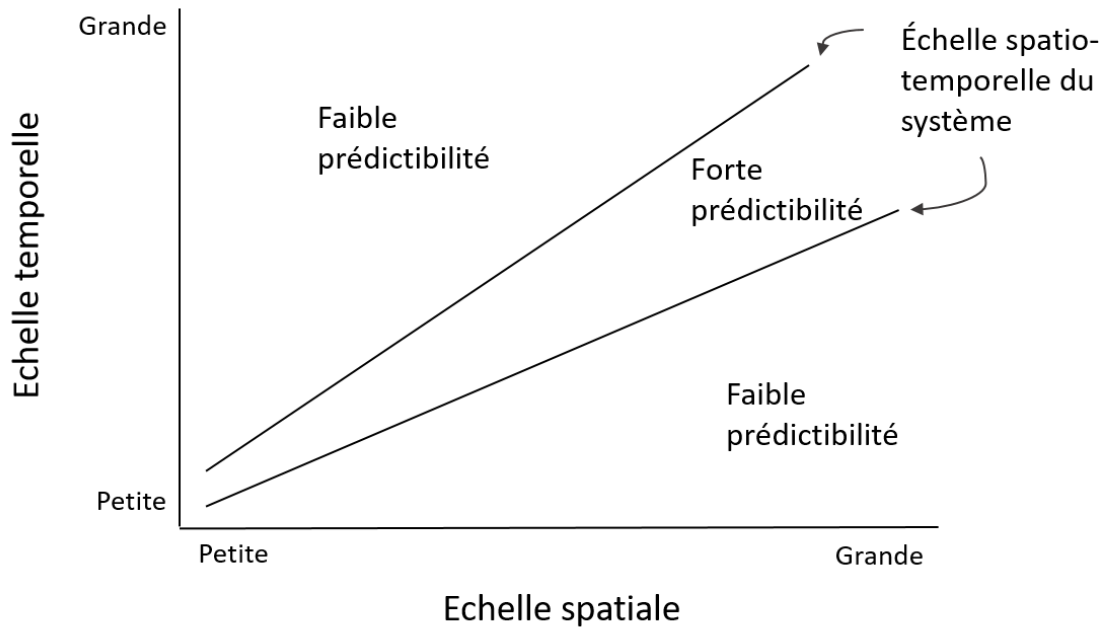


Figure I-6: Relation hypothétique entre les échelles spatiales et temporelles des processus et la prédictibilité. Plus l'échelle spatiale d'un système est grande, plus son échelle temporelle l'est également. Les études menées sur de longues périodes à des échelles spatiales fines ont une faible capacité de prédiction. Les études menées à proximité des fonctions d'échelle spatio-temporelle ont un pouvoir de prédiction plus élevé. Adapté de Wiens (1989).

La principale particularité des oiseaux marins est que de nombreuses espèces peuvent se déplacer sur de grandes distances rapidement, et donc rechercher de la nourriture à toutes les échelles mentionnées plus haut en quelques jours. Cependant, certaines espèces telles que les guillemots ou les cormorans ont des déplacements plus restreints, et se nourrissent uniquement dans les zones côtières. Un déplacement aléatoire (« *random walks* ») autour de la colonie ne représente pas une stratégie efficace de recherche de nourriture (Fig. I-7.a), et a rarement été observée (Weimerskirch 2007). Au contraire, on observe généralement un mouvement rectiligne et rapide depuis la colonie vers les zones d'alimentation, suivi de mouvements plus lents et sinueux, puis un retour vers la colonie suivant généralement le trajet de l'aller (Fig. I-7.b). Les mouvements lents et sinueux sont typiques du comportement de recherche en zone restreinte (« *Area restricted search* » ; Kareiva and Odell, 1987). Ce comportement est basé sur l'hypothèse qu'un animal en recherche de nourriture devrait augmenter son effort de recherche dans les aires où les ressources sont abondantes. Ceci se traduit donc par une diminution de sa vitesse et l'augmentation de la sinuosité de son trajet afin de rester dans cette zone profitable. Ce déplacement direct vers les zones d'alimentation suggère que certains oiseaux marins sont capables de prédire la localisation des zones où

trouver des ressources, possiblement de par leur expérience passée, par des informations sociales fournies par les conspécifiques, ou grâce à leurs capacités cognitives (Hamer et al. 2007; Weimerskirch 2007). Il se peut également que les individus effectuent des trajets en boucle, ne retournant pas vers leur colonie par le même chemin emprunté à l'aller (Fig. I-7.c). Durant ces deux types de trajets, les oiseaux marins peuvent s'arrêter plusieurs fois pour réaliser des recherches en zone restreinte.

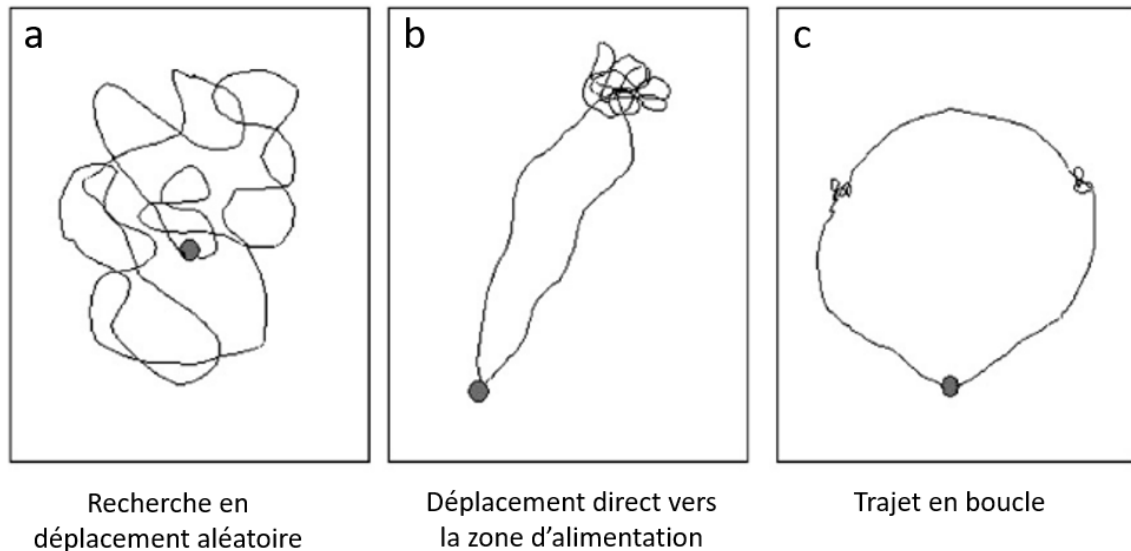


Figure I-7: Type de mouvements d'un prédateur à approvisionnement centralisé. Le cercle noir représente la colonie, le trait représente le trajet de l'individu. Adapté de Weimerskirch (2007).

Du fait de la structure hiérarchique des patchs de proies, les oiseaux marins modifient leur rayon de recherche en fonction de l'échelle dans laquelle ils se trouvent. Comme ce système est stochastique, l'oiseau doit estimer sa position dans le système par rapport à ses précédents succès de capture ou de détection de proies (Fauchald 1999). Si le succès est faible, il est probablement situé dans un patch de faible densité et de large échelle, et aura donc intérêt à étendre son rayon de recherche. Si au contraire le succès de détection est élevé, il est probablement situé dans un patch de forte densité et de petite échelle, et aura intérêt à réduire son rayon de recherche (Fauchald 1999). Comme le système est stochastique, plus particulièrement à petite échelle, la mémoire du succès de détection doit être « oubliée » plus rapidement que la mémoire de détection d'une proie dans un patch de large échelle. La capacité d'un prédateur à suivre un système stochastique tel que la distribution des proies en milieu marin dépend de la rapidité à laquelle il collecte les informations, et la rapidité de changement du milieu (Fauchald 1999). La capacité de déplacement rapide des oiseaux marins

leur confère donc un avantage pour se nourrir dans un tel milieu. Ils peuvent par exemple effectuer des déplacements en zigzag à fine échelle pour prendre avantage des vents et réduire le coût énergétique du vol, tandis que des mouvements plus linéaires sont utilisés pour se déplacer entre des patches de ressources, au sein desquels ils vont effectuer des comportements de recherche en zone restreinte à plus fine échelle. Différentes espèces peuvent exploiter le même environnement en utilisant des stratégies différentes.

Tandis que la localisation des ressources est assez prédictible à large et méso-échelle par l'indentification de variables océanographiques rémanentes telles que des zones frontales, des remontées d'eaux profondes riches en nutriments ou la bordure du plateau continental, elle est plus imprédictible à fine et très fine échelle (Weimerskirch 2007).

1.2.3. Facteurs influençant la recherche alimentaire chez les oiseaux marins

De nombreux facteurs d'origine intrinsèque et extrinsèque interviennent dans la détermination des comportements de recherche alimentaire chez les oiseaux marins.

1.2.3.1 Facteurs intrinsèques influençant la recherche alimentaire chez les oiseaux marins

Les **facteurs** dits **intrinsèques** sont ceux qui sont inhérents à l'individu et indépendants des facteurs externes, par exemple le **sexe**, le **stade de reproduction**, l'**âge** ou la **physiologie** des individus.

Durant la saison de reproduction, les facteurs intrinsèques voient généralement leur influence exacerbée par la nécessité des adultes de se nourrir et de nourrir leur poussin en utilisant des ressources à proximité de la colonie. La durée des trajets alimentaires correspond au temps passé entre deux visites d'un individu à la colonie. Cette durée varie de façon importante entre espèces, allant de quelques heures chez certains fous tropicaux en période d'élevage des poussins (Mendez et al. 2017a) jusqu'à plusieurs jours chez le puffin fouquet *Ardenna pacifica* (McDuie et al. 2015; Weimerskirch et al. 2020). Elle varie aussi au sein d'une espèce, en réponse aux ressources environnantes et à la compétition pour ces ressources (Lewis et al. 2001; Oppel et al. 2015). Cette durée diffère également selon le **stade de reproduction** des individus. Par exemple chez les fous à pieds rouges, la durée des voyages est intermédiaire durant l'incubation (e.g. 6.8 ± 4.4 h), plus courte durant la période suivant l'éclosion de l'œuf (e.g. 5.0 ± 3.9 h) et plus longue durant la fin de l'élevage des poussins (e.g. 8.9 ± 4.1 h), avant la période d'envol (Mendez et al. 2016). Ces différences s'expliquent par le fait que les

individus se relaient pour couvrir les œufs durant l'incubation. Une fois que l'œuf éclos, les parents doivent alors se relayer pour couvrir leur poussin, mais également lui fournir de la nourriture. Ils doivent alors augmenter leur effort de recherche de nourriture. Lorsque le poussin grandit, il est laissé seul au nid et les parents peuvent effectuer des trajets plus longs. Chez certaines espèces, le poussin commence à se nourrir partiellement seul avant son envol, et les ressources apportées par les parents sont alors réduites. Chez les procellariiformes, les parents ont tendance à nourrir de façon importante et croissante les poussins après l'éclosion, puis la fréquence et la quantité de nourriture apportée oscille avant de diminuer drastiquement dans les derniers jours de la période d'élevage des poussins (e.g. Ramos et al. 2003). Une fois le juvénile devenu indépendant, chez certaines espèces les adultes se dispersent en mer et rejoignent leur zone d'hivernage en haute mer (Shaffer et al. 2006; Takahashi et al. 2008; Pinet et al. 2011). Ils ne reviendront à terre que pour rencontrer leur partenaire et pour nicher. En dehors de la période de reproduction, les individus sont soumis à des contraintes moins importantes car ils n'ont plus à nourrir leur poussin et ne sont pas contraints de revenir à un site central particulier (Croxall et al. 2005).

Le comportement de recherche alimentaire peut également être influencé par le **sexe** des individus qui représente un autre facteur intrinsèque. Dans le cas des rares espèces sexuellement dimorphiques, la différence de taille peut impacter l'efficacité de vol des individus (Lewis et al. 2015), ainsi que la durée des trajets et la distance parcourue durant les trajets alimentaires (Weimerskirch et al. 2009). L'hypothèse de la compétition intersexuelle (« *Intersexual Competition Hypothesis* » ; Selander, 1966) stipule que le dimorphisme sexuel réduirait la compétition entre les sexes en exploitant des niches trophiques différentes. Cependant, des différences de comportement alimentaire entre sexes ont également été observées chez des espèces monomorphiques comme le fou de Bassan (Lewis et al. 2002). Cette ségrégation entre sexe semble être plus prononcée en milieu polaire comparé au milieu tropical (Mancini et al. 2013).

1.2.3.2 Facteurs extrinsèques influençant la recherche alimentaire chez les oiseaux marins

D'autres facteurs, externes à l'individu, vont également impacter sa stratégie d'alimentation : on parle alors de **facteurs extrinsèques**.

Compétition intra- et interspécifique

Parmi les traits de vie des oiseaux marins figure le comportement d'agrégation des individus en vastes colonies d'une ou plusieurs espèces durant la reproduction, pouvant atteindre plusieurs dizaines de milliers d'individus. Ce comportement grégaire pourrait amener à une diminution des ressources à proximité directe de la colonie (Ashmole 1963). Ceci force les individus à aller se nourrir à de plus grandes distances de la colonie pour trouver des proies. La distance des trajets alimentaires effectués par les individus d'une colonie tend alors à augmenter proportionnellement à la taille de celle-ci (Lewis et al. 2001; Corman et al. 2016). Ainsi, la vie coloniale des oiseaux marins va induire une importante compétition pour les ressources entre individus de la même espèce, on parle alors de **compétition intra-spécifique**. Elle peut avoir un impact négatif sur le succès reproducteur des individus (Lewis et al. 2001), diminuant alors la valeur sélective de la population. La compétition entre individus d'une colonie est impactée par la distribution et l'abondance des ressources environnantes, le nombre d'individus et la distance aux autres colonies (Wakefield et al. 2013). Plus les ressources autour d'une colonie sont faibles, les individus nombreux et les colonies proches, plus la compétition entre individus sera forte. Cette compétition intra-spécifique induit parfois une **adaptation comportementale** des individus. Par exemple, lorsqu'ils sont soumis à une importante compétition dans un milieu pauvre en ressources, certains oiseaux marins adoptent une stratégie de « **dual foraging** » que l'on n'observe pas chez les même espèces lorsque les ressources sont plus abondantes et/ou la compétition est plus faible (Peck & Congdon 2005). Cette stratégie d'alimentation suppose que les individus alternent des trajets courts qui viseraient à nourrir fréquemment leur poussin, et des trajets longs qui pourraient servir à accéder à des zones plus riches en proies afin de subvenir à leurs propres besoins énergétiques (Weimerskirch et al. 1994). C'est donc une adaptation individuelle permettant aux individus d'assurer à la fois le nourrissage du poussin et la maintenance corporelle de l'adulte lorsque les ressources avoisinant la colonie ne sont pas suffisantes à remplir ces deux fonctions.

La réduction de la compétition intra-spécifique peut également prendre la forme d'une **ségrégation trophique**. En effet, les individus formant une population peuvent avoir des régimes alimentaires plus ou moins stricts. Une population composée d'individus généraliste permet de réduire la compétition pour les ressources entre individus (Ceia & Ramos 2015)

(Fig. I-8.b). Chaque individu a alors un comportement alimentaire flexible, pouvant se nourrir d'une large gamme de proies. Une population peut également être composée d'individus spécialistes, se nourrissant de proies particulières, mais avec d'importantes différences entre individus (Fig. I-8.c). Chaque individu est donc spécialiste, mais ils forment ensemble une population généraliste, ce qui permet également de réduire la compétition à l'échelle de la population. Enfin, une population peut être composée d'individus se nourrissant tous de proies similaires (Fig. I-8.c). La population est alors dite spécialiste. Cela induit une compétition élevée entre les individus de la population.

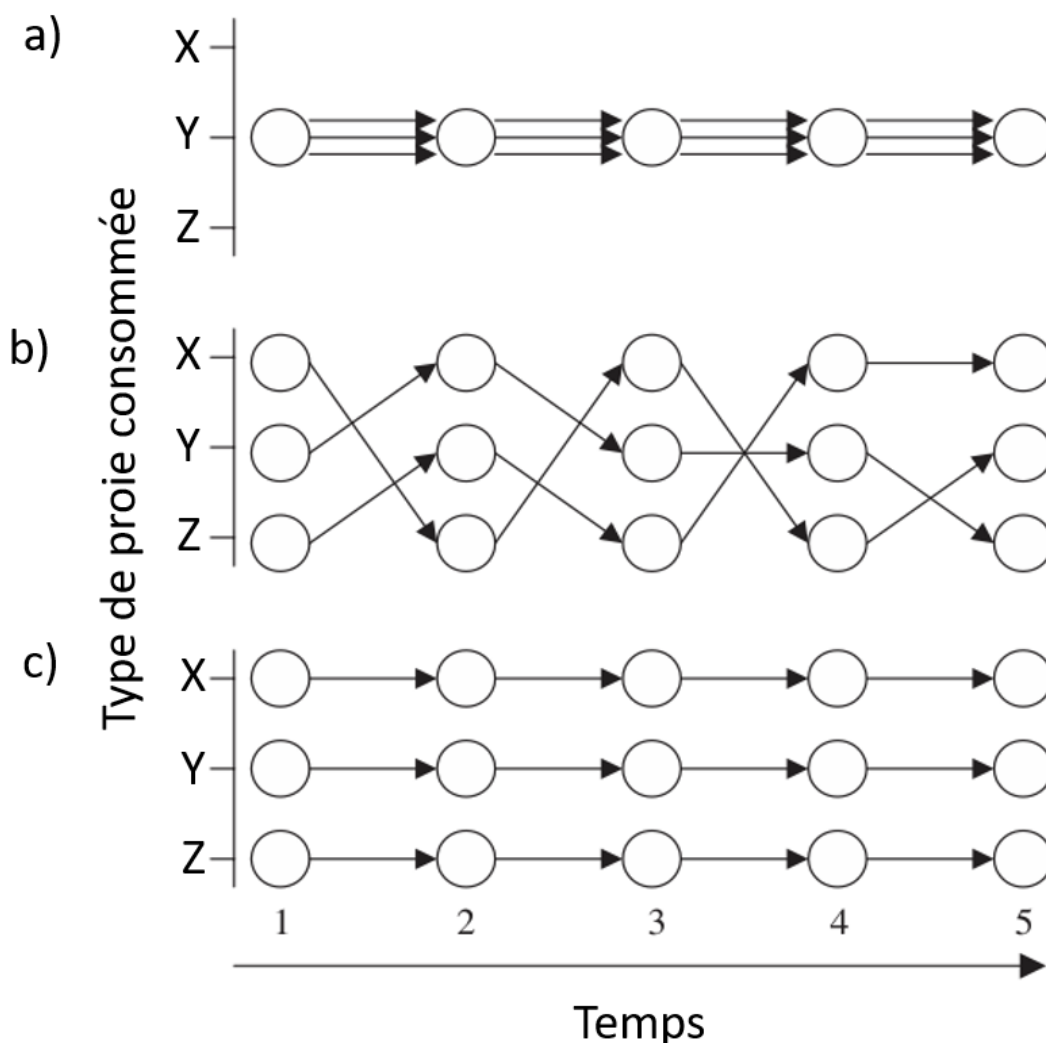


Figure I-8: Modèle conceptuel de l'utilisation des ressources dans le temps chez 3 types de population. Les flèches représentent les individus et les ronds les différentes proies, reflétant l'utilisation des ressources. (a) Population spécialistes et individus spécialistes ; (b) Population généraliste et individus généralistes ; (c) Population généralistes et individus spécialistes. Adapté de Zanden et al., (2010).

La compétition intra-spécifique pourrait également avoir lieu entre différentes colonies d'une même espèce, selon le même principe de déplétion des ressources environnantes. L'étude de l'effet de la compétition entre colonies sur la répartition des zones d'alimentation chez de nombreuses espèces a mis en évidence la ségrégation des zones d'alimentation plutôt que leur chevauchement (Bolton et al. 2019). Cela concerne aussi bien les espèces aux déplacements de faible amplitude (10-100 km) que celles aux déplacements de grande amplitude (100-1000 km). Le chevauchement des zones d'alimentation entre colonies peut cependant être observé lorsque les oiseaux marins sont regroupés dans des zones très productives (Ramos et al. 2013; Dean et al. 2015). La ségrégation des zones d'alimentation de différentes colonies est donc à prendre en compte lors de la mise en place de mesures de conservations telles que la détermination d'aires marines protégées.

La compétition entre les espèces, ou **compétition interspécifique**, joue également un rôle important dans les stratégies de recherche alimentaire mises en place par les oiseaux marins. Qu'elle soit présente ou passée, la compétition avec des espèces proches peut être à l'origine de stratégies ou de comportements alimentaires amenant à réduire cette compétition. En effet, la **théorie de niche écologique d'Hutchinson** (1959) prédit des stratégies d'alimentation différentes entre des espèces similaires co-existantes afin d'éviter la compétition pour des ressources similaires et de faciliter leur cohabitation. Ainsi, lorsque des espèces similaires nichent en sympatrie, on s'attend à observer une ségrégation spatiale, temporelle ou trophique entre elles. La **ségrégation temporelle** peut s'effectuer à l'échelle de la saison, évitant ainsi le chevauchement des périodes de reproduction des différentes espèces (Navarro et al. 2013). Elle peut également s'effectuer à l'échelle journalière, certaines espèces ayant des activités de recherche alimentaire majoritairement diurnes tandis que d'autres se nourrissent de nuit (Spear et al. 2007; Dias et al. 2012, 2016; Navarro et al. 2013). La **ségrégation spatiale**, comme dans le cas de la compétition intra-spécifique, se manifeste généralement par un évitement du chevauchement des zones d'alimentation entre espèces et la divergence des voyages alimentaires entrepris. Elle peut aussi être liée aux capacités de déplacement des espèces, certaines allant se nourrir plus loin de la colonie (Catry et al. 2009a). La ségrégation spatiale peut aussi être liée au type d'habitat exploité par les différentes espèces, certaines favorisant les milieux hauturiers tandis que d'autres se concentrent sur des habitats côtiers ou à proximité de monts sous-marins (Gutowsky et al. 2014; Connors et al.

2015). Certaines espèces ont des capacités de plongeon et de natation qui leur permettent d'accéder à des proies plus profondes (Navarro et al. 2013). Ainsi la ségrégation spatiale prend également place sur le plan vertical. Enfin la **ségrégation trophique** permet aussi d'éviter la compétition entre différentes espèces par la consommation de proies distinctes. L'accès à des proies différentes peut être lié à l'habitat exploité, la capacité de poursuivre les proies sous l'eau ou bien à un comportement de recherche différent. Certaines espèces vont par exemple effectuer des déplacements à très large échelle afin de repérer des proies mortes à la surface de l'eau, tandis que d'autres effectueront des déplacements plus localisés afin de repérer des proies se déplaçant en bancs (Ballance & Pitman 1999; Spear et al. 2007).

La compétition entre individus d'une même espèce au sein d'une même colonie et entre colonie distinctes, ainsi que la compétition entre espèces auront donc un impact important sur la distribution des zones d'alimentation des oiseaux marins et sur leur régime alimentaire. Il est important de prendre en compte ces interactions afin de déterminer des mesures de conservation qui soient adaptées à l'écosystème dans lequel elles sont mises en place. A l'inverse des phénomènes de compétition, il existe également des mécanismes d'**association** inter- et intraspécifique facilitent l'alimentation chez les oiseaux marins. Ces mécanismes sont discutés plus tard chez les Procellariidés.

[Facteurs environnementaux influençant la recherche alimentaire chez les oiseaux marins](#)

Les paramètres environnementaux jouent également un rôle majeur dans la détermination des zones d'alimentation et les stratégies des oiseaux marins. La variabilité et l'hétérogénéité des processus physiques offrent les structures dans lesquelles peuvent se développer le phytoplancton et les réseaux trophiques basés sur celui-ci. Les discontinuités physiques à méso-échelle présentent d'importants gradients horizontaux de vitesse des courants, de température, de salinité et de densité, ainsi qu'une circulation verticale accrue associée avec les caractéristiques bathymétriques. Parmi ces processus physiques figure la présence de tourbillons océaniques. Ces tourbillons omniprésents dans tous les océans ont un diamètre d'une centaine de kilomètres et peuvent persister plusieurs mois. Ils influencent la distribution verticale et horizontale des propriétés chimiques (e.g. nutriments), physiques (e.g. température de surface de l'océan, SST) et biologique (e.g. concentration en chlorophylle a, [Chl a]) des écosystèmes pélagiques (Yoder et al. 1981; McGillicuddy et al. 1998, 2007; Oschlies & Garçon 1998). Ces tourbillons favorisent également l'agrégation des organismes

dont la capacité natatoire est nulle ou faible, tels que le plancton, le necton et certains poissons (Olson & Backus 1985; Franks 1992). Les prédateurs supérieurs capables de se déplacer sur de longues distances comme les oiseaux marins concentrent donc souvent leur recherche de nourriture à la périphérie de ces tourbillons (Weimerskirch et al. 2004; Hyrenbach et al. 2006). De nombreuses autres facteurs et variables environnementales peuvent également influencer l'alimentation des oiseaux marins. L'influence des variables océanographiques sur l'agrégation des proies et le comportement alimentaire des oiseaux marins est discutée plus en détail dans les prochains chapitres.

Finalement, les facteurs intrinsèques et extrinsèques présentés ici interagissent entre eux pour déterminer les stratégies et les zones d'alimentation des oiseaux marins.

1.3. Oiseaux marins : des espèces menacées

Les traits de vie des oiseaux marins font d'eux l'un des groupes d'oiseaux les plus menacés au monde (Croxall et al. 2012). En effet, partageant leur cycle de vie entre le milieu marin dont ils dépendent pour se nourrir et le milieu terrestre où ils viennent se reproduire, ils sont soumis à de nombreuses menaces de diverses origines (Fig. I-9). Des synthèses récentes ont mise en évidence que 31% des espèces d'oiseaux marins sont globalement menacées et 11% considérées comme quasi menacées (BirdLife International 2018). De plus, les populations de 47% des espèces sont considérées en déclin. En 60 ans (1950-2010), la population globale d'oiseaux marins dont les effectifs font l'objet de suivis démographiques aurait chuté de 70% (Palczny et al. 2015). Du fait de leurs caractéristiques particulières (alimentation pélagique, faible fécondité, maturité tardive, longue période d'élevage, forte philopatrie, monogamie), les Procellariidés sont particulièrement menacés par les différents impacts directs et indirects des activités anthropiques en mer comme à terre.

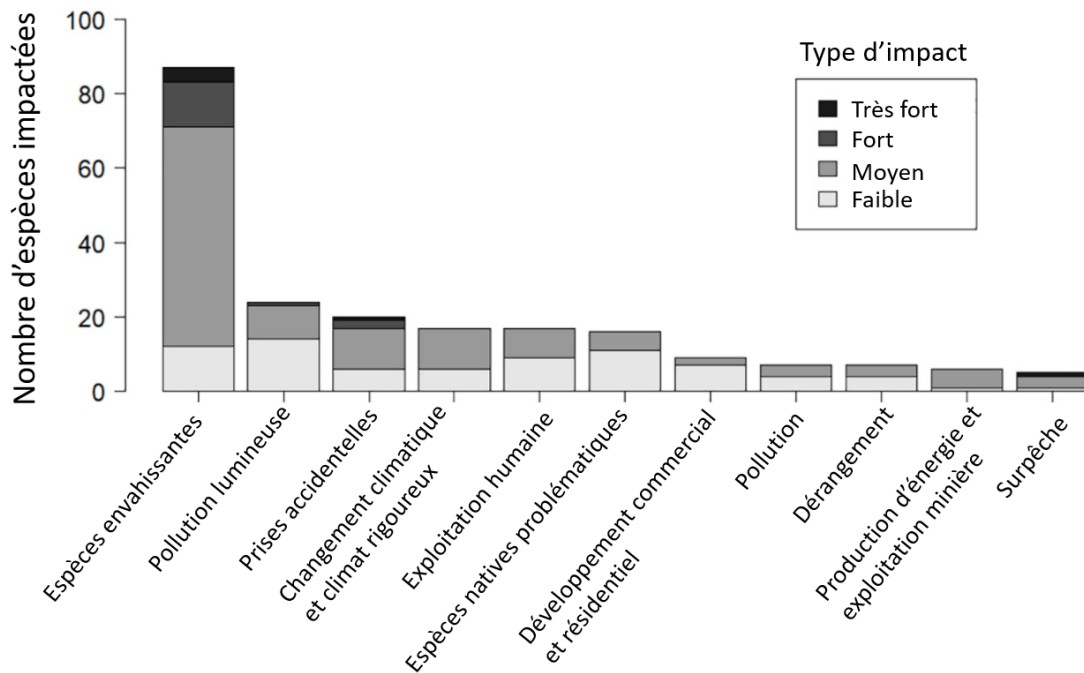


Figure I-9: Menaces impactant les Procellariidés, Oceanitidés et Hydrobatidés classées par nombre d'espèces impactées. Adapté de Rodríguez et al., (2019).

Les Procellariidés ont fait durant longtemps et font encore aujourd'hui l'objet de l'**exploitation** directe par les humains, pour leur chair, leurs œufs ou leurs plumes. Mais l'arrivée des hommes sur les îles abritant des oiseaux marins a également eu un impact indirect via le transport d'**espèces exotiques** à caractère envahissant. Ces **introductions** volontaires ou non, ont un effet dramatique sur les populations de Procellariidés nichant des zones originellement exemptes de prédateurs (Rodríguez et al. 2019). La prédation par les espèces introduites induit un déclin de population et un plus grand risque d'extinction à terme (Cuthbert et al. 2001; Keitt et al. 2002; Jones et al. 2008; Bonnaud et al. 2012). Les introductions d'espèces herbivores peuvent également avoir un impact important sur l'habitat des Procellariidés, par exemple par la destruction des terriers, le compactage des sols ou la modification de la végétation (Priddel et al. 2000; Bried et al. 2009; Brodier et al. 2011; García-Díaz et al. 2020). L'introduction d'espèces impact également les populations d'oiseaux marins indirectement en modifiant la composition des communautés ou les relations trophiques au sein de l'écosystème. Cela peut à terme induire une augmentation de la prédation ou de la compétition entre les oiseaux marins et les autres espèces autochtones. La compétition ou la prédation liées aux espèces autochtones peuvent également être renforcées par une

modification de l'environnement liée aux activités anthropiques (e.g. apport de nourriture ; Vidal et al., 1998). Le **dérangement** par les humains induit également des impacts négatifs sur les populations de Procellariidés. La pollution sonore peut par exemple impacter négativement les soins parentaux et le nourrissage des poussins (Cianchetti-Benedetti et al. 2018). La **pollution lumineuse** désoriente les oiseaux marins, particulièrement les immatures prenant leur envol, et peut parfois conduire à la mort d'individus par collision avec des infrastructures, ou simplement parce que les oiseaux ne retrouvent pas leur chemin vers la mer (Rodríguez et al. 2017). Les colonies de Procellariidés font également face à la perte d'habitat causées par le développement des constructions humaines (Rodríguez & Rodríguez 2009). Toutes ces perturbations d'origine anthropique présentent des menaces pour les Procellariidés à terre, sur les colonies ou à proximité.

D'autres perturbations anthropiques vont affecter les Procellariidés lors de leur recherche de nourriture en mer. Les **captures accessoires** par les bateaux de pêches représentent une importante cause de mortalité dues aux activités humaines (160 000 à 320 000 oiseaux marins tués chaque année, Anderson et al., 2011). Elles concernent principalement les espèces de grande taille et celles plongeant sous la surface pour capturer leurs proies. Les activités de pêche impactent également les Procellariidés en créant une **compétition pour les ressources** ainsi que leur **surexploitation** et déplétion (Grémillet et al. 2018). Les Procellariidés souffrent également de la **pollution** induite par les activités humaines. Par exemple, l'**ingestion de plastique** peut être à l'origine de la mort des individus par étranglement (Ryan 2018). Les oiseaux peuvent également souffrir des toxines relâchées par ces plastiques après leur ingestion (Lavers et al. 2014). La pollution concerne également de nombreux autres contaminants environnementaux tels que les polluants organiques persistants qui ont tendance à bio-accumuler et bio-magnifier lors de leur passage vers les niveaux trophiques supérieurs (Mallory & Braune 2012). Enfin, le **changement climatique** impacte les populations de Procellariidés de façon directe comme par l'augmentation du coût de thermorégulation ou la perte d'habitat, mais également de façon indirecte par des modifications de la structure et du fonctionnement des écosystèmes marins (Hatfield et al. 2012; Reynolds et al. 2015; Grecian et al. 2016; Legrand et al. 2016; Krüger et al. 2018).

1.4. Oiseaux marins : des espèces bio-indicatrices

Bien que leurs traits de vie en fassent des espèces particulièrement sujettes aux menaces d'origine anthropique, les oiseaux marins sont, de ce fait, également d'excellents indicateurs de l'état de santé de l'écosystème et des sentinelles des changements environnementaux (Hazen et al. 2019; Thibault et al. 2019; Velarde et al. 2019).

Du fait de leur forte exposition aux menaces anthropiques marines et terrestres, les stratégies de conservation basées sur les besoins écologiques des oiseaux marins sont bénéfiques à l'échelle de tout l'écosystème, comme cela fut démontré pour d'autres prédateurs supérieurs (Sergio et al. 2008; Cury et al. 2011). Comme ils utilisent de larges aires pour leur alimentation et qu'ils développent de nombreuses interactions fonctionnelles avec l'écosystème dans lequel ils évoluent, les oiseaux marins sont également considérés comme des espèces parapluie et bio-indicatrices (Lescroel et al. 2016). Plusieurs études ont en effet démontré que les zones utilisées par les prédateurs supérieurs pour l'alimentation ou la reproduction se superposent largement avec des points chauds de biodiversité dans les océans (Worm et al. 2003, 2005). Leur déplacement sur d'importantes distances pendant et en dehors de la saison de reproduction, sans soucis des frontières écologiques et politiques, permet d'apporter des informations sur de larges aires géographiques. Leur position au sommet des réseaux trophiques en fait de bons indicateurs des changements affectant les niveaux trophiques inférieurs (Furness & Camphuysen 1997; Durant et al. 2009). Le comportement de recherche alimentaire des Procellariidés est particulièrement sensible aux changements environnementaux, et peut donc être utilisé comme un indicateur résumant une grande quantité d'informations difficilement accessibles en milieu marin (e.g. abondance de poissons, présence de déchets plastiques ou de contaminants). Plusieurs études ont déjà mis en lien le comportement alimentaire, le taux de croissance et de survie des populations d'oiseaux marins avec l'abondance locale de proies (Cairns 1988; Montevecchi & Myers 1996). Cette étroite interaction trophique entre consommateurs et ressources offre les meilleures possibilités d'utiliser les Procellariidés comme indicateurs (Durant et al. 2009). La plasticité et l'adaptation des prédateurs face aux changements environnementaux peuvent masquer leur réponse à ces changements, ce qui peut limiter leur intérêt en tant qu'espèces indicatrices. Cependant, cette plasticité implique des modifications comportementales. Ainsi, les comportements de recherche alimentaire sont plus sensibles aux changements

environnementaux que les paramètres démographiques car ils prennent en compte des modifications rapides (Kowalczyk et al. 2015). L'étude des déplacements en mer des Procellariidés apporte donc des informations sur la localisation des proies dont ils se nourrissent. De plus, comme ils se nourrissent souvent en association avec des prédateurs sous-marins, leurs zones d'alimentation nous renseignent également sur la présence et l'abondance des autres prédateurs marins (Au & Pitman 1986, 1988; Clua & Grosvalet 2001; Hebshi et al. 2008).

Ainsi, l'étude des comportements alimentaires des oiseaux marins fournit des informations essentielles pour leur conservation, mais également à une échelle écosystémique plus large en fournissant des informations sur les autres espèces d'oiseaux, de mammifères et de poissons se nourrissant en association avec eux.

1.5. Particularités des oiseaux marins en milieu tropical

Les océans tropicaux comprennent presque 50% de l'aire totale des milieux hauturiers (Longhurst & Pauly 1987). Pourtant, l'étude des stratégies d'alimentation des oiseaux marins dans ce milieu reste limitée comparativement aux milieux polaires et tempérés. Tout d'abord parce que de nombreux pays bordant les océans tropicaux n'ont pas les ressources financières, logistiques ou humaines nécessaires pour effectuer de la recherche en ornithologie marine. Par ailleurs, les oiseaux marins tropicaux sont répartis sur des très larges zones difficiles d'accès. La plupart des anciennes études de l'écologie des oiseaux marins se faisant par des observations en mer, l'étude des milieux tropicaux nécessitait de très longues et coûteuses missions sur des navires. Ainsi, la plupart des recherches menées sur l'écologie alimentaire des oiseaux marins s'est longtemps limitée à des études sur les colonies à terre, n'offrant pas d'informations directes sur la façon dont les oiseaux marins accèdent à leurs proies. Le développement et la miniaturisation des dispositifs de suivi et des techniques biochimiques moléculaires ont permis plus récemment d'en apprendre plus sur l'écologie de ces oiseaux, mais ils restent encore moins étudiés que dans les milieux tempérés et polaires.

Les océans tropicaux sont souvent caractérisés par des saisonnalités moins marquées, une plus faible productivité primaire comparée aux zones polaires ou tempérées, et par conséquent des ressources plus constantes au fil des saisons, mais moins abondantes et plus largement dispersées (Longhurst & Pauly 1987; Ballance et al. 2006). Ainsi, la répartition et l'abondance des proies y sont considérées plus imprédictibles qu'aux autres latitudes

(Weimerskirch 2007). L'effet des tourbillons océaniques est donc particulièrement important en milieu tropical et subtropical car le brassage des couches d'eau durant la saison hivernale est limité en raison des faibles variations saisonnières (McGillicuddy et al. 1998; Oschlies & Garçon 1998).

Les oiseaux marins tropicaux utilisent donc des stratégies adaptées au milieu dans lequel ils évoluent afin de réduire les coûts énergétiques liés à la recherche de proies dans un milieu hétérogène et peu prédictible. Ces adaptations peuvent être liées à leur morphologie ou à leur comportement alimentaire. Ainsi, les oiseaux marins tropicaux ont développé des moyens de locomotion généralement plus efficaces que les espèces d'oiseaux marins évoluant aux autres latitudes. C'est le cas par exemple des frégates, qui recherchent de la nourriture sur de très vastes étendues en dépensant peu d'énergie grâce au rapport exceptionnel entre la surface portante de leurs ailes et leur poids (Weimerskirch et al. 2004). Les comportements d'alimentation en association avec des prédateurs sous-marins semblent également plus fréquents en milieu tropical comparé aux milieux polaires et tempérés (Jaquemet et al. 2004; Hebshi et al. 2008).

Du fait de la plus grande diversité de proies en milieu tropical, les communautés d'oiseaux marins y sont souvent plus diversifiées en termes de nombre d'espèces comparées aux latitudes supérieures (Harrison & Seki 1987). Les principales familles d'oiseaux marins tropicaux regroupent plus de 70 espèces. La plus diversifiée de ces familles est celle de Procellariidés, qui compte 23 espèces tropicales.

1.6. Recherche alimentaire chez les Procellariidés

1.6.1. Caractéristiques des Procellariidés

La famille des Procellariidés regroupe les pétrels, les puffins, les fulmars, le damier et les prions. Comme tous les Procellariiformes, ils possèdent des narines tubulaires externes situées à la base du bec, caractéristiques de cet ordre (Brooke 2004). Celles-ci sont dotées de glandes à sel, leur permettant d'excréter les sels de sodium et de potassium en excès afin de maintenir l'équilibre osmotique du sang. Leur morphologie est particulièrement adaptée à la vie marine et aux déplacements de forte amplitude. Leurs ailes sont étroites, longues et pointues et leur queue relativement courte. Toutes les espèces de Procellariidés ne pondent qu'un seul œuf par cycle de reproduction. Ce cycle de reproduction est généralement d'un an,

mais peut être plus court chez certaines petites espèces tropicales (Brooke 2004). Contrairement aux espèces des milieux polaires et tempérées, la reproduction n'est pas toujours saisonnière chez les Procellariidés tropicaux. La plupart se reproduisent dans des terriers, à l'exception de quelques espèces telles que les fulmars ou les pétrels géants (Warham 1996). On les trouve généralement en grande colonies, pouvant regrouper plusieurs dizaines de milliers d'individus. L'incubation et la période de croissance des poussins jusqu'à l'envol sont très longues (plusieurs mois). De manière générale, plus l'espèce est de grande taille, plus la période d'incubation et d'élevage des poussins est longue, la maturité sexuelle tardive et l'espérance de vie importante. Il n'y a pas de dimorphisme sexuel apparent chez les espèces de cette famille. Les reproducteurs reviennent chaque année se reproduire sur la même colonie et les couples sont généralement fidèles à vie (Brooke 2004). Ils passent la majorité de leur vie en mer, et ne viennent à terre que lors de la période de reproduction. Durant cette période, la majorité des espèces reviennent sur leur colonie à la nuit tombée pour se relayer durant l'incubation et pour nourrir le poussin durant la période d'élevage (Schreiber & Burger 2001).

1.6.2. Régime alimentaire des Procellariidés tropicaux

Le régime alimentaire des Procellariidés tropicaux est principalement composé de poissons et de céphalopodes, et parfois de crustacés (Brooke 2004). La majorité des proies consommées appartient aux familles des Exocetidae (poissons volants) et des Ommastrephidae (calamars volants), mais la diversité de leur régime alimentaire est très importante, et souvent supérieure aux espèces non-tropicales (Harrison et al. 1983). Certaines espèces tropicales se nourrissent de proies mortes flottant à la surface dont la taille peut varier de petits poissons, à de très grands céphalopodes ou mammifères marins. Ce comportement charognard semble limité à des espèces possédant un bec robuste (e.g. *Pterodroma* spp., *Pseudobulweria* spp., *Bulweria* spp., *Oceanodroma* spp., *Oceanites* spp. ; Spear et al., 2007). Ce type d'alimentation semble avoir une importance mineure chez la plupart des Procellariidés et représente probablement plutôt un comportement opportuniste. L'abondance et la distribution de proies mortes flottant à la surface est peu connue, mais ces proies semblent relativement rares. L'alimentation sur de telles proies suggère donc un comportement de recherche à large échelle afin de maximiser la probabilité de rencontre. Un tel type de recherche est généralement lié à des adaptations comportementales et morphologiques permettant un vol

économique en énergie (e.g. petite surface des ailes, queue courte, petits muscles pectoraux ; Spear & Ainley 1998).

Mais comment ces oiseaux, parcourant plusieurs milliers de kilomètres à travers les océans, arrivent-ils à trouver les patches de ressources accessibles nécessaires à leur survie ? L'importante survie adulte suggère qu'ils utilisent des techniques très appropriées et efficaces. Pourtant cette question est encore loin d'être complètement résolue. Plusieurs stratégies sont utilisées pour détecter des proies potentielles, toutes n'étant pas exclusives, ni strictement restreintes au milieu tropical.

1.6.3. Détection des proies par les Procellariidés

La **vision** joue un rôle important dans la détection des proies chez les Procellariidés. Elle permet aussi la détection des **prédateurs sous-marins** avec lesquels ils se nourrissent souvent en **association**. L'activité de ces derniers concentre et rapproche les proies vers la surface, où elles deviennent ainsi visibles et accessibles aux oiseaux marins. De plus, les prédateurs sous-marins blessent ou désorientent les proies, les rendant plus vulnérable à la capture. Enfin, lorsqu'ils consomment des proies, ils laissent des restes dont les oiseaux marins peuvent s'emparer (Pitman & Ballance 1992). Bien que cette association ait été observée dans tous les océans (Thiebot & Weimerskirch 2013), il semble qu'elle soit plus commune en milieu tropical (Au & Pitman 1986; Jaquemet et al. 2004; Weimerskirch et al. 2004; Hebshi et al. 2008), probablement du fait de l'hétérogénéité et la plus faible productivité de ce milieu.

La vision permet également aux individus de détecter d'autres groupes d'oiseaux marins appartenant à la même espèce ou à des espèces différentes à plusieurs dizaines de kilomètres (Haney et al. 1992), révélant ainsi potentiellement la présence de bancs de proies. **Se nourrir en groupe** représente une stratégie très importante pour de nombreux Procellariidés. Elle est généralement liée à l'association avec les prédateurs sous-marins. En effet, la vulnérabilité individuelle des poissons augmente en fonction du nombre d'oiseaux se nourrissant en groupe (Götmark et al. 1986). De plus, cette alimentation en groupes multi-spécifiques augmente les opportunités d'alimentation des espèces cleptoparasites. Enfin, la vision sert également à la détection de proies sur de courtes distances, notamment la nuit lors de la capture de proies bioluminescentes (Brooke 2004). De nombreux poissons et invertébrés marins restent à des profondeurs de l'ordre de 1000m durant la journée et migrent vers la surface après la tombée de la nuit. On parle alors de **migration verticale nyctémérale**. Durant la nuit, la densité de

proies à la surface peut alors être jusqu'à mille fois plus importante que durant la journée (Brinton 1967). Cette migration verticale semble plus marquée aux faibles latitudes qu'aux latitudes plus élevées, et en milieu hauturier qu'en milieu côtier (Ashmole 1971). Ainsi, la vision est un des sens qui pourrait permettre aux Procellariidés de détecter les proies présentes à la surface durant la nuit. Cependant, hormis certaines espèces se nourrissant exclusivement la nuit (Dias et al. 2016), le comportement nocturne des Procellariidés et dans quelle mesure ils peuvent profiter de la migration verticale nyctémérale reste assez peu étudié, particulièrement durant la saison de reproduction.

L'autre sens employé par les Procellariidés pour détecter leurs proies est l'**odorat**. Il est particulièrement important chez cette famille dont les espèces ont des bulbes olfactifs très développés (Brooke 2004). Ils leur permettraient notamment de détecter les molécules de sulfure de diméthyle, relâchées lors de la consommation du phytoplancton par le zooplancton (Nevitt et al. 1995). La détection de cette molécule permettrait d'identifier les zones riches en zooplancton et donc riches en proies pour les espèces s'en nourrissant. De plus, la concentration de sulfure de diméthyle est plus importante dans les eaux de surface associées avec des caractéristiques océaniques comme le plateau continental ou les zones de remontée des eaux profondes (upwelling), permettant ainsi aux oiseaux marins de détecter ces zones. L'odorat pourrait également leur permettre d'identifier des proies durant la nuit, lorsque la luminosité ne leur permet pas leur détection. L'attractivité de cette molécule pour les oiseaux marins varie selon les espèces. Elle est plus importante chez les espèces se nourrissant directement de zooplancton comme le krill, et plus faible chez des espèces poursuivant leurs proies sous l'eau (Brooke 2004). Ces dernières sont connues pour avoir des bulbes olfactifs plus petits et des valves nasales qui se ferment lorsqu'ils sont sous l'eau (Warham 1996). De nombreux Procellariidés sont également capables de détecter des substances comme de l'huile de poisson ou des calamars à plusieurs kilomètres de distance (Hutchison & Wenzel 1980). Ils remontent alors au vent, en effectuant des trajets sinueux afin de suivre l'odeur jusqu'à sa source (Verheyden & Jouventin 1994).

1.6.4. Capture des proies par les Procellariidés

Une fois leurs proies détectées, les Procellariidés possèdent des techniques de capture qui varient selon les espèces et parfois selon le type de proie.

Certaines espèces comme le puffin fouquet *Ardenna pacifica* capturent des proies telles que des poissons volants au-dessus de la surface. Il s'agit cependant d'une technique assez peu répandue chez les Procellariidés. Une technique plus répandue consiste à plonger pendant le vol pour attraper des proies situées à la surface. Certaines espèces filtrent l'eau en restant posées à la surface, en immergeant uniquement leur bec et en agitant leurs pattes pour faire remonter la nourriture. D'autres utilisent une technique similaire en volant près de la surface de l'eau et en immergeant uniquement leur bec pour attraper de petites proies. Les espèces se nourrissant partiellement de proies mortes flottant à la surface utilisent leur bec épais et puissant pour en arracher des morceaux (Spear & Ainley 1998). D'autres espèces attrapent leurs proies sous la surface. Pour cela, ils peuvent plonger depuis la surface ou bien plonger durant le vol. Une fois sous l'eau, ils peuvent se servir de leur élan pour atteindre leur cible, ou bien poursuivre leur proie sous l'eau avec l'aide de leurs ailes et de leurs pieds palmés (Warham 1996). Les puffins semblent être les meilleurs plongeurs dans la famille des Procellariidés, atteignant des profondeurs de plus de 60 à 70 m (e.g. puffin fouquet: 66.4 m, puffin à bec grêle: 70.6 m; Weimerskirch & Cherel 1998; Burger 2001). Beaucoup d'espèces utilisent plusieurs de ces méthodes en fonction des circonstances.

1.7. Objectifs de la thèse

Les stratégies de déplacement et de recherche alimentaire chez les Procellariidés sont dépendantes de nombreux facteurs intrinsèques et extrinsèques. Elles occupent une place importante dans la détermination de mesures de conservation de ces oiseaux marins soumis à de nombreuses menaces anthropiques. Leur étude permet également d'apporter des informations sur l'état de santé de l'écosystème dans lequel ils évoluent, ainsi que sur la présence et l'abondance d'espèces associées à ces zones d'alimentation.

Cette thèse vise à apporter des éléments de connaissance sur les déplacements et l'utilisation de l'espace et des ressources trophiques par plusieurs espèces de Procellariidés se reproduisant en milieu tropical insulaire. Pour cela, nous combinerons l'étude de leurs déplacements en mer pendant et en dehors de la période de reproduction avec l'étude de leur régime alimentaire. Les principales zones d'alimentation et le type de proies consommées seront donc identifiés pour chaque espèce et chaque population pendant leur période de reproduction. Les mécanismes de ségrégation intra-spécifique entre les différentes populations et de ségrégation interspécifique permettant leur cohabitation seront mis en

évidence. Différents facteurs environnementaux déterminant les stratégies d'alimentation des espèces seront également étudiés. Enfin, tenant compte de ces différents paramètres et interactions au sein et entre espèces, cette thèse visera à déterminer des zones océaniques hauturières à fort enjeux de conservation dans la zone géographique étudiée, afin de fournir des informations aux gestionnaires.

1.8. Structure de la thèse

Le chapitre 1 a permis de présenter les concepts théoriques généraux de la recherche alimentaire dans le monde animal, ainsi qu'un focus sur le cas des oiseaux marins, et particulièrement chez les Procellariidés évoluant en milieu tropical. Le chapitre 2 vise à présenter la zone géographique étudiée et les problématiques de gestion et de conservation du milieu océanique concerné, ainsi que les espèces de Procellariidés étudiées dans cette thèse. Ce chapitre présentera également les méthodes d'étude des déplacements des oiseaux marins, ainsi que les méthodes d'étude du régime alimentaire par différentes techniques moléculaires qui seront utilisées dans cette thèse. Le chapitre 3 étudiera les déplacements en mer de puffins fouquet, une espèce de Procellariidés très abondante dans l'aire étudiée, pendant et en dehors de la période de reproduction, ainsi que l'effet de la compétition intra-spécifique sur la détermination de ces zones. Le chapitre 4 abordera la compétition interspécifique entre le pétrel de Tahiti, une espèce de Procellariidé rare et menacée et le puffin fouquet beaucoup plus abondant. Les possibles mécanismes de ségrégation trophique, spatiale et temporelle entre les espèces seront étudiés dans ce chapitre. Le chapitre 5 étudiera les effets des cycles lunaires sur l'évitement de prédation et le comportement d'alimentation du puffin fouquet. Le chapitre 6 visera à identifier les paramètres environnementaux déterminant les zones d'alimentation du puffin fouquet et du pétrel de Tahiti autour de la Nouvelle Calédonie. Une fois ces paramètres identifiés, les zones potentielles d'alimentation de ces espèces seront estimées sur la totalité de la zone géographique étudiée afin de fournir des informations aux gestionnaires pour prendre des mesures de conservation adaptées. Enfin, le chapitre 7 synthétisera les résultats obtenus dans ces différentes études afin de les placer dans un contexte plus large, et d'évaluer les perspectives liées à ces travaux.

CHAPITRE II. SITES ET METHODES D'ETUDE, MODELES BIOLOGIQUES.



Ce chapitre a pour but de présenter les sites et les modèles biologiques qui seront étudiés dans cette thèse. Il visera également à présenter largement les méthodes d'étude utilisées afin d'apporter des informations sur les déplacements et le régime trophique des espèces étudiées. Le détail précis des méthodes utilisées (e.g. outils, tests statistiques, etc...) seront indiqués en début de chaque chapitre.

II.1. Modèles biologiques

La famille des Procellariidés a été choisie comme modèle d'étude dans cette thèse car ce sont des oiseaux capables de longs déplacements, et ils se nourrissent principalement en haute mer (Brooke 2004). Ils sont très abondants en milieu tropical, et particulièrement en Nouvelle Calédonie où plus de 500.000 puffins fouquet nichent chaque année (Pandolfi & Bretagnolle 2002; Brooke 2004; Spaggiari et al. 2007). Certaines espèces, comme le pétrel de Tahiti, sont encore très peu connues. Les connaissances sur cette espèce reposent uniquement sur des observations en mer ou à terre (Morrin et al. 1989; Spear & Ainley 1998; Lambert 2004; Villard et al. 2006; Spear et al. 2007), et aucune donnée de déplacement n'a encore été enregistrée. Les effectifs mondiaux de pétrels de Tahiti ne dépassent pas les quelques milliers d'individus (Brooke 2004), ce qui en fait une espèce particulièrement vulnérable aux menaces d'origine anthropique.

Ainsi, il est important de mieux connaître les déplacements en mer des Procellariidés afin de pouvoir prendre des mesures de conservations adaptées à ces espèces. De plus, leur étude permet de fournir des informations sur l'état de santé des écosystèmes, ainsi que sur la distribution d'autres prédateurs marins en milieu hauturier sur une large échelle spatiale (e.g. Hindell et al., 2020; Lescroel et al., 2016)

II.1.1. Puffin fouquet

Le puffin fouquet, *Ardenna pacifica* (Gmelin, 1789), est le plus grand puffin tropical avec un poids moyen de 390 g et une longueur totale d'environ 43 cm (Whittow 1997). Il possède un corps élancé, un bec crochu et une longue queue en pointe. Cette espèce est polymorphique, présentant des morphes clairs, sombres, ou intermédiaires (Fig. II-1). Ces morphes ne sont pas liés à l'âge, au sexe ni au statut de reproduction des individus, mais seraient plutôt liés à leur origine géographique. On retrouve les morphes clairs majoritairement dans le Pacifique Nord, tandis qu'au Sud de la latitude 10°N, la plupart des individus présentent un morphe sombre.

Tous les individus présents dans les eaux Australiennes et de l'Océan Indien sont de morphes sombres (Murphy 1951).



Figure II-1: Gauche: Photographie d'un morphe sombre de puffin fouquet prise en Nouvelle Calédonie, Tubenoses Project © H.Shirihai. Droite : Photographie d'un morphe clair de puffin fouquet, © Brian Sullivan.

La population totale de puffins fouquet est estimée à plus de 5.200.000 individus. On retrouve cette espèce dans les zones tropicales et subtropicales des Océans Pacifique et Indien, situées entre 35°N et 35°S. Il niche sur de nombreuses îles océaniques ainsi que sur les côtes Est et Ouest de l'Australie (del Hoyo et al. 1992). La distribution des sites de nidification est corrélée avec une isotherme de 20°C de la surface de l'océan pour les mois les plus frais de l'année (Murphy 1951).

On observe cette espèce quasiment exclusivement en eaux pélagiques, excepté quand elle vient se reproduire sur les colonies. Les individus nichent principalement sur des îles basses avec pas ou peu de végétation, où ils creusent des terriers dans le sol afin de pondre leurs œufs et élever leurs poussins (Whittow 1997). Le maintien du terrier nécessite un sol ferme ou bien un peu de végétation qui aide à maintenir le sol. Ils creusent généralement leur terrier dans des sols sableux ou d'origine volcanique, mais ils peuvent également se servir de crevasses naturelles. Dans l'Hémisphère Nord, les individus se reproduisent de février à novembre, et d'août à octobre dans l'Hémisphère Sud. Les cycles de reproduction sont moins strictement saisonniers dans les populations équatoriales que chez les populations situées à de plus hautes latitudes (Murphy 1951). Après l'accouplement sur la colonie, les individus partent en mer durant 2 à 4 semaines avant de revenir pondre un unique œuf dans leur terrier (Brooke 2004). L'incubation dure entre 48 et 63 jours et les parents couvent cet œuf chacun leur tour, et effectuent des trajets en mer pour se nourrir. Les parents restent avec le poussin quelques jours après l'éclosion, puis ils effectuent tous les deux des trajets en mer afin de se

nourrir et nourrir leur poussin (Brooke 2004). Les poussins sont nourris tous les 1 à 7 jours. Après une période d'élevage des poussins d'environ 70 jours, les parents quittent la colonie et entament leur migration en haute mer dans des eaux chaudes (Murphy 1951). Les poussins prennent alors leur envol dans les semaines qui suivent, environ 105 jours après l'éclosion. Ils atteindront leur maturité sexuelle à 4 ans (Floyd & Swanson 1983).

Le puffin fouquet se nourrit principalement en volant près de la surface, puis en plongeant sa tête dans l'eau pour saisir des proies proches de la surface (Marchant & Higgins 1990). Il peut aussi attraper des proies comme des poissons volants au-dessus de la surface. Cependant, il est également capable de plonger pour se saisir de ses proies, atteignant des profondeurs allant jusqu'à 66 m (Burger 2001). Plusieurs études ont démontré un comportement d'alimentation en association avec des prédateurs marins tels que les thons ou les dauphins (Au & Pitman 1986; Hebshi et al. 2008). Son régime alimentaire est composé principalement de poissons, qui constituent deux tiers de son alimentation, et de céphalopodes (Harrison et al. 1983).

La population de puffins fouquet nichant en Nouvelle Calédonie est estimée à plus de 500.000 couples (Pandolfi & Bretagnolle 2002). Ces individus sont principalement répartis sur les nombreux îlots coralliens situés dans le lagon, et parfois soumis à la prédation par les rats et autres prédateurs introduits ou naturels (e.g. *Falco peregrinus*).

II.1.2. Pétrel de Tahiti

Le pétrel de Tahiti, *Pseudobulweria rostrata* (Peale, 1848), est la plus grande espèce du genre *Pseudobulweria*. Il mesure environ 39 cm pour un poids de 430 g en moyenne (Villard et al. 2006). Il est identifiable par ses couleurs brun foncé et blanc (Fig. II-2). Sa poitrine et son ventre blancs sont nettement délimités par son capuchon brun foncé, qui s'étend de la tête et du cou jusqu'à la partie supérieure de la poitrine. Une fine bande blanche longe le centre de l'aile inférieure, principalement foncée. Un faible dimorphisme est visible entre les mâles et les femelles, ces dernières étant légèrement plus petites (Villard et al. 2006). Cette espèce se distingue de la plupart des autres pétrels tropicaux par son long tarse, un bec puissant, de petits muscles pectoraux, des ailes et une queue courte (Spear & Ainley 1998).



Figure II-2: Gauche: Photographie d'un pétrel de Tahiti en vol au large de la Nouvelle Calédonie, Tubenoses Project © H.Shirihai. Droite : Photographie d'un pétrel de Tahiti et de son poussin dans leur terrier, © L.Faulquier.

Le pétrel de Tahiti est l'espèce la plus abondante du genre *Pseudobulweria*. Pourtant, sa population globale n'excéderait pas 10.000 couples (Brooke 2004). Il doit son nom au fait qu'il ait été décrit pour la première fois dans les montagnes intérieures de l'île de Tahiti, en Polynésie française. Il se reproduit effectivement dans 3 des 5 archipels Polynésie française (Société, Marquises et Gambiers), mais également aux Fidji, aux Samoa américaines et en Nouvelle Calédonie, et possiblement au Vanuatu et dans les îles Cook (Pratt et al. 1987; Bretagnolle et al. 1998; Thibault & Bretagnolle 1999; Brooke 2004). Cette espèce niche principalement en forêt sur des îles volcaniques hautes à des altitudes de 200 à 2000 m, mais également sur des îlots coralliens (Brooke 2004; Villard et al. 2006). Elle pond ses œufs dans des terriers ou des cavités situées sous de gros rochers, dans des falaises ou des blocs rocheux, ou parmi de gros systèmes racinaires d'arbres. En dehors de la période de reproduction, l'espèce se disperse sur de vastes zones situées dans l'Océan Pacifique tropical où les températures de surface dépassent 25°C (Brooke 2004). Leur période de reproduction est encore mal connue. La période d'élevage des poussins fut suspectée de mars à octobre en Polynésie (Holyoak & Thibault 1984), et de juin à octobre (De Naurois 1978) ou de janvier à mai (Hannecart & Létocart 1980) en Nouvelle Calédonie. Une étude plus récente a permis de montrer que la ponte des œufs pouvait avoir lieu en mars, juillet, août, octobre, novembre et décembre (Villard et al. 2006). Il semblerait donc que cette espèce montre une reproduction

asynchrone, au moins en Polynésie française et en Nouvelle Calédonie. La durée de l'incubation est estimée à 55 jours, et les jeunes s'envolent entre 110 et 120 jours après l'éclosion (Villard et al. 2006).

Peu d'études ont permis d'identifier le comportement alimentaire du pétrel de Tahiti. Cependant, en se basant sur des observations en mer, Spear and Ainley (1998) ont montré qu'il attrapait la totalité de ses proies depuis la surface (sur un échantillon de 41 observations). Des analyses de contenus stomacaux ont permis de montrer que leur alimentation était principalement composée de céphalopodes (35 %) et de poissons (43 %; Spear et al., 2007)

II.2. Sites d'étude

II.2.1. Mer de Corail

La mer de Corail fait partie des 4 % de la surface des océans relativement peu impactés par les activités d'origine anthropique (Halpern et al. 2008). Elle est délimitée par le plateau continental australien à l'ouest ; la limite nord s'étend du sud-est de la Papouasie-Nouvelle-Guinée (PNG) au sud-est des îles Salomon ; la limite est suit l'archipel de Vanuatu, rejoignant l'Île des Pins au sud de la Nouvelle-Calédonie et les récifs Elizabeth et Middleton à sa limite sud-est ; et la limite sud est le parallèle de 30° sud (Fig. II-3). Avec une superficie de 4.791.000 Km², la mer de corail est la seconde plus vaste mer marginale² tropicale au monde (Mckinnon et al. 2014). La mer de corail est généralement oligotrophe, et possède des caractéristiques topographiques et océanographiques qui favorisent une grande biodiversité (Ceccarelli et al. 2013). Ces auteurs mettent en avant une connaissance incomplète et fragmentée des écosystèmes régionaux et recommandent une identification des zones de forte valeur pour la conservation afin de maintenir la biodiversité et ses services écologiques dans l'avenir. Ainsi, la collecte d'informations sur les écosystèmes pélagiques est primordiale pour identifier des zones vulnérables et importantes au niveau mondial. L'utilisation des oiseaux marins comme sentinelles des changements environnementaux et indicateurs de biodiversité permet ainsi de s'affranchir des frontières internationales et de prendre des mesures de conservation appropriées.

² Mar marginale : mer située dans le domaine des marges actives, de type pacifique, liée à la subduction océanique sous la marge continentale.

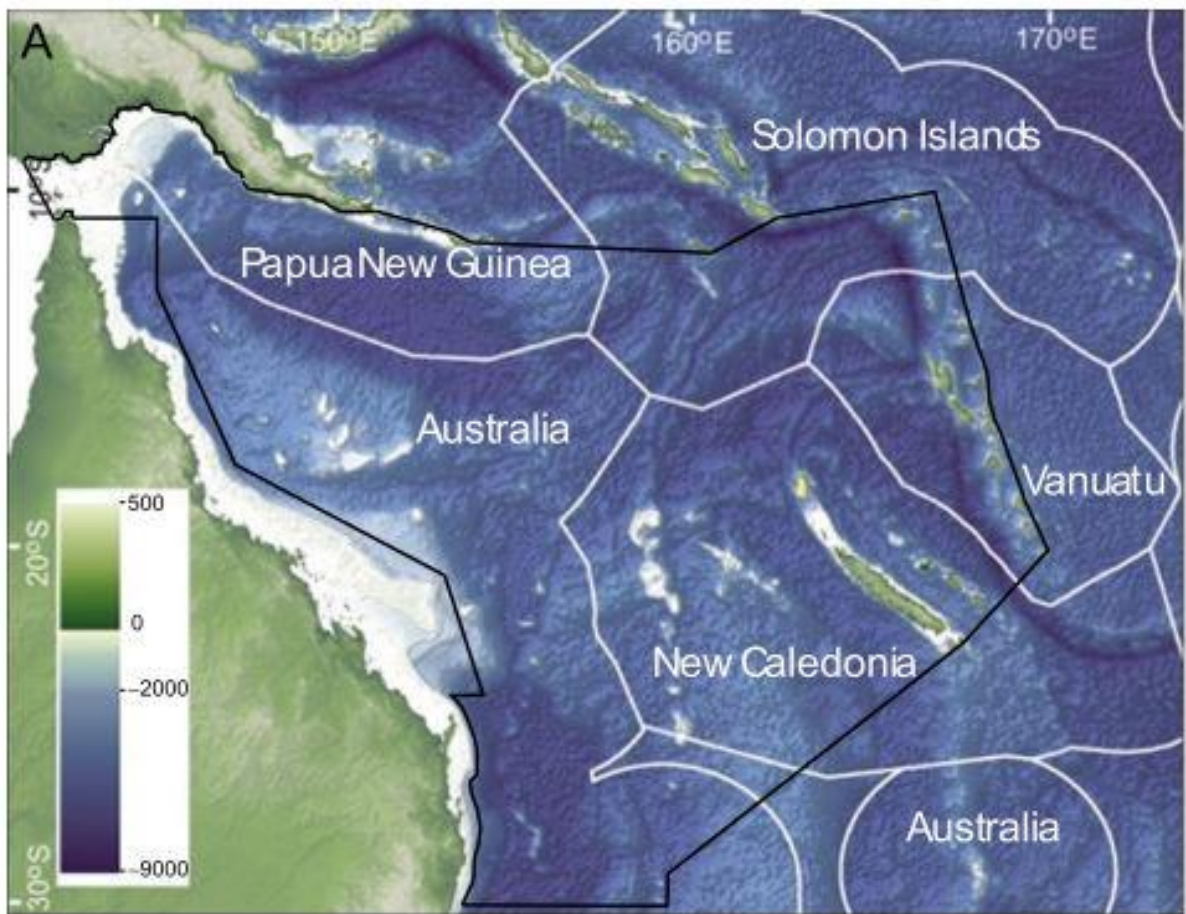


Figure II-3: Limites de la Mer de Corail délimitée par l'Organisation Hydrographique Internationale (ligne noire) et frontières des ZEE de chaque pays. D'après Ceccarelli et al. (2013)

II.2.2. Nouvelle-Calédonie et Parc Naturel de la Mer de Corail

Tous les sites d'étude présentés dans cette thèse se trouvent en **Nouvelle Calédonie**, un territoire d'Outre-Mer français constitué d'îles et d'archipels situés dans la mer de Corail, à environ 16700 Km de la métropole. L'île principale, Grande Terre, est située à plus de 1200 Km à l'Est de l'Australie et 1400 Km au Nord de la Nouvelle-Zélande. Elle mesure 400 Km de long et 50 à 70 Km de large. Elle est parcourue sur toute sa longueur par une chaîne montagneuse, culminant à 1629 m. Le lagon néo-calédonien bordant la Grande Terre a une surface totale de 24000 Km², ce qui en fait un des plus grands lagons du monde. La Nouvelle-Calédonie comprend également plusieurs ensembles d'îles plus petites : les îles Belep au nord-ouest de la Grande Terre, l'île des Pins au sud-est et les îles Loyauté au nord-est (Ouvéa, Lifou, Tiga et Maré). On retrouve également des îles plus éloignées comme l'île de Walpole (200 Km au Sud de la Grande Terre) et les îles de Matthew et Hunter (446 et 520 Km de la Grande Terre, respectivement). Enfin, la Nouvelle-Calédonie comprend également de nombreux récifs ; les

récif de l’Astrolabe à l’Ouest-Nord-Ouest, le récif Pétrie au Nord-Ouest, les récifs d’Entrecasteaux contenant plusieurs atolls dans le prolongement Nord de la Grande Terre et l’archipel des Chesterfield. Ce dernier comprend le Plateau des Chesterfield et de Bellona (Fig. II-4).

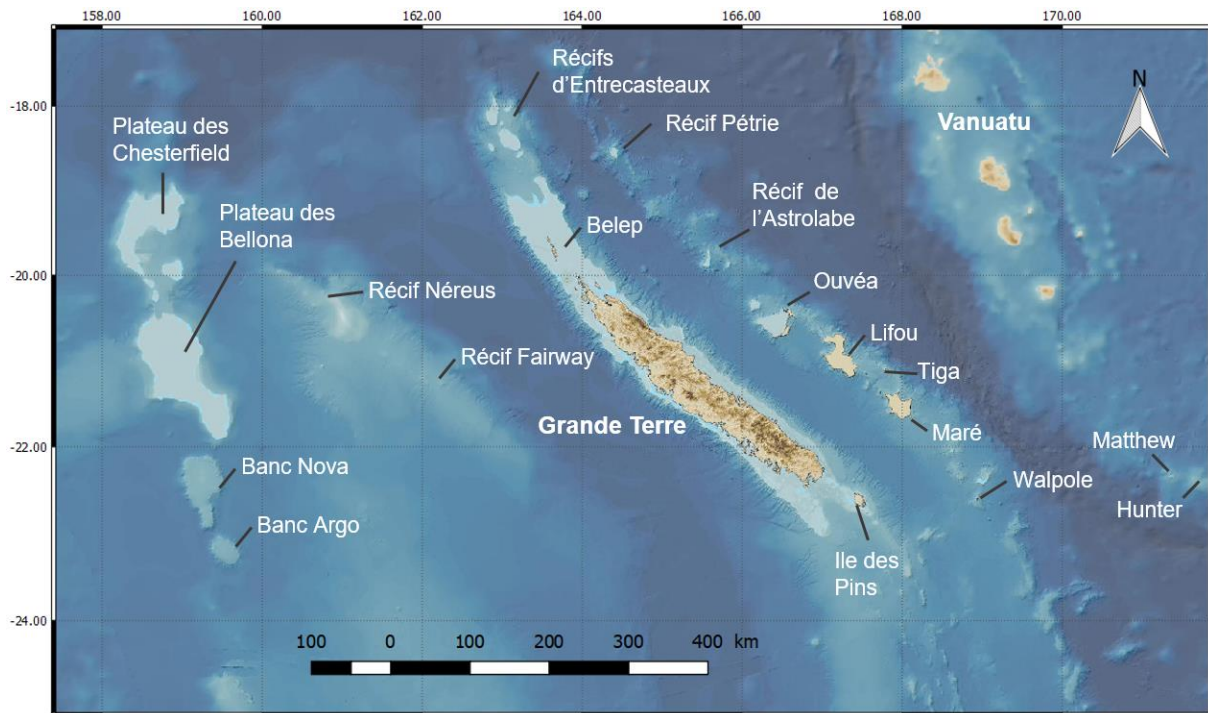


Figure II-4: Carte de la Nouvelle-Calédonie et de ses îles et récifs. La bathymétrie a été obtenue de https://carto.gouv.nc/arcgis/services/fond_relief/MapServer/WMSServer. La carte a été réalisée avec QGIS version 2.1841 (URL: <https://qgis.org/>)

La zone économique exclusive (ZEE) de Nouvelle Calédonie recouvre 1 422 543 km², soit 13 % de la ZEE française. Elle est caractérisée par un nombre très important d’îlots, propices à la nidification d’oiseaux marins du fait de leur isolement et de la proximité des zones d’alimentation en mer (i.e. > 700 îlots dont la superficie excède 0.5 ha). Cinquante-neuf espèces d’oiseaux marins appartenant à 26 genres et 11 familles ont été observées dans la ZEE calédonienne, dont 24 à 28 confirmées nicheuses (Spaggiari et al. 2007). Une de ces espèces, le pétrel de Gould, *Pterodroma leucoptera*, niche uniquement dans la chaîne montagneuse centrale de Nouvelle Calédonie. Toutes les autres espèces ont été signalées comme nicheuses sur les îles et îlots coralliens (Hannecart & Létocart 1980; Pandolfi & Bretagnolle 2002; Spaggiari et al. 2007). Le stade de végétation des îlots impacte le type de communautés d’oiseaux marins qu’on y retrouve. Par exemple, les noddis noirs et les fous à

pieds rouges nichent généralement dans des arbustes, les fous masqués sur la bordure ensablée des ilots, les fous bruns et les noddis bruns dans la strate herbacée.

La caractéristique dominante de la circulation océanique de surface (i.e. 0-150 m) dans la ZEE calédonienne est le courant équatorial sud qui s'écoule vers l'ouest de 25°S à l'équateur (Fig. II-5). Ce courant bifurque au niveau de la marge continentale australienne à 15°S, avec une branche se raccordant au courant Est-australien qui s'écoule vers le Sud, l'autre formant le courant du golfe de Papouasie qui s'écoule vers le Nord le long de la côte du Queensland (Ridgway & Dunn 2003). La topographie complexe des îles, des récifs et des monts sous-marins sont à l'origine de la présence de filaments étroits et de jets, induisant une structure disparate de l'écosystème (Gourdeau et al. 2008). Au Sud de la Nouvelle Calédonie, la rotation des courants de surface (Fig. II-5) est à l'origine d'une forte énergie cinétique des tourbillons (Qiu et al. 2009).

A l'exception des zones très proches des côtes, les eaux entourant la Nouvelle-Calédonie sont considérées comme oligotrophes, avec des faibles concentrations de nitrates et de phosphates, ainsi qu'une faible biomasse chlorophyllienne et une communauté phytoplanctonique dominée par des cellules de petite taille (picophytoplancton, Menkes et al., 2015). Ces caractéristiques sont typiques d'un système pauvre en éléments nutritifs et pauvre en chlorophylle. La zone entourant la Nouvelle Calédonie est marquée par un important gradient Nord-Sud de température et de salinité. La partie Nord est caractérisée par des températures plus importantes (en moyenne 25.3°C en saison froide, 28.3°C en saison chaude), une salinité (en moyenne 35.0), une production primaire et une biomasse de micronecton plus faibles, du fait de l'influence de la 'warm pool' équatoriale et la zone de convergence du Pacifique Sud. La partie Sud est influencée par la mer de Tasman et caractérisée par des températures plus faibles (en moyenne 23.6 °C en saison froide, 26.6°C en saison chaude), une salinité (en moyenne 35.2), une production primaire et une biomasse de micronecton plus élevées (Menkes et al. 2015).

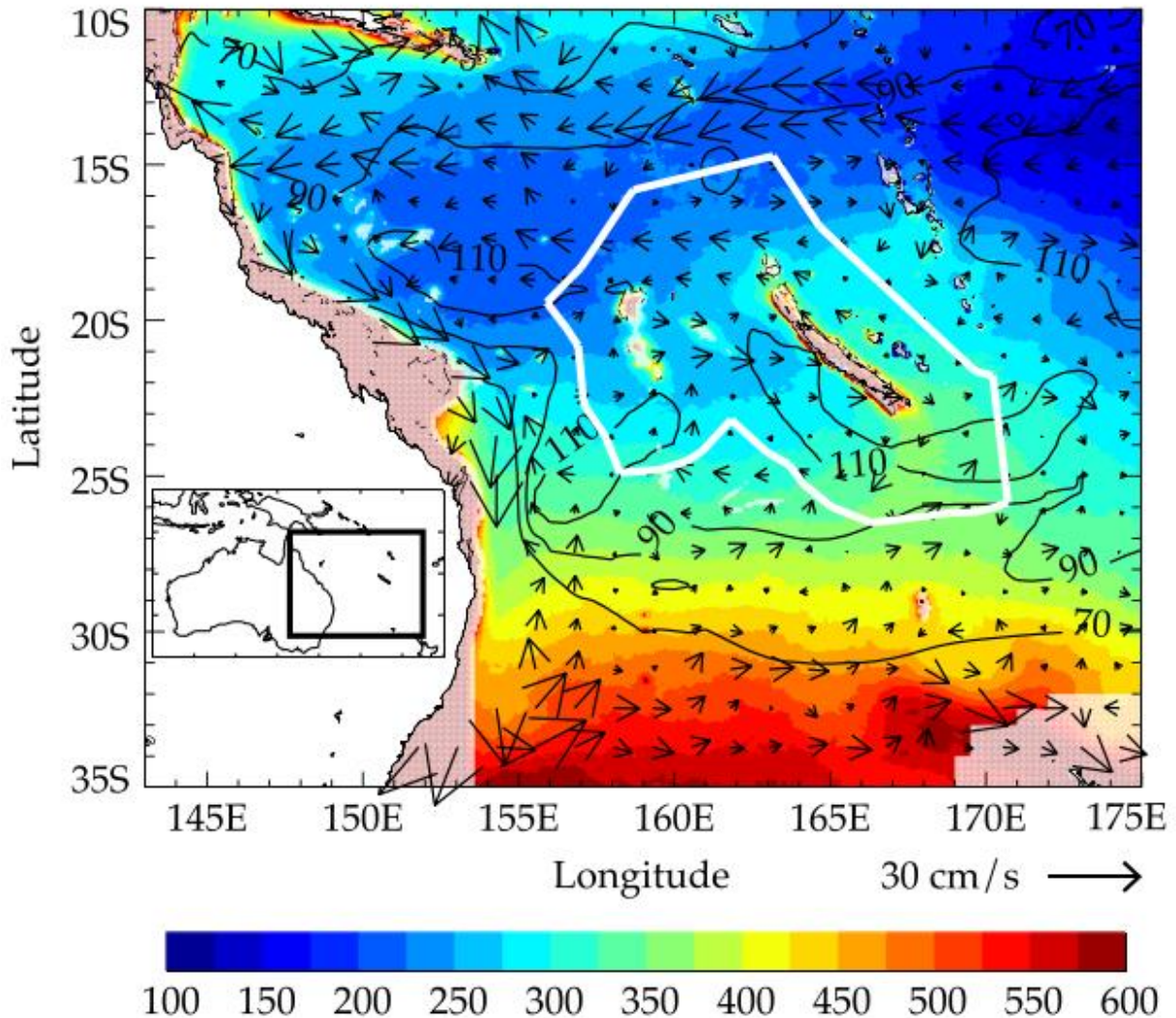


Figure II-5: Production primaire moyenne entre 1998 et 2007, estimée par satellite et exprimée en $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (en couleur). Les lignes de contour représentent l'isoplethe de nitrate exprimée en mètres, et les vecteurs représentent les courants géostrophiques exprimés en $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$. D'après Menkes et al. (2015).

Il existe une forte saisonnalité de l'hydrodynamique et des caractéristiques de la colonne d'eau. La saison chaude est caractérisée une activité plus importante des tourbillons, une productivité primaire et une biomasse de phytoplancton plus faibles, ainsi qu'une stratification plus importante de la colonne d'eau (Menkes et al. 2015).

Le 23 avril 2014, le gouvernement de la Nouvelle Calédonie adopte un arrêté portant la création d'une aire marine protégée de 1,3 millions de Km^2 , représentant la plus vaste de France, et actuellement la 4^{ème} plus grande au monde : le **Parc Naturel de la Mer de Corail** (Lecren & Martin 2014). L'objectif premier du parc est de « protéger les écosystèmes, les habitats et les espèces, ainsi que le patrimoine culturel, en recherchant le meilleur équilibre entre conservation et développement des activités humaines, notamment en mettant en

place un réseau d'aires marines protégées au sein du parc » dans le but d'en préserver la richesse écologique (Germain & Poidyaliwane 2018a). Le plan de gestion du parc annonce vouloir « protéger les espèces patrimoniales, rares, en danger et migratrices » (Germain & Poidyaliwane 2018b). Les travaux d'élaboration du plan de gestion ont été lancés le 28 mai 2015 lors de la réunion du premier comité de gestion du parc naturel. » (Germain & Poidyaliwane 2018a). Ainsi, la désignation de ce parc tente de répondre au besoin de désigner des aires marines à protéger au sein de cet écosystème encore peu impacté. Cependant, les mesures de protection et de conservation au sein de ce parc, et particulièrement en milieu hauturier, sont encore en cours de désignation. C'est dans cette optique que s'inscrivent les travaux de cette thèse, en apportant des informations nouvelles sur des espèces mal connues et/ou menacées telles que les oiseaux marins étudiés ici. De plus, l'identification des zones principales d'alimentation des oiseaux marins permet d'estimer les zones de forte diversité en milieu hauturier (cf. introduction), et apporte ainsi des informations utiles aux décisionnaires lors de la détermination d'aires marines protégées en milieu hauturier.

II.2.3. Colonies étudiées

Les 7 sites étudiés dans cette thèse sont répartis sur la Grande Terre, les îles et ilots qui la bordent, ainsi que sur un ilot appartenant à des récifs éloignés (Fig. II-6).

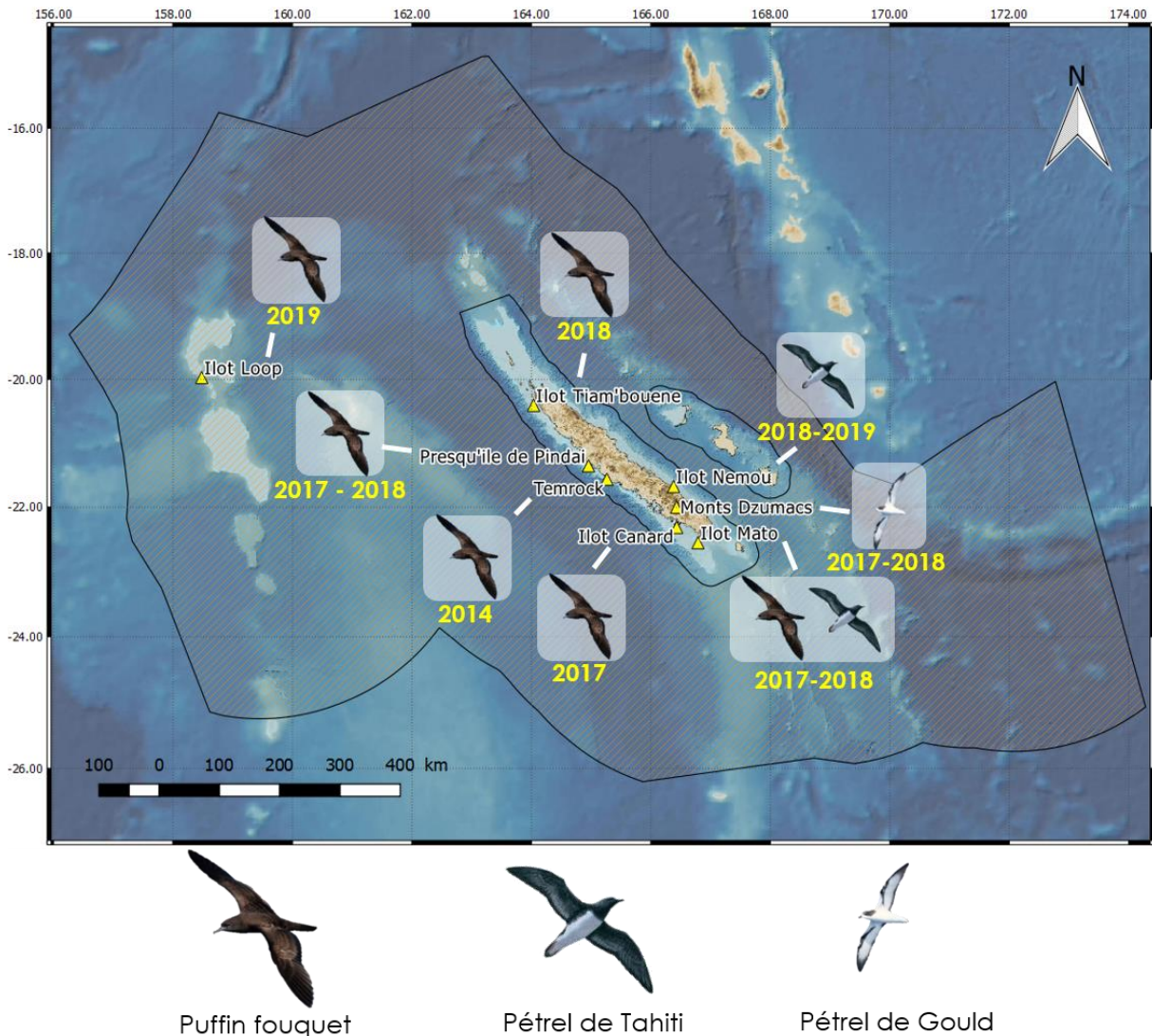


Figure II-6: Localisation des colonies étudiées, et des périodes de terrain réalisées pour chaque espèce. La zone hachée en orange représente l'emprise du Parc Naturel de la Mer de Corail. La bathymétrie a été obtenue de https://carto.gouv.nc/arcgis/services/fond_relief/MapServer/WMServer. La carte a été réalisée avec QGIS version 2.1841 (URL: <https://qgis.org/>)

La diversité et la distribution de ces sites ont été pensées afin de pouvoir étudier les différentes problématiques évoquées en introduction. Les sites d'étude des puffins fouquet ont été choisis afin de pouvoir étudier la ségrégation des zones d'alimentation entre les individus provenant de différentes colonies plus ou moins lointaines, réparties sur la longueur de l'île principale. Certains sites ont été étudiés plusieurs années consécutives afin de pouvoir

étudier la stabilité interannuelle des zones d'alimentation ou leur relation avec les caractéristiques environnementales (Tableau II-1).

Tableau II-1: Caractéristiques principales des sites d'étude.

Colonie	Espèce étudiée	Taille de population	Année de suivi	Emplacement
Temrock (21.56° S, 165.26°E)	Puffin fouquet	≈10 000 couples	2014	Grande Terre
Presqu'île de Pindai (21.35°S, 164.95°E)	Puffin fouquet	≈10 000 couples	2017 - 2018	Grande Terre
Ilot Mato (22.55°S, 166.80°E)	Puffin fouquet	≈2 000 couples de puffins	2017 - 2018	Lagon
	Pétrel de Tahiti	≈25 terriers identifiés		
Ilot Canard (22.31° S, 166.43° E)	Puffin fouquet	≈500 couples	2017	Lagon
Ilot Loop (19.96°S, 158.48°E)	Puffin fouquet	≈11 000 couples	2019	Récifs éloignés
Ilot Tiam'bouene (20.38°S, 164.04°E)	Puffin fouquet	≈15 000 couples	2018	Lagon
Ilot Némou (21.68°N, 166.38°E)	Pétrel de Tahiti	≈120 terriers identifiés	2018-2019	Lagon
Monts Dzumac (21.98°S, 166.43°E)	Pétrel de Gould	≈1 000 couples	2018	Grande Terre

II.2.3.1 Presqu'île de Pindai

La presqu'île de Pindai (21.35°S, 164.95°E) est située en Province Nord, sur la côte Ouest de Nouvelle Calédonie à environ 250 Km au nord de Nouméa (Fig. II-7). Cette zone est caractérisée par une végétation rase de bord de mer ainsi que des fragments de forêt sèche (Fig. II-7). Le sol est majoritairement meuble et sablonneux dans cette zone. Cette presqu'île représente la plus grande colonie de puffins fouquet de la Grande Terre, avec environ 10 000 couples recensés répartis sur une zone d'environ 100 ha (Spaggiari & Barré 2005). Des pétrels de Tahiti ont également été observés sur ce site, mais aucune estimation d'abondance n'a pu

être réalisée (Spaggiari & Barré 2005). La présence de rats, de chats et de chiens représente une menace de prédation pour les oiseaux marins nichant sur ce site.



Figure II-7: photographies de la presqu'île de Pindaï. © A. Ravache

II.2.3.2 Temrock

Le site de Temrock (21.56° S, 165.26°E) se situe dans l'espace naturel de Gouaro-Deva, situé dans la Province Sud de Nouvelle Calédonie. Ce milieu est principalement constitué de forêt sèche, s'étendant sur plus de 1 700 hectares. Ce site abrite une des plus grandes colonies de puffin fouquet de la grande Terre, s'étendant sur 4 Km, et totalisant environ 10 000 couples.

II.2.3.3 Ilot Mato

L'îlot Mato (22.55°S, 166.80°E) est situé dans la corne sud du Grand Lagon Sud (Fig. II-8). Cet îlot rocheux d'une superficie de 33 ha culmine à environ 60 m. L'habitat forestier peu dense est composé d'une faible strate herbacée et d'un couvert arbustif important, majoritairement composé de faux-mimosa (Fig. II-8). La colonie de l'îlot Mato regroupe environ 2 000 couples nicheurs de puffins fouquet, ainsi qu'une vingtaine de terriers de pétrels de Tahiti (Baudat-Franceschi 2012). On y trouve également une petite population (quelques couples) de pétrels à ailes noires (*Pterodroma nigripennis*) et de sternes bridées (*Onychoprion anaethetus*)



Figure II-8: Photographies de l'ilot Mato. © A. Ravache

II.2.3.4 Colonie de l'ilot Canard

L'ilot Canard (22.31°S, 166.43°E) est situé à environ 1 Km au large de Nouméa (Fig. II-9). Cet ilot corallien d'une superficie de seulement 2 ha est particulièrement fréquenté par les touristes. Le sol y est sablonneux et la végétation caractérisée par la présence d'*Araucaria* spp. et de bois de fer (Fig. II-9). Environ 500 couples de puffins fouquet ont été recensés sur cet ilot, où nichent également des mouettes australiennes (*Chroicocephalus novaehollandiae*) et des sternes de Dougall (*Sterna dougalii*).



Figure II-9: Photographies de l'ilot Canard. © pixalbum.net

II.2.3.5 Ilot Tiam'bouene

L'îlot Tiam'bouene (20.38°S, 164.04°E) se situe en Province Nord de la Nouvelle Calédonie (Fig. II-10). Cet îlot corallien possède une importante végétation arbustive et un sol sablonneux (Fig. II-10). Il compterait environ 15 000 couples de puffins fouquet, ainsi qu'un nombre plus faible de sternes de dougall (*Sterna dougalii*), sternes diamant (*Sterna sumatrana*), sternes néréis (*Sternula nereis*) et de mouettes australiennes (*Chroicocephalus novaehollandiae*) qui y nichent également (Baudat-Franceschi et al. 2013).



Figure II-10: Photographies de la colonie de puffins fouquet de l'îlot Tiam'bouene. © T. Berr

II.2.3.6 Monts Dzumac

Les Monts Dzumac (21.98°S, 166.43°E) sont situés dans la chaîne montagneuse centrale de la Grande Terre et culminent à environ 1000 m (Fig. II-11). On retrouve sur ce site plusieurs micro-colonies de pétrels de Gould, comprenant chacune entre 10 et 50 terriers environ (obs. pers.). Cependant, aucune estimation fiable sur le nombre total de couple n'est disponible à ce jour. La colonie de pétrels de Gould est située aux abords d'une rivière, sur une pente de 20 à 60% sous un couvert arborescent avec de nombreux blocs rocheux et même des pans de falaise, où se situe la plus grande partie des nids (Fig. II-11).



Figure II-11: Photographies de la colonie de pétrels de Gould située dans les Monts Dzumac, dans la chaîne montagneuse centrale de la Grande Terre. © A. Ravache

II.2.3.7 Ilot Loop

L'îlot Loop (19.96°S, 158.48°E) est un îlot corallien appartenant aux récifs éloignés de l'archipel des Chesterfield (Fig. II-12). Cet îlot d'une surface de 4.6 ha est caractérisé par une végétation rase composée quasiment exclusivement d'une strate herbacée (e.g. *Boerhavia repens*) ainsi que de quelques arbustes (Fig. II-12). La population de puffin fouquet nichant sur cet îlot est estimée à environ 11 000 couples (Borsa et al. 2010). On y retrouve également une importante population nicheuse de sternes fulligineuses (*Onychoprion fuscatus*), ainsi que des sternes huppées (*Thalasseus bergii*), des sternes diamants (*Sterna sumatrana*), des fous bruns (*Sula leucogaster*), des fous masqués (*Sula dactylatra*), des fous à pieds rouges (*Sula sula*), des frégates du pacifique (*fregatta minor*), des noddis bruns (*Anous stolidus*) et des noddis noirs (*Anous minor*).



Figure II-12: Photographies de l'ilot Loop. © E. Vidal et A. Ravache

II.2.3.8 Ilot Némou

L'ilot Némou (21.68°N, 166.38°E) est située sur la côte Est de la Nouvelle Calédonie, dans la baie de Port Bouquet (Fig. II-13). Cet ilot rocheux de 119 ha constitue un prolongement ultramafique³ isolé du massif du Grand Sud. Il est constitué de deux sommets, dont le plus haut culmine à 145 m, reliés par une dépression centrale. La végétation de l'ilot est principalement constituée de forêts et de maquis ultramafiques à taux d'endémicité élevé (Fig. II-13). On y retrouve également de la mangrove en bord de mer. Des prospections menées sur cet ilot ont permis de mettre en évidence la présence de 120 terriers de pétrels de Tahiti, ce qui constitue actuellement le plus important site connu de reproduction de cette espèce en Nouvelle Calédonie.

³ Ultramafique : en géologie, qualifie une roche très riche en fer et en magnésium.



Figure II-13: Photographies de l'îlot Némou. © A. Ravache

II.3. Méthodes d'étude des déplacements et des comportements alimentaires des oiseaux marins

Les méthodes d'observation en mer et la réalisation de transects permettent d'estimer la distribution en mer des oiseaux marins (e.g. Arcos et al., 2012; Jones et al., 2014). Ces observations permettent de déterminer le comportement des oiseaux rencontrés en mer, mais ne donnent pas d'information sur leur provenance, et ne permettent pas de suivre leurs déplacements. De plus, cette méthode nécessite généralement des moyens navigants qui peuvent s'avérer très coûteux. Les premières méthodes de suivi de déplacement des oiseaux marins ont été réalisées grâce à l'utilisation de bagues métalliques, qui permettent d'estimer la distribution de l'espèce lors de sa recapture (Berthold 2001). Cependant la probabilité de recapture est très faible (i.e. environ 1 sur 1000), et le risque de mortalité avant la recapture

limite l'intérêt de cette technique (Robinson et al. 2009). Ainsi, l'émergence des technologies de suivi télémétrique à la fin des années 80 a permis de révolutionner la recherche sur les déplacements des oiseaux marins (Burger & Shaffer 2008).

II.3.1. Télémétrie

Avant 1990, les premières méthodes de suivi télémétriques reposaient sur l'utilisation de balises **radio VHF** (« *Very High Frequency* »), utilisées pour estimer la fréquence de retour des individus à la colonie, ainsi que leur mouvement à proximité directe (15-20 Km) de la colonie (e.g. Anderson and Ricklefs, 1987). Cette méthode est imprécise mais encore utilisée aujourd'hui pour suivre les déplacements d'espèces trop petites pour être équipées de plus gros appareils.

L'année 1990 marque ensuite le développement de nouvelle méthode de suivi par **télémétrie satellite**, avec la toute première étude de suivi de déplacement en mer d'un albatros (Jouventin & Weimerskirch 1990). Depuis cette étude, de nombreuses recherches ont utilisé les **PTTs** (« *Platform Terminal Transmitters* ») pour suivre le déplacement en mer des oiseaux marins sur de longues distances. Cette méthode utilise le système satellite **Argos**, qui permet d'obtenir jusqu'à 20 localisations par jours et ne nécessitent pas de récupérer le dispositif, puisqu'elles envoient directement la donnée à l'utilisateur. Les systèmes Argos sont des émetteurs qui fonctionnent sur le principe de l'effet Doppler (i.e. principe de localisation géométrique), et offrent une précision largement inférieure à celle des GPS. C'est pourquoi ils sont parfois couplés avec des récepteurs GPS dont la donnée est ensuite transmise par technologie Argos. Ce type de transmetteur est aujourd'hui majoritairement utilisé pour suivre le déplacement d'oiseaux marins juvéniles qui ne reviendront pas à leur colonie avant plusieurs années (e.g Weimerskirch et al., 2006).

Les dispositifs **GPS** (« *Global Positioning System* »), apparus à la même période, sont des récepteurs, également basés sur l'utilisation de satellites. Ils permettent d'obtenir des données toutes les secondes, 24 h par jour partout sur le globe avec une précision de quelques mètres. Ce type de récepteurs nécessite la récupération du dispositif pour acquérir les données, à moins qu'ils soient associés avec des systèmes VHF, UHF, GSM, Bluetooth ou Argos permettant de récupérer les données enregistrées à distance, lors du retour des oiseaux sur les colonies.

Les années 90 ont également vu l'apparition des **géolocalisateurs** (GLS: « global location sensor » ; Wilson et al. 1992). Ces instruments miniaturisés enregistrent l'intensité lumière ambiante, ce qui permet de déduire deux fois par jour la latitude depuis la durée de la journée, tandis que l'heure du midi solaire indique la longitude. Ces dispositifs ont une précision faible, de 186 Km en moyenne (Phillips et al. 2004). Cependant, leur poids très légers (i.e. ~ 0.5 g pour les plus légers) permettent d'équiper des espèces de petite taille, et leur longue autonomie permet de recueillir la donnée sur plusieurs années (e.g. González-Solís et al., 2007). Ces caractéristiques en font des dispositifs plus appropriés pour des études à large échelle spatiale et temporelle, notamment les déplacements en période internuptiale (Lewison et al. 2012; Carey et al. 2014).

La miniaturisation des appareils électroniques et l'amélioration de l'autonomie des batteries ont permis de suivre des oiseaux de plus en plus petits, sur de plus longues durées et avec une meilleure précision (Wakefield et al. 2009; Bridge et al. 2011). La télémétrie peut également être couplée à d'autres types de dispositifs qui permettent d'obtenir des informations sur le comportement des oiseaux lors de leurs déplacements en mer (e.g. enregistreurs de profondeur de plongée, accéléromètres, sondes stomacales, etc.).

Le déploiement de dispositifs GPS peut induire un dérangement chez les oiseaux équipés, ce qui peut modifier le comportement de l'animal et ainsi induire un biais dans les résultats récoltés (Wilson et al. 1986; Wilson & McMahon 2006). La capture et la manipulation de l'oiseau constituent un premier facteur de stress. Il est essentiel de s'assurer de minimiser ce stress autant que possible en utilisant des méthodes de capture douce et en manipulant l'oiseau doucement et le plus rapidement possible. De plus, des études ont permis de déterminer que le poids des GPS déployés sur les oiseaux marins ne devrait pas dépasser 3 % du poids des individus afin de ne pas modifier leur comportement en vol (Phillips et al. 2003). Cependant, le placement du dispositif GPS peut également impacter la capacité de vol et de plongeon des individus équipés, et toutes les espèces ne sont pas affectées de façon similaire (Vandenabeele et al. 2014). Sur le long terme, le déploiement de dispositifs sur les oiseaux marins peut impacter la physiologie, la reproduction et la survie des individus (Wilson & McMahon 2006).

Les données présentées dans cette thèse ont été collectées par des dispositifs GPS et GLS, dont le poids et le placement suivent les recommandations de Phillips et al. (2003) et

Vandenabeele et al. (2014). Toutes les procédures de terrain et de prises de données ont été réalisées dans le plus grand respect des animaux manipulés. Toutes les expérimentations menées dans le cadre de cette thèse ont respectées les directives du Comité de Protection des Animaux et de l'Association pour l'étude du comportement animal (Behaviour 2020).

Les données de télémétrie permettent ainsi de fournir des données essentielles pour l'étude des déplacements et du comportement en mer des oiseaux marins. Elles peuvent être couplées à des analyses moléculaires, qui vont permettre d'apporter des informations complémentaires sur le régime et les interactions trophiques des espèces étudiées. Parmi ces techniques figurent les analyses d'isotopes stables de différents tissus.

II.3.2. Analyse d'isotopes stables

Les isotopes sont des formes différentes d'un même élément chimique qui diffèrent par le nombre de neutrons dans le noyau. Le mot « isotope » signifie que tous les isotopes d'un élément occupent la même (*iso*) place (*topos*) dans le tableau périodique des éléments. Les isotopes peuvent présenter une structure instable ; ils libèrent des radiations en passant à un état énergétique inférieur. On parle alors d'isotopes radioactifs. Au contraire, d'autres isotopes sont stables, et gardent la même forme pendant des millions d'années après leur formation : ce sont les **isotopes stables**. Ces isotopes ne sont pas dangereux pour l'Homme et sont abondants dans les systèmes naturels, y compris dans notre corps (Wada et al. 1995).

Les propriétés chimiques des isotopes d'un même élément sont identiques, cependant la différence en nombre de neutrons induit des masses isotopiques différentes. On peut donc observer des isotopes qualifiés de « lourds » ou de « légers ». Les isotopes réagiront donc différemment lors de certaines réactions physiques impliquant la masse des atomes ou des molécules. Cela va induire des séparations partielles entre les isotopes légers et les isotopes lourds lors de réactions cinétiques ou de réactions d'équilibre. Les isotopes lourds réagiront plus lentement lors de réactions cinétiques et vont ainsi s'accumuler dans les substrats. Lors de réactions d'équilibre, les isotopes lourds auront tendance à s'accumuler dans la phase où les énergies de liaisons sont les plus fortes. On parle alors de **fractionnement isotopique** (voir Fry, 2006). En connaissant le rapport isotopique initial du système et les lois mathématiques des phénomènes physico-chimiques, on peut alors prévoir l'évolution du rapport isotopique entre les isotopes lourds et légers au cours du processus. A l'inverse, observer le rapport isotopique à l'état actuel permet d'identifier le processus responsable du fractionnement

isotopique observé. La différence d'abondance relative entre les isotopes lourds et légers peut être mesurée par spectrométrie de masse. Le résultat est exprimé comme le rapport entre la forme lourde et la forme légère, qui peut ensuite être normalisé par rapport aux échantillons de référence internationaux et indiqué dans la notation delta (δ) en parties par millier (‰).

L'étude des isotopes stables a été appliquée dans de nombreux domaines d'études tels que l'astronomie, la médecine, l'hydrologie, la paléoclimatologie, ainsi qu'en écologie. Elle permet notamment l'étude de **l'écologie trophique**. L'analyse des isotopes stables permet de reconstruire le régime alimentaire des organismes, d'assigner des espèces à des positions trophiques dans les réseaux trophiques, d'élucider des schémas d'acquisition et d'allocation des ressources, et de caractériser les propriétés de niche (voir les revues de Boecklen et al., 2011 et Newsome et al., 2007). Ces études reposent sur le fait que la composition en isotopes stables observée chez les consommateurs est reliée de manière prédictive à la composition isotopique de leur nourriture : « *You are what you eat* » (Vous êtes ce que vous mangez, DeNiro and Epstein, 1978). Deux types d'isotopes sont particulièrement utilisés en écologie trophique, il s'agit des **isotopes du carbone et de l'azote**.

II.3.2.1 Isotopes du carbone

Le carbone possède 2 isotopes stables : le ^{12}C et le ^{13}C . Le ^{12}C est de loin le plus abondant, puisqu'il compose 98.9 % du carbone atmosphérique, tandis que le ^{13}C est naturellement bien plus rare. Le ^{12}C est excrété en quantité légèrement plus importante lors de la respiration, ce qui induit un très faible enrichissement en ^{13}C le long des réseaux trophiques (DeNiro & Epstein 1978). Cependant, la principale source de fractionnement des isotopes du carbone se produit à la base des réseaux trophiques, en lien aux processus de photosynthèse (Kelly 2000). Le ratio isotopique du carbone permet d'apporter des informations sur les sources de carbone des consommateurs, puisque différents écosystèmes possèdent des ratios isotopiques différents (Rounick & Winterbourn 1986). Il permet par exemple de déterminer si la source d'alimentation est terrestre ou marine, benthique ou pélagique, côtière ou hauturière, et parfois même de déterminer une aire géographique à large échelle (Rounick & Winterbourn 1986; Cherel et al. 2000; Cherel & Hobson 2007).

II.3.2.2 Isotopes de l'azote

Parmi les 16 isotopes de l'azote, 2 sont des isotopes stables : le ^{14}N et le ^{15}N . Comme le carbone, l'isotope le plus léger (^{14}N) est beaucoup plus abondant puisqu'il représente 99.64 %

de l'azote présent dans l'atmosphère. A l'inverse du carbone, le ratio isotopique de l'azote est très variable d'un niveau trophique à l'autre, avec un enrichissement en ^{15}N d'environ 3 à 4 ‰ (Minagawa & Wada 1984; Wada et al. 1995). Tandis que le taux de ^{15}N est fixe entre les niveaux trophiques, l'excrétion préférentielle du ^{14}N sous forme de déchets azotés induit un enrichissement relatif des tissus en ^{15}N , expliquant ainsi cette modification du ratio isotopique de l'azote le long de la chaîne trophique (Minagawa & Wada 1984). Ainsi, l'étude du ratio isotopique de l'azote chez un consommateur permet de fournir des informations sur le type de proies consommées, ainsi que sa place dans les réseaux trophiques (Ménard et al. 2007; Richoux et al. 2010).

II.3.2.3 Niche isotopique

Ainsi, le dosage des isotopes stables du carbone et de l'azote apporte des informations sur le régime et le niveau trophiques des organismes étudiés et sur l'habitat d'alimentation des proies consommées. Ces deux ratios isotopiques permettent donc de définir un espace bidimensionnel que nous définirons sous le terme de **niche isotopique** (Bearhop et al. 2004; Newsome et al. 2007). Ce terme s'apparente à la notion de niche écologique (Hutchinson 1959) mentionnée plus haut (Chapitre 1, Compétition intra- et interspécifique). Bien que la niche isotopique ne résolve pas à elle seule les questions auxquelles la niche écologique tente de répondre, elle permet toutefois une approche simplifiée et facilement comparable des caractéristiques écologiques des individus (Newsome et al. 2007). Elle aide par exemple à estimer le partitionnement des ressources entre différentes espèces (Fig. II-14), ou entre individus d'une même espèce (Young et al. 2010; Cherel et al. 2014; Rayner et al. 2016).

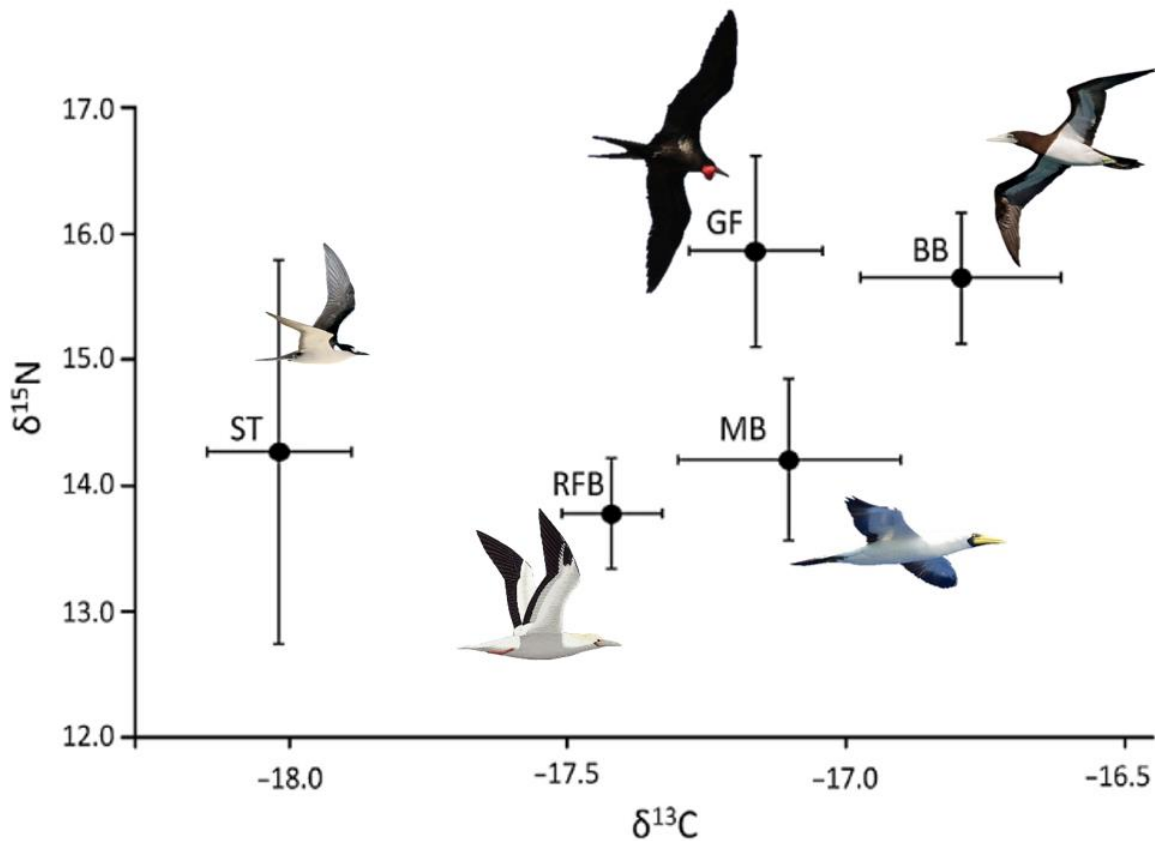


Figure II-14: Exemple de niches isotopiques à 2 dimensions de 5 espèces d'oiseaux, basées sur les valeurs isotopiques moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de cellules sanguines. (ST= sterne fuligineuse, RFB= fou à pieds rouges, MB= fou masqué, GF= frégate du pacifique, BB= fou brun). Adapté de Young et al. (2010).

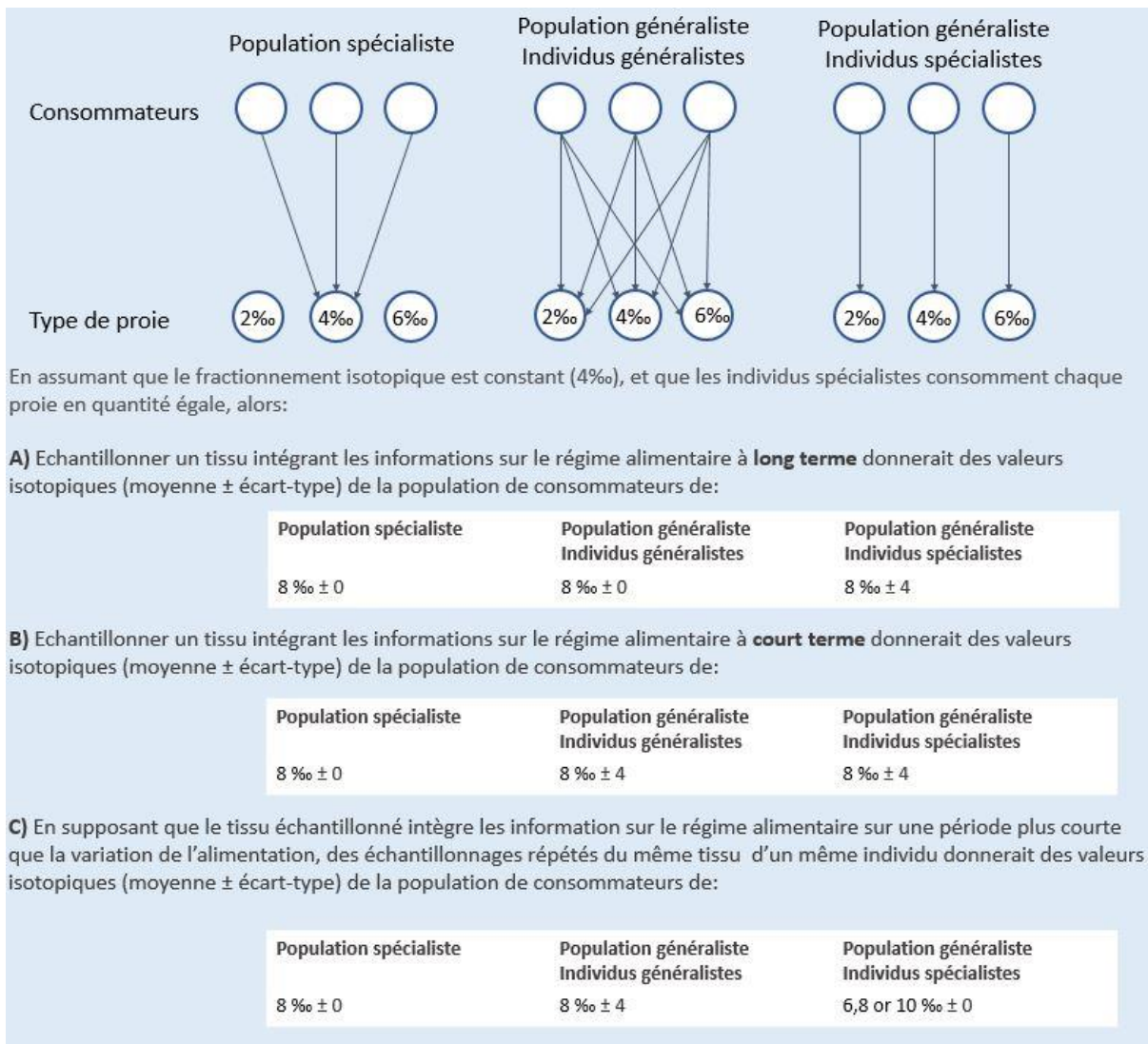
La combinaison de ces ratios permet de déterminer une **taille de niche isotopique** à l'échelle d'une espèce ou d'une population, associée à la taille de la niche trophique (Bearhop et al. 2004). La taille de cette niche est liée à la variation intra-individuelle et interindividuelle du type d'alimentation (Bolnick et al. 2002). De manière générale, les populations qui se nourrissent d'une grande variété de proies auront des signatures isotopiques plus variées dans leurs tissus que des populations se nourrissant d'une gamme étroite de proies (Bearhop et al. 2004). Cependant une population d'individus généralistes peut être composée d'individus plus ou moins spécialistes. Cette idée rejoint la notion expliquée précédemment (voir Chapitre I, Compétition intra et interspécifique), différenciant les populations généralistes ou spécialistes, ainsi que le type de spécialisation trophique des individus qui la composent (Fig. I-8). Cette idée s'applique au type de proies consommées mais également à la zone géographique d'alimentation. Pour rappel, nous avons distingué trois types de population en terme de régime trophique: (i) les populations spécialistes, (ii) les populations généralistes composées d'individus généralistes, et (iii) les populations généralistes composées d'individus

spécialistes. En sélectionnant des tissus au taux de renouvellement approprié, il est possible de déterminer le type de spécialisation trophique d'une population à partir de la taille de sa niche isotopique et la **constance** de cette niche. En effet, le taux de renouvellement des isotopes stables dans un tissu donné est lié à l'activité métabolique de ce tissu (Hobson & Clark 1992). En outre, on distingue deux types de tissus : les tissus métaboliquement actifs, et ceux métaboliquement inertes.

Les **tissus métaboliquement actifs** enregistreront des informations sur l'alimentation des consommateurs à une échelle temporelle proportionnelle au taux de renouvellement des protéines de ce tissu (Hobson & Clark 1992, 1993). Ainsi, le plasma qui possède un renouvellement fréquent des protéines, intégrera la signature isotopique des proies consommées sur une courte échelle de temps (quelques jours), tandis que les cellules des globules rouges qui ont un turn-over plus lent l'intégreront sur une durée plus longue (quelques semaines ; Hobson & Clark 1992).

Les **tissus métaboliquement inertes** intégreront la signature isotopique des proies uniquement au moment de leur synthèse (Mizutani et al. 1990; Hobson & Clark 1992). C'est le cas des plumes chez les oiseaux marins, qui sont reliées au système sanguin durant leur synthèse, puis deviennent inertes une fois complètement synthétisées (Mizutani et al. 1990). Les analyses isotopiques réalisées sur ces tissus permettent donc d'obtenir des informations sur le régime trophique des individus au moment de la synthèse de ces tissus. La période de synthèse des plumes étant connue chez de nombreuses espèces d'oiseau marin, cette technique permet l'étude du régime trophique à différents moments de leur cycle de vie (Cruz-Flores et al. 2018).

Une utilisation appropriée des analyses isotopiques des tissus en fonction de leur taux de renouvellement permet de déterminer le type de spécialisation trophique des populations et des individus composant la population. Une méthode proposée par Bearhop et al. (2004) afin de déterminer le type de spécialisation entre plusieurs populations à partir de la variance des valeurs isotopiques de différents tissus est illustré dans l'encart suivant :



Une autre méthode pour déterminer le type de population est d'effectuer une régression des ratios isotopiques de deux tissus aux taux de renouvellement différents, comme le plasma sanguin et les globules rouges (Bearhop et al. 2006; Ceia et al. 2012). Ceci permet d'obtenir un indice de la **constance** de source de carbone et du niveau trophique. Une régression fortement significative indique que les signatures isotopiques sont constantes chez les individus au court du temps, ce qui suggère que les individus sont spécialistes en termes de source de carbone ou de niveau trophique des proies. Une régression non-significative indique au contraire des individus plutôt généralistes.

Bien que les isotopes apportent des informations cruciales sur le régime alimentaire et les sources de carbone des individus étudiés, ils ne permettent pas d'identifier précisément les proies consommées. Cependant, ces analyses peuvent être couplées à des analyses

moléculaires supplémentaires permettant d'identifier les groupes taxonomiques auxquels appartiennent les proies à partir de différents échantillons.

II.3.3. Metabarcoding ADN

Le **barcoding moléculaire** (« *DNA barcoding* ») est une technique d'identification moléculaire permettant la caractérisation génétique d'un individu à partir d'un échantillon contenant son ADN. Cette technique se base sur la reconnaissance d'une courte séquence d'ADN ciblée. Elle se base généralement sur le séquençage d'un gène du génome mitochondrial (e.g. 16S, COI). La particularité du gène ciblé est de présenter une forte variabilité interspécifique, mais une faible variabilité chez les individus d'une même espèce, ce qui en fait un outil très utile pour déterminer l'espèce de l'échantillon étudié. De plus, il est présent en grande quantité dans chaque mitochondrie, et permet donc l'identification de l'espèce même sur de petits échantillons. Il s'agit généralement d'un gène codant pour une sous-unité du cytochrome oxydase, impliqué dans la respiration mitochondriale. Le barcoding moléculaire permet donc de classer les individus selon leur phylogénie, de distinguer de nouvelles espèces ou de d'identifier l'origine et l'identité d'un échantillon à partir d'une large base de données.

Le **metabarcoding**, reposant sur la même technique, désigne l'étude d'un assemblage de populations. Il peut être utilisé pour réaliser une évaluation environnementale de la biodiversité contenue dans un système écologique donné (e.g. Boussarie et al. 2018). Chez les oiseaux marins, cette méthode est plus souvent utilisée afin d'identifier les proies présentes dans le contenu stomacal, ce qui permet de fournir des informations précises sur le régime alimentaire des individus étudiés, allant jusqu'à l'identification de l'espèce consommée (Alonso et al. 2014a; Komura et al. 2018). Cependant, une des limites de son utilisation est qu'elle ne permet pas de déterminer si les espèces identifiées dans le contenu stomacal proviennent d'une ingestion primaire par l'organisme étudié, ou sont des ingestions secondaires (i.e. des espèces consommées par leurs proies).

Coupler cette méthode moléculaire avec des données de déplacement, de comportement et d'analyse des isotopes stables permet de décrire précisément les stratégies d'alimentation d'une population d'individus en minimisant leur dérangement (e.g. Carreiro et al. 2020). Ces différentes techniques seront mises en œuvre dans cette thèse afin de décrire efficacement les stratégies d'alimentation des pétrels de Tahiti et des puffins fouquet nichant en Nouvelle Calédonie et de répondre aux objectifs proposés dans le chapitre I.

CHAPITRE III. MOUVEMENTS EN MER DES PUFFINS
FOUQUET PENDANT ET HORS SAISON DE REPRODUCTION



III.1. Avant-Propos

Comme évoqué dans le chapitre précédent, la population de puffins fouquet nichant En Nouvelle Calédonie représente une importante partie de la population mondiale. La population estimée de puffins fouquet dans le lagon sud de Nouvelle Calédonie totalise environ 500 000 couples nicheurs et représente 95 % de la biomasse des oiseaux marins dans cette zone (Pandolfi & Bretagnolle 2002), tandis que la population mondiale est estimée à environ 5 millions de couples (Brooke 2004). Le lagon sud regroupe donc à lui seul un dixième de la population mondiale, et la Nouvelle Calédonie et ses récifs pourraient abriter un cinquième de la population mondiale. Bien que cette espèce abondante ne soit pas considérée menacée par la liste rouge IUCN, elle est soumise à des menaces d'origine anthropique telles que la pollution, la dégradation de son habitat en lien avec la surpêche, la prédation par les prédateurs introduits ou la destruction volontaire des oiseaux et des terriers. De plus les oiseaux marins jouent un rôle fonctionnel important, notamment par le transport de nutriments et d'énergie, affectant les écosystèmes marins et terrestres (Croll et al. 2005; Shatova et al. 2016). On peut donc s'attendre à ce qu'une espèce très abondante joue un rôle fonctionnel fort dans l'écosystème.

Pourtant, les populations de puffins fouquet en Nouvelle Calédonie ont fait l'objet de peu d'études comparé aux autres parties du globe où ils sont présents (Hawaii: Byrd et al. 1983; IOcéan Indien: Catry et al. 2009b; Japon: Komura et al. 2018). Plus particulièrement aucune étude s'intéressant à leur déplacement en mer n'a été publiée avant cette thèse, contrairement aux populations australiennes (Congdon et al. 2005; McDuie et al. 2015, 2018; Miller et al. 2018) ou de l'Océan indien (Le Corre et al. 2012).

Ce chapitre vise donc à apporter des informations sur les déplacements en mer des puffins fouquet durant leur période de reproduction en Nouvelle Calédonie, fournissant ainsi des informations utiles à leur conservation dans les eaux calédoniennes. Il s'intéressera également à leurs déplacements en dehors de la période de reproduction, car leur zone de migration est encore inconnue. La zone de migration des puffins fouquet apporte des informations essentielles pour leur conservation au-delà des zones de juridiction de la Nouvelle Calédonie, et pourrait entre autre permettre de quantifier le risque de prise accessoire par les navires de pêche en dehors de la période de reproduction. Nous chercherons également à caractériser et comparer les conditions océanographiques rencontrées par les individus pendant et en

dehors de la période de reproduction, et voir si les individus effectuent une migration trans-équatoriale ou ont plutôt un comportement dispersif après la reproduction.

Les eaux entourant la Nouvelle Calédonie sont oligotrophes, particulièrement dans les strates supérieures, avec des concentrations faibles en nutriments et une productivité primaire faible (Ceccarelli et al. 2013; Menkes et al. 2015). On peut donc s'attendre à une forte compétition entre les nombreuses populations de puffins fouquet recherchant de la nourriture dans ces eaux. En se basant sur l'étude de plusieurs colonies différemment réparties sur la Grande Terre, ce chapitre visera également à étudier les mécanismes permettant la cohabitation de si nombreux individus.

III.2. Résumé

La population de puffins fouquet (PF) nichant en Nouvelle Calédonie, dans le Pacifique Sud-Ouest, est l'une des plus importantes au monde, mais sa biologie et son écologie alimentaire sont mal connues. Nous avons étudié les PF de quatre colonies de Nouvelle Calédonie situées sur l'île principale ou sur des îlots adjacents. Nous avons examiné le comportement alimentaire et les habitats utilisés à l'aide de récepteurs GPS (« Global Positioning System ») et de géolocalisateurs (GLS: « Global Location Sensing ») pendant et en dehors de la saison de reproduction respectivement. Ces résultats ont été comparés avec ceux d'autres populations de PF dans le monde. Pendant la reproduction, les PF calédoniens ont utilisé une stratégie de recherche de nourriture bimodale, en alternant une série de trajets alimentaires courts à proximité de la colonie, au-dessus du lagon, ou au bord du récif, avec des trajets plus longs en eaux profondes et éloignées. Ce n'est que le deuxième endroit où la stratégie bimodale de recherche de nourriture a été observée chez le PF. Alors que les zones d'alimentation des colonies voisines se chevauchaient en mer, en particulier lors des trajets courts, nous avons observé une séparation nette des zones de recherche de nourriture entre les paires de colonies situées dans les parties sud et nord-ouest de la Nouvelle Calédonie. Alors que les colonies de PF se sont nourries activement et ont voyagé vers les zones d'alimentation pendant la journée, elles sont retournées principalement à la colonie ou se sont reposées pendant la nuit, ce qui indique qu'elles se nourrissent principalement de jour. La recherche intense de proies n'a pas eu lieu dans les zones plus productives, ce qui suggère qu'elle pourrait plutôt être liée à la présence de prédateurs sous-marins. En dehors de la saison de reproduction, les oiseaux de trois colonies ont montré un comportement migratoire

transéquatorial similaire. Ils ont tous quitté la Nouvelle Calédonie à la même époque de l'année avec un déplacement rapide vers le nord-est et ont hiverné en eaux profondes dans le même secteur de l'océan Pacifique tropical du nord-ouest. Sur les sites d'hivernage, ils ont probablement passé la plupart de leur temps en dehors des phases d'alimentation assis sur l'eau, surtout la nuit, effectuant un lent mouvement vers l'ouest, avant de retourner en Nouvelle Calédonie. Cette étude montre que les PF de Nouvelle-Calédonie se nourrissent dans des eaux profondes chaudes et oligotrophes tout au long de leur cycle de vie et que l'espèce semble avoir une stratégie de recherche de nourriture flexible et adaptée aux diverses conditions environnementales rencontrées dans sa vaste aire de répartition tropicale.

III.3. Article #1 : Mouvements en mer des puffins fouquet pendant et hors saison de reproduction depuis quatre colonies en Nouvelle Calédonie. *Weimerskirch et al. (2020)*



At-sea movements of wedge-tailed shearwaters during and outside the breeding season from four colonies in New Caledonia

Henri Weimerskirch^{1,*}, Sophie de Grissac^{1,2}, Andreas Ravache^{3,4}, Aurélien Prudor¹, Alexandre Corbeau¹, Bradley C. Congdon⁵, Fiona McDuie⁵, Karen Bourgeois³, Sylvain Dromzée³, John Butscher⁶, Christophe Menkes⁴, Valérie Allain⁷, Eric Vidal^{3,4}, Audrey Jaeger⁸, Philippe Borsa⁹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372 du CNRS-Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France

² Swansea Laboratory for Animal Movement, Department of Biosciences, Swansea University, UK

³ Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie

⁴ UMR ENTROPIE (IRD—Université de La Réunion—CNRS), Laboratoire d'Excellence Labex-CORAIL, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), BP A5, 98848 Nouméa CEDEX, New Caledonia, France

⁵ College of Science and Engineering, James Cook University, Cairns QLD 4878 Australia

⁶ IRD-Sorbonne Universités (UPMC, Univ Paris 06)-CNRS-MNHN, LOCEAN Laboratory Centre IRD de Nouméa, Nouméa Cedex, France

⁷ Pacific Community (CPS), 98848 Nouméa, New Caledonia

⁸ UMR ENTROPIE, UMR 9220 du CNRS-IRD-Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 92003, 97744 Saint-Denis, La Réunion, France

⁹ UMR ENTROPIE, IRD, Montpellier, France

III.3.1. Abstract

The population of wedge-tailed shearwaters (WTS) nesting in New Caledonia, south-west Pacific, is one of the largest in the world, yet its biology and foraging ecology are poorly known. We studied WTS from four New Caledonian colonies located on the mainland or adjacent islets. We examined foraging behavior and habitats using global-positioning system (GPS) receivers and light sensors (global location sensing, GLS) during and outside the breeding season respectively, and compared our findings with other WTS populations worldwide. During breeding, New Caledonian WTS used a dual foraging strategy whereby they alternated a series of short foraging trips close to the colony over the lagoon, or off the reef edge, with longer trips over distant, deep waters. This is only the second location where dual foraging has been observed in WTS. Whereas neighboring colonies overlapped at-sea, especially during short trips, there was a clear separation of foraging zones between the pairs of colonies located in the southern versus northwestern parts of New Caledonia. Whereas WTS actively foraged and commuted to foraging zones during the day, they mainly returned to the colony or rested during night, indicating that they feed mainly during the day. Active foraging did not take place in more productive areas, suggesting it may be related rather to the presence of sub-surface predators. Outside the breeding season, birds from three colonies had similar trans-equatorial migratory behavior. They all left New Caledonia at the same time of the year with a fast, north-easterly movement and wintered over deep waters in the same sector of the north-western tropical Pacific Ocean. At overwintering sites they presumably spent most of their non-foraging time sitting on the water, especially at night, making a slow westward movement, before returning to New Caledonia. This study shows that WTS from New Caledonia forage over warm, oligotrophic deep waters throughout their life-cycle and that the species appears to have a flexible foraging strategy adapted to the various environmental conditions encountered across its wide tropical range.

III.3.2. Introduction

The tropical marine environment is on average less productive and has lower seasonal variability than waters at higher latitudes. Marine mesopredators such as seabirds have evolved specific foraging strategies to cope with these conditions, such as reduced flight costs or unseasonal breeding (Ashmole 1971; Spear et al. 2007; Catry et al. 2009a). In particular, many species rely on sub-surface predators such as tunas to facilitate access to prey (Au & Pitman 1986; Jaquemet et al. 2004). In the tropical oceans, the wedge-tailed shearwater *Ardenna pacifica* (WTS) is a very abundant species that forages over oligotrophic waters in both the Indian and Pacific Oceans. During the breeding season WTS forage over oceanic as well as shallower waters (McDuie et al. 2015; McDuie & Congdon 2016). Similar to other petrels and albatrosses at higher latitudes (Weimerskirch et al. 1994), when surrounded by low-productivity, near-colony foraging environments, adult WTS use a bi-modal foraging strategy whereby they alternate short trips close to the colony to provision their offspring, with long trips to distant more profitable foraging locations to obtain food primarily for themselves (Congdon et al. 2005; McDuie et al. 2015; McDuie & Congdon 2016). This strategy is generally assumed to enable individuals relying on low-productivity or distant waters to provision the offspring at sufficient rate (Weimerskirch et al. 1994; Weimerskirch 1998). However, WTS have also been reported to use an unimodal foraging strategy in sub-tropical sites such as Hawaii (Baduini 2002) and the Aride Island where birds make short trips over the Seychelles plateau (Cecere et al. 2013). WTS also may switch between unimodal and dual foraging strategies at other sites in response to seasonal changes in resource availability (e.g. Lord Howe Island Miller et al., 2018). This switching behaviour can result in individuals from two distant colonies in the subtropical and tropical Pacific overlapping at sea during long trips in some years, but not in others (Miller et al. 2018). Combined, these results indicate a flexible foraging strategy that varies according to breeding site in response to local variations in resource availability.

Many Procellariiforms undertake long migrations during the non-breeding season (Shaffer et al. 2006) and use specific migratory routes to take advantage of the oceanic wind regimes (Felicísimo et al. 2008), while others leave the breeding grounds and make long-distance dispersive movements. For example, in the Indian Ocean, WTS breeding in the equatorial zone disperse to tropical waters throughout the oceanic basin (Catry et al. 2009b) those breeding

in western Australia move northward to reach the equatorial zone (Surman et al. 2018). In contrast, WTS breeding in the southern Great Barrier Reef undertake a directed trans-equatorial migration and spend the non-breeding season in the tropical waters of the northern hemisphere (McDuie & Congdon 2016). Thus WTS show a variety of strategies during and outside the breeding season, most likely in response to variations in the local environmental conditions they encounter throughout their annual life cycle.

New Caledonia is located in the middle of a large-scale, north–south temperature and salinity gradient influenced in the north by the warm equatorial Warm Pool and the South Pacific Convergence Zone and in the south by the cool and highly productive Tasman Sea. The waters around New Caledonia are oligotrophic, especially in the upper layers, with low nutrient and low primary production (Ceccarelli et al. 2013; Menkes et al. 2015; Payri et al. 2018; Ceccarelli 2019). Yet New Caledonia hosts one of the largest populations of WTS in the world with hundreds of thousands pairs breeding on the mainland and the neighbouring islands and islets of its southern lagoon (Pandolfi & Bretagnolle 2002). The presence of this very large population of WTS located in low productivity waters may entail a potentially high level of intra-specific competition among individuals, conditions that can lead to specific foraging behaviours that reduce competition, such as longer foraging ranges (Ashmole halo effects; Ashmole, 1963), or to the separation of foraging zones between colonies (Lewis et al. 2001). Segregation between colonies, considered to result from inter colony competition, itself a function of colony size, foraging range and productivity (Bolton et al. 2019). Thus studying geographic overlap in foraging areas between colonies within a large population that relies on poor surrounding tropical waters is of particular interest when considering the evolution of segregation. Compared to highly productive temperate or polar regions where segregation has been mainly studied (Bolton 1995) it can be predicted that in poor tropical waters segregation between colonies should be maximal. In addition, how this regional population deals with presumed reduction of resources during the winter remains unknown.

Here, we studied foraging behaviour during both the breeding and the migratory periods in WTS from four colonies in New Caledonia to evaluate how local conditions may sustain such large numbers of breeding individuals. We examine whether the population used a bi-modal foraging strategy to cope with presumably reduced near-colony food availability and/or intra-specific competition, and whether the foraging areas used by different colonies overlap

(Bolton et al. 2019). To examine this, we equipped WTS with miniaturized GPS during two different breeding seasons on four colonies. We also studied the movements of WTS from three of the same populations during the non-breeding season using geolocators (GLS), to examine whether New Caledonian birds use trans-equatorial migration, or a dispersive behaviour, and to compare the conditions encountered during the non-breeding season with those during the breeding season.

III.3.3. Materials and methods

Tracking of breeding adults

Breeding WTS were tracked from four colonies, two on the mainland and two on offshore islets of New Caledonia, in 2014 at Temrock (21.560°S, 165.269°E) and in 2017 at Pindaï (21.354°S, 164.954°E), Ile aux Canards (22.313°S, 166.436°E) and Ilot Mato (22.550°S, 166.792°E). Temrock and Pindaï are located 40 km apart on the central western coast of the mainland of New Caledonia, Mato and Canards are small islets located 30 km apart in the southern lagoon off the southern part of New Caledonia (Fig. III-1). About 200 km separate the northern colonies from the southern ones (Fig. III-1). WTS breed in the colonies from December (egg-laying) to April when chicks fledge.

The deployments of GPS receivers took place between 25 February and 14 March 2014 at Temrock and between 08 March and 30 April 2017 at the other three colonies. Breeding adults provisioning their chick were equipped with miniaturized GPS receivers. Depending on the model and on the weight, these devices were mounted on adults either at the base of the tail on 3 feathers (for those GPS receivers >11g) with a single strip of adhesive Tesa™ tape (Beiersdorf, Hamburg), or on back feathers (GPS receivers <11 g) with strips of adhesive Tesa™ tape. Devices were deployed on adults upon their exit from the nest following chick feeding and removed after one or several trips at sea. In 2014, we used battery-powered i-gotU™ GT-120 (Mobile Action Technology, Taipei). GPS receivers (weight ~12 g, dimensions 42 × 23 × 10 mm after replacing the battery (90 to 120 mA.h) were repacked in 50 mm clear heat-shrink wrapping (McDuie et al. 2018). In 2017 we used 5g nano-fix GEO+RF (Pathtrack®, Otley), 6g Pica (Ecotone®, Gdynia), 12g Axytreck (TechnoSmart®, Guidonia Montecielo), and 5g PinPoint 75 (Lotek®, Newmarket) GPS receivers. WTS weigh between 320 g and 470g and the weight of the loggers fell within, or close to within the accepted limit of 3% of body weight for device

deployment on seabirds (Phillips et al. 2003). Details on deployment dates, sample sizes and equipment used at each colony are given in Table III-1.

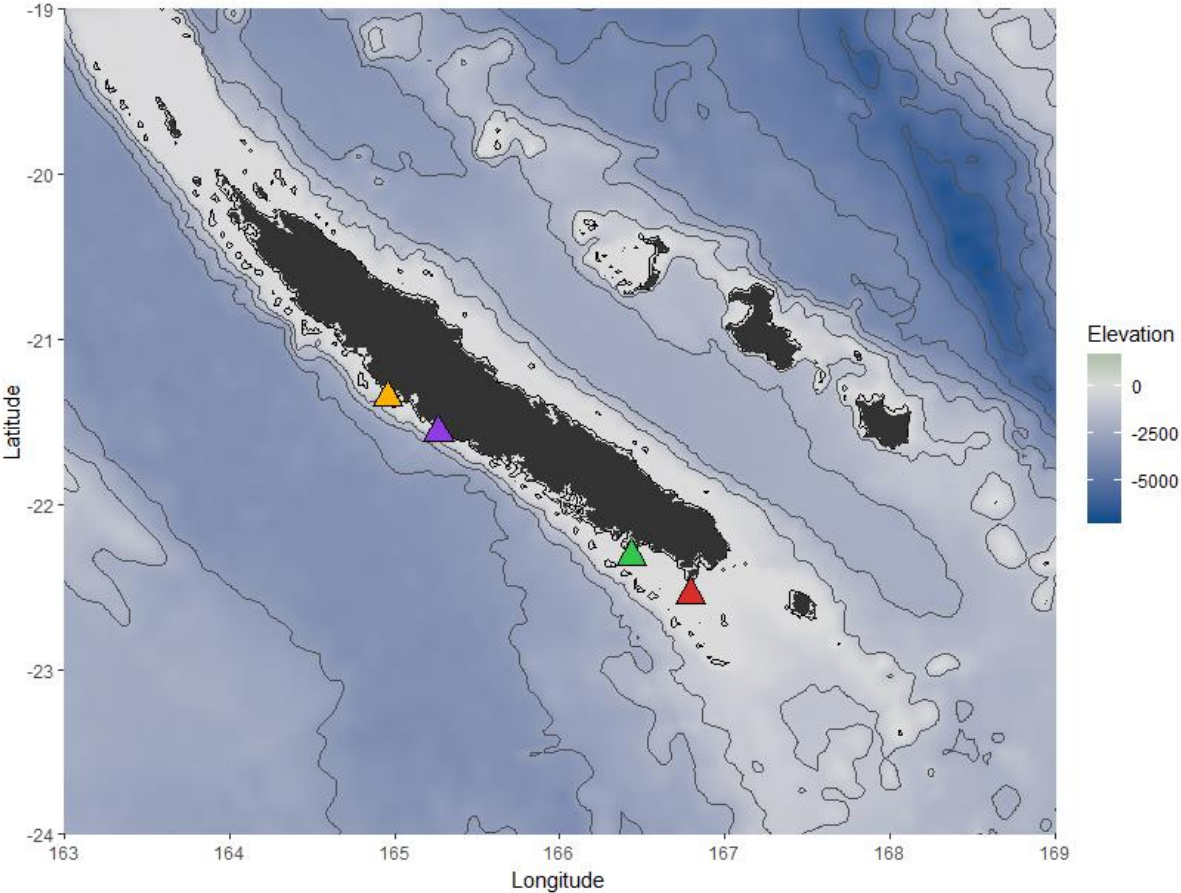


Figure III-1: New Caledonia, showing the location of the 4 wedge-tailed shearwater (WTS) colonies: Pindai (yellow), Temrock (purple), Canards (green) and Mato (red)

Table III-1 : Colony size, experimental details and summary statistics for wedge-tailed shearwaters from 4 colonies in New Caledonia, equipped with GPS receivers during the breeding season

	Colony			
	Pindai	Temrock	Canards	Mato
Colony size (breeding pairs)	11 700	11 000	340	2000
Experimental details				
Study period	6–27 Mar 2017	25 Feb–14 Mar 2014	13–25 Apr 2017	30 Mar–15 Apr 2017
Duration of tracking period (d)	22	18	13	18
No. GPS receivers deployed	39	43	12	27
No. GPS receivers recovered	37	35	12	21
GPS receiver type	Axytrek, Ecotone, Pathtrack	i-gotU	Lotek, Pathtrack	Axytrek, Ecotone, Lotek, Pathtrack
Sampling interval (min)	10–60	3–12	20–30	10–15
Weight ratio GPS receiver/bird (%)	1.2–3.9	3.2–5.3	1.4–1.8	1.2–4.2
Summary statistics				
No. of foraging trips	81	45	16	29
No. of complete trips	61	36	13	23
No. of short trips	37	29	7	11
No. of long trips	24	7	6	12
Trip duration (mean \pm SD; d)	3.75 \pm 3.6	1.73 \pm 1.3	3.42 \pm 2.9	3.44 \pm 2.5

GPS tracking

Data preparation

The data recorded by the GPS receivers were first filtered to remove locations at the colony within a buffer radius of 2 km. This buffer was used to account for circling and rafting behaviour close to the colony at sunset before the birds return to their nest at night. A total of 171 trips from 74 birds were obtained; 38 trips were incomplete, of which 11 could still be used to assess maximum range and foraging areas because the GPS obviously stopped working during the return journey. The remaining incomplete trips were not used in spatial analyses, but because the nests were monitored at least every two days, it was still possible to obtain an approximate return date for all individuals. Thus, we were able to classify all trips into 2 categories: short (≤ 3 days) or long (> 3 days). This distinction was chosen based on trip duration distribution (see Results) and because this dual foraging strategy alternating short and long foraging trips is commonly observed in shearwaters (Granadeiro et al. 1998), including WTS (Congdon et al. 2005; McDuie et al. 2015).

To deal with the heterogeneity of the data provided by different GPS devices and different GPS fix rates (between 1 min and 60 min, average 18.2 ± 14.2 min), all tracks were resampled at a regular interval of 30 min using the function `redisltraj` of the R package “`adehabitatLT`” (Calenge 2006). Large gaps of more than 1.5 hours due to limitation in solar battery capacity were not interpolated; mean duration of large gaps > 1.5 h was 6.6 ± 8.3 hours, with very large

gaps generally at night or during return trips. We also calculated the following metrics for all trips: (1) cumulative distance travelled between all locations assuming straight-line Euclidean distances, (2) maximum distance from the colony (hereafter “maximum range”), and (3) average travel speed. Day/night information was calculated from solar elevation using civil twilight common acceptance of -6° below horizon, using the R package “tripEstimation” (Sumner et al. 2009; Sumner & Wotherspoon 2013).

Environmental variables

To each GPS location we associated the bathymetry and bathymetry gradient (ETOPO1 1 Arc-Minute Global Relief Model) downloaded from the NOAA website (<https://data.nodc.noaa.gov>) using the R package “marmap” (Pante & Simon-Bouhet 2013) and the sea surface temperatures (SST), and Net Primary Production (NPP) in $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ with 0.25° resolution (GLOBAL_REANALYSIS_BIO_001_029, Copernicus Marine Environment Monitoring Service, <http://marine.copernicus.eu>). These four variables are commonly used to describe seabird habitats (Wakefield et al. 2009).

Behaviour classification

We used the Expectation Maximisation binary Clustering method (EMBC, implemented in the R package “EMbC” (Garriga et al. 2016) to infer behaviours from the GPS tracks. This algorithm based on Gaussian Mixture Model maximum likelihood classified four different movement types based on two input variables: travel speed, and turning angle between subsequent locations, where both parameters were calculated using loxodromic distances and bearings. Assuming that wide turning angles between locations (area-restricted search, ARS) were associated with foraging behaviour, while fast and straight bouts were typical of directed commuting movements (Garriga et al. 2016), we assigned the following behaviour labels to the movement clusters: travelling-commuting or directed movement (high speed low turn, HL), resting on the water (low speed low turn, LL), and intensive (low speed high turn, LH) and extensive searching (high speed high turn, HH) (Louzao et al. 2014; Garriga et al. 2016). We considered intensive and extensive search modes represented small- and large-scale ARS, respectively (Weimerskirch et al. 2007). This method required few prior assumptions and it has been used to interpret ecologically meaningful behaviours from movement data for a

range of seabird species including Procellariiforms (de Grissac et al. 2017; Mendez et al. 2017a; Bennison et al. 2018; Clay et al. 2019; Williams et al. 2019).

Localization of foraging areas and overlaps

For each individual we computed and mapped the utilization distribution (UD) using a fixed kernel density estimation (KDE) of the GPS locations classified as “foraging” with a smoothing parameter ($h = 0.2^\circ$) to avoid over-fragmentation and a grid of $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ cells. Because in each colony a few individuals were tracked for several short trips (2 to 4) we checked for pseudo-replication using the method described in Lascelles et al., 2016 and in supplementary file SI-1). No individual was tracked for more than one long trip. To quantify the magnitude of the spatial overlap between the individuals belonging to the four different colonies we used a randomization procedure following (Cecere et al. 2018) and detailed in Supplementary file SI-2. First, an overlap matrix of all the individual UDs from all colonies was built. The UD overlap between pairs of individuals i, j was calculated using the utilization distribution overlap index (UDOI, Fieberg and Kochanny, 2005). UDOI values range from zero (no overlap) to 1 (uniformly distributed and have 100% overlap; but can be >1 when UDs are non-uniformly distributed). We then built a second matrix where each pair of individuals i, j was coded as 0 if both individuals belonged to the same colony, and 1 if they belonged to different colonies. We calculated the correlation coefficient r_{obs} (Pearson’s r) between the two matrices. Because of the coding of colony membership, highly negative values of r_{obs} indicate that 1) foraging areas (UD) of individuals belonging to the same colony are highly overlapping, and that 2) those of individuals belonging to different colonies are segregated. We then repeated the same procedure 5000 times but with randomly rotated individual tracks (anchored to colony coordinates and considering land barrier). By this randomization bootstrap procedure, we obtained a distribution of r values representing the null hypothesis of random spatial distribution of UDs around the colonies and we could calculate the probability ($prand$) that r_{rand} was more negative than r_{obs} (i.e. a very small $prand$ indicate that the UDs of individuals from different colonies were more segregated than random). We used the same procedure to quantify segregation between and within pairs of neighbouring colonies Pindai/Temrock and Canards/Mato. For clarity we show only the maps of the UDs in the main result section but all the results of the randomization procedures are provided in Supplementary File SI-2. As only a fraction of each colony was tracked we also assessed the representativeness of the track

samples following the method described in Lascelles et al., 2016 (see also Cecere et al., 2018) and summarised in Supplementary file SI-3. Representativeness was > 95% for both long-trip and short-trip pools of all colonies except Canards for which the sample size was too small. Results including the colony Canards are therefore to be considered with caution.

Kernel analyses were performed with the package AdehabitatHR (Calenge 2006). All analyses were conducted in R 3.5.1 (R Core Team 2018). Maps were produced using R and QGIS 3.2 (QGIS Development Team 2018).

Statistical analyses were done under the R environment and Statistica 12.0 (Statsoft Inc. 2013). Tests were two-tailed, and the presented values were given as mean \pm S.D. unless stated otherwise. Because some individuals were tracked for several successive trips (min 1 to max 5 trips per individual), and each trip was segmented into a string of many short legs, we analyzed the data on the characteristics of the trips and oceanographic conditions for each leg using mixed-model ANOVAs to avoid problems linked with pseudo-replication. Depth, slope, SST, NPP, were the dependent variables, categories (colony, day/night, type of behavior) were entered as fixed factors and individual was considered as a random factor. Values for variables representing percentage were arcsine-transformed before performing ANOVAs. Due to the small sample size for some colonies, we kept the model simple by estimating a small number of parameters using the data and including no interaction terms

Geolocation tracking

In 2014, between 2–10 March, 30 WTS were equipped with Global Location Sensing (GLS) light-immersion loggers (British Antarctic Survey, Cambridge) at the Temrock colony. In 2017, between 13 March and 12 April, 40 WTS were equipped with MK3005 GLS loggers at Pindai (20 GLS) and Mato (20 GLS). The GLS loggers were fixed to the leg with a Velcro band in 2014 and with a plastic band in 2017. Breeding birds were equipped when they were leaving their burrow after having fed their chick and the devices were retrieved after one or two years. For birds equipped in 2014, 8 loggers were recovered between 26 Nov. and 6 Dec 2014, and 5 between 28 Feb. and 10 March 2016 (total percent recovered = 43%). Several individuals were recaptured during these periods but had lost the loggers. For birds fitted with GLS in 2017, 27 loggers (11 at Pindai, 16 at Mato) were recovered (68%) between 25 October 2017 and 24 January 2018.

Of 40 total GLS recovered, 35 worked properly and provided data. GLS loggers record sunrise/sunset, thus allowing the calculation of latitude and longitude except during 2–3 weeks around equinoxes, when only estimation of longitude is reliable. Bird locations were estimated using the “GeoLight” and probGLS packages in R (Lisovski & Hahn 2012). As positions obtained from GLS have a relatively low accuracy (180 km on average; Phillips et al., 2004), we used a conservative approach to filter data with maximum speed and calculate the distance covered. Daily speeds greater than 40 km/h were excluded since birds spend on average >80% of time sitting on water (see Results). The dates of non-breeding and breeding periods were determined by identifying rapid shifts in distance from the colony. Fifty percent (core area) kernel density distributions were calculated with a smoothing parameter $h = 180$ km to examine at-sea distribution of WTS during the migratory period using the “adehabitat” packages in R (Calenge 2006). Overlap among the kernels from the three colonies outside of the breeding period was calculated using the simple Bhattacharyya's affinity index (BA) (Fieberg & Kochanny 2005) that range from 0 (no overlap) to 1 (complete overlap). The direction of flight during migration was estimated between the first point and last point of the migratory movement

In addition to light levels, GLS loggers recorded immersion in salt water, allowing the estimation of time spent in flight or sitting on the water. The raw immersion data were either values from 0 (no immersion) to 200 (permanently immersed), indicating the number of 3 s periods during 10 min blocks when the sensor was immersed in saltwater, or the exact timing of state change (in water or in air). Immersion data were used to estimate the daily percentage of time spent on the sea surface (activity) separately for diurnal and nocturnal periods, based on local sunset and sunrise times derived by analysis of the daylight curves. The mean percentage of time the birds spent sitting on the water (wet) was calculated daily during each period of phenology (breeding, northward migration, and inter-breeding) to provide information on seasonal variations in foraging behaviour. Conversely, the time spent dry is generally interpreted as a bird being either on land at the colony or flying, and therefore could be assumed not to be foraging but travelling, at least during the migration and non-breeding season. The GLS loggers also recorded sea surface temperature (SST) (range 0–60°C) when the logger was immersed for a period of at least 10 min to 25 min according to the GLS type. The GLS loggers recovered recorded uninterrupted light data, but the memory was full for the

activity and temperature data during the non-breeding period, and thus for most birds data were not available for the southward migration and during pre-breeding.

Dates and durations of migration were estimated from changes in latitude estimated from the GLS data. Migration was easily detected because it corresponded with a rapid and continuous change in latitude northwards (or southwards for the return phase). Arrival date in the wintering zone was estimated from cessation in the rapid change in latitude.

III.3.4. Results

Breeding season

Characteristics of foraging trips

The distribution of the duration of foraging trips for all colonies combined was bi-modal, with numerous 1-day trips, but also trips lasting 2–3 days up to 5 days, and longer trips from 4 –13 days (Fig. III-2).

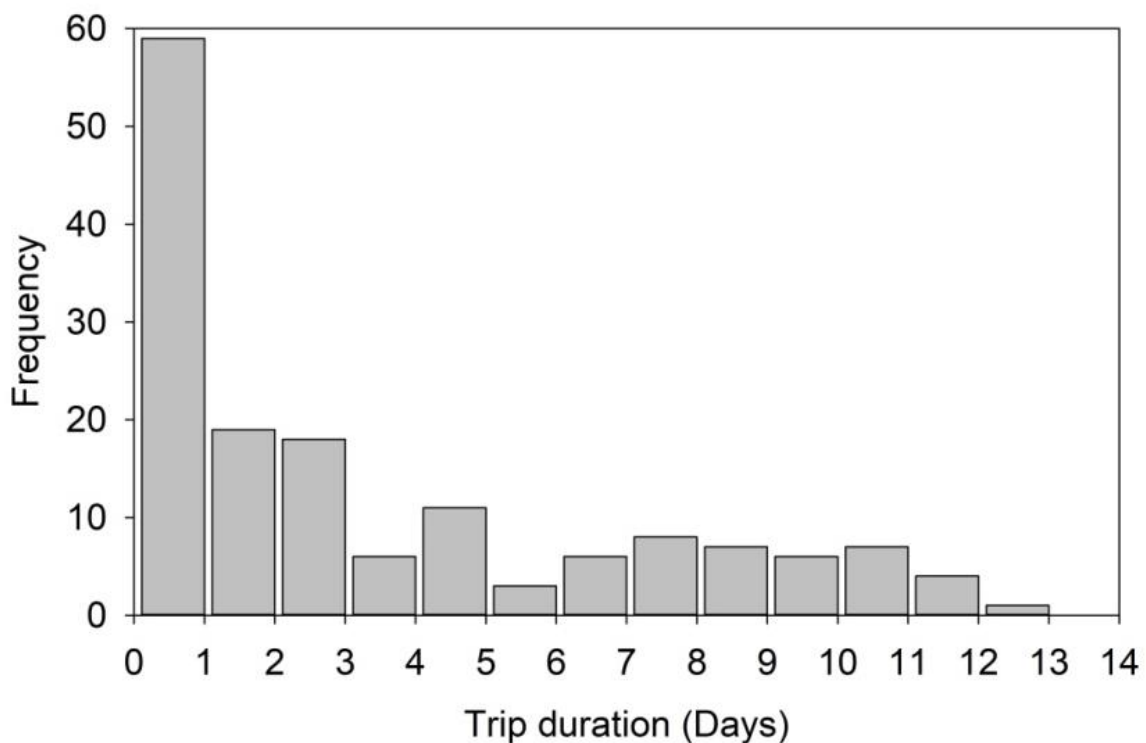


Figure III-2: Distribution of the duration of foraging trips for all colonies combined

Trip duration was strongly correlated with maximum range (Fig. III-3). Short trips of 1–3 days were within 100–150 km from the colony (mean 97 ± 77 km), and long trips >3 days were up to 760 km from the colony (mean 398 ± 153 km). Considering all 1–3 day trips as short trips in

duration and range, the distribution of short and long trips among the four colonies was not significantly different ($\chi^2_{3df} = 5.9, P = 0.112$). Whereas trip duration did not differ among colonies (Kruskal-Wallis Test, $H_{3,155} = 4.5, P = 0.212$), trips differed in maximum foraging range only between two colonies ($F_{3,151} = 2.7, P = 0.045$), and on average were longer for Mato birds than for Temrock birds.

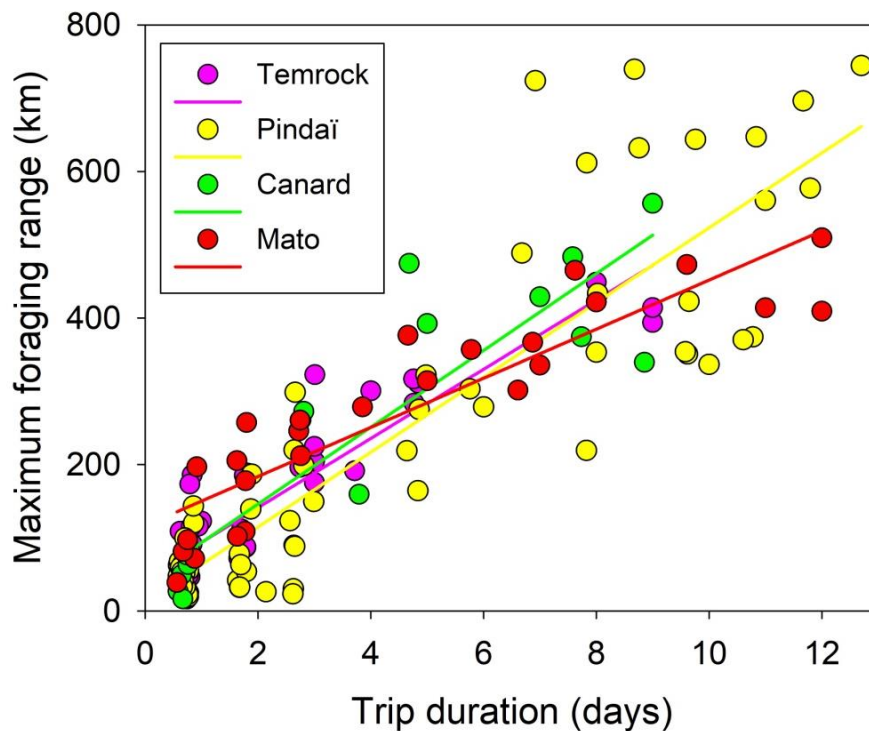


Figure III-3: Relationship between duration of foraging trips and maximum range for the 4 colonies studied in New Caledonia. Regression lines are shown for each colony

Trips consisted of commuting segments interspersed with searching segments where birds changed direction rapidly, showing stereotypical area-restricted search (ARS) behaviour (Fig. III-4). Using EMBC, based on speed and direction, we distinguished four behavioural categories: (1) resting at the surface (LL, low speed and no change in direction), (2) searching actively (LH, low speed and numerous changes in direction), (3) travelling (HL, high speed and no change in direction), and (4) large scale searching (HH, high speed and high turning rate) (Figs. 4, 5). The proportions of these behaviours were not significantly different between short and long trips ($\chi^2_{23} = 4.2, P=0.152$), but differed significantly between day and night ($\chi^2_{23} = 48.6, P<0.001$). At night, birds spent extended periods resting at the surface, and lesser amounts travelling and searching intensively; during the day resting was infrequent and birds spent most time travelling and searching intensively (Fig. III-5).

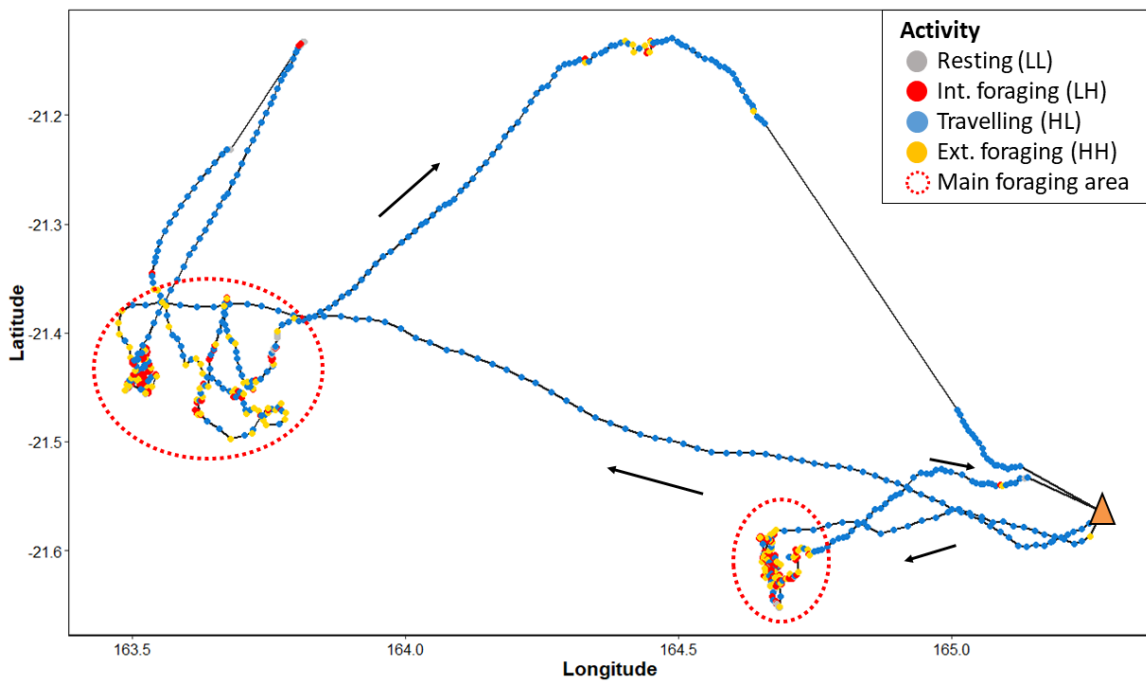


Figure III-4: Two successive trips of a bird from the Pindaï colony (orange triangle): a short trip close to the colony, followed by a long trip with commuting straight section, and 2 zones of active area-restricted search (ARS) foraging (ellipses). The colours indicate activity as determined by the expectation maximization binary clustering (EMBC) method. LL: low-speed low turn; LH: low-speed high turn; HL: high-speed low turn; HH: high-speed high turn

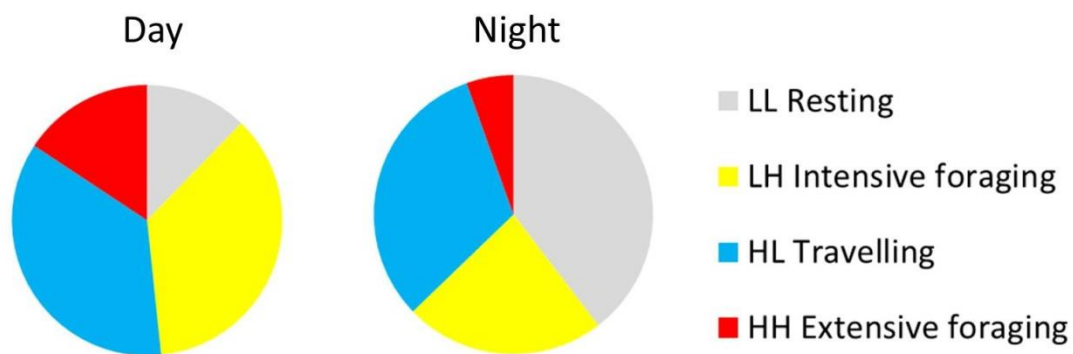


Figure III-5: Proportion of the different behaviours during foraging trips during the day and at night. See Figure 4 for definitions

Foraging zones

WTS from the four colonies foraged all around New Caledonia (Fig. III-6). During short trips there was much overlap between the foraging zones of the birds from the two neighbouring colonies Pindaï and Temrock (robs = -0.004, prand = 0.793; Fig 7a and Fig SI-2.3) but the two colonies Canards and Mato were significantly more spatially segregated than expected by

chance according to UDOI values ($r_{obs} = -0.33$, $prand < 0.0001$; Fig. III-7a and Fig. SI-2.3). The UD of individuals from Eastern colonies (Pindai/Temrock) were highly segregated from that of the Southern colonies (Canards/Mato) ($r_{obs} = -0.52$, $prand < 0.0001$; Fig. SI-2.2). During longer trips, overlap was less between the two colonies of the north (Pindai and Temrock) but still not significantly different than expected by chance ($r_{obs} = -0.04$, $prand = 0.165$, Fig. SI-2.4) with Pindai individuals venturing further than Temrock individuals. The colonies of the southern lagoon (Mato and Canards) showed very little overlap as during short trips ($r_{obs} = -0.13$, $prand = 0.008$; Fig. III-7 and Fig. SI-2.4). There was almost no overlap between individuals from the northern and southern colonies ($r_{obs} = -0.20$, $prand < 0.0001$), the former ranged to the northwest and the latter ranged to the southern part of New Caledonia (Fig III-7b; Fig. SI-2.2).

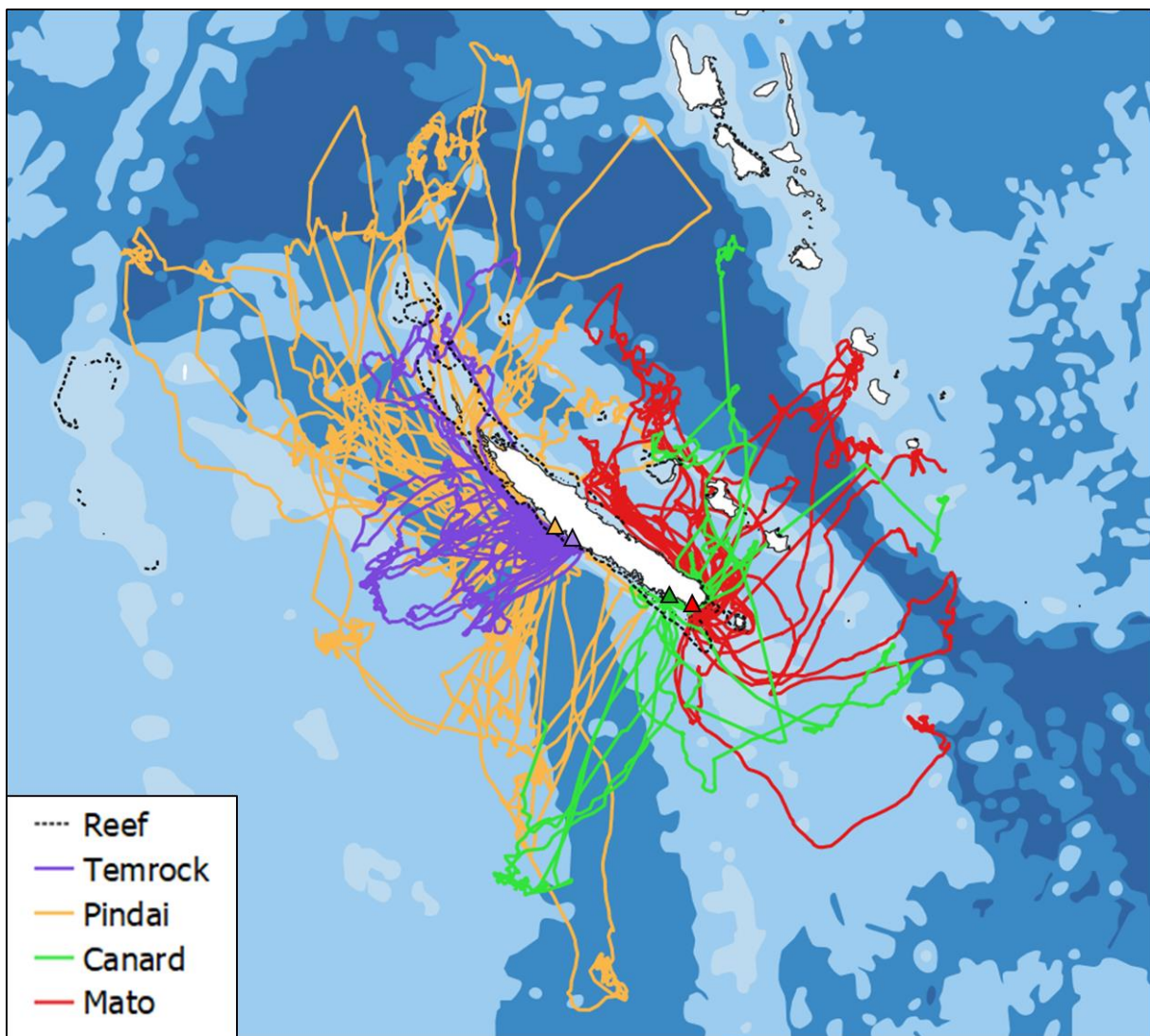


Figure III-6: Foraging trips of GPS-tracked WTS from four colonies in New Caledonia superimposed on a bathymetric map of the eastern Coral Sea.

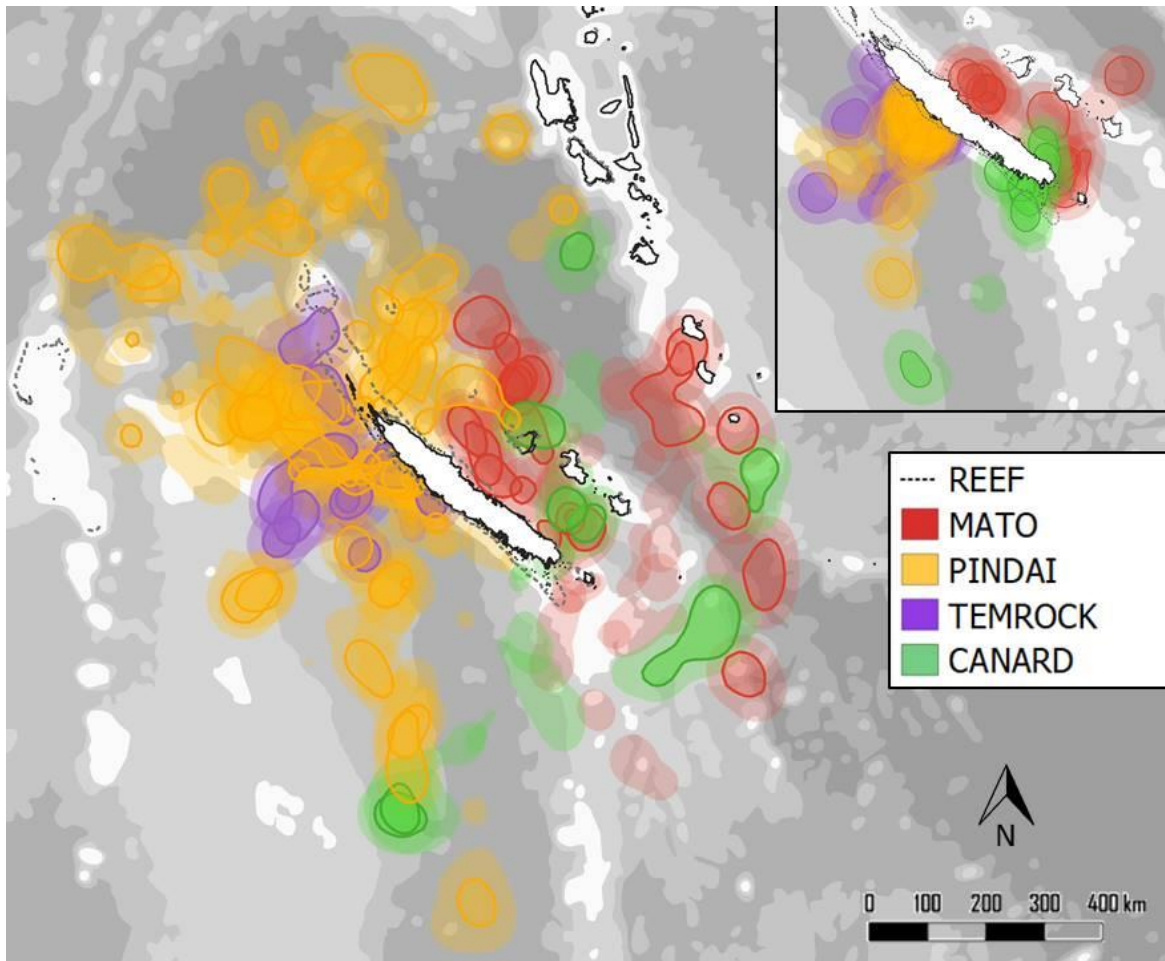


Figure III-7: Kernel distribution (90%, 50%) of GPS-tracked WTS from four colonies in New Caledonia during foraging (main figure for long trips, inset for short trips)

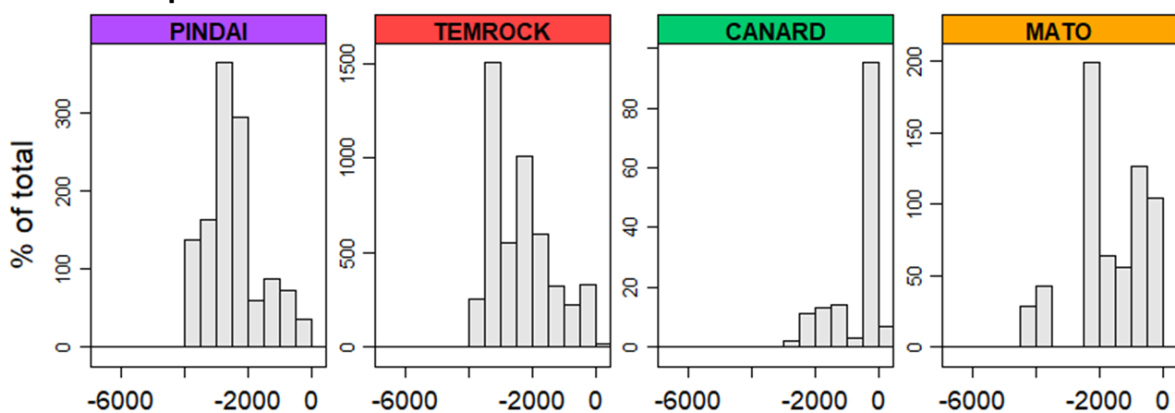
Habitats

During short trips ≤ 1 day, WTS foraged in the vicinity of their. Pindaï and Temrock birds foraged mainly over deep waters (<250 m depth), and transiting over the lagoon and reef for very short periods during commuting flights to and from the colony, as indicated by the infrequent occurrence of locations at depths shallower than 250 m depth (Fig. III-8). Upon their return to the colony, birds flew along the outer length of the fringing reef. Conversely, during short trips birds from the Mato and Canards colonies foraged over shallower waters at the edge of the extensive southern lagoon of New Caledonia (Fig. III-8). During long trips, birds from all colonies foraged over deep oceanic waters mainly between 2000 to 4000 m depth (Fig. III-8). During short trips of 2–3 days, birds foraged over both shallow and deep waters.

During short trips, WTS foraged over shallower waters with steeper slopes compared to long trips ($F_{1,70}=16.3$, $P<0.001$ and $F_{1,70}=25.4$, $P<0.001$). NPP was higher during short trips

($F_{1,70}=14.9$, $P=0.004$) 16.3, $P<0.001$) but SST were similar ($F_{1,70}=2.3$, $P=0.07$). Zone of active foraging during short trips were more productive than during long trips ($F_{1,70}=7.5$, $P=0.001$), and differed between colonies during short trips, birds from the Canards colony foraging in more productive waters ($F_{3,50}=28.7$, $P<0.001$), but not during long trips ($F_{3,33}=1.9$, $P=0.145$). Productivity was similar during active foraging and travelling during short trips ($F_{1,53}=1.2$, $P=0.269$) but was slightly higher during travelling compared to active foraging ($F_{3,36}=5.3$, $P=0.0267$).

A. Short trips



B. Long trips

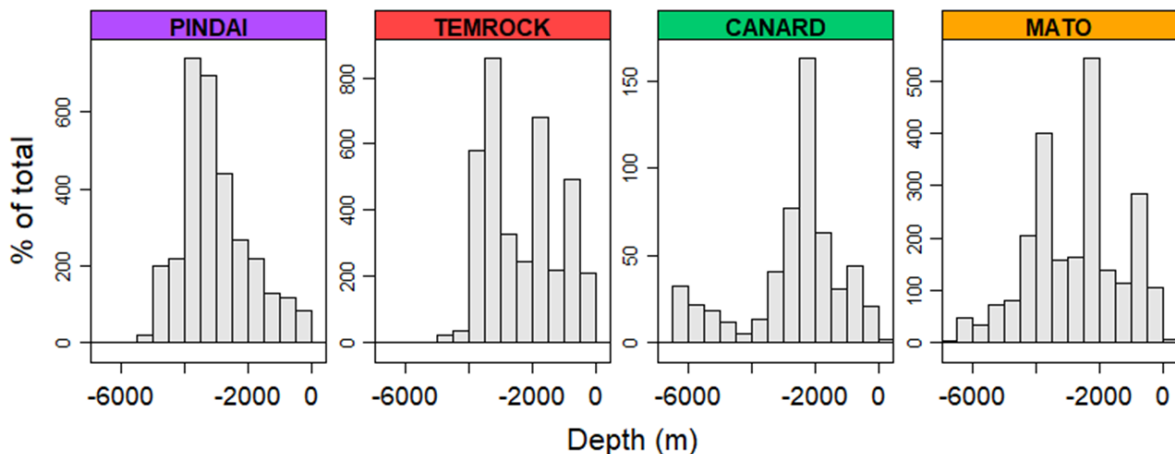


Figure III-8: Distribution of water depths foraged over during short and long trips by WTS from the four colonies

Non-breeding season

All WTS from the three colonies migrated to the north of New Caledonia and wintered north of the equator in a wide longitudinal band (Figs. 9, 10). Departure from colonies was on 13 May \pm 12 d (range 8 April – 24 May), and birds returned to New Caledonia on 24 October \pm 17

d (range 24 August – 6 November). Migration dates were not different among colonies ($P > 0.4$ for departure and return dates). The northward migratory movement lasted 16.4 ± 7.1 days, and was shorter than the southward movement, which lasted 23.5 ± 13.0 d (Paired sample test, $Z = 2.0$, $P = 0.042$). During the northward movement, the duration of migration decreased with departure time, birds leaving New Caledonia early took more time to reach wintering grounds than birds leaving later ($F_{1,37} = 5.9$, $P = 0.0022$). The northward movement was directed north-eastward for most birds (85%) with the others taking a more northward direction, with some birds moving as far east as the longitude of the Hawaiian Islands (Fig. III-9). Throughout the wintering period all birds had a slow westward movement, before returning to New Caledonia (Fig. III-9). Two birds from Temrock were tracked for two successive seasons: in both years, the tracks were similar for both birds.

Overlap among wintering zones were extensive (Figure 9), with Bhattacharyya's affinity values of 78% (Pindaï and Temrock), 83% (Pindaï and Mato), and 87% (Temrock and Mato); overlap with Heron Island was less (Figure 9).

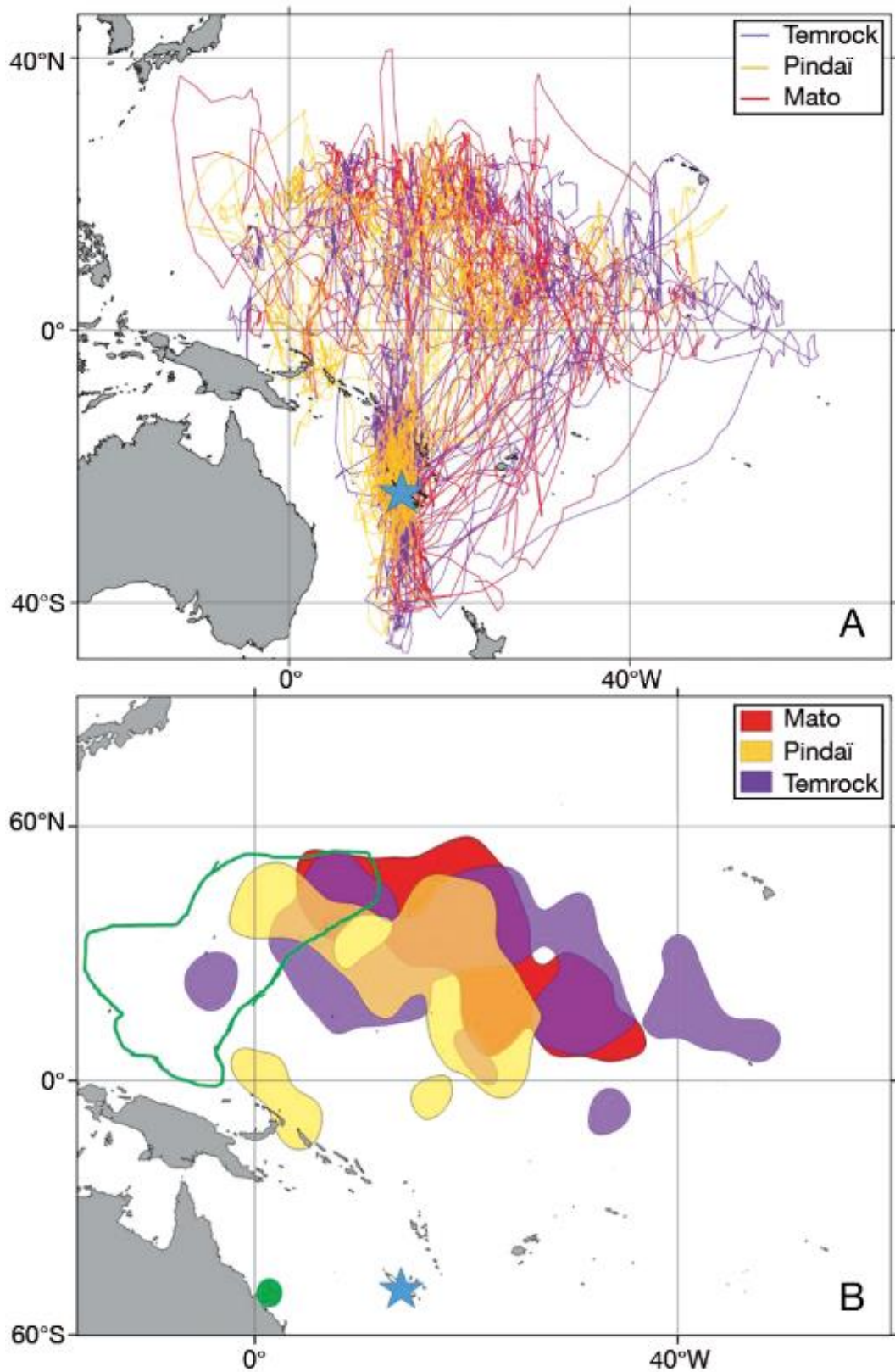


Figure III-9: (A) Movement of WTS from 3 colonies in New Caledonia (blue star) during the non-breeding season. Birds were tracked by GLS loggers. (B) Kernel distribution (50%) of WTS from 3 colonies in New Caledonia. Green perimeter: 50% kernel distribution of birds breeding on Heron Island, Great Barrier Reef (green dot) (McDuié & Congdon 2016)

Sea-surface temperatures recorded by GLS loggers indicated that birds moved from the relatively cooler waters off New Caledonia ($SST = 26.7 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$) to warmer waters when crossing the equator ($29.1 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$), and on their wintering grounds ($28.6 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$) ($F_{2,7}=15.7$, $P<0.0001$). In the wintering grounds, average SST differed extensively between individuals, ranging from 27.7°C to 29.8°C ($F_{5,2895} = 1230$, $P<0.001$), because some birds remained along the equator, while others moved as far north as 20°N (Fig 9). WTS wintered over deeper waters than during breeding (Fig. III-10, $F_{4,11}=57.9$, $P<0.0001$; Table 2), and in warmer waters compared with breeding. They encountered the warmest water while crossing the equator ($F_{4,11} = 29.0$, $P<0.0001$; Table 2).

Considering the entire breeding cycle, chlorophyll a concentration was low ($0.05\text{-}0.08 \text{ g.m}^{-3}$) throughout the year, lower during the winter, and slightly higher during the breeding season ($F_{4,11} = 6.1$, $P = 0.0005$; Table 2).

During the wintering phase, birds spent the majority of time sitting on the water, especially at night, compared with migration and the chick rearing period off New Caledonia, when they spent more time in flight (Table 2). The take-off rate (landing and transition to flight) was however very similar during these three phases (Table 2).

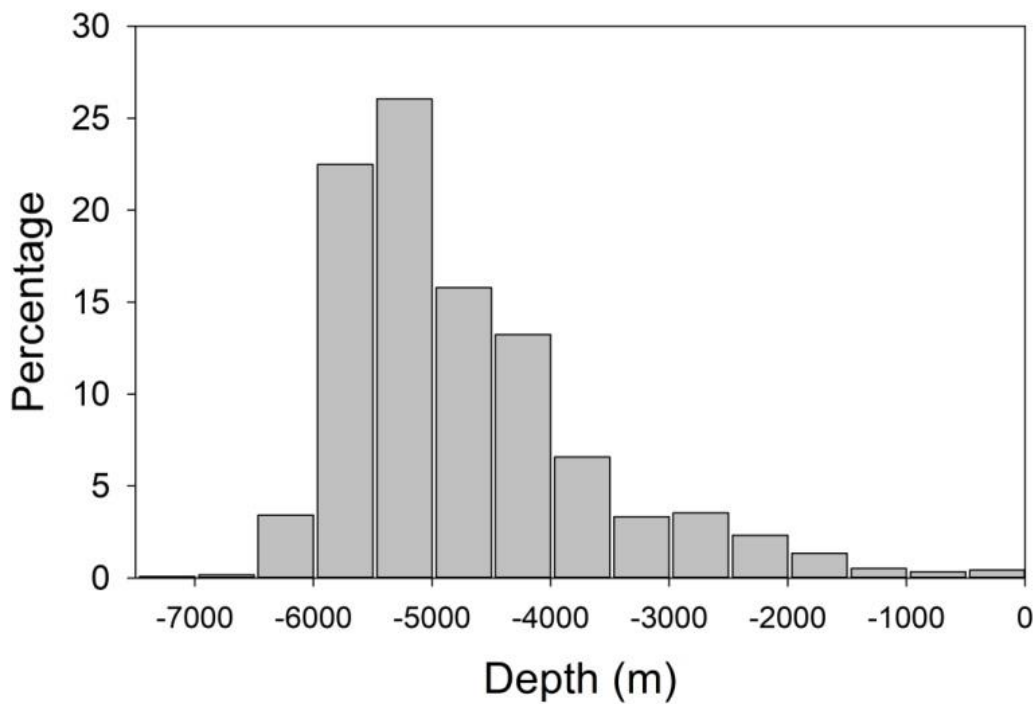


Figure III-10: Depth distribution of the waters where WTS from 3 colonies in New Caledonia occur during the non-breeding season

Table 2 : Activity and oceanographic conditions encountered by WTS around the breeding grounds and during the migration and non-breeding phases. SST: sea surface temperature. Data are means \pm SD (range); –: no data

Parameter	Chick-rearing	Migration northwards	Wintering	Migration southwards	Pre-breeding
% Time on water	31.4 \pm 6.2 (19.1–42.0)	41.3 \pm 14.0 (12.2–63.3)	70.8 \pm 6.1 (50.9–77.2)	–	–
% Time on water during day	28.3 \pm 6.1 (20.3–41.6)	38.9 \pm 9.0 (23.2–53)	59.7 \pm 4.7 (51.8–68.7)	–	–
% Time on water at night	30.7 \pm 10.3 (16.3–56.7)	44.3 \pm 16.7 (14.1–70.7)	84.0 \pm 6.0 (70.6–92.2)	–	–
Take-off rate (h ⁻¹)	7.2 \pm 1.8	6.7 \pm 2.0	7.0 \pm 2.0	–	–
SST GLS (°C) ^a	27.0 \pm 0.5	29.1 \pm 0.7	28.7 \pm 0.8	29.9	24.8
SST satellite (°C) ^b	24.8 \pm 2.9	29.6 \pm 0.7	28.9 \pm 0.9	27.6 \pm 2.2	27.1 \pm 1.9
Ocean depth (m)	–2928 \pm 1151	–4769 \pm 976	–4768 \pm 1097	–3768 \pm 1268	–3140 \pm 1344
Chlorophyll <i>a</i> (g m ⁻³)	0.079 \pm 0.057	0.07 \pm 0.032	0.052 \pm 0.04	0.062 \pm 0.041	0.057 \pm 0.048

^aMeasured by logger/GLS; ^bfrom satellite measurement at GLS location

III.3.5. Discussion

Breeding season

When rearing chicks, WTS from New Caledonia used a bi-modal strategy whereby they undertook either short trips close to the colony, or long trips to distant areas. There was no significant difference in trip duration among colonies, although Mato birds tended to make

longer trips, and Temrock birds perform a greater proportion of short trips. However, the Temrock colony was studied in a year (2014) different from the three other colonies (2017) and it is possible that environmental and trophic conditions vary across years. In fact, the trade winds characterizing austral summer around New Caledonia were significantly stronger in 2014, inducing stronger ocean mixing and evaporative cooling. Accordingly, SSTs were significantly warmer in 2017 than in 2014. The amplitude and structure of primary production patterns also changed between 2014 and 2017, and were not correlated with SST patterns as classically found in the region during austral summer (Menkes et al. 2015). In addition, in such oligotrophic waters, it is likely that primary production is a poor index for the biomass on which seabirds prey and may not be a useful index for food production. However, given that there are not pronounced differences in foraging trips between years suggests that the range of variability observed was not sufficient to cause changes in foraging behavior.

Sample sizes for the Mato colony were small, so apparent differences among colonies require additional study. Differences between years could be due to less abundant or accessible near-colony food resources during some years forcing the birds to use a bi-modal strategy when conditions are poorer; such year effects have been observed in WTS elsewhere (Miller et al. 2018) and also in other shearwater species (Granadeiro et al. 1998). Importantly, WTS from colonies on the Great Barrier Reef consistently use only a dual foraging strategy (Congdon et al. 2005; McDuie et al. 2015; Miller et al. 2018), while limited studies during few seasons at other colonies indicated they performed only short trips (Baduini 2002; Congdon et al. 2005; McDuie et al. 2015). Thus, our findings for New Caledonian WTS confirm that throughout its distribution during the breeding period this species displays colony-specific differences in foraging behaviour that appear to be linked to local food availability. Similar intra-specific differences have been found in other species of shearwaters (Weimerskirch et al. 1994; Granadeiro et al. 1998; Baduini & Hyrenbach 2003).

Dual foraging strategies are assumed to be used by species, or populations, as a means of overcoming limitations associated with insufficient near-colony resource availability (Weimerskirch et al. 1994). As with other tropical populations, WTS in New Caledonia forage in oligotrophic near-colony waters. However, colony sizes in New Caledonia are exceptionally large with potential for interference competition among individuals from colonies in relatively close proximity (i.e. within the mean foraging range). Therefore, the dual foraging strategy

observed in New Caledonia might be especially influenced by strong intra-specific competition (Furness & Birkhead 1984; Lewis et al. 2001), as much as by poor local productivity. The maximum range of New Caledonia birds during long trips reaches 780 km, whereas it was 670 km at Heron Island, and 495 km in subtropical waters (Miller et al. 2018), and only 200 km in the Indian Ocean (Cecere et al. 2013). This indicates that indeed the oligotrophic environment combined with large population sizes and intense competition may lead New Caledonian birds to forage farther during their long trips.

WTS forage over a wide sector around New Caledonia. In our study the two pairs of colonies were ~200 km apart, with the northernmost colonies foraging to the west, the southern colonies to the east. This results in a clear segregation of the foraging zones between the two groups of colonies. However, within each region the foraging zones of the two colonies overlapped extensively, especially during short trips. The northernmost colonies, Pindaï and Temrock are located adjacent to a narrow reef and are close to the shelf edge. Birds from both these colonies forage over deep waters during short and long trips, with little time spent over shallow waters. In contrast, the two southern colonies are located at the inner edge of a large reef and lagoon at the southern end of New Caledonia. Birds from these colonies spent most of their time foraging over shallower waters during short trips, but over deep waters during longer trips. In seabirds, segregation between colonies is a wide spread phenomenon and overlap occur generally in highly productive areas (Bolton et al. 2019). Most studies reported in the review of Bolton et al concern non tropical waters where few studies exist. Our study suggests that overlap during short trips is extensive, but that segregation occurs during long trips. These differences indicate that long trips, during which adults regain body mass (McDuie et al. 2018), are probably performed in the most favourable habitat for WTS, that is, deep oceanic waters. Conversely, when primarily provisioning the chick during short trips, birds probably use a sub-optimal habitat over shelf waters, a pattern that the WTS has in common with other tubenose species (Baduini & Hyrenbach 2003). However the two large northern colonies show a significant overlap, which may be associated with zones of enhanced prey availability.

During their foraging trips, especially long trips, WTS move rapidly to foraging zones that are located at the maximum range for the trip. These typical commuting trips to one or two foraging zones are performed during both short and long trips. The ARS zones are mainly over

deep oceanic waters, and are not more productive than the areas where WTS travel, suggesting that ARS do not take place in more productive areas as observed for many non-tropical seabird species (Weimerskirch 2007). WTS are known to associate with sub-surface predators when feeding (Au & Pitman 1986; Jaquemet et al. 2004) and their foraging activity has been clearly linked to predicted tuna distributions in the western Coral Sea (Miller et al. 2018). Therefore, these ARS zones may be related to associations with tuna that are observed around New Caledonia where an active tuna fishery operates (Bell et al. 2013), but direct observations at sea are necessary to confirm this.

When at sea, foraging activities were more frequent during the day compared to the night. The resting periods were short during the day, most of the time being spent commuting to the foraging zones, and actively foraging at small and large scales. Conversely, at night WTS spent large proportion of their time resting at the surface. Similar results have been found in the Indian Ocean (Catry et al. 2009b). These results suggest that WTS feed mostly during the day: this is in accordance with what is known of the foraging behaviour of shearwaters that are diurnal, visual foragers (Warham 1990), and with the possible association with sub-surface predators. In addition WTS dive frequently and reach depths of 10 m for feeding (Peck & Congdon 2006) and this behaviour can probably be performed only during the day time.

Migration and wintering

Similar to WTS from Heron Island on the Great Barrier Reef (McDuie & Congdon 2016), New Caledonian birds make a trans-equatorial migration in the Pacific Ocean. This is in contrast with Indian Ocean WTS that stay south (Western Australia, Surman et al., 2018) or around the equator (Seychelles, (Catry et al. 2009b). Our study indicates that birds from New Caledonia winter in a zone different to that used by birds from Heron Island, albeit with marginal overlap (one single individual, Fig 10). New Caledonian birds disperse to the equatorial and north tropical latitudes north and east of New Caledonia, whereas Heron Island birds concentrate in the equatorial and tropical zone north of New-Guinea (Fig. III-10). New Caledonian birds start migration one week earlier and return one week earlier compared to Heron Island birds (McDuie & Congdon 2016). The migration duration and time spent on the wintering grounds are similar between the populations from these two breeding sites. Both populations take a north-east bearing when migrating north, likely an optimal response to the direction of the trade winds. While in their wintering zone, New Caledonian birds move progressively west.

Heron Island birds do not display this behaviour. During the winter, New Caledonia birds spent an extended period along the equator, a likely response to the absence of wind. In the absence of wind, birds sit on the water. This may coincide with moulting, a period when energy requirements are lower (Cherel et al. 2016).

In contrast with the Indian Ocean where WTS winter in different sectors dispersed over the entire oceanic basin (Catry et al. 2009b), or a wide sector (Surman et al. 2018), New Caledonian birds from three different colonies have very similar movements, and winter in a well-delimited sector of the Pacific Ocean north of the equator. In this respect, Heron Island birds behave similarly to New Caledonia birds (McDuié & Congdon 2016). The difference between Indian and Pacific WTS might be due to the inability of Indian Ocean birds to make a trans-equatorial migration because of the presence of the continental mass of Asia apart from migrating either into the Gulf of Bengal or into the sea of Arabia. Alternatively, Indian Ocean populations may find suitable resources in the equatorial zone or the southern hemisphere year-round. Making a trans-equatorial migration allows birds breeding in the Pacific to encounter a permanent summer season (Shaffer et al. 2006) and earn associated favourable conditions similar to those exploited during the breeding season. However, in the case of WTS, since they spend the non-breeding season in the Pacific warm pool that is known to be a low productivity area, the most important factor could be the possible association with tuna throughout the year. Conversely, Indian Ocean birds may have to disperse over wider oceanic surface. Migration strategies similarly different between the Pacific and Indian Oceans have been observed in two populations of the South Polar Skua *Catharacta antarctica* breeding in Antarctica: the one from the Pacific makes a trans-equatorial migration to sub-Arctic waters, the other from the Indian Ocean migrates to the tropical waters of the Indian Ocean (Weimerskirch et al. 2015).

Conclusion

WTS forage throughout the year over warm, deep and oligotrophic tropical waters in the northern and southern hemispheres, avoiding spending time over the equatorial band. They do not appear to be attracted by specific large scale oceanographic features like many seabirds and other top marine predators are (Veit & Hunt 1991; Weimerskirch 2007) but more detailed analyses are required to determine if these populations are attracted to specific meso- or large scale oceanographic features. This characteristic is also found in other tropical seabirds that

share with WTS their close association with sub-surface predators such as tunas and dolphins (Mendez et al. 2017a).

The results of this study, compared to the other studies available on the biology and foraging ecology of the WTS show the flexibility of the foraging and migration strategies of this species. WTS populations appear to be adapted to the local conditions encountered at both breeding and overwintering sites, and have the capacity to cross or not cross the equator to overwinter. This flexibility is probably a reason for the success of this widespread and abundant species, whose breeding sites and foraging zones span all tropical and subtropical waters of the Indo-Pacific. This flexibility at the within-population level is associated with significant differences in morphology, and substantial genetic differentiation between distant populations (Peck et al. 2008). Our findings that the birds from four colonies in New Caledonia display very similar foraging behaviour (although with separated foraging zones during breeding) and migratory behaviour suggest the existence of a single homogenous population.

Acknowledgements

We thank the many field workers involved in the field studies in New Caledonia, especially Ludovic Renaudet and David Ugolini (SCO, Noumea), and Aymeric Bodin, Maële Brisset, Guillaume Chagneau, Julien Dijoux, H el ene de M eringo, Ang elique Pagenaud and Aurore Pujapujane. The study was funded by the ERC Program Earlylife to HW, the EU BEST 2.0 project "Biopelagos", and the Province Nord (convention 15C493) to IRD. We thank James Russell (University of Auckland, NZ) for providing GLS loggers deployed in 2017 in the frame of an ECREA-funded program. Permits to handle birds at Temrock, Mato and Canards were delivered by New Caledonia's Province Sud (permits nos. 609-2014/ARR/DENV, 2903-2015/ARR/DENV and 2695-2016/ARR/DENV), and at Pindai, by New Caledonia's Province Nord (permits nos. 161214_AC 2303_ 2016 and 161214_AC2304_2017). We thank 3 anonymous reviewers for helpful suggestions on an earlier version of the manuscript.

CHAPITRE IV. INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES PUFFINS FOUQUET : EFFET DU CYCLE LUNAIRE.



IV.1. Avant-propos

Le chapitre précédent a permis d'étudier les déplacements en mer des puffins fouquet pendant et en dehors de la période de reproduction. En comparant les zones d'alimentation de plusieurs colonies, nous avons pu mettre en évidence un certain degré d'évitement de la compétition intra-spécifique entre les populations de cette espèce nichant en Nouvelle Calédonie. La compétition est un des facteurs extrinsèques influençant la recherche alimentaire chez les oiseaux marins. Les autres facteurs extrinsèques concernent généralement les conditions environnementales. C'est pourquoi, les variables océanographiques sont souvent prises en compte lors de l'étude du comportement des oiseaux marins (Louzao et al. 2006, 2011; Opper et al. 2012; McDuie et al. 2018; Miller et al. 2018). Cependant, d'autres facteurs environnementaux peuvent impacter le comportement alimentaire des oiseaux. Les effets du cycle lunaire ont un impact sur l'activité des oiseaux marin au niveau des colonies, où l'on relève généralement une activité plus faible autour des nuits de pleine lune (Klomp & Furness 1992; Bourgeois et al. 2008; Tatenhove et al. 2018). Il affecte également leur activité en mer, chez les espèces nocturnes comme le pétrel de Bulwer (Dias et al. 2016; Waap et al. 2017), mais également chez des espèces majoritairement diurnes (Regular et al. 2011; Dias et al. 2012; Ramos et al. 2016; Cianchetti-Benedetti et al. 2018). L'étude du comportement alimentaire des oiseaux marins en fonction du cycle et de l'illumination de la lune permet de mieux évaluer certains risques, liés par exemple aux prises accessoires lors de la pêche de nuit. De plus, cette variable environnementale souvent négligée pourrait avoir un impact sur les résultats d'étude du comportement des oiseaux marins, parce que ces derniers peuvent effectuer des voyages plus longs aux abords de la pleine lune.

L'entreprise de cette étude vient du constat observé lors de nos travaux de terrain que les puffins fouquet étaient généralement moins nombreux sur les colonies lors des nuits de pleine lune. Après quelques recherches, l'explication la plus évidente semblait être un évitement de la prédation par les individus, puisque certains prédateurs sont connus pour être plus actifs lorsque la lune offre une meilleure visibilité nocturne (Prugh & Golden 2014). Cependant, ce comportement est observé également sur des colonies dépourvues de prédateurs des puffins. Ces derniers étant eux même des prédateurs, il est possible d'envisager qu'ils augmentent

leur activité nocturne afin de se nourrir également la nuit, et passent donc plus de temps en mer lors des nuits de pleine lune.

En utilisant différentes méthodes comme le suivi GPS ou les analyses d'isotopes stables, ce chapitre tentera de déterminer si l'activité plus faible observée sur les colonies est due à un évitement de la prédation à terre et/ou à une augmentation de l'alimentation en mer lors des nuits de pleine lune. Nous tenterons également de déterminer si les puffins fouquet accèdent à des proies différentes lorsqu'ils se nourrissent la nuit, en comparaison à une alimentation majoritairement diurne.

IV.2. Résumé

Les cycles lunaires et l'illumination de la lune sont connus pour impacter le comportement nocturne de nombreux organismes, particulièrement à travers les interactions proies-prédateurs. Les prédateurs visuels prennent avantage d'une meilleure visibilité lorsque la lune est présente pour augmenter leur activité, tandis que les proies diminuent leurs activités afin d'éviter la prédation. Le nombre moins importants d'oiseaux marins nocturnes observés sur les colonies la nuit a principalement été interprété comme une stratégie d'évitement de la prédation. Cependant, il est également possible qu'ils prennent avantage de l'illumination de la lune pour se nourrir également la nuit, et restent en mer pour rechercher de la nourriture durant les nuits de pleine lune. Nous avons utilisé des dispositifs GPS miniaturisés afin d'obtenir 179 trajets alimentaires provenant de 99 puffins fouquet se reproduisant en Nouvelle-Calédonie, pour étudier les effets des cycles lunaires sur le comportement des individus. La phase lunaire a influencé significativement la durée des trajets d'auto-provisionnement, les adultes réalisant des trajets alimentaires plus longs aux abords de la pleine lune. Cependant, cette relation n'était pas significative pour les trajets d'approvisionnement des poussins durant lesquels les parents doivent fréquemment retourner à la colonie. Les adultes sont retournés à la colonie principalement durant la phase de la nuit ou la lune était présente, réfutant ainsi l'hypothèse d'évitement de la prédation. Les individus suivis par GPS ont montré une importante et inattendue proportion de recherche alimentaire nocturne (28%), positivement influencée par la présence de la lune. Les valeurs isotopiques du $\delta^{15}\text{N}$ étaient significativement influencées par le pourcentage d'activité nocturne de chaque individu, mais avec une faible corrélation, ce qui nous empêche de conclure sur l'accès à des proies différentes durant la nuit. Cette étude suggère que le nombre

moins important d'oiseaux marins nocturnes revenant sur les colonies les nuits de pleine lune est plutôt dû à une meilleure opportunité de recherche de proies dans des zones océaniques distantes qu'à un évitement de la prédation à terre.

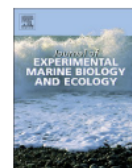
IV.3. Article #2 : Le cycle lunaire influence la durée des trajets alimentaires et le comportement alimentaire nocturne du puffin fouquet *Ardena pacifica*



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jembe



Flying to the moon: Lunar cycle influences trip duration and nocturnal foraging behavior of the wedge-tailed shearwater *Ardenna pacifica*

Andreas Ravache^{1,2,3}, Karen Bourgeois³, Martin Thibault¹, Sylvain Dromzée³, Henri Weimerskirch⁴, Sophie de Grissac⁴, Aurélien Prudor⁴, Anne Lorrain⁵, Christophe Menkes¹, Valérie Allain⁶, Paco Bustamante^{7,8}, Yves Letourneur², Éric Vidal^{1,3}

¹UMR ENTROPIE (IRD—Université de La Réunion—CNRS), Laboratoire d'Excellence Labex-CORAIL, Institut de Recherche pour le Développement, BP A5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia

²University of New Caledonia / ISEA, BP R4, 98851 Nouméa Cedex, New-Caledonia

³IMBE, Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, New-Caledonia

⁴Centres d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS, France

⁵Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, F-29280 Plouzane, France

⁶Secretariat of the Pacific Community, SPC, BP D5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia

⁷Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266 CNRS - La Rochelle Université, 2 Rue Olympe de Gouges, 17000, La Rochelle, France / Institut Universitaire de France (IUF), 1 rue Descartes 75005 Paris, France

⁸Institut Universitaire de France (IUF), 1 rue Descartes 75005 Paris, France

IV.3.1. Abstract

Lunar phase and illumination are known to affect nocturnal behavior of many organisms, particularly through predator-prey interactions. Visual predators can benefit from higher light levels to increase their activity, while prey may decrease their activity to avoid predation. The lower number of nocturnal seabirds observed on colonies during full moon nights has been mostly interpreted as a predation avoidance strategy. However, it is also possible that shearwaters take advantage of the moon's illumination to feed also at night, and stay at sea to forage during full moon nights. We used miniaturized GPS-loggers to obtain 179 tracks from 99 wedge-tailed shearwaters breeding in New Caledonia, to investigate moonlight effects on individual behavior. Lunar phase significantly predicted self-provisioning trip duration, with individuals performing longer trips around the full moon. However, this relationship was not significant during chick-provisioning trips when adults have to frequently return to the colony. Adults mostly returned to the colony during moonlit periods, refuting the predation avoidance theory. Tracked individuals showed an unexpectedly high amount of nocturnal foraging activity (28 % of total activity), positively influenced by the presence of the moon. $\delta^{15}\text{N}$ stable isotope values were significantly related to the percentage of nocturnal foraging, but with a weak relationship, impeding our ability to confirm that wedge-tailed shearwaters fed on different prey when foraging at night. This study suggests that reduced colony attendance around the full moon may be linked to greater at-sea foraging opportunities in distant oceanic areas than to increased predation risk on land.

IV.3.2. Introduction

Lunar cycle is known to influence the behavior and physiology of a wide range of living organisms, as well as predator-prey relationships (Zimecki 2006; Grant et al. 2013; Prugh & Golden 2014). Predators relying on visual cues to find their prey can increase their foraging activity at night during higher moonlight intensity, while prey can decrease their activity under such conditions (Martin 1990; Prugh & Golden 2014). Of marine taxa, Procellariid seabirds return to their colonies after dark, and adapt at-sea foraging trips to attend the colony under moonless conditions, are most likely to be affected by the lunar cycle. (Mougeot & Bretagnolle 2000; Brooke 2004). To date, this avoidance of the colony under moonlight has most commonly been interpreted as an antipredator adaptation. Indeed, moonlight avoidance is related to predation rate in nocturnal Procellariids (Watanuki 1986; Keitt et al. 2004). Even in predator-free locations, moonlight avoidance has been observed in some populations, allegedly due to an innate and persistent behavior inherited from co-evolution with predators (Bretagnolle et al. 2000).

However, reduced activity at the colony during moonlit nights may also be a result of increased activity elsewhere, such as nocturnal at-sea foraging. Procellariiform species, which are visual predators lacking night vision adaptations (Brooke 2004), should, therefore, benefit from moonlight, that would allow improved nocturnal foraging. Several studies have shown that shearwater, petrel and albatross nocturnal at-sea activity was enhanced during full moon nights compared with moonless nights, both during the breeding (Phalan et al. 2007; Rubolini et al. 2015; Dias et al. 2016) and non-breeding periods (Yamamoto et al. 2008; Pinet et al. 2011; Dias et al. 2012). The hypothesis of nocturnal foraging is also supported by increased availability of some seabird prey in subsurface waters during night time thanks to the Diel Vertical Migration (DVM) which is the vertical migration of micronekton, the prey species of many predators, towards the surface at night and in deeper waters during the day (Hays 2003, Brooke 2004). Prey availability at the surface changes along with variations in the DVM, being reduced on full moon nights and higher during new moon nights (Gliwicz 1986; Benoit-Bird et al. 2009). However, Waap et al. (2017) found no evidence of dietary shift in prey species composition or diversity according to the lunar cycle in nocturnally foraging and shallow-diving Procellariid species, the Bulwer's petrel, which feeds on mesopelagic species brought close to the surface during DVM. Furthermore, research conducted on the same species revealed a

relatively weak effect of lunar phase on its activity (10% more time flying during full moon compared to other lunar phase; Dias et al. 2016). Combined, these results suggest that normally deep prey are available at the surface in sufficient amounts to be accessed by seabirds, even during full moon nights.

Some Procellariid species, for example wedge-tailed shearwaters (*Ardenna pacifica* Gmelin, 1789), are thought to primarily forage during daylight (Catry et al. 2009b), and often in association with subsurface predators such as tuna (Au & Pitman 1986; Spear et al. 2007; Hebshi et al. 2008; Miller et al. 2018). Epipelagic tuna are generally considered to be diurnal foragers (Roger 1994), although some studies demonstrate occasional nocturnal foraging (Schaefer et al. 2009). These associations, by which surface predators drive prey close to the surface (Ashmole 1971), facilitate foraging (Hebshi et al. 2008; Miller et al. 2018) for shallow-diving procellariids like wedge-tailed shearwaters (mean maximum diving depth: 5-14 m; Burger 2001; Peck & Congdon 2006). This is particularly true in oligotrophic tropical waters where wedge-tailed shearwaters have been documented foraging in association with yellowfin (*Thunnus albacares*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) tuna (Miller et al. 2018). However, wedge-tailed shearwaters have also been documented foraging during full moon nights (Gould 1967) which suggests that other factors than sub-surface predator associations, for instance the lunar phase or prey migration patterns may influence wedge-tailed shearwaters foraging strategies.

If the light of the moon is advantageous to foraging wedge-tailed shearwaters, they may exploit nights around the full moon to extend foraging time and this would be observable as increased foraging activity under moonlit conditions. If nocturnal foraging is linked to the DVM of mesopelagic prey toward the surface at night, we would expect to find an isotopic signature in blood plasma correlated to the proportion of nocturnal foraging, showing a shift in prey between diurnal and nocturnal feeding. Stable isotopes can be used to examine trophic relationships, and they have been used to study niche partitioning that results from different prey or foraging habitats / resource use of consumers (e.g. Navarro et al., 2013; Pontón-Cevallos et al., 2017; Rayner et al., 2016). Finally, if shearwaters avoid returning to the colony in order to reduce predation risk from predators that benefit from brighter moonlight, they should preferentially return to the colony during the moonless part of the night.

While the predation avoidance hypothesis in relation to lunar cycle has been extensively tested by analyzing seabird activity patterns at colonies (e.g. Bretagnolle 1990; Mougeot & Bretagnolle 2000; Bourgeois et al. 2008), few studies simultaneously focused on nocturnal foraging activity (but see Rubolini et al. 2015, which found that Scopoli shearwaters *Calonectris domedea* increased their diving activity during full moon nights, but interpreted longer trips around the full moon to be driven by predation avoidance on land rather than higher foraging opportunities at sea). Moreover, most studies on lunar effects on the nocturnal, at-sea activity of seabirds, have been conducted using global location sensor (GLS). These data, only provide information on the time spent on water (e.g. Phalan et al. 2007; Dias et al. 2012; Cruz et al. 2013), but prevent determining what drives that behavior, i.e. whether increased time spent on water during moonlit periods represent foraging activity or loafing. Using high-resolution GPS data, the present study aimed at unravelling the effects of moon illumination and lunar phase on both nocturnal at-colony activity and at-sea foraging in wedge-tailed shearwaters, to understand how they shape their activities. We used miniaturized GPS-loggers to obtain a fine-scale trajectory of foraging trips during breeding season and accurately define resting, commuting and foraging events. We evaluated the proportion of time spent foraging during daytime and night-time and studied lunar phase and moon presence effects upon feeding trip duration, time of return to the colony and at-sea foraging. Finally we performed stable isotope analysis on blood plasma from all individuals, to determine whether we could identify diet differences associated with nocturnal foraging activity established through GPS tracking.

IV.3.3. Material and methods

IV.3.3.1 Ethical statement

All animal experimentation met the Animal Care Committee (ABS) / Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB) guidelines for ethical treatment of animals. Permits to handle birds at Mato and Canard fields sites were delivered by New Caledonia's Province Sud (permits nos. 609-2014/ARR/DENV, 2903-2015/ARR/DENV and 2695-2016/ARR/DENV), and at Pindai and Tiambouene fields sites by New Caledonia's Province Nord (permits nos. 161214_AC 2303_ 2016 and 161214_AC2304_2017).

IV.3.3.2 *Field work*

Field trips were conducted at four field sites in New Caledonia in the Coral Sea, South-west Pacific, which is home of 500,000 breeding pairs of wedge-tailed shearwaters (Pandolfi & Bretagnolle 2002). In this geographic area, the wedge-tailed shearwater breeding season begins around the end of October with the return of breeding adults to colonies and is completed at the end of May when chicks fledge (McDuie & Congdon 2016). GPS-loggers were fitted on breeding adults during the chick-rearing period (from March to April) during two successive years (2017 and 2018) at four breeding sites. One study colony is located on the main island of New-Caledonia (Figure IV-1): Pindaï (21.354°S, 164.954°E) where 37 and 7 breeders were equipped in 2017 and 2018, respectively. The three other study sites are located on lagoon islets : Mato (22.55°S, 166.80°E) where 20 and 7 breeders were equipped in 2017 and 2018, respectively, Canard (22.31°S, 166.31°E) where 11 breeders were equipped in 2017, and Tiambouene (20.38°S, 164.04°E) where 17 breeders were equipped in 2018. Breeding adults were fitted with either 4.5 g Ecotone, 6 g Lotek, 5 g Pathtrack or 12.5 g TechnoSmart GPS-loggers, representing 1 to 3 % of wedge-tailed shearwater body weight (413 ± 40 g in the present study), i.e. below the limit commonly accepted to limit behavior modification (Phillips et al. 2003). The lightest GPS-loggers (Ecotone, Lotek and Pathtrack) were attached to three tail feathers using Tesa® tape (McDuie et al. 2018), while the heaviest GPS-loggers (Technosmart) were back-mounted to ensure balance during flight would not be affected (Vandenabeele et al., 2014). Locations were recorded every 15 minutes. Birds were captured by hand at their burrow entrance before feeding their chicks. Colonies were monitored every night to recapture birds for logger recovery. A maximum of 0.4 mL of blood was collected on recapture from the tarsal vein using a 0.5 mL 29G syringe. Blood samples were centrifuged within 1 hour from collection to separate plasma and blood cells that were then stored separately in 70% ethanol until stable isotope analyses were run.

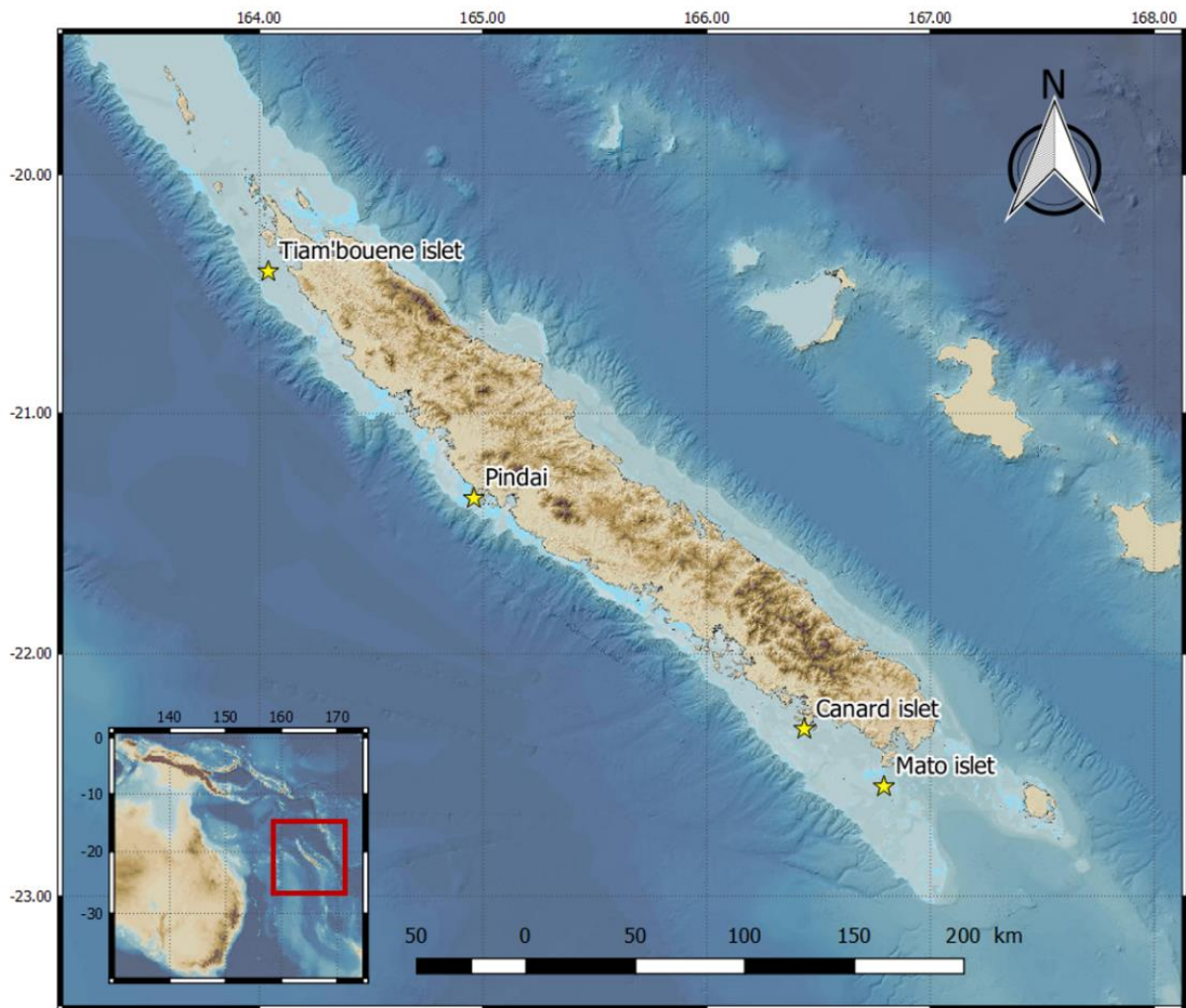


Figure IV-1: Map of New Caledonia, showing the location of the four wedge-tailed shearwaters breeding colonies used in this high resolution GPS study of foraging behavior. Inset shows the position of New Caledonia at the eastern edge of the Coral Sea.

IV.3.3.3 Definition of nighttime, moonlight intensity and lunar phase

In order to investigate the effect of moonlight on wedge-tailed shearwater foraging behaviour, the night was defined as the period between astronomical dusk and the beginning of the astronomical dawn (i.e. when the geometric center of the Sun's disk is 18 degrees below the horizon). Astronomical dusk and dawn, moon rise and set were computed at each location recorded by GPS-loggers using the R “suncalc” package (Agafonkin & Thieurmel 2017), while moonlight intensity and lunar phase were determined at each location with the R package “lunar” (Lazaridis 2014). Moonlight intensity was a value comprised between 0 and 1, 0 being the illumination during the new moon or during the moonless part of the night (Before moonrise or after moonset), and 1 the illumination during the brightest full moon. Lunar phase

was a value in radians, 0 corresponding to new moon, $\pi/2$ to first quarter (waxing moon), π to full moon and $3\pi/2$ to last quarter (waning moon).

IV.3.3.4 Foraging trip characteristics

Data from a total of 179 foraging trips were collected during 2017 ($n = 126$) and 2018 ($n = 53$) breeding seasons from 99 GPS-tracked individuals. Complete tracks, starting from the departure of the bird and ending at its return to the burrow, represented 85 % of the total number of tracks. Trip duration (days), total distance travelled and maximum distance from the colony (km) were computed using the R package “trip” (Michael et al. 2016). When tracks were incomplete, trip duration was estimated using the individual return date based on observation of birds back at the colony. Durations of nine incomplete tracks were impossible to estimate, and these tracks were removed from the analysis, resulting in a total of 170 trips being considered for trip duration analysis. Trips presenting gaps ($n = 20$) were removed from total distance travelled analysis, and incomplete trips (i.e. when the battery stopped before the individual began its return to the colony, $n = 16$) were removed from maximal distance travelled analysis. During the chick-rearing period, pelagic seabirds have to concurrently provide food to their chicks and meet their own needs using zones of high foraging competition near their colony (Furness & Birkhead 1984; Lewis et al. 2001). In wedge-tailed shearwaters, longer trips are undertaken to ensure self-provisioning whereas shorter trips focus on chick provisioning (Congdon et al., 2005; McDuie et al., 2015, 2018; Weimerskirch et al., *in press*). Thus, we differentiated in this study long trips (> 3 days, $n = 50$) and short trips (≤ 3 days, $n = 119$).

IV.3.3.5 Arrival time at the colony

The time of arrival after a foraging trip was calculated using the first GPS location recorded on land, inside the colony area (i.e the contour of the islet, or within 1 Km around our study). Twenty tracks presenting gaps did not allow us to determine the accurate time and were excluded from this analysis. The arrival time was calculated for the 159 remaining tracks with an estimated accuracy of 15 min. During waxing moon nights, the moon is present in the first part of the night then sets, while during waning moon nights, the moon rises during the night. To investigate the effect of moon presence on wedge-tailed shearwaters arrival time at the colony, we determined whether birds arrived at the colony during the moonless or moonlit part of the night, or even before the astronomical dusk, for each lunar phase.

IV.3.3.6 Behavioral assessment

Expectation Maximization binary Clustering (EMbC) algorithm (Garriga et al. 2016), a variant of the expectation maximization algorithm in maximum likelihood estimation of Gaussian mixture models, was used to determine wedge-tailed shearwater behavior during their foraging trips using the R package “EMbC” (Garriga et al. 2016). EMbC is a robust multivariate clustering algorithm based on sinuosity and speed of the trajectory calculated using loxodromic distances and bearings of the tracks to determine animal behavior. It requires few prior assumptions, assuming that turn angles between consecutive locations indicate searching or foraging, while straight bouts can be associated with resting (slow) and commuting (fast) (Garriga et al. 2016). This method has been used to assess ecologically meaningful behaviors from geolocation data for a range of seabird species, including Procellariiforms (de Grissac et al. 2017; Mendez et al. 2017b; Bennison et al. 2018; Clay et al. 2019). Each GPS location was assigned with one of the four behaviors determined by the algorithm according to speed and turning angle: resting (low speed, low turning angle), commuting (high speed, low turning angle), extensive search (high speed, high turning angle) or intensive foraging (low speed, high turning angle). Resting corresponded to birds sitting on the water, and commuting to birds transiting between the colony and feeding areas, or between feeding areas.

In order to estimate individual daily activity patterns, the total number of each of the four behaviors identified by EMbC was summed per hour of the day and divided by the total number of behaviors per hour, thus representing relative proportion of each behavior according to the time of the day. Proportions of each behavior per individual were also computed and compared between the day, the moonlit part of the night and the moonless part of the night in order to determine if behavior varies according to the presence of the moon and if wedge-tailed shearwaters adopted a similar behavior during the moonlit part of the night and during the day. Tracks containing less than 40 GPS locations were excluded from the analysis because they could not effectively represent the activity pattern. Cloud cover was not taken into account in the analysis, due to the poor temporal resolution of the observational data available (minimum 1 observation per day), which does not allow to determine the influence of the cloud cover on light intensity throughout the night.

IV.3.3.7 Stable isotope analyses

Stable isotopic ratios were used to test for diet or foraging differences between night and day feeding of GPS-tracked wedge-tailed shearwaters. For this purpose, isotopic ratio for stable carbon ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, expressed as $\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ expressed as $\delta^{15}\text{N}$) were analyzed in blood plasma of each individuals. $\delta^{15}\text{N}$ values are generally used as a proxy of the trophic level (Minagawa & Wada 1984), allowing to test whether individuals fed on different prey during the day and at night. Carbon stable isotope values ($\delta^{13}\text{C}$) mainly reflect the foraging habitat / resource use of consumers if significant gradients exist at the base of food webs, which seem less pronounced in the tropics (Newsome et al. 2007; Jaeger et al. 2010). They were used here to test a difference in prey habitat (e.g. offshore vs. onshore, benthic vs. pelagic) between day and night. Plasma isotopic values reflect diet integrated 3 to 4 days prior to sampling, (Hobson & Clark 1993). Plasma was therefore used to assess recently integrated food items by individuals, most likely during their last recorded trip.

Since lipids can affect plasma $\delta^{13}\text{C}$ values, they were removed using 2:1 chloroform: methanol mixture (Hobson & Clark 1993). Between 0.5 to 5 mg of dried plasma were repeatedly (2–3 treatments) shaken for one hour in 4 ml of the solvent. The sample was then centrifuged at 4000g for 5 min and the supernatant containing the lipids was discarded. Lipid-free pellets were dried at 60°C.

Sub-samples of plasma and red blood cells were weighed (0.3 mg) with a microbalance and packed into tin cups. Relative abundance of C and N isotopes were determined with a continuous flow mass spectrometer (Thermo Scientific Delta V Advantage) coupled to an elemental analyzer (Thermo Scientific Flash EA 1112). Results are presented in the δ notation relative to Vienna PeeDee Belemnite and atmospheric N^2 for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. Replicate measurements of internal laboratory standards (acetanilide) indicated measurement errors $<0.10\text{‰}$ for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values.

IV.3.3.8 Statistical analyses

All statistical and spatial analyses were performed using R 3.5.1 (R Core Team 2018). Correlation between trip duration and maximum distance from the colony was tested using a Pearson correlation test. In order to test whether birds adjusted their trip duration according to the lunar phase, General Additive Model (GAM) assuming a Poisson error distribution was applied, with trip duration as the dependent variable and lunar phase at the departure of the

colony as fixed factor. Models were applied separately to chick-provisioning and self-provisioning trips. GAMs were created using the “mgcv” R package (Wood 2017). Differences in the proportion of each behavior according to day or night, and moonless or moonlit part of the night were tested using Wilcoxon-Mann-Whitney rank sum-tests. Generalized Linear Models (GLMs) with Gaussian family and logit link function were applied on $\delta^{15}\text{N}$ or $\delta^{13}\text{C}$ values with proportion of time spent to forage at night, site and year as explanatory variables. All results are presented as mean \pm standard error.

IV.3.4. Results

IV.3.4.1 Foraging trip characteristics

The distribution of foraging trip durations suggests a bi-modal distribution with several trips lasting from 1 to 3 days, and longer trips lasting from 4 to 13 days (Appendix 1). Chick-feeding trip mean duration was 1.19 days (\pm 0.07, $n = 120$, Table 1), mean distance travelled 276 km (\pm 20, $n = 100$) and mean maximum distance from the colony 102 km (\pm 8, $n = 101$). Self-feeding trip mean duration was 7.31 days (\pm 0.37, $n = 50$), mean distance travelled 1452 km (\pm 102, $n = 30$) and mean maximum distance from the colony 401 km (\pm 21, $n = 53$). Pearson correlation tests showed that trip duration and maximum distance from the colony were correlated on average at 88.6 % \pm 3.8 % by site. Thus, we will consider only trip duration in the following results.

Table IV-1 : Foraging parameters of wedge-tailed shearwaters studied during the 2017-2018 breeding season in New Caledonia

Number of tracked individuals	99
Number of foraging trips	179
Number of GPS-locations	23827
Chick-provisioning - trip duration (days)	1,19 \pm 0,07 ($n = 120$)
Self-provisioning - trip duration (days)	7,31 \pm 0,37 ($n = 50$)
Chick-provisioning - distance travelled (km)	276 \pm 20 ($n = 100$)
Self-provisioning - distance travelled (km)	1452 \pm 102 ($n = 30$)
Chick-provisioning - maximal distance from the colony (km)	102 \pm 8 ($n = 101$)
Self-provisioning - maximal distance from the colony (km)	401 \pm 21 ($n = 53$)

IV.3.4.2 3.2 Effect of lunar phase on foraging trip duration

GAM did not reveal a significant effect of the lunar phase on chick-provisioning trips (≤ 3 days) duration (Figure IV-2; adjusted $R^2 = -0.005$, deviance explained = 0.385%, $n = 120$, $edf = 1$, $p = 0.521$) but duration of self-provisioning trip (> 3 days) was significantly longer when birds departed around the full moon (Figure IV-2; adjusted $R^2 = 0.200$, Deviance explained = 25.5 %, $n = 50$, $edf = 2.702$, $p = 0.038$).

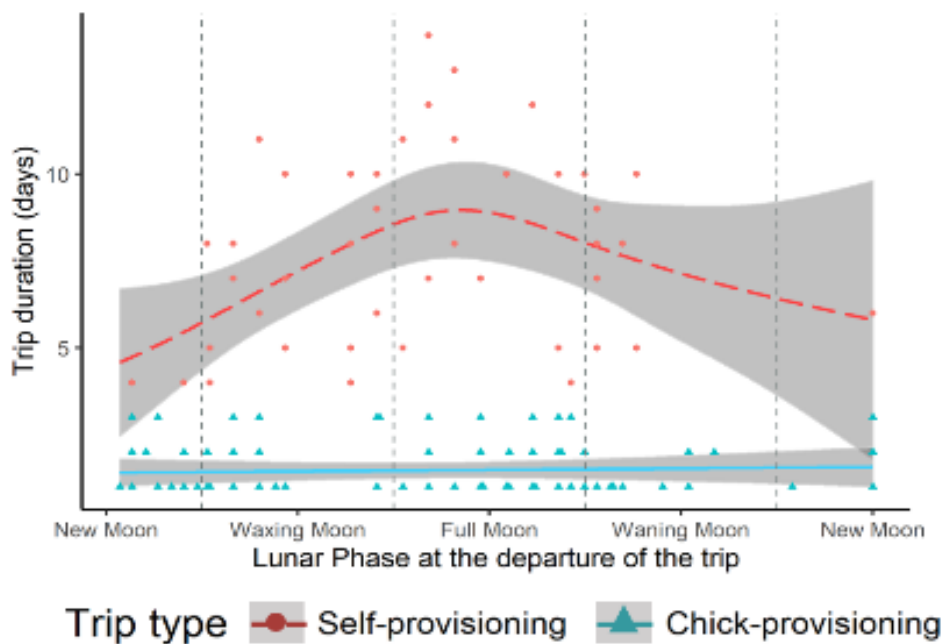


Figure IV-2: Results from generalized additive models that assessed self-provisioning and chick-provisioning foraging trip durations of WTSH from 4 study colonies on New Caledonia, and the relationships with the phase of the moon at the time of departure from the colony. The figure shows a clear relationship with self-provisioning trips ($n = 50$, dashed line and circles represent individual trips), but no effect of the moon on chick-provisioning trips ($n = 120$, solid line and triangles)

IV.3.4.3 3.3 Arrival time at the colony

Among the 160 trips for which arrival time at the colony could be calculated, 19 (12 %) took place during the day, before astronomical dusk or after astronomical dawn. Among the 141 arrivals that took place at night, 55 (39 %) occurred during moonless conditions and 86 (61 %) under moonlit conditions (Figure IV-3). During waxing and waning moons, when the moon is present only during a part of the night, most individuals reached the colony under moonlit conditions (64.3 % during waxing moon, 53.6 % during waning moon). Around the new moon, the moon is absent throughout the night and it is the only case where most of the arrivals took

place during moonless conditions (76.5 %), the others occurring before astronomical dusk (23.5 %).

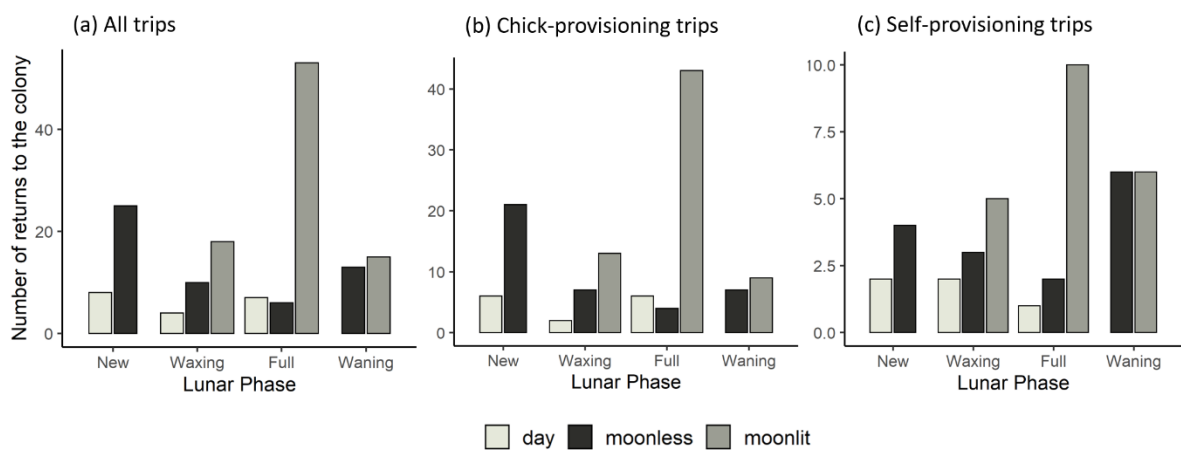


Figure IV-3: Frequency distribution of wedge-tailed shearwaters arrivals to the colony according to the presence of the moon for (a) all trips, (b) chick-provisioning trips and (c) self-provisioning trips. Sample sizes (number of arrivals to the colony) are as follows: moonless part of nights, $n = 55$; moonlit part of the night, $n = 86$; outside the complete night, $n = 19$

IV.3.4.4 3.4 Activity patterns and lunar cycle

When at sea, foraging behavior represented the most important activity during daytime and the second most important during the night (Table 2, Figure IV-4). Individuals spent most of their time resting on the water during the night, while during the day it was the least represented behavior. Commuting behavior occurred mainly at dusk and dawn. At night, wedge-tailed shearwater behavior was significantly affected by moonlight, with foraging activity occurring more frequently during moonlit than during moonless periods of the night ($W = 3964.5$, $p < 0.001$; Figure IV-5). Furthermore, they foraged more than they rested during moonlit periods (Wilcoxon-Mann-Whitney $W = 3841.5$, $p = 0.001$) and conversely rested more than foraged during moonless periods ($W = 779.5$, $p < 0.001$), even though foraging remained lower during moonlit periods of the night than during daylight ($W = 4695$, $p = 0.008$; Figure IV-5).

On average 72.1 % (± 1.6) of foraging activity occurred during daylight. Daylight foraging dropped to 68.0 % (± 1.7) when the foraging trips included ≥ 1 night/s away from the colony, with individual variability ranging between 4 and 94 % of total foraging activity.

Table IV-2: Proportion (mean \pm SE) of behaviour (foraging, extensive search, resting, commuting) carried out by breeding wedge-tailed shearwaters in New Caledonia. Results are presented for night and day confounded (All), during the day (Day), during the night (Night), during the moonless part of the night (Moonless) or during the moonlit part of the night (Moonlit).

	Foraging	Extensive search	Resting	Commuting
All	0,32 \pm 0,15	0,12 \pm 0,10	0,27 \pm 0,28	0,28 \pm 0,21
Day	0,38 \pm 0,13	0,19 \pm 0,08	0,09 \pm 0,07	0,34 \pm 0,14
Night	0,28 \pm 0,15	0,07 \pm 0,08	0,39 \pm 0,30	0,24 \pm 0,23
Moonlit	0,34 \pm 0,15	0,10 \pm 0,08	0,25 \pm 0,23	0,31 \pm 0,21
Moonless	0,23 \pm 0,13	0,05 \pm 0,08	0,56 \pm 0,29	0,16 \pm 0,22

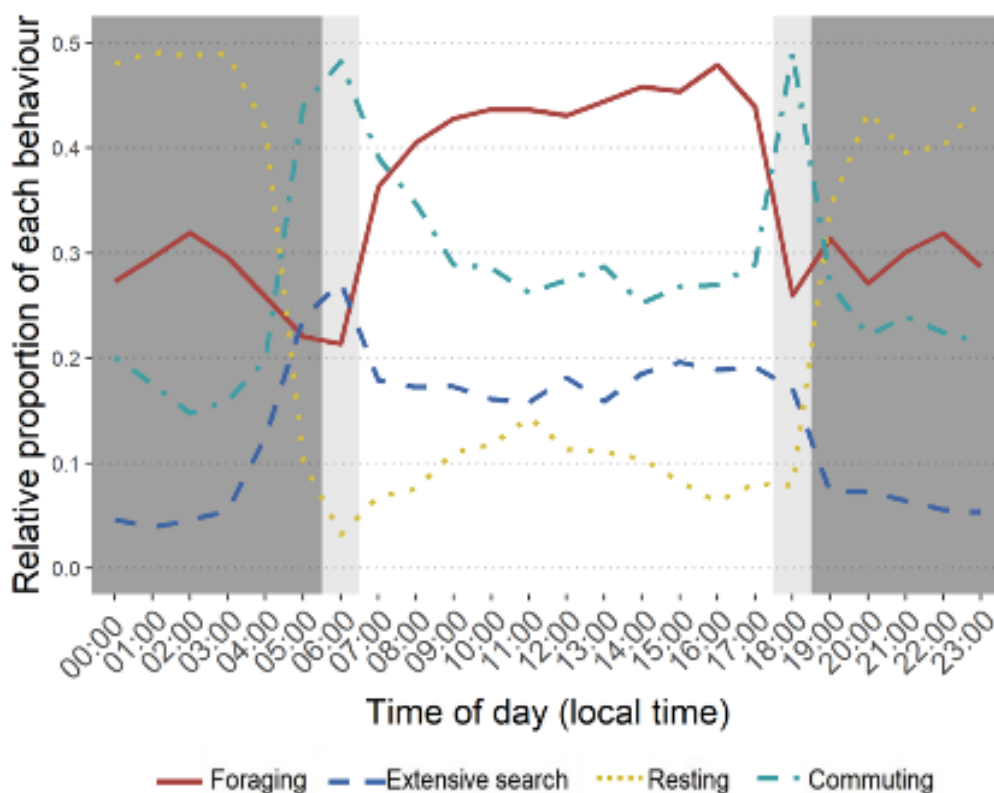


Figure IV-4: Percentage of time allocated to each behavior (foraging, extensive search, resting or commuting) by New Caledonia breeding wedge-tailed shearwaters, according to the time of day. The dark grey parts represent the night, the light grey parts the dawn and dusk and the white part the day.

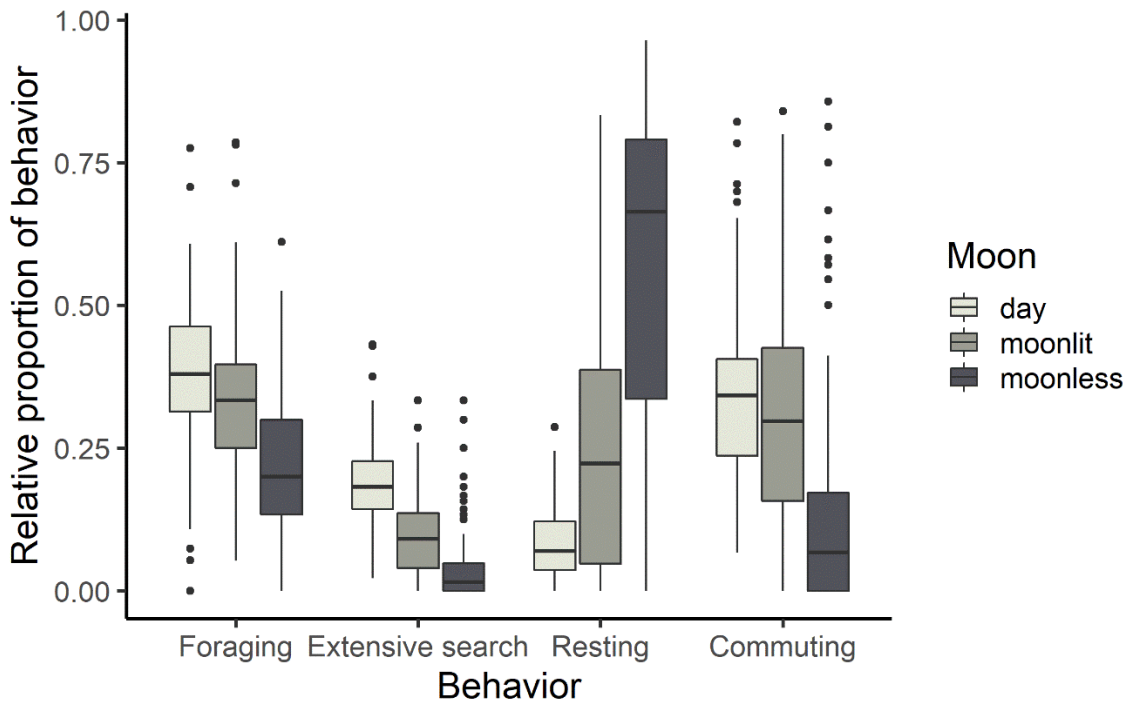


Figure IV-5 : Proportion (mean \pm SE) of behaviors (foraging, extensive search, resting, commuting) assigned along the tracks of New Caledonia breeding wedge-tailed shearwaters according to the presence of the sun and the moon (day, moonlit part of the night or moonless part of the night)

IV.3.4.5 3.5 Stable isotope analyses

Linear regression models revealed that the $\delta^{15}\text{N}$ values in blood plasma were significantly affected by the percentage of nocturnal foraging (estimate = -1.98, CI95: [-3.930 : -0.034]; Table 3) indicating a decrease in $\delta^{15}\text{N}$ values along with the time spent foraging at night. The $\delta^{15}\text{N}$ values were significantly higher during 2018 compare to 2017 (estimate = 1.17, CI95: [0.752 : 2.906]) and significantly higher in Tiambouene colony compare to Canard (estimate = -1.15, CI95: [-3.135 : -0.463]). The model also highlighted a significant combined-effect of the percentage of nocturnal foraging at Pindai (estimate = 2.27, CI95: [0.203 : 4.329]), indicating that the $\delta^{15}\text{N}$ values were differently affected by the percentage of nocturnal foraging for this colony.

No significant effect of percentage of nocturnal foraging on the blood plasma $\delta^{13}\text{C}$ values was shown (estimate = 0.25, CI95: [-0.589 : 1.102]).

Table IV-3: Summary tables of linear models explaining trends in nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and carbon ($\delta^{13}\text{C}$) isotopic values from blood plasma of wedge-tailed shearwater as a function of their percentage of nocturnal foraging, colony and year of sampling. Intercept represent the year 2017 and the site Canard islet.

$\delta^{15}\text{N}$	Estimate	Std.error	t value	P-value
Intercept	9,34	0,38	24,79	***
Percentage of nocturnal foraging	-1,98	0,99	-2,01	*
Site - Mato	-0,37	0,48	-0,77	0,44
Site - Pindai	-0,62	0,40	-1,56	0,12
Site - Tiambouene	-1,14	0,45	-2,53	*
Year - 2018	1,18	0,21	5,58	***
Percentage : Site - Mato	0,10	1,37	0,07	0,94
Percentage : Site - Pindai	2,27	1,04	2,17	*
Percentage : Site - Tiambouene	0,72	1,25	0,58	0,56
$\delta^{13}\text{C}$				
Intercept	-16,99	0,16	-104,29	***
Percentage of nocturnal foraging	0,26	0,43	0,60	0,55
Site - Mato	0,07	0,22	0,32	0,75
Site - Pindai	0,12	0,17	0,67	0,50
Site - Tiambouene	-0,30	0,29	-1,02	0,31
Year 2018	0,32	0,24	1,36	0,18
Percentage : Site - Mato	-0,11	0,67	-0,16	0,87
Percentage : Site - Pindai	1,92	0,45	-0,36	0,72
Percentage : Site - Tiambouene	1,92	1,01	1,90	0,06
Percentage : Year - 2018	-1,82	0,85	-2,13	*

IV.3.5. Discussion

Wedge-tailed shearwaters performing chick-provisioning trips primarily returned to the colony under moonlit conditions and lunar phase did not significantly affect chick-provisioning trip length, indicating that these trips would be conducted regardless of the lunar phase. It is important for shearwaters to maintain regular chick provisioning and they can achieve this with short duration trips that are near the colony (McDuie et al. 2018).

By contrast, when performing self-provisioning foraging trips, trip lengths were longer around the full moon than under the new moon. Wedge-tailed shearwaters are known to forage at more distant locations when self-provisioning (Congdon et al. 2005; McDuie et al. 2015) where prey resources may be richer (e.g. Miller et al., 2018; Weimerskirch et al., 1994). We also found that the maximum distance of longer trips was farther from the colony than for shorter trips so WTSH could be taking advantage of increased light available around the full moon to extend foraging time and food assimilation when self-provisioning.

This behavior has been previously documented in another shearwater species, the Scopoli's shearwater *Calonectris diomedea*, where (Rubolini et al. (2015) interpreted the longer trips taken by shearwaters under moonlit conditions as a predation avoidance strategy. Furthermore, in that study, the majority of individuals returned to the colony and entered burrows once the night was moonless. Moonlight avoidance when attending colonies has also been documented in other Procellariid species, generally reflected by a lower number of individuals at the colony during the nights around the full moon (Bretagnolle 1990; Mougeot & Bretagnolle 2000; Bourgeois et al. 2008; Riou & Hamer 2008). In contrast, a recent study indicated that streaked shearwaters *Calonectris leucomelas* did not avoid moonlight when arriving at the colony (Tatenhove et al. 2018). In our study, 53 % of wedge-tailed shearwaters returned from chick- and self-provisioning foraging trips during moonlit periods and 12 % of the individuals reached the colony before astronomical dusk. Even when the moon was absent during part of the night, when waxing or waning, only 39 % of wedge-tailed shearwaters returned during moonless periods, which contradicts the predation avoidance hypothesis. Thus, wedge-tailed shearwater trip duration does not seem to be related to the avoidance of predation on land in New Caledonia, despite evidence of predation by feral cats *Felis catus* and peregrine falcons *Falco peregrinus* in at least two colonies (pers. obs.). On the other hand, we cannot exclude that non-breeding individuals may have avoided moonlight, a phenomenon observed in other petrel and shearwater species (Bourgeois et al. 2008).

During the breeding season, wedge-tailed shearwaters primarily foraged during the day, commuted to and from the colony at dawn and dusk and rested at night. However, the unexpectedly active nocturnal foraging differed from most previous studies that showed little nocturnal foraging in closely related, large shearwaters (600 to 950 g; flesh footed shearwater *Ardenna carneipes*: 2% of dives during night-time, Rayner et al. 2011; sooty shearwater

Ardenna grisea: <5% of dives, Shaffer et al. 2009; streaked shearwater: 5% of dives, Matsumoto et al. 2012; great shearwater *Ardenna gravis*: <0.5% of dives, Ronconi et al. 2010; short-tailed shearwaters *Ardenna tenuirostris*: lack of dive during the night, Raymond et al. 2010). One exception of this contrasted pattern of nocturnal foraging activity between large and small procellariids is the pink-footed shearwater (*Ardenna creatopus*, ~700 g) which performed 22 % of its dives during the night (Adams et al. 2019), which is similar to the 28 % nocturnal foraging by wedge-tailed shearwaters in the present study. Nevertheless, we cannot exclude that our results may be specific to our study populations and/or years as spatial and temporal adjustment of foraging activity has been observed in other seabird populations. Cory's shearwaters *Calonectris diomedea*, for example, become nocturnal foragers when wintering in colder, deeper seas areas of the ocean where the DVM is more prevalent, particularly during moonlit nights (Dias et al. 2012).

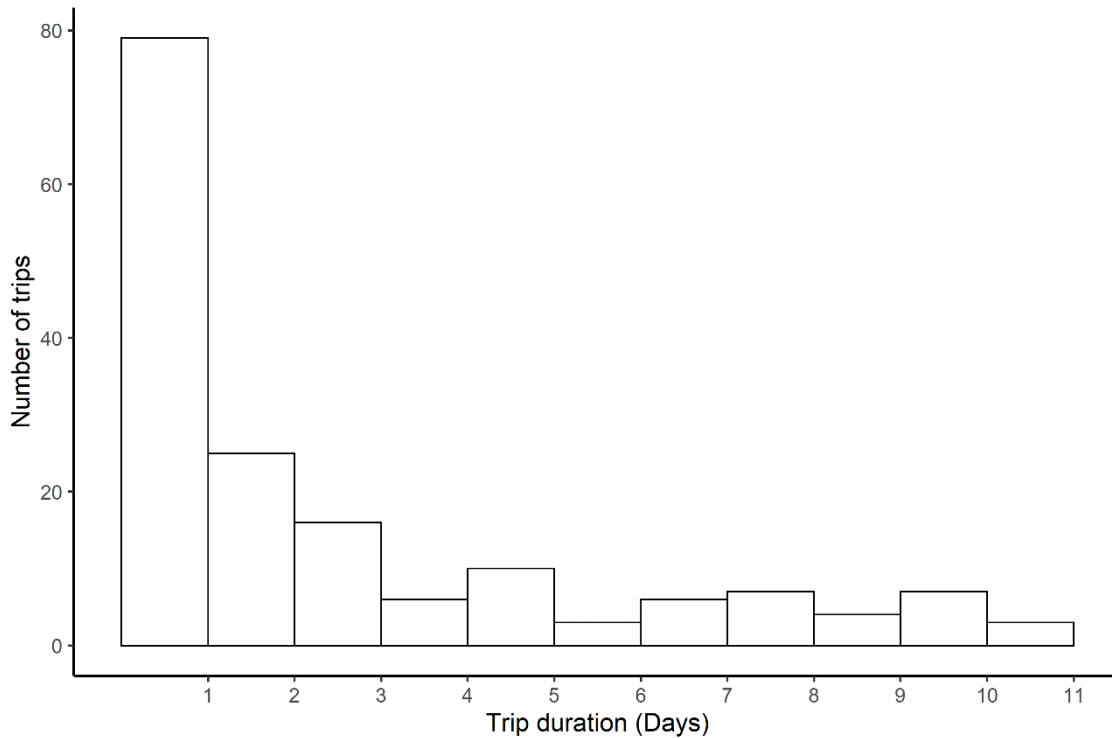
Interestingly, wedge-tailed shearwaters foraging activity under moonlit conditions became more similar to their diurnal pattern, whereby foraging exceeded resting. Moonlight could provide sufficient light for these predators that, as with many procellariids, rely on visual cues at small spatial scale to hunt for small pelagic prey such as squids and fish (Harrison et al. 1983; Brooke 2004). Remaining at sea for nocturnal foraging consequently delayed these individuals' return to the colony which drove the increase in moonlit commuting behavior. These results are consistent with previous studies conducted on petrels (Dias et al. 2016; Ramos et al. 2016), shearwaters (Yamamoto et al. 2008; Dias et al. 2012) and albatrosses (Phalan et al. 2007), that highlighted a greater movement or foraging activity during moonlit nights. Thus, we think it more likely that longer trips around the full moon are linked to increased foraging opportunities than predation avoidance.

Another factor that may cause wedge-tailed shearwaters to remain foraging at-sea nocturnally is the DVM exhibited by mesopelagic fish species (Spear et al. 2007) such as Myctophidae, known to be consumed by wedge-tailed shearwaters (Komura et al. 2018). If DVM makes these species available during the night to shallow divers, such as wedge-tailed shearwaters (Spear et al., 2007), we would expect to see this reflected in divergent values of the stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and/or $\delta^{15}\text{N}$ (Inger & Bearhop 2008) according to the time spent foraging at night.. The absence of a relationship between $\delta^{13}\text{C}$ values and the proportion of nocturnal foraging may indicate that wedge-tailed shearwaters target similar habitats/species

when foraging at night. Alternatively, this could be due to a lack of contrast in $\delta^{13}\text{C}$ values at the base of tropical food webs (Ménard et al., 2007), which prevents differentiation between the foraging habitats used. By contrast, the decrease in $\delta^{15}\text{N}$ values in relation to the percentage of nocturnal foraging supports a possible shift in prey consumption between day and night which is consistent with the assumption that wedge-tailed shearwaters could take advantage of the nocturnal migration of mesopelagic prey to the surface. However, this was a relatively weak relationship compared with the strong differences in $\delta^{15}\text{N}$ values between year and sites and, as such, must be interpreted carefully. Additional diet analyses based on eDNA would be useful to confirm these results, and to better understand the diet of wedge-tailed shearwaters when foraging at night.

Based on 179 high resolution WTSH foraging trips, this study strengthens the evidence that the moon strongly affects foraging activity during the breeding season in Procellariids. By tuning self-provisioning foraging trip durations, WTSH were able to extend their foraging time-window and forage day and night by taking advantage of the lengthened light available during the most favorable periods around full moon. This behavioral adjustment could reduce intra- and inter-specific competition for resources with other abundant, and mainly diurnal foraging seabird species that nest in New Caledonia (Spaggiari et al. 2007). This could be of significant importance in an area where very large seabird populations (Pandolfi & Bretagnolle 2002) rely on poor productivity, oligotrophic waters (Menkes et al. 2015).

IV.3.6. Appendixes:



Appendix 1: Histogram of the foraging trip duration of wedge-tailed shearwaters GPS tracked in New Caledonia during 2017 and 2018 breeding season.

Acknowledgments

We thank the many field workers involved in the field studies in New Caledonia, especially Aymeric Bodin, Guillaume Chagneau, Julien Dijoux, Mathieu Mathivet, Aurore Pujapujane, Angélique Pagenaud, Nicolas Silva, Maëlle Brisset, Maxime Neaoutyine, Corentin Lemesle and Hélène de Méringo. We also thank for field work facilities the Province Nord and Province Sud environmental services. We also appreciate support of M. Brault-Favrou from the Plateforme Analyses Élémentaires of the LIENSs laboratory for proceeding the samples for the stable isotope analyses, and of G. Guillou from the Plateforme Analyses Isotopiques of the LIENSs laboratory for running stable isotope analyses. Thanks to the CPER (Contrat de Projet Etat-Région) and the FEDER (Fonds Européen de Développement Régional) for funding the IRMS of LIENSs laboratory. The IUF (Institut Universitaire de France) is acknowledged for its support to P. Bustamante as a Senior Member.

CHAPITRE V. ETUDE DES MECANISMES D'EVITEMENT DE LA
COMPETITION INTERSPECIFIQUE ENTRE DEUX ESPECES DE
PROCELLARIIFORMES EN MILIEU TROPICAL OLIGOTROPHE.



V.1. Avant-propos

Le puffin fouquet étant très abondant en Nouvelle Calédonie, une quantité suffisante de données de suivi GPS de déplacements et de prélèvements de différents tissus ont pu être rapidement récoltés afin d'en étudier l'écologie trophique. Ainsi, nous avons pu étudier les déplacements en mer des puffins fouquet pendant et en dehors de la période de reproduction, la ségrégation spatiale des zones d'alimentation entre colonies et un des facteurs extrinsèques affectant le comportement en mer des individus.

La Nouvelle Calédonie se démarque également par la présence d'un oiseau marin nicheur bien plus rare et élitif appartenant au genre *Pseudobulweria*. Le genre *Pseudobulweria* est l'un des genres d'oiseaux marins le moins connu est le plus menacé. Il comprend 6 espèces, dont 2 sont éteintes, 3 sont en danger critique d'extinction et 1 est considérée comme quasi menacée ; il s'agit du pétrel de Tahiti *Pseudobulweria rostrata* (IUCN 2020). Les effectifs de cette espèce à l'échelle mondiale seraient de 10 000 à 20 000 couples reproducteurs, avec une tendance significative à la décroissance mise en évidence dès le début des années 2000 (Ballance et al. 2002; Brooke 2004). Ces chiffres, vieux de presque 20 ans aujourd'hui et déterminés à partir de données d'observations en mer extrapolées, rendent incertain le statut actuel de l'espèce. Une connaissance plus approfondie de l'écologie du pétrel de Tahiti, sur terre comme en mer, est nécessaire afin de pouvoir prendre des mesures de conservation appropriées. C'est dans ce cadre que nous avons cherché à identifier des zones de reproduction du pétrel de Tahiti afin de pouvoir étudier sa phénologie, son habitat terrestre et marin ainsi que son comportement de recherche de nourriture. Puisque très peu de terriers de pétrels de Tahiti étaient identifiés avant 2017, la récolte de données concernant cette espèce a nécessité beaucoup de temps, et ces données sont moins nombreuses que pour le puffin fouquet. Néanmoins, notre équipe a pu récolter des données de suivi GPS et prélever des tissus (sang, plasma, régurgitas spontanés) durant 3 années, ce qui a permis d'en apprendre plus sur cette espèce encore très peu connue.

En plus d'apporter des connaissances nouvelles sur le comportement en mer, le régime trophique et la phénologie du pétrel de Tahiti, notamment grâce aux premiers suivis GPS mondiaux de cette espèce, le chapitre suivant vise à expliquer comment une espèce si rare nichant en Nouvelle Calédonie fait face à l'abondance de puffin fouquet nichant également dans la région. Des phénomènes de compétition entre les deux espèces ont précédemment

été mis en évidence au niveau des colonies (Villard et al. 2006), et on peut également s'attendre à observer une compétition pour les ressources en mer. Nous étudierons ici les différents types de compétition ou de ségrégation qui prennent place entre les deux espèces, sur le plan spatial, temporel et trophique.

V.2. Résumé

Deux espèces se reproduisant en sympatrie ont plus de chances de coexister si leurs niches écologiques sont séparées dans le temps, l'espace ou dans le régime trophique. Ici, nous avons combiné le suivi GPS, l'analyse des isotopes stables et l'analyse metabarcoding de l'ADN pour comprendre comment le rare **pétrel de Tahiti** *Pseudobulweria rostrata* (PT) fait face à l'abondance de **puffins fouquet** *Ardenna pacifica* (PF) lorsqu'ils se reproduisent en sympatrie dans une zone tropicale. Les données de suivi GPS couplées à des analyses comportementales ont permis de mettre en évidence que les PF se nourrissent dans des aires restreintes le long de leur trajet, tandis que les TP se nourrissent principalement en utilisant un comportement de recherche extensive. Cela suggère une stratégie de recherche alimentaire plus opportuniste chez le PT. Le chevauchement des zones de recherche de nourriture est plus fort entre espèces qu'entre plusieurs colonies de la même espèce. Ces résultats suggèrent qu'il n'existe pas de ségrégation spatiale en mer entre les espèces. Les saisons de reproduction se chevauchent largement entre les espèces au cours de l'étude, mais les PT semblent être des reproducteurs asynchrones. Les TP se nourrissent de proies dont les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont plus élevées que celles de WTS, et leur régime alimentaire est principalement composé de proies méso- et bathypélagiques. Puisque les PT se nourrissent uniquement depuis la surface, ces résultats suggèrent qu'ils pourraient se nourrir de proies mortes flottant à la surface. Les analyses ADN ces contenus stomacaux des PF indiquent qu'ils se nourrissent principalement d'espèces de poissons qui se déplacent en bancs. Notre étude met en évidence plusieurs mécanismes de ségrégation (temporelle, comportementale et trophique) qui pourraient faciliter la coexistence des deux espèces malgré le nombre prédominant de WTS. Elle fournit les toutes premières informations sur les déplacements en mer, l'écologie trophique et le suivi de la phénologie sur plusieurs années du pétrel de Tahiti, une espèce encore très peu connue.

V.3. Article #3: La ségrégation trophique et comportementale aide le pétrel de Tahiti à cohabiter avec l'abondant puffin fouquet lorsqu'il se nourrit dans des eaux tropicales oligotrophes.

Behavioral and trophic segregations help the Tahiti petrel to cope with the abundance of wedge-tailed shearwater when foraging in oligotrophic tropical waters

Andreas Ravache*^{1,2}, Karen Bourgeois², Henri Weimerskirch³, Angélique Pagenaud^{1,2}, Sophie de Grissac³, Mark Miller⁴, Sylvain Dromzée², Anne Lorrain⁵, Valérie Allain⁶, Paco Bustamante^{7,8}, Jonas Bylemans^{9,10}, Dianne Gleeson⁹, Yves Letourneur¹¹, Éric Vidal¹

¹UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, Université de la Nouvelle-Calédonie, Ifremer) Centre IRD Nouméa, BPA5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia

²IMBE, Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Centre IRD Nouméa - BP A5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia

³Centres d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS, France

⁴School of Biology, University of Leeds, UK

⁵IRD, Univ Brest, CNRS, Ifremer, LEMAR, F-29280, Plouzané, France

⁶Pacific Community (SPC), BP D5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia

⁷Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266 CNRS - La Rochelle Université, 2 Rue Olympe de Gouges, 17000, La Rochelle, France

⁸Institut Universitaire de France (IUF), 1 rue Descartes 75005 Paris, France

⁹Institute for Applied Ecology, University of Canberra, Bruce ACT, Australia

¹⁰Department of Ecology and Evolution, Biophore, University of Lausanne, Lausanne, Switzerland

¹¹UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, Université de la Nouvelle-Calédonie, Ifremer) Université de la Nouvelle-Calédonie, BP R4, 98851 Nouméa cedex

Corresponding author:

Andreas Ravache: andreas.ravache@ird.fr

V.3.1. Abstract

Two species breeding in sympatry are more likely to coexist if their ecological niches are segregated either in time, space or in trophic habits. Here, we combined GPS-tracking, stable isotope analysis (SIA) and DNA metabarcoding analysis to understand how the rare Tahiti petrel *Pseudobulweria rostrata* (TP) copes with the very abundant (i.e. 500,000 breeding pairs) wedge-tailed shearwater *Ardenna pacifica* (WTS) when breeding in sympatry in a tropical area. WTS foraged in restricted areas along their path, while TP predominantly foraged using extensive search behavior, suggesting a more opportunistic foraging strategy. Interspecific overlap of foraging areas was higher than intraspecific overlap. Breeding seasons largely overlap between species during the study, but TP seems to be asynchronous breeders. TP fed upon prey with higher $\delta^{15}\text{N}$ values than WTS, and their diet was mainly composed of deep-sea organisms. TP could feed upon dead prey floating at the surface while WTS preyed mainly upon fish species that generally move in schools. Our study highlights several segregating mechanisms (temporal, behavioral and trophic) that could facilitate the coexistence of the two species despite the predominant number of WTS, and provides the very first information on the foraging and trophic ecology of the poorly-known TP.

V.3.2. Introduction

The theory of ecological segregation postulates that co-existing species may partition their use of resources, in either time, space or trophic habits to avoid or limit competition, leading to niche divergence (Hutchinson 1959). Among marine predators, seabirds provide good examples of ecologically similar co-existing species, sometimes breeding in sympatry and sharing foraging areas (Navarro et al. 2013; Dehnhard et al. 2020). Inter- and intra-specific competition in seabirds are supposedly higher in tropical areas where marine productivity tends to be lower (Longhurst & Pauly 1987) with a more patchy distribution of resources compared to temperate and polar areas (Weimerskirch 2007). It is particularly true during chick-rearing, when breeding adults acts as central place foragers (McDuie et al. 2018). Competition for food resources is therefore expected to be particularly high for tropical seabirds during the breeding season.

The foraging ecology of Procellariiform seabirds (i.e. albatrosses, petrels and shearwaters) has been widely studied thanks to the development of tracking technologies such as miniaturized GPS loggers (e.g. Grémillet et al. 2014; de Grissac et al. 2016; Weimerskirch et al. 2020). However, tropical regions remain overall poorly studied, despite being hotspots of seabird species richness (Mott & Clarke 2018). Tracking data constitute a valuable tool to identify foraging areas, and to characterize foraging trips and at-sea behavior of birds. Information on seabird at-sea movements and behavior can be completed by complementary techniques such as stable isotope analyses (SIA), used to depict trophic ecology (e.g. Cherel et al. 2008). Carbon stable isotopes ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) provide information on the feeding habitat and resource use because they reflect the primary carbon sources within a food web (France & Peters 1997), while nitrogen stable isotopes ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), showing a stepwise enrichment at each trophic level, are used to estimate the trophic position (Minagawa & Wada 1984). Isotopic niche width (i.e. the isotopic composition of animal tissues in a multivariate space) is a powerful tool to investigate the ecological niche of the species studied (Newsome et al. 2007). At the population level, a wide isotope niche is typical of a generalist population, while a narrower isotope niche reveals a species specializing on a more specific trophic level and/or habitat. Additionally, SIA allow the assessment of temporal isotope variance among individuals by carefully selecting tissues with appropriate turn-overs, and examining the consistency of the isotope values among them (Bearhop et al. 2004). Generalist individuals vary in their resource

use, resulting in a wide isotopic niche of the population. However, specialist individuals have a consistent use of resources but variation among individuals would also result in a wide population isotopic niche. Finally, prevalence of specialist individuals and low variation among individuals result in a specialist population, with a narrow isotope niche. Therefore, individual variation in resource use may influence the population dynamics and ecological interactions within and between species (Bolnick et al. 2007). However, SIA alone provide a limited understanding of real trophic interactions, not allowing the proper identification of prey. Complementary molecular analyses such as DNA metabarcoding (Symondson 2002) have been widely used in recent years to precisely investigate the diet of seabirds, including Procellariiform species, from feces or regurgitate samples. It allows for a semi-quantitative estimation of the food items (Alonso et al. 2014b; Komura et al. 2018; Carreiro et al. 2020).

The Tahiti petrel (*Pseudobulweria rostrata*, hereafter TP) and the wedge-tailed shearwater (*Ardenna pacifica*, hereafter WTS), are two similar-sized Procellariid species breeding in the tropics, sometimes in sympatry. The WTS ranges throughout the Indian and Pacific Oceans, between latitudes 35°N and 35°S (del Hoyo et al. 1992). It is very abundant in the tropical Pacific (Brooke 2004). WTS has been shown to use a bi-modal foraging strategy during chick-rearing, alternating a series of short trips close to the colony with longer trips over distant areas when surrounded by low-productivity environments (Congdon et al. 2005; McDuie et al. 2015, 2018; Weimerskirch et al. 2020), supposedly in response to high competition for resources (Furness & Birkhead 1984; Lewis et al. 2001). However, WTS can shift to a unimodal strategy when breeding in richer environments (Baduini 2002; Peck & Congdon 2005; Cecere et al. 2013). WTS is known to forage in multi species flocks, in association with sub-surface predators such as yellowfin (*Thunnus albacares*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) tuna, which make epi- and meso-pelagic prey available at the surface (Jaquemet et al. 2004; Spear et al. 2007; Miller et al. 2018). WTS feed mostly upon cephalopods and fish usually by surface feeding, but can dive up to 66m deep, with an average of 5-14m (Burger 2001; Brooke 2004; Peck & Congdon 2006). In the Southwestern Pacific, the breeding season of the species begins at the end of October with the return of breeding adults to colonies. Adults lay their eggs in December, and chicks fledge at the end of May.

On the other hand, the TP is a poorly known species since it is rarer, and has been poorly studied. Its population sizes are generally imprecise and speculative, estimated between

10.000 and 20.000 mature individuals worldwide (IUCN 2002; Brooke 2004). This species is known to breed in French Polynesia, Fiji, American Samoa and New Caledonia (IUCN 2002). As TP movements at sea have never been tracked until this study, their foraging ecology is largely unknown. TP diet is suspected to be mostly composed of fish and cephalopods (Spear et al. 2007). This species is an asynchronous breeder, with laying occurring throughout the year, but peaking at various periods of the year depending on the geographical area considered (Villard et al. 2006). When breeding in sympatry, TP and WTS compete fiercely for nests (Villard et al. 2006).

Here, we aim at understanding how the rare TP copes with the much more abundant WTS when breeding and foraging around New Caledonia. For this purpose, we combined GPS tracking data, SIA on blood samples, and DNA metabarcoding on regurgitate samples to depict their foraging and trophic ecology. We hypothesized that either temporal, spatial or trophic segregation would exist to reduce inter-species competition, especially during chick-rearing when the competition is likely to be maximum. If a temporal segregation occurs, we expect both species to have different breeding seasons, and/or to forage at different periods of the day. A spatial segregation would imply at least low overlap of core foraging areas while a trophic segregation would induce small isotopic niche overlap, and a difference in prey composition identified by DNA metabarcoding.

V.3.3. Material and methods

V.3.3.1 *Ethical statement*

All animal experimentation met the ABS/ASAB guidelines for ethical treatment of animals (“Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching” 2020). Permits to handle birds at studied sites were delivered and approved by New Caledonia’s Province Sud (permits nos. 609-2014/ARR/DENV, 2903-2015/ARR/DENV and 2695-2016/ARR/DENV).

V.3.3.2 *Study area*

This study took place in New Caledonia, in the South-west Pacific, which is located in an oligotrophic area with low nutrient and low primary production. This area exhibits a large-scale north-south gradient, with salinity and temperature decreasing from north to south (Menkes et al. 2015).

New Caledonia is home of 500,000 WTS breeding pairs nest mostly on sandy islets while TP breeding pairs are rare and scarcely distributed. Indeed, it was tentatively estimated that 1,000 TP breeding pairs were distributed across the ~ 300 km-long mountain ranges of the main island (Bretagnolle 2001) (Grande Terre) but this figure remains poorly supported by field data. In addition, 11 out of 70 islets surveyed in the southern lagoon houses a total of less than 100 TP breeding pairs (Pandolfi & Bretagnolle 2002).

Study colonies are located on three lagoon islets situated off the southern part of Grande Terre (Fig. V-1): Mato (22.55°S, 166.80°E), Canard (22.31°S, 166.31°E), and Nemou (20.38°S, 164.04°E). Mato and Canard are two close islets situated off the South-west coast of Grande Terre, while Nemou Islet is located off the South-east coast. Mato Islet hosts 2,000 WTS and 20 TP breeding pairs. Canard Islet hosts 340 WTS breeding pairs. On Nemou Islet, 124 TP breeding pairs were recently censused (unpublished data).

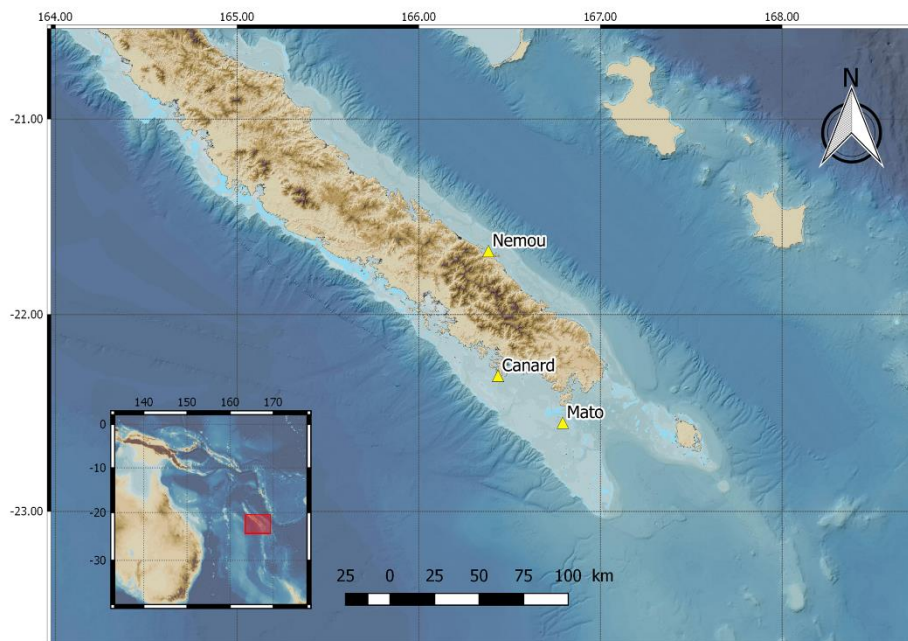


Figure V-1: Location of the three study sites in New Caledonia: Nemou islet, a Tahiti petrel (TP) colony, Canard islet, a wedge-tailed shearwater (WTS) colony, and Mato, where WTS and TP breed in sympatry. The insert shows the position of New Caledonia in the South West Pacific. Loyalty Islands are visible at the top of the map. Bathymetry map was obtained from http://carto.gouv.nc/arcgis/services/fond_relief/MapServer/WMServer. The map was created using QGIS version 2.18(QGIS Development Team 2018) (URL: <https://qgis.org/>).

V.3.3.3 Field work

GPS-loggers were fitted on breeding adults during the chick-rearing period at the three study sites (Fig. V-2). Phenology of individuals was determined by checking the presence of a chick in the burrow. On Mato Islet, 7 and 2 TP and 22 and 7 WTS were equipped in 2017 and 2018, respectively. On Canard Islet, 11 WTS were equipped in 2017. On Nemou Islet 3 and 9 TP were equipped in 2018 and 2019, respectively. Due to logistical and manpower constraints, the two species could not be tracked simultaneously, but 12 out of 27 TP were tracked during the WTS breeding season (mainly before the WTS chick-rearing phase; Fig. 2).

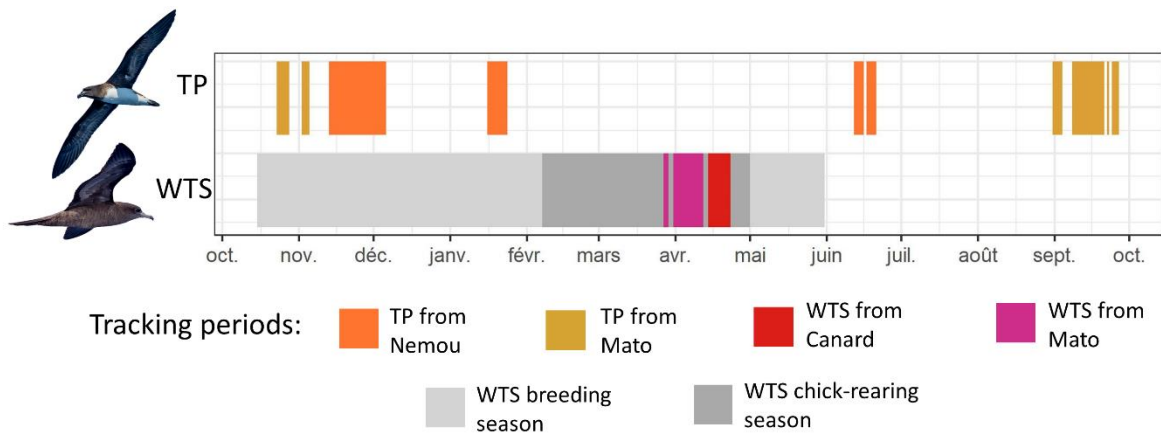


Figure V-2: Periods of tracking for each species, and the extent of the breeding period of wedge-tailed shearwater (WTS) in New Caledonia, from the return of breeding adults to colonies (end of October) to chick fledging (May). Breeding and chick-rearing periods for Tahiti petrel (TP) are not shown as little prior information is available. Pictures are © Tubenoses Project, Hadoram Shirihai.

Breeding adults were fitted with either 4.5 g ECOTONE, 6 g LOTEK, or 12.5 g TECHNOSMART GPS-loggers, representing less than 3 % of WTS and TP body weight (mean weight \pm standard error: 413 ± 40 g and 430 ± 43 g in this study, respectively), i.e. below the limit commonly accepted to limit behavior modification (Phillips et al. 2003). The lightest GPS-loggers (ECOTONE and LOTEK) were attached to three tail feathers using TESA tape, while the heaviest GPS-loggers (TECHNOSMART) were back-mounted with 4 stripes of TESA tape to ensure that balance during flight would not be affected (Vandenabeele et al. 2014). GPS were set to record location every 15 minutes. Birds were captured by hand at their burrow entrance before feeding their chick. Colonies were monitored every night for 15 to 20 days, to recapture birds for logger recovery. On recapture, blood was collected (maximum volume of 0.4 mL) from the tarsal vein using a 0.5 mL 29G syringe. Blood samples were centrifuged within 1 hour from collection to separate plasma and blood cells that were then stored separately in 70% ethanol, and preserved in a cooler until return to the lab. During bird handling on Mato islet,

spontaneous regurgitates were collected from 3 TP and 6 WTS and stored frozen at -20°C as soon as possible for DNA analyses. However, due to logistical constraints in the field, regurgitates were sometimes stored in a cooler for 1 to 3 days before being frozen. To estimate a possible impact of GPS-tracking on fledging success, we compared the proportion of TP chick-fledging in Nemou islet between 8 burrows where individuals were fitted with loggers and 45 control burrows. A chi-square test with Yate's continuity correction indicated that GPS-equipment did not significantly impact the fledging success ($X^2 = 0.023$, $p = 0.879$).

V.3.3.4 Phenology of Tahiti petrels

One hundred TP burrows were monitored every 2 months from July 2018 to March 2020 on Nemou Islet. Nest contents were checked using a burrowscope to determine the breeding status (i.e. egg, or stage of the chick). Camera traps placed in front of 15 burrows allowed to obtain the precise emergence and fledging dates of chicks. Combined with known incubation and chick-rearing duration (i.e. 55 days and 110 to 120 days respectively, according to Villard et al. (2006)), this allowed us to estimate egg-laying, hatching, and fledging dates with an accuracy ranging from 6 days to 2 weeks. Hatching dates were estimated by subtracting the average duration of chick-rearing to the fledging date and using the stage of development of the chicks. Stage of development was determined based on our knowledge of TP chick growth from prior monitoring (unpublished data) and coupled with information from prior studies (Villard et al. 2006). Laying dates were estimated by subtracting the average incubation duration from the estimated hatching date. Egg-laying, hatching, and fledging dates were estimated similarly in burrows without camera traps, but with less accuracy, ranging from 2 to 3 weeks. For burrows containing a chick during our last visit (i.e. March 2020), the laying date was estimated by subtracting the incubation duration from the estimated hatching date. A total of 86 breeding events were observed during the study period. Egg-laying, hatching, and fledging dates were estimated and visually represented using 1d Kernel Density Estimate with the `stat_density` function implemented in the package '*ggplot2*' (Wickham 2016a).

V.3.3.5 Foraging trip characteristics

Data for a total of 40 TP foraging trips were collected in 2017 (number of trips: $n = 8$), 2018 ($n = 12$), and 2019 ($n = 20$) from 21 GPS-tracked individuals, and 57 WTS foraging trips were obtained in 2017 ($n = 45$), and 2018 ($n = 12$) from 38 individuals. Multiple trips were sometimes recorded from the same individuals (Table 1).

Table V-1: Table summarizing the number of repeated trips recorded per individual for each species.

Number of recorded tracks	Number of individuals	
	WTS	TP
1	24	11
2	11	5
3	1	3
4	2	0
5	0	2

The following metrics were calculated for each trip, using the R package “trip” (Michael et al. 2016): (1) foraging trip duration from the departure to the return to the colony, (2) cumulative distance travelled between all locations assuming straight-line Euclidean distances between 2 successive locations, (3) maximum distance from the colony (hereafter “maximum range”), (4) average travel speed along the trip at sea (i.e. total distance travelled divided by the trip duration), and (5) maximum travel speed during the trip, computed between two successive locations, and assuming straight-line Euclidean distances. When tracks were incomplete (i.e. when the battery stopped before the individual started to return to the colony, $n = 9$), trip duration was estimated using the individual return date to the burrow surveyed by the field team. Total durations of six incomplete tracks were impossible to estimate, and these tracks were therefore removed from the trip duration analysis, resulting in a total of 53 and 24 trips being considered for WTS and TP respectively. Incomplete trips were also removed from maximal distance travelled analysis. To compare trip parameters between species, we constructed an ANOVA model including trip parameters as response variables (i.e. trip duration, distance travelled, maximum range, average speed and maximum speed) and species, colony type (i.e. uni-species or sympatric), interaction between species and colony type, and interaction between species and year as explanatory variables. Given the large-scale

travelling capability of Procellariids seabirds (Brooke 2004) and the proximity between colonies (i.e. less than 180 Km apart by travelling over the sea), we did not expect the flight characteristics to be impacted by the fact that the two species are breeding in sympatry or in separate islets. However, colony type was kept in the analyses to make sure this assumptions are true. Pairwise Tukey HSD post-hoc tests were then conducted to test for differences between species. We examined the foraging trip length of breeding individuals using a frequency distribution of foraging trip duration for both species. Silverman's test were performed to test if the distributions significantly differed from unimodal distribution. Moreover, as 3-day trip represents the same time than three 1-day trips, the frequency distribution plot underestimates the importance of long trips. Following Congdon et al. (Congdon et al. 2005), we calculated the proportion of time spent on trips of different length by each individual to remove this bias.

V.3.3.6 Behavioral assessment and activity pattern

We determined TP and WTS at-sea behaviors using the Expectation Maximization binary Clustering (EMbC) algorithm (Garriga et al. 2016) for each species separately. EMbC is a robust multivariate clustering algorithm using speed and turning angle of the animal trajectory to identify four main behaviors. GPS tracks with intervals shorter than 30min were analyzed using this method, and then each GPS location was assigned to a cluster (i.e. one of the four behaviors). Low speed and high turns were interpreted as intensive foraging, high speeds and high turns as extensive searching, low speeds and low turns as resting on the water and high speeds and low turns as travelling-commuting movements. This method has been used to assess ecologically meaningful behaviors from geolocation data for a range of seabird species, including Procellariiforms (de Grissac et al. 2017; Mendez et al. 2017b; Bennison et al. 2018; Clay et al. 2019; Ravache et al. 2020a).

In order to estimate daily activity patterns of each species, the total number of each behavioral type identified by the EMbC was summed per hour of the day, and divided by the total number of behaviors per hour, thus representing the relative proportion of each behavior according to the time of the day. Daily distribution of each behavior were compared using Watson-Wheelers test for homogeneity on two samples of circular data, implemented in the 'circular' package (Lund et al. 2017). Proportion of each behavior was also calculated per individual in order to compare the time spent on each behavior between species. This comparison was

computed using a multivariate analysis of variance (MANOVA), including the proportional use of each behavior per individual as response variables, and species, colony type (i.e. colonies where individuals breed in sympatry or where only one of the species breed) and their interaction as response variable. Finally, the proportion of each behavior were compared between daytime and nighttime for each species using a chi-squared test.

V.3.3.7 *Foraging areas and their overlap*

To deal with data heterogeneity related to the use of various GPS devices with differences in the acquisition frequency of GPS locations (between 15 and 60 min, average 23.7 min for WTS, 27.0 min for TP), all tracks were interpolated at a regular interval of 15 min using the function `redistraj` from the R package *adehabitatLT* (Calenge 2006). Interpolated tracks were used to identify the main foraging areas of both species, by computing the Kernel Utilization Distribution of the GPS locations identified as “intensive foraging” or “extensive search” with a smoothing parameter $h = 0.2^\circ$ to avoid over-fragmentation, using the R package *adehabitatHR* (Calenge 2006). Main foraging areas were defined as 90 % Utilization Distributions (UDs), representing the 90 percent volume contours of the Kernel Utilization Distribution. Spatial overlap of colony foraging areas was determined by overlapping the UD 90 % of the different colonies for each species, and calculating the percent of area shared, ranging from 0-100 % following this equation (Hedd et al. 2018):

$$\% \text{ Shared Area} = [A_0] \div [(A_{\text{Colony1}} - A_0) + (A_{\text{Colony2}} - A_0) + A_0]$$

With A_0 = the area of 90 % UD intersection between colonies, and A_{Colony} = the area of the 90 % UD of the colony, calculated with the package *rgeos* (Bivand & Rundel 2018).

V.3.3.8 *Bathymetry of foraging bouts*

The depth of the ocean where intensive foraging or extensive search bouts were performed was determined using the ‘ETOPO180’ variable downloaded from <http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/global.html>. Values were compared between species using Wilcoxon-Mann-Whitney tests.

V.3.3.9 *Stable isotope analyses*

Values of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) were analyzed in plasma and red blood cells of GPS-tracked TP and WTS. Since lipids can affect plasma $\delta^{13}\text{C}$ values, they were removed using 2:1 chloroform: methanol mixture (Hobson & Clark 1993). Between 0.5 and 5 mg of dried

plasma were repeatedly shaken (2–3 treatments) for one hour in 4 ml of the solvent mixture. The sample was then centrifuged at 4000g for 5 min and the supernatant containing the lipids was discarded. Lipid-free pellets were then dried at 60°C overnight. Sub-samples of plasma and red blood cells were weighed (0.3 mg) with a microbalance, and packed into tin cups. Relative abundances of C and N isotopes were determined with a continuous flow mass spectrometer (THERMO SCIENTIFIC Delta V Advantage) coupled to an elemental analyzer (THERMO SCIENTIFIC Flash EA 1112). Replicate measurements of internal laboratory standards (acetanilide) indicated measurement errors <0.10‰ for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values. Stable isotope ratios are reported in δ (Delta) notation as parts per thousand (‰) deviation from the international standards $\delta^{13}\text{C}_{\text{PDB}}$ and $\delta^{15}\text{N}_{\text{air}}$ according to the equation $\delta X = [R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}}] - 1 \times 1000$ where X is ^{13}C or ^{15}N and R_{sample} and R_{standard} are the corresponding ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ of samples and international standards.

$\delta^{15}\text{N}$ values are generally used as a proxy of the trophic level of consumers, and indirectly inform on the type of prey eaten (Minagawa & Wada 1984). We thus used them to test if TP and WTS forage at different trophic levels. $\delta^{13}\text{C}$ values mainly reflect the carbon source food and habitat type of consumers (Newsome et al. 2007; Jaeger et al. 2010), and were used to look at a possible difference in foraging habitats (e.g. neritic vs. oceanic for instance) between the two seabird species. Stable isotope values were compared between species using a PERMANOVA, with $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values as response variables, and species, colony type, year and as explanatory variables. As mentioned above, we did not expect an impact of colony type on stable isotope values, but this variable was kept in the analyses to ensure the veracity of our assumptions. The PERMANOVA was performed using the function *adonis* from the *vegan* (Oksanen et al. 2013) package. SIA of carbon and nitrogen were used together to estimate and compare isotopic niche width between the two species using Stable Isotope Bayesian Ellipses In R (R package *SIBER*; Jackson et al. 2011). The standard ellipse area corrected for small sample sizes (SEA_c), containing 40 % of the bivariate $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ data, and the convex hull areas (TA) were computed for each species, giving an estimation of their isotopic niche width. For statistical comparison, we calculated the Bayesian standard ellipse areas (SEA_B) from 10 000 iterations of Markov-chain Monte Carlo simulation (Jackson et al. 2011).

V.3.3.10 *Isotopic niche consistency*

Plasma isotope values reflect diet integrated 3 to 4 days prior to sampling, whereas red blood cells isotopic values reflect longer term integrated diet (i.e. several weeks ; Hobson & Clark 1993). Because of the different turn-over time between tissues, we used them to investigate the short-term consistency in the isotopic niche (i.e. consistency in trophic level and carbon sources) of both species by regressing stable isotope values in plasma on those in red blood cells (Ceia et al. 2014). Because $\delta^{13}\text{C}$ has a trophic component, we used the studentized residuals of the relationships with $\delta^{15}\text{N}$ in the same tissue to determine the degree of repeatability in $\delta^{13}\text{C}$, independently of trophic effects (Bearhop et al. 2006; Votier et al. 2010). A significant result from the linear regression model would indicate the use of constant habitat ($\delta^{13}\text{C}$) or trophic level of prey consumed ($\delta^{15}\text{N}$) over time by individuals.

V.3.3.11 *DNA metabarcoding*

Regurgitate samples were used for DNA metabarcoding dietary analyses. Only a brief overview of the DNA metabarcoding protocol is given below with the full details being described in the supplementary information. DNA was extracted from the regurgitate samples using a modified Qiagen DNeasy Blood & Tissue protocol. DNA extracts were screened for PCR inhibitors and the optimal working solution (i.e. undiluted DNA extracts or a 1:10 dilution) was used for the construction of high-throughput sequencing (HTS) libraries.

HTS libraries for each sample were constructed using fish (MiFish-U; Miya et al. 2015), cephalopod (CephMLS; Jarman et al. 2006), and crustacean (CrustMLS; Braley et al. 2010) specific primers with three PCR replicates performed for each sample by primer combination. Amplicon libraries were pooled and cleaned prior to paired-end sequencing at the Ramaciotti Centre for Genomics on the MiSeq platform using the v2 2x300bp sequencing kit to obtain approximately 50,000-60,000 reads for each sample by primer combination. The *Trimmomatic* v.0.36 (Bolger et al. 2014) and *OBITOOLS* software package (Boyer et al. 2016) were used for subsequent filtering of the reads following the general workflow described in De Barba et al. (2014). Taxonomic assignments were performed using both the approach available within the *OBITOOLS* pipeline and a BLAST search on the NCBI nucleotide database. A consensus taxonomic assignment was obtained considering only family and genus level assignments and used for further analyses. Negative extraction and PCR controls were used and carried through the workflow to assess potential cross-contamination and set minimal threshold values for

species detections. Each prey taxa identified was categorized according to its habitat, depth range and migrating behavior, i.e, pelagic, benthic, benthopelagic, reef-associated, based on Fishbase (Froese & Pauly 2019) and SeaLifeBase (Palomares & Pauly 2014) information.

The R packages *tidyverse* (Wickham 2016b) and *vegan* (Oksanen et al. 2013) were used to summarize the data. A community matrix was constructed based on the presence-absence detection for the genus and family level assignments. A Bray-Curtis dissimilarity matrix was constructed, and used to produce a non-metric multidimensional scaling (NMDS) plot showing the dissimilarities in dietary composition between WTS and TP.

Data were compiled and analysed using R v3.4.0 (R Core Team 2018).

V.3.4. Results

V.3.4.1 *Phenology of Tahiti petrels*

TP breeding period on Nemou Islet took place throughout the year, with egg-laying recorded during every visit to the islet. However, a first egg-laying peak occurred in December 2018, and a second one between September and October 2019 (Fig. V-3). This led to peaks of hatching in February 2019 and November 2019. This implies that the two main chick-rearing periods spread from February to June 2019, and from December 2019 to April 2020. Therefore, TP main chick-rearing period largely overlapped with the WTS one in 2019 and, to a lesser extent, in 2020.

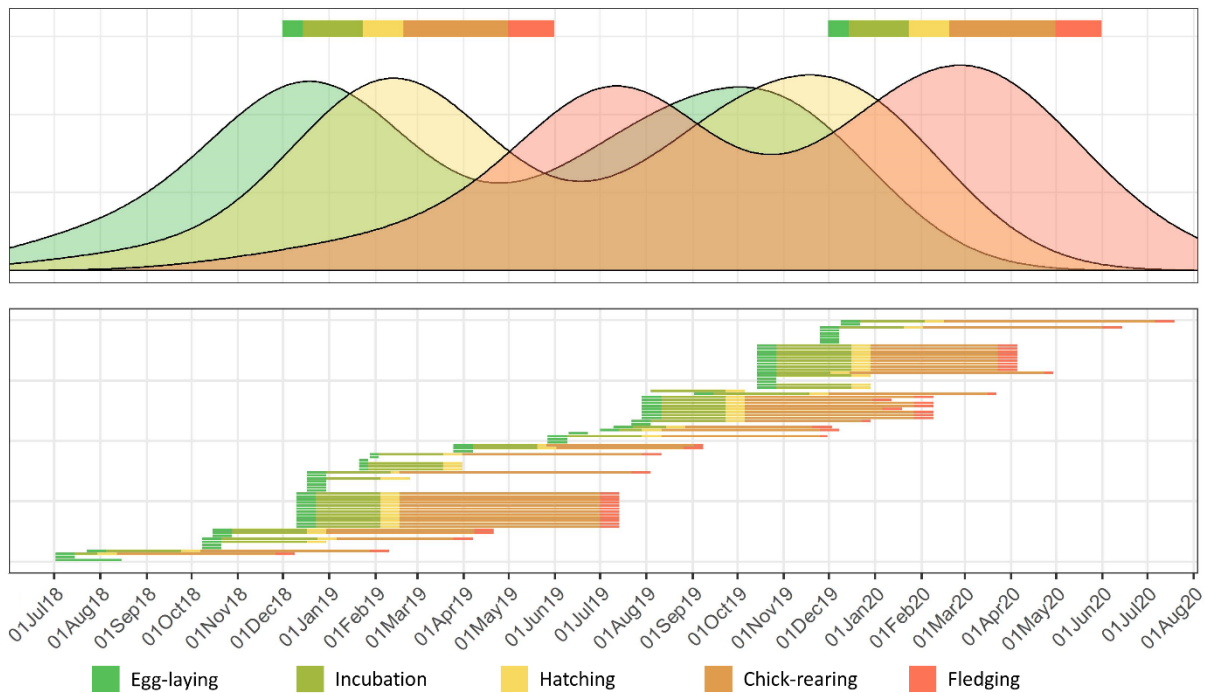


Figure V-3: Top panel: Kernel density estimate of the various breeding periods observed for the Tahiti petrel (TP) on Nemou Islet from July 2018 to March 2020. The top colored rectangles represent the breeding season of wedge-tailed shearwater (WTS). Bottom panel: Breeding periods of TP monitored on Nemou Islet. Each bar represents a burrow.

V.3.4.2 Foraging trip characteristics

Trip duration (Anova: $p=0.600$, Tukey post-hoc test: $p.\text{adj}=0.814$) and maximum speed (Anova: $p=0.924$, Tukey: $p.\text{adj}=0.633$) did not differ significantly between the two species (Table 2). In contrast, TP travelled significantly faster (mean speed, Anova: $p<0.001$, Tukey: $p.\text{adj}=0.001$), on longer trips (Anova: $p=0.021$, Tukey: $p.\text{adj}=0.005$) and further from the colony (Anova: $p=0.031$, Tukey: $p.\text{adj}=0.005$) than WTS (Fig. V-4).

Table V-2: Numbers of GPS-tracked individuals, trips obtained and GPS-locations, and trip parameters of Tahiti petrel (TP) and wedge-tailed shearwater (WTS) from three colonies in New Caledonia. *n* represents the number of trips taken into account in the analysis. Adjusted *p*-values are computed from Tukey HSD post-hoc tests, following an ANOVA.

	TP	WTS	Adjusted p-value
Number of tracked individuals	21	38	
Number of foraging trips	40	57	
Number of GPS-locations before interpolation	6335	9915	
Number of GPS-locations after interpolation	7241	11056	
Trip duration (Days)	3.11 ± 0.34 (n=37)	3.25 ± 0.41 (n=53)	0.814
Distance travelled (Km)	1151 ± 166 (n=32)	654 ± 85 (n=40)	0.005
Maximum range (Km)	350 ± 40 (n=38)	261 ± 21 (n=50)	0.005
Average speed (Km.h ⁻¹)	15.9 ± 1.0 (n=40)	12.6 ± 0.82 (n=57)	0.001
Maximum speed (Km.h ⁻¹)	40.5 ± 1.1 (n=40)	39.9 ± 1.0 (n=57)	0.633

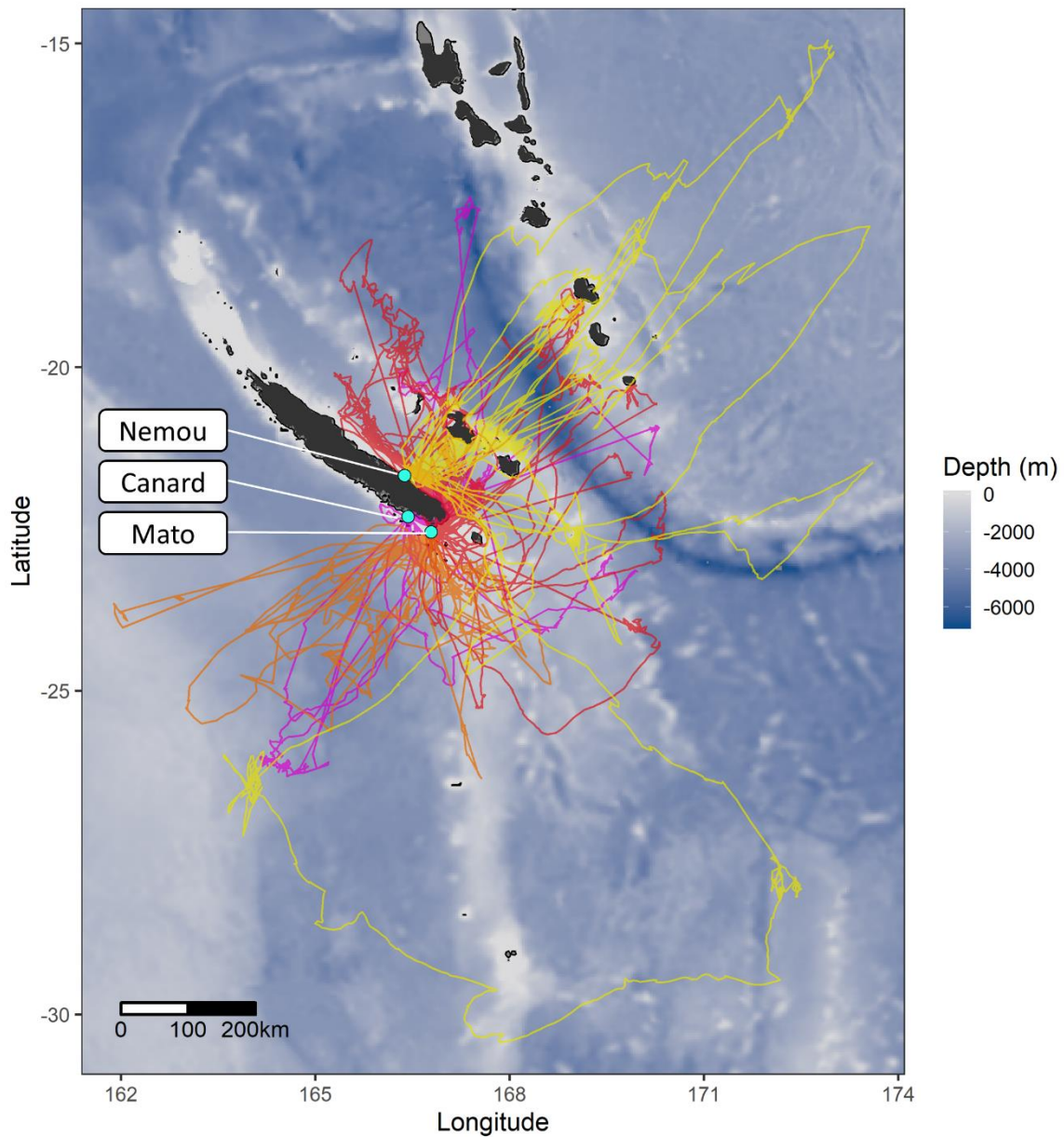


Figure V-4: Foraging trips of GPS-tracked wedge-tailed shearwaters from Mato (red) and Canard (pink), and Tahiti petrel from Nemou (yellow) and Mato (orange). Blue dots represent the three study colonies. The three islands close to New Caledonia north coast are the Loyalty Islands, the islands further north are part of the Vanuatu archipelago. Bathymetry data were extracted from 'ETOPO1 Global ReliefModel' from 'National Oceanic and Atmospheric Administration'. The map was created using the package ggplot2 version 3.3.2(Wickham 2016a) in R version 3.6(R Core Team 2018) (URL: <http://www.r-project.org/index.html>).

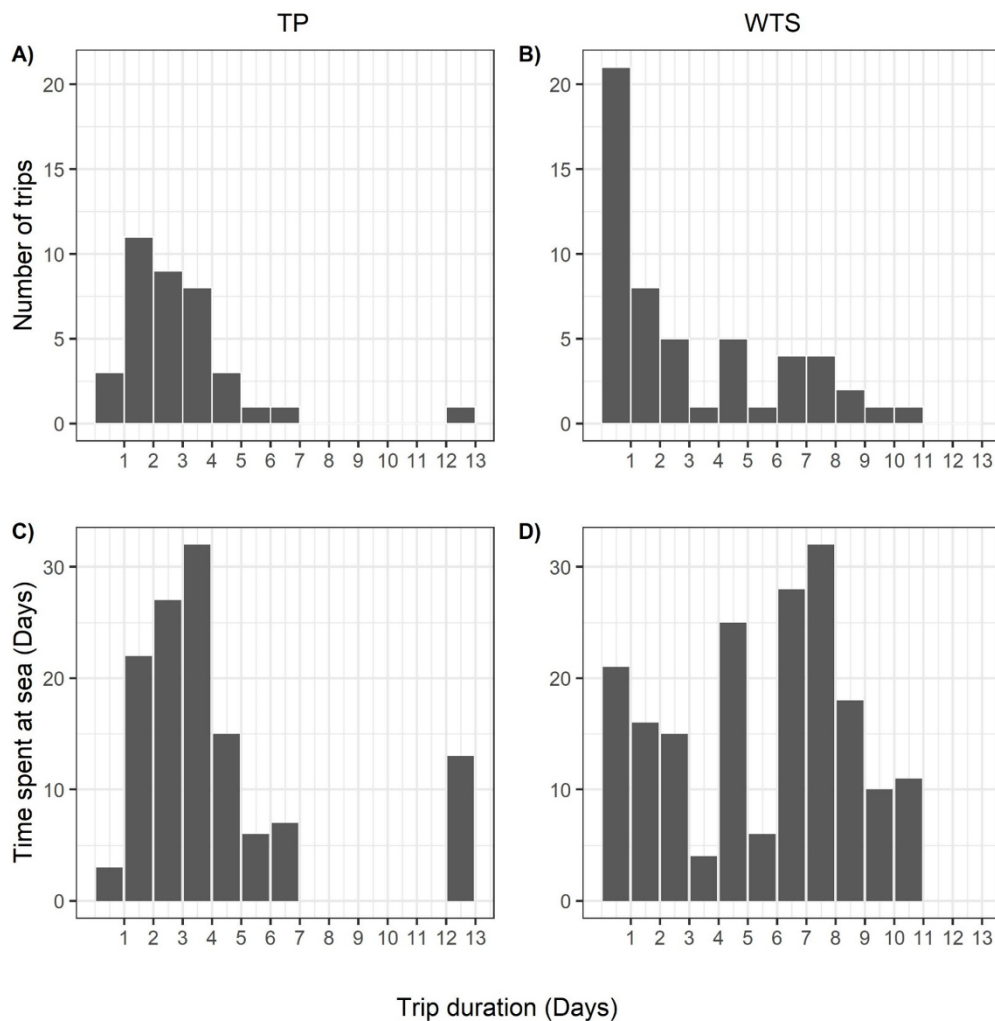


Figure V-5: Distribution of foraging trip duration for Tahiti petrels (A) and wedge-tailed shearwaters (B). Time spent at sea during the foraging trips of TP (C) and WTS (D).

The frequency distribution of TP foraging trip duration suggests a unimodal foraging strategy with the majority of trips lasting 2 or 3 days (Fig. V-5A), and most of the time spent at-sea being during 3-day trips (Fig. V-5C). The frequency distribution of WTS trip duration indicates foraging trip duration ranging from 1 to 11 days with ~40% of 1-day trips (Fig. V-5B). Silverman's test indicated that TP and WTS foraging trip duration did not significantly differ from a unimodal distribution. However, when taking into account the time spent in each trip, WTS foraging trip duration visually appears bi-modal with most of the time spent at-sea during 1-3 and 7-8 days foraging trips (Fig. V-5D).

V.3.4.3 Behavioral assessment and activity pattern

The proportion of time allocated to each behavior as identified by EMbC, differed strongly between species according to the multivariate analysis of variance ($P < 0.001$), but they were no significant effects of the colony type ($P = 0.64$) or the interaction between species and

colony type ($P=0.15$; Fig. 6). TP spent significantly more time commuting ($F=20.9$, $p < 0.001$) and searching extensively ($F= 34.7$, $p < 0.001$) but less time foraging intensively ($F=71.3$, $p < 0.001$) and resting ($F=7.15$, $p = 0.009$) compared with WTS (Fig. V-6).

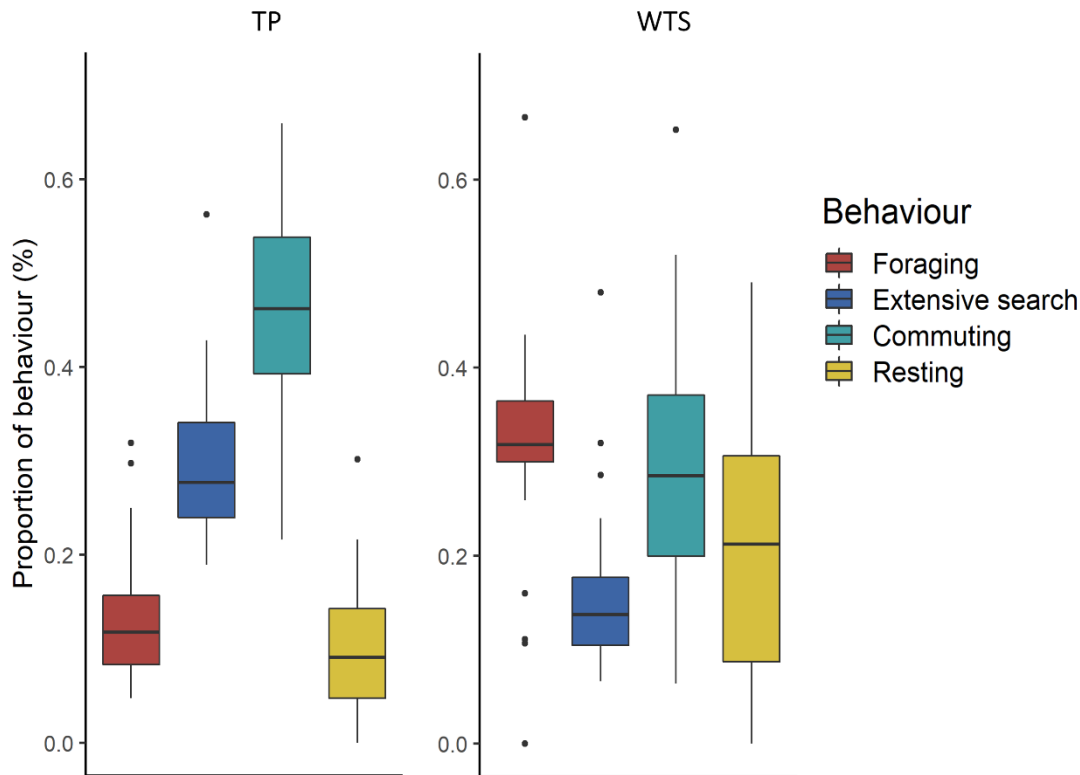


Figure V-6 : Proportion of the four behaviors assigned by EMbC along the tracks of Tahiti petrel (TP) and wedgetailed shearwaters (WTS). Dots represent outliers.

The daily activity pattern also differed between species (Fig. V-7). Watson-Wheeler tests indicated that daily patterns of behavioural mode use were significantly different between species (foraging: $W=52.231$, $P < 0.001$; extensive search: $W=104.14$, $P < 0.001$; commuting: $W=109.96$, $P < 0.001$; resting: $W=551.84$, $P < 0.001$).

WTS behavior was clearly related to day/night cycle. The species performed intensive foraging mainly during the day ($X\text{-squared}= 86.650$, $P < 0.001$), rested mostly at night ($X\text{-squared}= 2014.900$, $P < 0.001$), and commuted at dawn and dusk. In contrast, TP showed a more consistent activity pattern between day and night. TP extensive search pattern was

undifferentiated between day and night (X-squared= 0.416, P= 0.51), and intensive foraging was slightly more important during the day (X-squared= 24.487, P< 0.001).

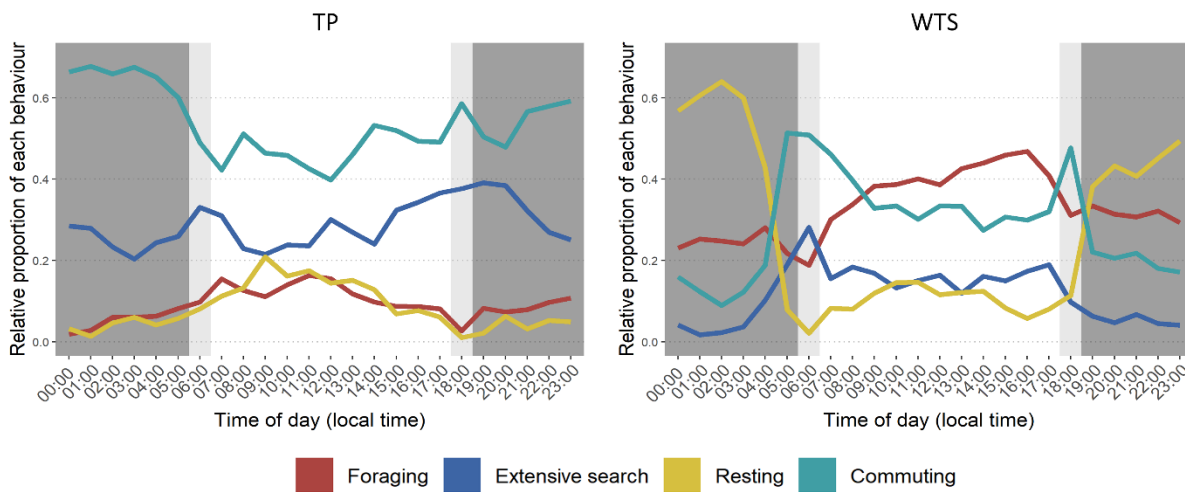


Figure V-7: Percentage of time allocated to each behavior by breeding Tahiti petrels (left) and wedge-tailed shearwater (right), according to the time of day. The dark grey parts represent the night, the light grey parts the dawn and dusk, and the white part represents daytime.

V.3.4.4 Foraging areas and overlap

All the TP trips from Mato Islet headed towards the south, while TP from Nemou Islet headed towards the north east, mostly targeting the coasts of Loyalty and Vanuatu islands (Fig. V-4). WTS from Mato Islet mostly headed towards the east coast of New Caledonia, and WTS from Canard islet either towards the south or the north.

The inter-specific overlap of the foraging areas represented by the 90% Kernel Utilization Distribution was higher (mean: 15.1 %) than the intra-specific (i.e. for individuals of the same species but from different colonies) overlap (mean: 9.7 %, Fig. V-8). However, where species are breeding in sympatry (Mato Islet), the overlap of foraging areas was low (7.8 %) between species. Intra-specific overlap was higher in the WTS (16.2 %) than in the TP (3.2 %) (Table 3).

Table V-3: Percentage of 90% UD overlap (see Material & methods section) among foraging areas of the three study colonies by species (WTS = wedge-tailed shearwater, TP = Tahiti petrel).

90% overlap	UDs		
	TP Nemou	TP Mato	WTS Mato
TP Mato	3.2	-	
WTS Mato	21.0	7.8	-
WTS Canard	11.7	19.6	16.2

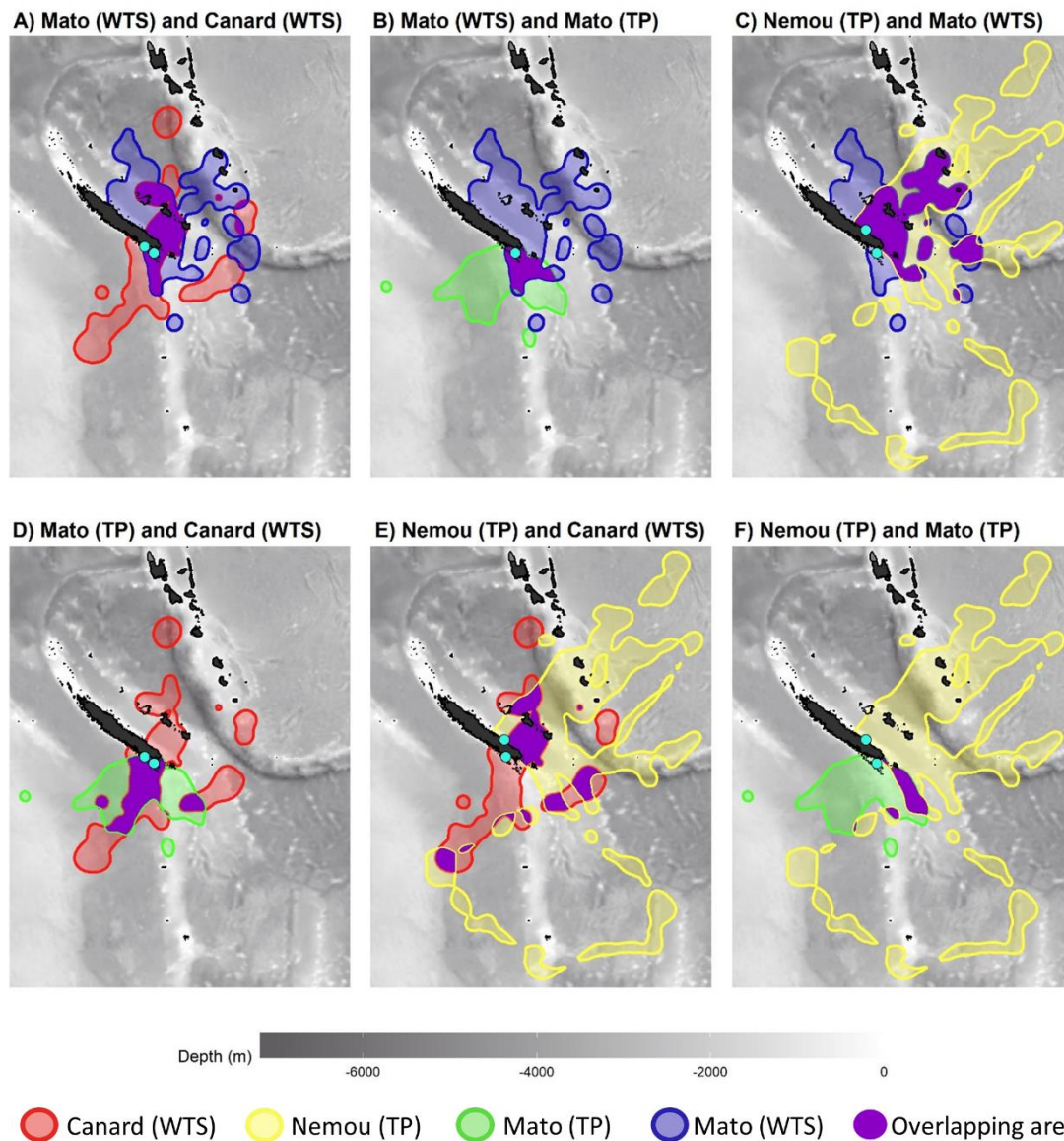


Figure V-8: 90 % Utilization distributions (UDs) of foraging GPS locations of Tahiti petrels (TP) and wedge-tailed shearwater (WTS). The overlap between UD 90 % is represented in purple. Bathymetry data were extracted from 'ETOPO1 Global ReliefModel' from 'National Oceanic and Atmospheric Administration'. The maps were created using the package ggplot2 version 3.3.2(Wickham 2016a) in R version 3.6(R Core Team 2018) (URL: <http://www.r-project.org/index.html>).

V.3.4.5 Depth of foraging bouts

Foraging locations of WTS were situated over significantly deeper areas than TP (mean depth: 2177 ± 22 m and 1900 ± 24 m, respectively, Wilcoxon test: $W = 499,910$, $P < 0.001$, Fig. V-9). This difference remains significant (Wilcoxon test: $W = 1,582,300$, $P < 0.001$) when considering only birds breeding in sympatry (i.e. from Mato islet).

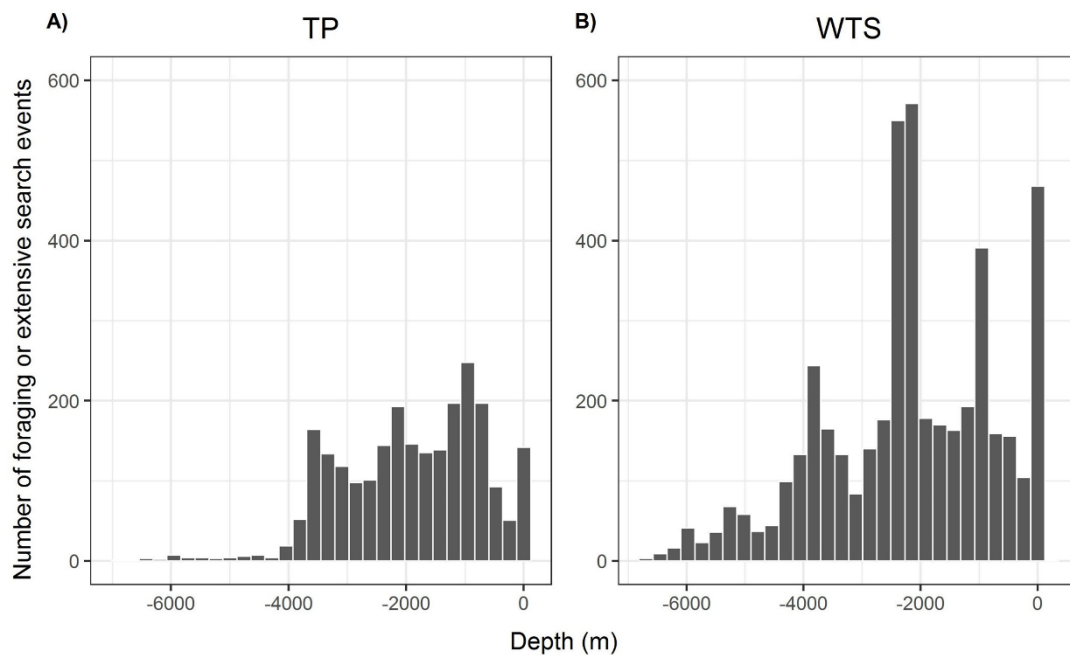


Figure V-9: Frequency distribution of the depth of intensive foraging and extensive search bouts of Tahiti petrels (A) and wedge-tailed shearwaters (B).

V.3.4.6 Stable isotope analyses

The PERMANOVA indicated a significant effect of species ($R^2 = 0.86$, $P=0.001$), Year ($R^2=0.06$, $P=0.001$), and interaction between year and species ($R^2=0.02$, $P=0.001$) on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values. Colony type was not significant in this analysis ($R^2= 0.003$, $P=0.06$), and neither was the interaction between species and the colony type.

Mean $\delta^{13}\text{C}$ values in red blood cells were $-17.93 \text{ ‰} (\pm 0.07, n = 23)$ for TP, and $-17.79 \text{ ‰} (\pm 0.04, n = 46)$ for WTS (Fig. V-10), and did not differ significantly ($W = 641.0$, $p = 0.156$). Mean $\delta^{13}\text{C}$ values for TP were $-17.772 \text{ ‰} \pm 0.076$ in 2017, $-18.227 \text{ ‰} \pm 0.357$ in 2018, and $-17.953 \text{ ‰} \pm 0.099$ in 2019. Mean $\delta^{13}\text{C}$ values for WTS were $-17.812 \text{ ‰} \pm 0.033$ in 2017 and $-17.732 \text{ ‰} \pm 0.091$ in 2018.

In contrast, $\delta^{15}\text{N}$ values were significantly different between species ($W = 0.0$, $p < 0.001$), with mean $\delta^{15}\text{N}$ values in TP 5 ‰ higher than those in WTS ($12.84 \text{ ‰} \pm 0.07$, $n = 23$ and $7.86 \text{ ‰} \pm 0.13$, $n = 46$; respectively). Mean $\delta^{15}\text{N}$ values for TP were $12.872 \text{ ‰} \pm 0.104$ in 2017, $12.800 \text{ ‰} \pm 0.215$ in 2018, and $12.837 \text{ ‰} \pm 0.107$ in 2019. Mean $\delta^{15}\text{N}$ values for WTS were $7.325 \text{ ‰} \pm 0.072$ in 2017 and $9.0.21 \text{ ‰} \pm 0.147$ in 2018.

Mean $\delta^{13}\text{C}$ values in plasma were $-17.48 \text{ ‰} (\pm 0.06, n = 16)$ for TP and $-16.93 \text{ ‰} (\pm 0.03, n = 43)$ for WTS. Mean $\delta^{15}\text{N}$ values in plasma were $13.53 \text{ ‰} (\pm 0.18, n = 16)$ for TP and $8.77 \text{ ‰} (\pm 0.11, n = 43)$ for WTS.

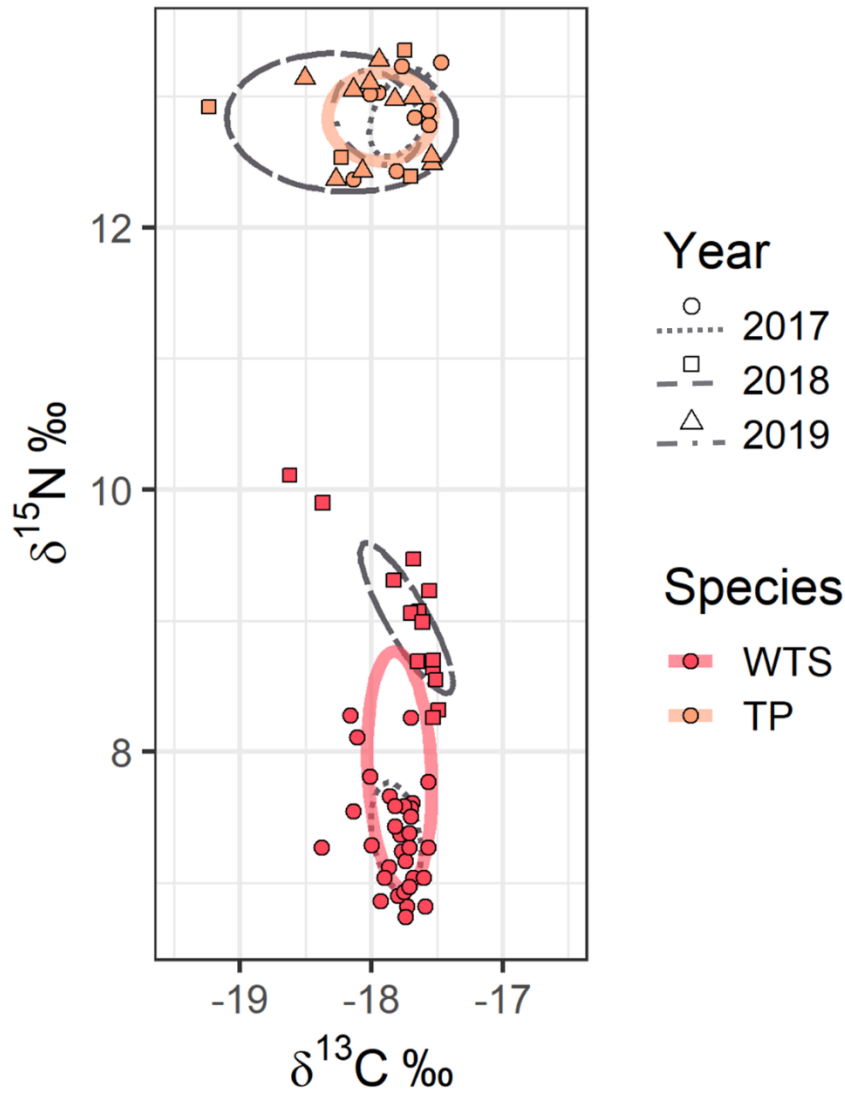


Figure V-10: Isotopic bivariate niche space of Tahiti petrels (TP, orange triangles) and wedge-tailed shearwaters (WTS, red dots). SEA_C are represented by the solid bold lines.

During chick-rearing, both species exhibited narrow, non-overlapping isotopic niches (Fig. V-10, Table V-4). However, WTS had a wider breadth of $\delta^{15}\text{N}$ values, which resulted in a wider isotopic niche for this species ($\text{SEA}_B: p = 0.03$).

Table V-4: Total areas (TA), corrected standard ellipse areas (SEA_C), and Bayesian standard ellipse areas (SEA_B), all expressed in ‰², of Tahiti petrels (TP) and wedge-tailed shearwaters (WTS) red blood cells.

	TP (n=23)	WTS (n=46)
TA (‰ ²)	1.088	2.608
SEA _C (‰ ²)	0.407	0.675
SEA _B (‰ ²)	0.392	0.624

V.3.4.7 Isotopic niche consistency

No significant relationship was found in $\delta^{15}\text{N}$ values between red blood cells and plasma of TP ($R^2= 0.207$, $p= 0.051$, Fig. V-11.A), but a positive significant relationship was found in $\delta^{13}\text{C}$ values ($R^2= 0.299$, $p= 0.020$, Fig. V-11.B), indicating short-term consistency of carbon source in TP. In contrast, no significant relationship was observed in WTS $\delta^{13}\text{C}$ values ($R^2= 0.007$, $p= 0.261$), while $\delta^{15}\text{N}$ values in WTS red blood cells and plasma were significantly positively related ($R^2= 0.794$, $p< 0.001$), indicating a short-term consistency in the trophic level of WTS prey.

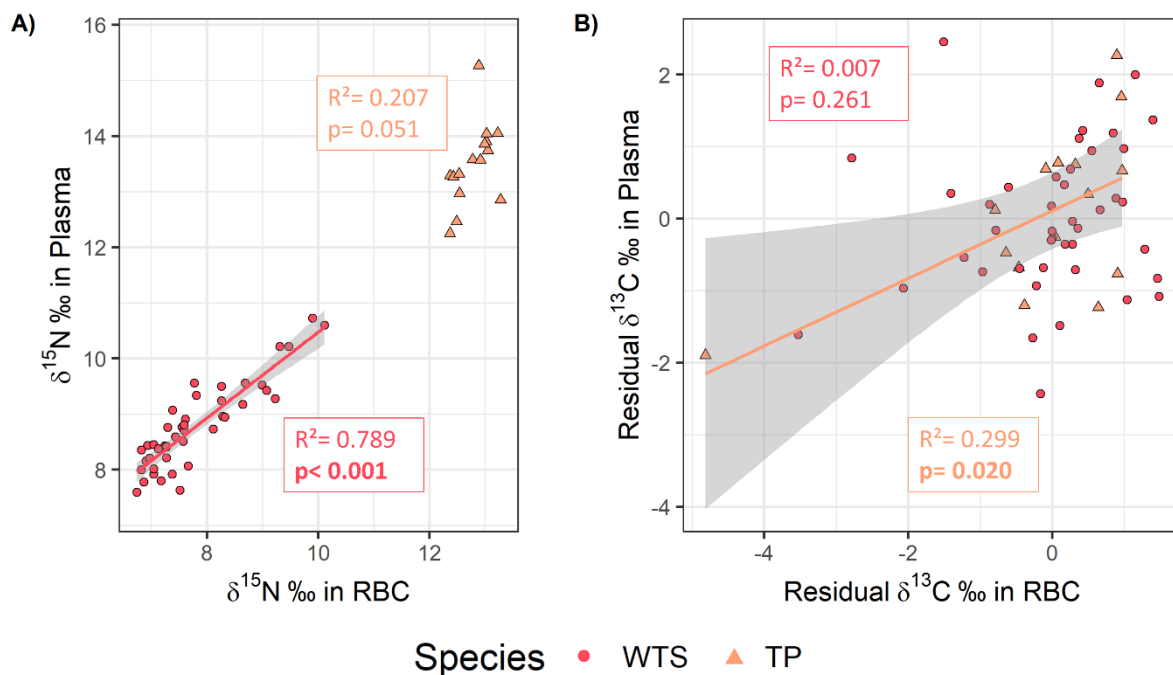


Figure V-11: Relationship between $\delta^{15}\text{N}$ (A) or residuals $\delta^{13}\text{C}$ (B) values in red blood cells and plasma for Tahiti petrels (TP, orange) and wedge-tailed shearwaters (WTS, red). Lines indicate linear regressions and grey shadows their 95% confidence interval. R^2 and p -values of the models are represented in the boxes of corresponding colors. Significant p -values are indicated in bold.

V.3.4.8 DNA Metabarcoding

When considering the reads assigned to a family or genus level taxonomy, we obtained a total of 249,918 and 478,790 fish sequences, 146,962 and 55,068 cephalopod sequences and 94,046 and 284,686 crustacean sequences for TP and WTS respectively (see Supplementary Information S1 for summary data of the DNA metabarcoding analyses). A total of 18 taxa were identified in the 3 TP regurgitates with 6 fish families, 4 cephalopod families and 1 crustaceans family. Most of the prey were deep pelagic organisms migrating at the surface at night (Gempylidae, Myctophidae, Chiroteuthidae, Enoploteuthidae, Histopteuthidae, Onychoteuthidae, *Stylocheiron* sp.), but some of the prey were non-migrating deep pelagic organisms (Neoscopelidae, Sternoptychidae, *Euphausia* sp.), and three taxa of deep benthopelagic organisms were also identified (Macrouridae, Trichiuridae). Sequences obtained from the 6 WTS regurgitates allowed to identify 25 taxa including 5 fish families, 3 cephalopod families and 9 crustacean families. Fish prey were mainly pelagic species found close to the surface, noticeably anchovies *Encrasicholina* sp. found in the 6 samples, but also *Spratelloides* sp. (Clupeidae), *Decapterus* sp. (Carangidae), and the skipjack tuna *Katsuwonus* sp. (Scombridae). One fish (*Gempylus* sp.), the four cephalopod taxa observed (*Abralia* sp., *Enoploteuthis* sp., *Stenoteuthis* sp. and *Pterygioteuthis* sp.) and two crustaceans of the Euphausiidae family are deep pelagic organisms migrating at the surface at night. Most of the other crustaceans found in the regurgitates are benthic organisms (e.g. *Automate* sp., Axiidae) and some of them are reef-associated (e.g. *Alpheus* sp., *Dynomene* sp., *Atergatis* sp.). Of the limited number of regurgitate samples available, and over a total of 41 taxa identified overall, only 2 taxa (the cephalopod *Abralia* sp. and the krill *Euphausia* sp.) were found in the 2 seabird species regurgitates; the NMDS-plot showed a clear absence of overlap in prey species composition between TP and WTS (Fig. V-12). The two-dimensional Bray Curtis dissimilarity index indicated a stress value of 9.72×10^{-5} .

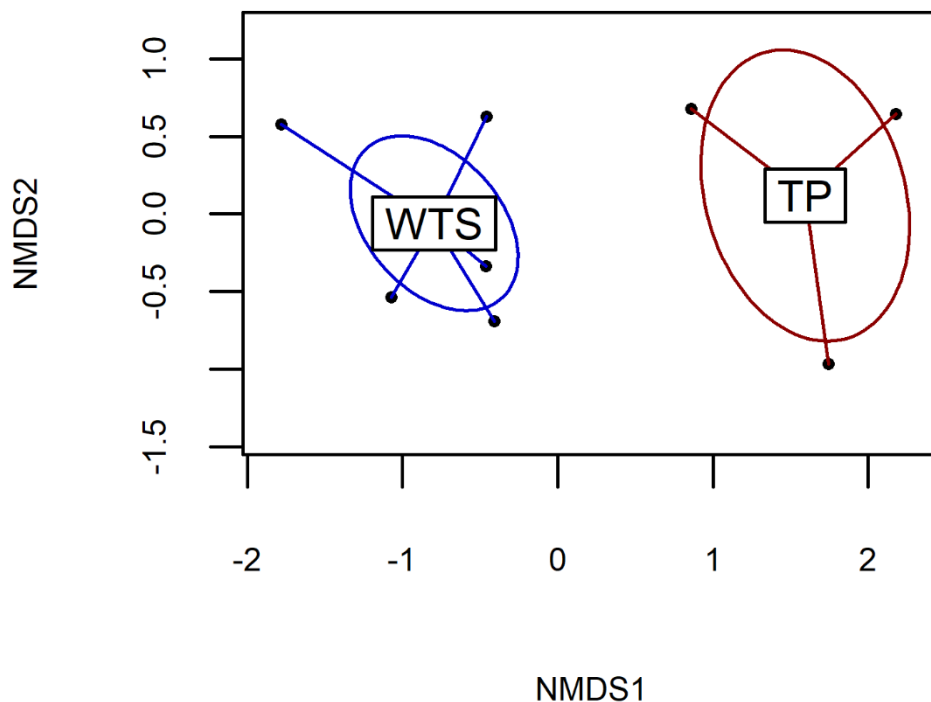


Figure V-12: Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) plot based on the presence/absence data derived from the DNA metabarcoding analyses of wedge-tailed shearwaters (WTS) and Tahiti petrels (TP) regurgitate samples. Dots represent the samples, ellipses show the clustering of the different samples according to species, and lines represent the distance of samples to the centre of the ellipse.

V.3.5. Discussion

By combining information from GPS tracking, stable isotope analyses and metabarcoding, this study revealed how the rare and poorly known TP copes with the abundance of WTS foraging in oligotrophic tropical waters surrounding New Caledonia. These two similar-sized sympatric pelagic seabirds differ in their foraging strategy through behavioral differences and trophic segregation. In addition, this is the first comprehensive study to date on TP trophic ecology and foraging strategy, providing the first GPS tracking, isotopic niche and regurgitate metabarcoding data essential for the conservation of this species.

TP bred asynchronously on Nemou Islet, with breeding occurring throughout the year, and a chick-rearing period often largely overlapping the WTS chick-rearing season. Inter-specific breeding season overlap in seabirds has been previously shown to lead to competition for nests when breeding in sympatry, as previously evidenced in the New Caledonian Southern lagoon (Villard et al. 2006). Such an overlap can also lead to competition for resources at-sea when sharing the same diet. Therefore, asynchronous breeding of TP implies only a partial seasonal segregation with WTS. At-sea activity patterns indicated that WTS mainly foraged by

day, while TP foraged by day and by night, as previously suggested by Spear et al. (2007) from observations at sea. This partial temporal segregation of foraging activity may limit the competition for resources to some extent but could also be related to prey differences between the two species. Therefore, despite being not fully elucidated, partial seasonal and daily segregation could occur between species.

Overall, mean foraging trip duration did not differ between species, but the frequency of trip duration was differently distributed. This suggests a unimodal foraging strategy for the TP, and despite non-significant differences from uni-modality, a more bi-modal strategy for the WTS. The bi-modal foraging strategy of WTS breeding in New Caledonia has been previously demonstrated, and linked to poor local biological productivity, and potentially to strong intra-specific competition (Weimerskirch et al. 2020). Indeed, studies conducted on breeding WTS proposed that adult foraging strategy is adjusted accordingly to the productivity of near colony areas (Peck & Congdon 2005). Bimodal foraging strategies are assumed to be used by populations as a means of overcoming intra-specific limitations associated with insufficient resource availability near the colony (Weimerskirch et al. 1994; Baduini & Hyrenbach 2003; Congdon et al. 2005). In contrast, unimodal foraging strategies have been attributed to birds using only highly productive areas close to the colony (Granadeiro et al. 1998; Baduini 2002). Therefore, the unimodal foraging strategy exhibited by TP would suggest that they either access prey more efficiently, or have a different mode of foraging (travelling more, at higher speed).

Despite finding similar maximum flight speed between the species, TP travelled on average faster during their trips than WTS and travelled on longer distances suggesting contrasted behavior time allocations during foraging trips between species. Indeed, during foraging trips, TP spent more time commuting or extensively searching for food, and less time resting than WTS which mainly performed intensive foraging. Extensive search is characterized by high speed movements to forage in a large area in low detail in order to locate prey, while intensive foraging consists of low speed movements with high turning, covering a small area in detail once the individuals encountered areas where resources are plentiful (defined as Area Restricted Search (Kareiva & Odell 1987)). This suggests that WTS forage mainly upon patchily distributed prey such as schools of fish, while TP exhibit a more opportunistic foraging behavior, travelling rapidly over longer distances to target more isolated prey.

Moreover, significant and substantial differences found in nitrogen isotope values between these two species suggest the consumption of different prey (e.g. different species and/or different size (Jennings et al. 2002)). Despite the small sample size, DNA metabarcoding confirmed that WTS targeted schooling prey, such as Engraulidae or Clupeidae, which were the most frequent prey identified in regurgitates. The predation of such schooling species and their mainly diurnal foraging reinforce the hypothesis that WTS could have foraged in association with diurnal sub-surface predators (Clua & Grosvalet 2001), making prey accessible to this shallow-diving species (mean maximum diving depth: 5-14 m (Burger 2001; Peck & Congdon 2006)). Indeed, in Australia, WTS were documented foraging in association with yellowfin (*Thunnus albacares*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) tuna (Spear et al. 2007; Miller et al. 2018), which are mainly diurnal feeders (Roger 1994). WTS breeding in New Caledonia were shown to forage mostly over deep waters or more rarely at the edge of the barrier coral reef (Weimerskirch et al. 2020). The presence of benthic crustaceans identified in their stomach could be secondary consumption, i.e. prey of species preyed by WTS, or could be the consumption of the pelagic larvae of those benthic adults. Moreover, as WTS can sometimes take advantage of the presence of moonlight to feed also at night (Ravache et al. 2020a), it is possible that they caught some of the deep pelagic organisms (e.g. *Thysanopoda* sp., *Enoploteuthis* sp.) migrating to the surface at night.

On the other hand, the most frequent species in the stomach content of TP were deep pelagic fish and cephalopod species, migrating at the surface at night, and benthopelagic fish. Spear et al. (Spear et al. 2007) found similar types of prey when visually analyzing and identifying stomach contents of TP caught at sea in the Eastern Tropical Pacific (i.e. presence of Sternoptychidae, Myctophidae, Macrouridae, Onychoteuthidae, Gempylidae, Trichiuridae and Histioteuthidae). The presence of benthopelagic prey in the stomach contents of TP (e.g; Macrouridae, *Evoxymetopon* sp.) could partly explain the high $\delta^{15}\text{N}$ values found in their red blood cells, as $\delta^{15}\text{N}$ values of marine organisms, in some particular areas, may increase with the depth of their habitat (Choy et al. 2015). Since TP do not dive, we can assume that deep prey performing diel vertical migration (e.g. Myctophidae) were captured at night, when coming closer to the surface. However, some deep-sea prey species of the TP do not undergo diel vertical migrations, and are thus unlikely to be present at the sea surface. An alternative explanation could thus be that TP scavenge on dead organisms floating at the surface, a

behavior observed in many Procellariiform species (Lipinski & Jackson 1989). The high $\delta^{15}\text{N}$ values and the high proportion of extensive search behavior in TP provide further support to this explanation. This is consistent with Spear & Ainley (Spear & Ainley 1998) previous at-sea observations showing that TP obtained 100% of their prey by surface-seizing. This also supports the assumption of Spear et al. (Spear et al. 2007) that 70% of squids eaten by TP were obtained by scavenging. Indeed, TP morphology (i.e. robust bill, extremely long tarsus, short tail, small wing area) is quite distinct from many other tropical petrel species, and Spear & Ainley (Spear & Ainley 1998) supposed these characteristics to be morphological adaptations for ripping flesh from dead prey too large to be swallowed whole. They also considered their small wing area and short tail as additional adaptations allowing to efficiently search for non-active prey over large areas. Finally, higher $\delta^{15}\text{N}$ values found in TP red blood cells might reflect the consumption of decomposing prey (since decomposing tissues undergo biochemical changes leading to higher $\delta^{15}\text{N}$ values (Keenan & DeBruyn 2019)), or alternatively, the consumption of larger prey, as $\delta^{15}\text{N}$ values most often increase with organism size (Jennings et al. 2002), or prey situated at higher trophic levels (Minagawa & Wada 1984), all these hypotheses not being exclusive.

Our results also documented short-term consistency (within ca. 1 month) in the $\delta^{15}\text{N}$ values of WTS, implying a greater variation in the $\delta^{15}\text{N}$ values of prey consumed among individuals than within individuals. Along with the wider isotopic niche found in WTS compared to TP, and the broad range of $\delta^{15}\text{N}$ values detected in their red blood cells, these results suggest that the New Caledonian WTS population is rather generalist, feeding on a variety of trophic levels, but composed of individuals differently specialized, which may reduce intra-specific competition (Bolnick et al. 2003). In contrast, short-term consistency in $\delta^{15}\text{N}$ values was not significant for TP. However, $\delta^{15}\text{N}$ encompassed a shorter range, which could explain the absence of significant results, and suggest a specialist population in terms of trophic levels and/or origin of the prey consumed.

Short-term consistency in $\delta^{13}\text{C}$ values was not significant in WTS, suggesting the use of variable habitats by the studied population. These results are consistent with their dual foraging strategy, alternating short trips over shallower waters and long trips over deep oceanic waters (Weimerskirch et al. 2020), resulting in different $\delta^{13}\text{C}$ values. In contrast, short-term consistency in $\delta^{13}\text{C}$ values was significant in TP, suggesting the use of consistent foraging

habitats within individuals, in line with the unimodal distribution of their trip duration. The use of constant foraging habitats could also partly explain the narrower isotopic niche width of the species. However, the model testing the $\delta^{13}\text{C}$ values consistency poorly explained the deviance in these values, and these results have to be taken with precaution.

The high intra-specific segregation observed between WTS colonies found in this study seems to shape the at-sea distribution of the WTS population, most likely in response to the abundance of the species in the region (Weimerskirch et al. 2020). Similarly, the two TP colonies are well segregated whereas inter-specific overlap is overall more important. This makes unclear the picture of a possible spatial segregation between TP and WTS. However, the depth of areas foraged is contrasted between the two species, with TP foraging over shallower waters. These results show that TP also forage in coastal areas, particularly individuals from Nemou Islet which travel along the coast of Loyalty Islands and Vanuatu, possibly in relation to their different diet. Tracking both species simultaneously and comparing other environmental variables such as sea surface temperature, productivity or distance to seamounts would be necessary to assess more finely the use of different habitats. This work is in progress and will be the subject of a forthcoming publication.

Finally, we showed that TP and WTS foraged in different habitats, but without a clear spatial segregation. Seasonal segregation occurs during a part of the year, as TP are asynchronous breeders, but most individuals from Nemou Islet were breeding during the WTS breeding season. Temporal segregation also takes place on a daily scale, TP foraging by day and by night, while WTS concentrating their activity during the day. Their diets differed widely, as shown by metabarcoding and stable isotope analyses. WTS mainly foraged on patchily distributed prey, possibly in association with sub-surface predators, while TP had a more opportunistic foraging behavior, and possibly often scavenged on dead prey floating to the surface. They could therefore be associated with fisheries discards. Thus, trophic segregation could facilitate TP access to food resources and the coexistence of the two species, despite the oligotrophic environment surrounding New Caledonia (Menkes et al. 2015), and the high abundance of WTS breeding in the area (i.e. >500,000 breeding pairs; Pandolfi & Bretagnolle 2002). By analyzing TP trophic ecology and foraging behavior for the first time, this study provides important information about this species relationship with prey, and crucial data for its conservation.

V.3.5.1 *Limitation of the study*

Despite providing new insights in the TP ecology and the segregation occurring between species when breeding in sympatry, the present study shows some limitations. First of all, due to manpower constraints, the asynchronous breeding and the rarity of the Tahiti petrel, both species have not been tracked simultaneously. Thus, we cannot exclude that behavior and isotopic values were influenced by environmental conditions at the time of monitoring. Furthermore, we did not take the chick age into account in the models analyzing the trips characteristics. Seabirds can modify the length of their trips according to the breeding stage (Mendez et al. 2016). Thus, we cannot exclude that the very long trip (13 days) of one of the TP was linked to the advanced chick age. Finally, one of the limitation of the statistical analyses is that we could not include individuals as a random factor in the models. Given the low number of repeated tracks by individuals, including it as a random factor result in a singular fit of most of the models. However, precautions were taken to analyse the data in the most meaningful way possible, and clear patterns are emerging.

Acknowledgements

This study was mainly supported by the European Union BEST 2.0 project “Biopelagos” (Grant Number 1070– 2015 to SPC), the Province Nord (Grant Number 15C493) and the DAFE-NC (Grant Number 2019/DAFE/873), while the “Ecole Doctorale du Pacifique” and “Université de la Nouvelle-Calédonie” provided A.R. with a PhD fellowship. CPER (Contrat de Projet Etat-Région) and the FEDER (Fonds Européen de Développement Régional) provided additional funding to the IRMS of LIENSs laboratory and the IUF (Institut Universitaire de France) is acknowledged for its support to P. Bustamante as a Senior Member. We want to warmly thank the many collaborators and students involved in the fieldwork in New Caledonia, especially M. Thibault, M. Paul, J. Allemand, E. Bourguet, M. Brisset, A. Bodin, G. Chagneau, J. Dijoux, M. Mathivet, A. Pujapujane, and H. de Méringo. We also thank for field work facilities and permits, the environmental services of the Province Nord and Province Sud along with customary traditional authorities for allowing us working on Nemou islet. We appreciated the support of M. Brault-Favrou from the Plateforme Analyses Elémentaires of the LIENSs laboratory for proceeding the samples for the stable isotope analyses, and of G. Guillou from the Plateforme Analyses Isotopiques of the LIENSs laboratory for running stable isotope analyses. We thank Jack Rojahn and Sumaiya Quasimf from the University of Canberra for

undertaking the trials required to get the extractions from the regurgitate samples and their laboratory contribution to the DNA metabarcoding analyses.

CHAPITRE VI. LA MODELISATION PREDICTIVE DES ZONES
D'ALIMENTATION DES PUFFINS FOUQUET POUR IDENTIFIER
DES ZONES PELAGIQUE A PROTEGER



VI.1. Avant-propos

A travers les chapitres précédents, nous avons cherché à répondre au premier objectif de la thèse, visant à apporter des connaissances sur les déplacements et l'utilisation de l'espace et des ressources trophiques par plusieurs espèces de Procellariidés nichant en Nouvelle Calédonie. Ces travaux ont permis de mettre en évidence différentes stratégies d'alimentation chez les pétrels de Tahiti et les puffins fouquet, en réponse aux facteurs intrinsèques et extrinsèques tels que la compétition intra- ou interspécifique et l'effet de facteurs environnementaux. Ces données fournissent des informations essentielles pour déterminer des mesures de conservation des oiseaux marins et de leur habitat hauturier dans le Parc Naturel de la Mer de Corail.

Le second objectif principal de cette thèse visait à se servir des oiseaux marins étudiés comme indicateurs de la distribution des zones océaniques hauturières à forts enjeux de conservation dans le Parc. Les travaux précédents ont permis d'apporter les connaissances nécessaires à la réalisation de cette étude en fournissant des informations sur le type de proies consommées par les espèces étudiées, sur leur déplacement et leur comportement de recherche alimentaire. Le présent chapitre visera donc à utiliser les données récoltées de déplacement des puffins fouquet afin d'identifier certaines zones hauturière abritant une forte biomasse et diversité d'espèce. Pour cela, nous avons choisi d'utiliser les données de déplacements du puffin fouquet car la quantité de trajets récoltées est importante (i.e. 244 trajets alimentaires), largement répartie sur l'ensemble de la ZEE calédonienne, et récoltée sur 3 saison de reproduction successives. En couplant ces données avec des variables environnementales issues d'observations par satellites, ce chapitre visera dans un premier à identifier les variables déterminant les comportements d'alimentation des puffins à l'aide d'un modèle statistique. Ce modèle permettra ensuite de déterminer les zones où la probabilité d'alimentation des puffins est la plus forte. La stabilité de ces zones dans le temps sera également analysée afin de pouvoir estimer si certaines régions précises représentent un habitat propice à long terme. En utilisant le puffin fouquet comme espèce indicatrice de zone concentrant une importante biodiversité, cette étude permettra de proposer des zones à fort enjeux de conservation en milieu pélagique, afin qu'elles puissent être proposées aux gestionnaires du Parc Naturel de la Mer de Corail comme zones à protéger.

VI.2. Résumé

Les aires marines protégées représentent des outils clés pour la conservation des organismes marins. Pourtant, les réserves marines restent encore trop peu nombreuses à l'échelle mondiale, et leur couverture actuelle ne respecte pas les accords visant à protéger 10 % des zones marines et côtières afin d'endiguer le déclin actuel de la biodiversité. Plus particulièrement, les aires marines pélagiques restent peu nombreuses, possiblement en raison de la nature complexe et dynamique de ce milieu. L'utilisation d'espèces indicatrices pour fournir des informations sur ce type d'habitat dynamique et la définition d'aires marines protégées basées sur leur habitat marin se sont montrées efficaces pour la restauration et la conservation de certaines espèces menacées. Il est aujourd'hui nécessaire de déterminer des aires marines pélagiques autour de la Nouvelle Calédonie, dans le Parc Naturel de la Mer de Corail, désigné en 2014. Afin d'identifier des zones d'importance écologique dans cette zone, nous avons choisi d'utiliser une espèce d'oiseau marin capable de déplacements à large échelle, très abondante en Nouvelle Calédonie et aisément accessible : le puffin fouquet *Ardenna Pacifica*. En effet cette espèce se nourrit en association avec d'autres espèces d'oiseaux marins ainsi qu'avec de nombreux prédateurs sous-marins. Des données de déplacements de cet oiseau marin ont été collectées par des récepteurs GPS à partir de 5 sites durant 3 années, pendant la période d'élevage des poussins. Un modèle de séparateur à vaste marge (SVM) a été utilisé afin d'identifier les variables océanographiques liées aux comportements d'alimentation des individus, puis de prédire les zones les plus propices à l'alimentation à l'échelle du Parc Naturel de la Mer de Corail. La stabilité temporelle de ces habitats a été étudiée à différentes échelles de temps. L'habitat pélagique d'alimentation des puffins fouquet semble principalement lié à la bathymétrie, la profondeur de l'isotherme 20°C, les anomalies du niveau de la mer et la distance à la côte. Les habitats identifiés par le modèle sont pour la plupart instables dans le temps, du fait de la nature dynamique de certaines des variables les définissant. Ces travaux ont cependant permis d'identifier des zones stables dans le temps sur la période considérée (2017 à 2019) et pouvant être proposées comme aires marines à protéger. Ces zones sont situées sur la côte est de Nouvelle Calédonie, entre la Grande Terre et les îles Loyautés, ainsi que sur la pente est de l'archipel de Chesterfield-Bellona, situé dans la partie Ouest du Parc Naturel de la mer de Corail.

VI.3. Article #4 (En préparation): Modélisation prédictive de l'habitat marin des puffins fouquet pour identifier des zones d'importance écologique dans la Mer de Corail.

VI.3.1. Introduction

Les aires protégées sont des outils clés pour la conservation de la biodiversité (Lovejoy 2006). Cependant, la plupart des aires protégées mises en place dans le monde concernent majoritairement les environnements terrestres, et le milieu marin est longtemps resté peu concerné par des mesures de protection. De plus, la plupart des aires marines protégées sont de petites tailles, situées près des côtes et concernent des habitats benthiques tels que les récifs coralliens ou les forêts d'algues (Game et al. 2009). Peu d'aires marines protégées concernent les habitats hauturiers, malgré le fait qu'ils abritent une forte biodiversité.

Adoptés en 2010 par les Parties à la Convention sur la diversité biologique, les Objectifs d'Aichi du Plan stratégique pour la biodiversité biologique 2011-2020 visaient, entre autres objectifs, à protéger 10 % des zones marines et côtières afin d'endiguer le déclin actuel de la biodiversité (Rochette et al. 2014). C'est dans ce cadre qu'a été désigné en 2014 le Parc Naturel de la Mer de Corail en Nouvelle-Calédonie. Cette aire marine de 1,3 millions de km² est la plus vaste de France, et la 4^{ème} plus grande au monde (Lecren & Martin 2014; O'Leary et al. 2018). En 2020, plusieurs mesures de protection ont déjà été mises en place dans certaines zones de ce parc. Il s'agit principalement d'aires protégées situées autour de structures récifales, où les activités humaines sont restreintes ou totalement interdites. Cependant, aucune mesure de protection stricte n'a encore été mise en place en milieu hauturier.

La protection des écosystèmes pélagiques est particulièrement complexe et peu étudiée (Game et al. 2009). Ceci est lié à la difficulté de délimiter des aires protégées en haute mer et d'obtenir de la donnée à long terme sur la distribution des espèces pélagiques, ainsi qu'à la nature dynamique de ces écosystèmes. Ces contraintes peuvent être surmontées en utilisant des espèces indicatrices, fournissant des informations sur un habitat particulier. L'utilisation d'indicateurs permet une réduction du nombre de paramètres et de mesures, et simplifie ainsi une approche complexe. Il est alors possible de se servir de ces espèces comme de bio-indicateurs afin de déterminer des zones d'abondance de biodiversité ou de forte biomasse, qui pourront être proposées comme des potentielles aires marines à protéger (Zacharias & Roff 2001). Des études précédentes utilisant des espèces « parapluies » pour définir des sites

prioritaires pour la conservation de la biodiversité se sont révélées efficaces pour la restauration de certaines espèces menacées (Louzao et al. 2006; Pichegru et al. 2010).

Les prédateurs supérieurs jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes et fournissent de nombreuses informations sur leur état de santé (Heithaus et al. 2008; Lescroel et al. 2016). Ils subissent actuellement un très fort déclin, impactant de nombreuses autres espèces ainsi que leur habitat (Myers & Worm 2003). Les pétrels et les albatros, des oiseaux marins se nourrissant quasiment exclusivement en milieu pélagique, représentent de bons candidats d'espèces bio-indicatrices pour désigner des zones à enjeux en termes de biodiversité et/ou de conservation en milieu pélagique (Furness & Camphuysen 1997). En effet, ils fournissent des informations sur la présence de petites proies dont se nourrissent également une large gamme d'espèces marines. Ils sont connus notamment pour se nourrir en association avec les thons ou les dauphins (Au & Pitman 1986, 1988; Hebshi et al. 2008), et leurs zones d'alimentation sont souvent liées à la présence de ces espèces. Contrairement aux espèces tels que les thons, il est plus facile de les étudier car ils se reproduisent à terre. La miniaturisation des instruments télémétriques, tels que les récepteurs GPS permet d'équiper des espèces de plus en plus petites, de suivre les animaux de plus en plus précisément et sur de longues périodes. La précision actuel des GPS permet une identification du comportement des individus, et donc de déterminer leurs zones d'alimentation (e.g. Descamps et al. 2016; Hedd et al. 2018; Weimerskirch et al. 2020). Ce sont également des espèces soumises à de nombreuses menaces d'origine anthropique en milieu marin, telles que les prises accidentelles par les pêcheries, la pollution, la surpêche ou les changements climatiques (Dias et al. 2019). Ces menaces sont en partie responsables d'un important déclin des populations à travers le monde, avec une diminution de 70 % des effectifs mondiaux en seulement 60 ans (Paleczny et al. 2015). Ainsi, la désignation d'aires marines protégées basées sur les zones d'alimentation d'oiseaux marins pélagiques tels que les pétrels et les puffins permettrait de protéger ces prédateurs supérieurs menacés, ainsi que toute la communauté marine qui y est associée.

Afin d'identifier des zones à enjeux dans la zone hauturière entourant la Nouvelle Calédonie, nous avons choisi d'utiliser des trajets alimentaires de puffins fouquet (*Ardenna pacifica*), récoltés durant la période d'élevage des poussins. Les puffins fouquet sont très abondants en Nouvelle Calédonie, avec environ 500 000 couples nicheurs, et des colonies réparties sur

l'ensemble des ilots bordant la Grande Terre, sur l'île principale, ainsi que sur les récifs éloignés (Pandolfi & Bretagnolle 2002; Borsa et al. 2010). Cette espèce se nourrit en groupe multi-spécifique et en association avec des prédateurs sous-marins (Jaquemet et al. 2004; Spear et al. 2007; Hebshi et al. 2008; Miller et al. 2018). Les puffins fouquet sont capables de déplacements à très large échelle durant la période d'élevage des poussins, parcourant jusqu'à plusieurs milliers de kilomètres en quelques jours (McDuie et al. 2015; Weimerskirch et al. 2020). Ce sont des animaux sensibles aux perturbations anthropiques et aux variations environnementales affectant le milieu marin (Smithers et al. 2003; Peck et al. 2004). De plus, durant les trajets d'auto-provisionnement, ils semblent viser des zones de plus forte abondance de proies (Weimerskirch et al. 1994; McDuie et al. 2015). Ces caractéristiques en font de bons candidats pour être utilisés comme « espèce parapluie » (Zacharias & Roff 2001; Lescroel et al. 2016), et ils fournissent ainsi des informations sur l'état de santé de l'écosystème à une large échelle spatiale et temporelle.

Cette étude utilise des données de récepteurs GPS permettant une définition fine du trajet des individus durant la période d'élevage des poussins. Les données ont été récoltées sur plusieurs colonies réparties sur la Grande Terre, ainsi que sur des récifs éloignés de Nouvelle Calédonie durant 3 saisons de reproduction consécutives (2017, 2018 et 2019). Cela permet une étude intégrative de la dynamique spatiale et temporelle des écosystèmes pélagiques (Ramos et al. 2013, 2015; Bolton et al. 2019). En utilisant un modèle statistique prenant en compte cette nature dynamique, nous avons cherché à définir l'habitat marin pélagique utilisé par les puffins fouquet pour se nourrir, à partir de plusieurs variables océanographiques. Le modèle a ensuite été utilisé pour prédire les zones favorables à l'alimentation des puffins sur toute la zone maritime entourant la Nouvelle-Calédonie. Enfin, la stabilité temporelle de ces habitats est étudiée afin de pouvoir proposer des zones à enjeux particuliers en se servant du puffin fouquet comme espèce bio-indicatrice. Ces zones représentent des zones candidates potentielles pouvant être proposées comme aires marines pélagiques à protéger.

VI.3.2. Matériel et méthodes

VI.3.2.1 *Suivi télémétrique des puffins fouquet*

Les puffins fouquet ont été équipés de GPS sur cinq sites répartis sur ou autour de la Grande Terre de Nouvelle Calédonie et sur ses récifs éloignés (Fig. VI-1) : l'îlot Mato (22.55°S, 166.80°E), l'îlot Canard (22.31°S, 166.31°E), la presqu'île de Pindaï (21.354°S, 164.954°E), l'îlot Tiam'bouene (20.38°S, 164.04°E) et l'îlot Loop (19.96°S, 158.48°E). En Nouvelle Calédonie, la période de reproduction des puffins fouquet commence en octobre avec le retour des adultes à la colonie, et se termine en mai de l'année suivante avec l'envol des jeunes (Weimerskirch et al. 2020). En dehors de cette période, les puffins fouquet se rendent sur leur site d'hivernage et sont absents de Nouvelle-Calédonie (Weimerskirch et al. 2020). L'élevage des poussins prend place de mi-février à mi-mai. Les récepteurs GPS ont été fixés sur des adultes reproducteurs durant cette période. Durant l'élevage des poussins, les adultes alternent une série de trajets courts visant à nourrir fréquemment leur poussin, avec un trajet plus long visant des zones plus lointaines et plus riches en proies afin de subvenir à leur propre besoins énergétiques (Congdon et al. 2005; Weimerskirch et al. 2020). Seuls les trajets longs (> 3 jours) ont été retenus pour cette étude, afin de pouvoir identifier les zones hauturières présentant potentiellement une plus forte concentration de proies, qui sont supposées être utilisées par les individus pour reconstituer leurs réserves (Congdon et al. 2005; McDuie et al. 2015).

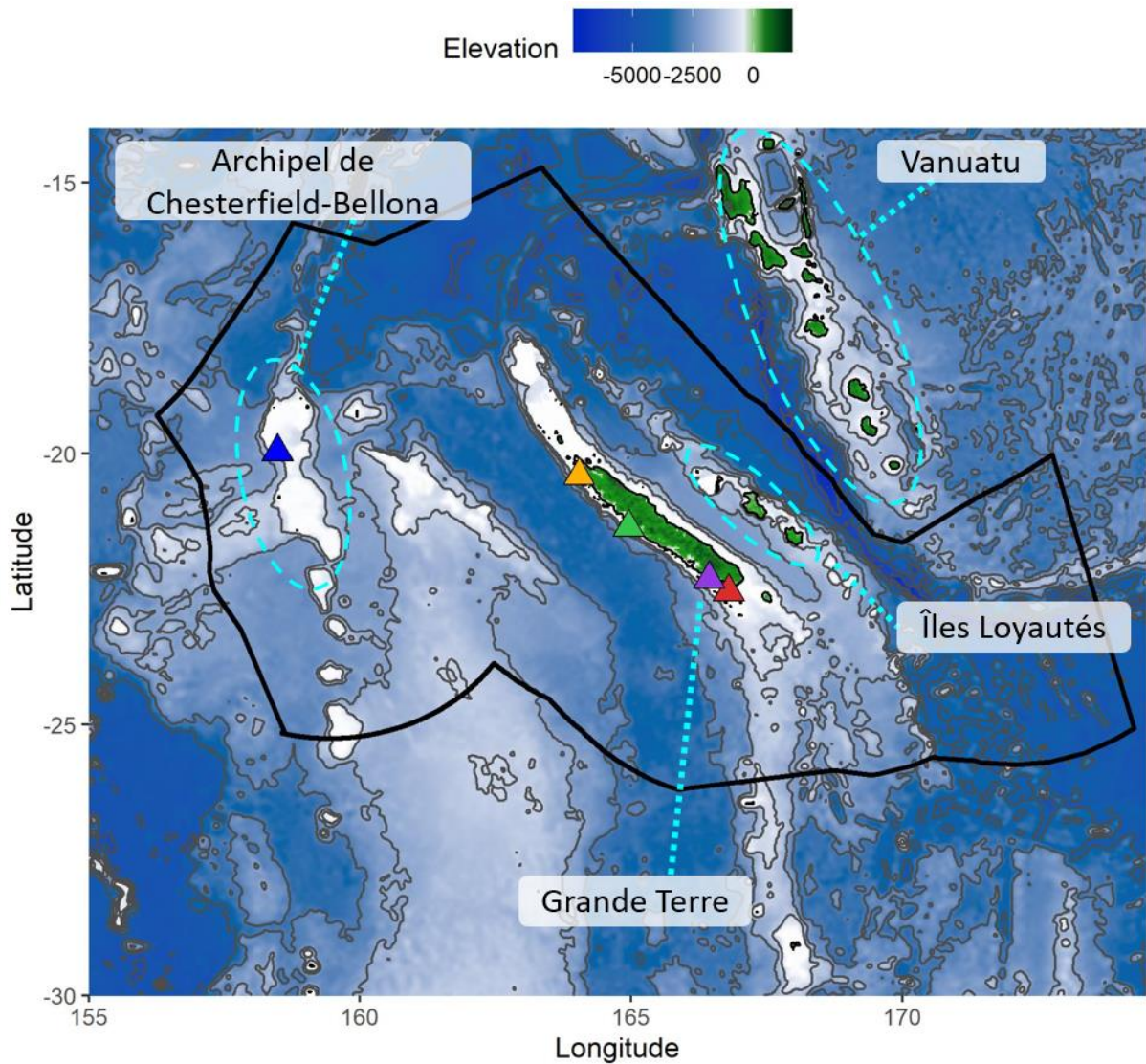


Figure VI-1: Carte représentant les 5 sites d'étude considérés dans ce chapitre, ainsi que la bathymétrie de la zone géographique. Les triangles représentent les emplacements des colonies : rouge : ilot Mato, violet : ilot Canard, vert : presqu'île de Pindai, orange : ilot Tiam'bouene, bleu : ilot Loop. La ligne continue noire représente les limites de la ZEE calédonienne. Les données bathymétriques ont été extraites d' 'ETOPO1 Global ReliefModel' du 'National Oceanic and Atmospheric Administration'.

Les terriers ont été inspectés à l'aide d'une caméra endoscopique afin de vérifier la présence d'un poussin, et ainsi s'assurer que les parents sont bien en période d'élevage. Les adultes ont ensuite été capturés à la main lors de leur retour au terrier, au moment de nourrir leur poussin. Les individus capturés ont été équipés de GPS Ecotone de 4.5 g, de GPS Lotek de 6 g, de GPS Pathtrack de 5 g ou bien de GPS Technosmart de 12.5 g. Les GPS les plus lourds (Technosmart) ont été placés sur le dos des oiseaux les plus lourds à l'aide de 4 bandes de scotch Tesa afin de ne pas les déséquilibrer durant leur vol (Vandenabeele et al. 2014), tandis que les autres GPS plus légers ont été placés à la base de la queue, fixés sur les rectrices centrales à l'aide de Tesa. Tous les dispositifs déployés sur les individus étudiés représentaient

moins de 3 % de leur poids afin de ne pas modifier leur comportement (Phillips et al. 2003). Les récepteurs GPS ont été configurés pour enregistrer un point toutes les 15 min afin d'obtenir une définition assez fine du comportement, tout en conservant assez de batterie pour pouvoir enregistrer des trajets de plusieurs jours.

La distance maximale atteinte par les individus par rapport à leur colonie a été calculée et comparée entre colonies à l'aide de test de Kruskal-Wallis. Un test de Dunn avec correction de Bonferroni a ensuite été réalisé afin de déterminer quelles colonies diffèrent significativement en termes de distance maximale depuis la colonie.

VI.3.2.2 *Classification comportementale et préparation des données*

L'algorithme EMbC (« *Expectation Maximization binary Clustering* » ; Garriga et al. 2016) est un algorithme de regroupement multivarié qui permet de déterminer le comportement des individus à chaque localisation GPS, basé sur la vitesse et la sinuosité d'une trajectoire afin de déterminer le comportement des animaux. Il requiert peu d'hypothèses préalables, en séparant les portions de trajets en 4 catégories distinctes en fonction des angles et des vitesses calculées. Ces catégories sont ensuite assignées à un comportement en considérant qu'un mouvement lent et rectiligne correspond à un comportement de repos, un mouvement rapide et rectiligne à un comportement de voyage, une trajectoire rapide et peu sinueuse à une recherche intensive de nourriture dans une aire restreinte, et une trajectoire rapide et sinueuse à une recherche de nourriture extensive à plus large échelle (Garriga et al. 2016). L'algorithme a été implémenté dans le package 'EMbC'. Cette méthode a déjà été utilisée avec succès pour définir le comportement de plusieurs espèces de Procellariiformes (de Grissac et al. 2016; Mendez et al. 2016; Clay et al. 2019).

Afin d'identifier les zones d'alimentation stables sur une courte échelle temporelle et spatiale, seules les portions de trajets contenant au moins 3 comportements consécutifs de recherche de nourriture (i.e. recherche intensive ou extensive) ont été conservés. Ces localisations GPS seront par la suite considérées comme des points de « présence de recherche de nourriture ». Afin de prendre en compte la disponibilité et l'accessibilité d'habitat, Wakefield et al. (2009) recommandent d'utiliser une approche systématique comparant l'utilisation observée de l'espace avec un modèle nul dans lequel les habitats disponibles sont échantillonnés quasiment aléatoirement, à un taux proportionnel à leur accessibilité (voir aussi: Aarts et al., 2008). Pour tenter de respecter cette contrainte d'accessibilité, deux points de pseudo-

absence ont été générés aléatoirement dans un rayon de 200 km autour de chacun des points de présence. Générer deux points permet d'obtenir un plan équilibré entre le nombre de présence et le nombre de pseudo absence dans le jeu de données à modéliser (Présences : $n = 5\,736$; pseudo-absences : $n = 7\,178$). Ce rayon représente une distance facilement atteignable par les puffins (distance moyenne parcourue par trajet dans cette étude : 1334.9 ± 79.7 Km), et permet ainsi de comparer les zones utilisées pour la recherche de nourriture (i.e. points de présence) avec des zones qui auraient pu potentiellement être choisies. De plus, comme le nombre de points générés est proportionnel au nombre de points observés, cette méthode permet de ne pas sur-échantillonner des zones situées à des distances qui ne sont quasiment jamais atteintes par les individus. Les points situés dans une zone tampon de 20 km autour des points de présence ont ensuite été retirés, afin d'éviter un chevauchement spatial entre les points de présence et de pseudo-absence (voir Fig. VI-3). Ce rayon correspond approximativement à la plus faible résolution des variables océanographiques utilisées dans le modèle (i.e. 0.25°).

VI.3.2.3 Variables explicatives

Les variables environnementales sélectionnées pour expliquer les comportements d'alimentation des puffins fouquet sont résumées dans le Tableau VI-1. Parmi ces variables figurent la FSLE (Finite-size Lyapunov exponent), qui permet de calculer l'activité de mélange et les structures cohérentes qui contrôlent le transport à des échelles spécifiques à partir des données du champ de vitesse à la surface de la mer (d'Ovidio et al. 2004). Les données environnementales ont été extraites pour chaque point de présence et de pseudo-absence à la date et position les plus proches des localisations. Comme les données proviennent de plusieurs colonies différentes, la distance à la colonie n'a pas été incluse dans le modèle final, puisqu'il serait alors impossible de réaliser des cartes de prédictions intégrant la distance à 5 colonies différentes.

Tableau VI-1: Résumé des variables utilisées dans le modèle, leur unité, source, et résolution spatiale et temporelle.

Nom de la variable	Unité	Source	Résolution temporelle	Résolution spatiale
Bathymétrie	m	(ZoNéCo 2013)	-	500 m
Pente	radians	Calculée depuis la Bathymétrie	-	500 m
Température de surface	°C	MUR SST https://podaac-opendap.jpl.nasa.gov/opendap/hyrax/allData/ghrsst/data/GDS2/L4/GLOB/JPL/MUR/v4.1	Jour	0.01 degré
Concentration en Chlorophylle-a	mg/m ³	GlobColour-Processors versions : MODIS 2014.0.1/VIIRS 2014.0.2	Jour	4 Km
Distance aux côtes	m	-	Jour	m
Profondeur de l'isotherme 20°C	m	ARMOR 3-D (Guinehut et al. 2012)	Semaine	0.25 degré
Finite-size Lyapunov exponent (FSLE)	Jour ⁻¹	SSALTO/DUACS https://www.aviso.altimetry.fr/fr/data/products/value-added-products/fsle-finite-size-lyapunov-exponents.html	Jour	0.04 degré
Anomalies du niveau de la mer	m	SSALTO/DUACS https://www.aviso.altimetry.fr/fr/donnees/produits/produits-hauteur-de-mer/global/cartes-de-hauteurs-de-mer-et-variables-derivees.html	Jour	0.25 degré
Courants géostrophiques	m.s ⁻¹	SSALTO/DUACS https://www.aviso.altimetry.fr/fr/donnees/produits/produits-hauteur-de-mer/global/cartes-de-hauteurs-de-mer-et-variables-derivees.html	Jour	0.25 degré

VI.3.2.4 Modélisation de la sélection de l'habitat d'alimentation

Toutes les analyses statistiques ont été conduites avec R (version 3.6.0 ; R Core Team 2018). Les résultats sont présentés avec la moyenne \pm erreur standard. Des Séparateurs à Vaste Marge (« *Support Vector Machine* » ; SVMs) ont été utilisés afin d'identifier les variables environnementales déterminant le comportement d'alimentation des individus et pour prédire la probabilité d'alimentation à l'échelle de la ZEE calédonienne. L'absence de colinéarité entre variables a été vérifiée avec des corrélations de Spearman.

Le SVM est une méthode d'apprentissage supervisée (i.e. « *Machine learning* » en anglais) qui peut être utilisée pour la classification ou l'analyse en régression (Cortes & Vapnik 1995). Pour des applications en classification, les SVMs séparent le jeu de donnée d'entraînement par un hyperplan qui maximise la marge entre les deux classes à déterminer (e.g. présences et pseudo-absences). L'apprentissage issu de ce jeu de données d'apprentissages est ensuite appliqué au jeu de données de prédiction et la classification est alors effectuée. L'hyperplan séparant le jeu de données peut être linéaire ou non linéaire (e.g. polynomial ou radial). Dans le cas d'un hyperplan non linéaire, les SVMs utilisent une fonction dite de noyau (« Kernel function») afin d'effectuer une classification utilisant une fonction non linéaire.

L'importance de chaque variable dans le modèle prédictif a été déterminée en utilisant la fonction 'vip' (« *Variable importance plot* ») du package R 'vip'. Pour cela, des modèles sont ajustés successivement, en excluant chacune des variables explicatives une à une successivement, afin d'évaluer le pourcentage de variation expliquée par chaque prédicteur, et de classer chaque prédicteur selon son importance dans le modèle. La courbe ROC (« *Receiver Operating Characteristic* ») ou courbe sensibilité/spécificité, est une mesure de la performance d'un classificateur binaire. Cette courbe représente le taux de vrais positifs (i.e. sensibilité : présences correctement classées en présences) en fonction du taux de faux positifs (e.g. spécificité : absences correctement classées en absences). L'aire sous la courbe ROC (« *Area Under the Curve* » : AUC) a été calculée pour vérifier la précision du modèle (Fielding & Bell 1997). L'AUC varie entre 0.5 (prédiction équivalente à la prédiction aléatoire) et 1.0 (prédiction parfaite). La performance du modèle a également été testée par des validations croisées répétées 10 fois (« *10-fold cross validation* »), en entraînant le modèle sur 80 % du jeu de données, puis en testant les prédictions du modèle sur les 20 % restants.

VI.3.2.5 Prédictions du modèle

Les prédictions du modèle ont été utilisées pour cartographier la probabilité des comportements d'alimentations dans la zone géographique entourant la Nouvelle Calédonie, et contenant la majorité de sa ZEE. Nous avons choisi de limiter les prédictions dans une zone contenues entre 30°S et 14°S de latitude, et 155°E et 175°E en longitude, afin de limiter les prédictions aux plages de variables environnementales échantillonnées. Les prédictions du modèle ont été réalisées sur une grille de 0.25 degré de résolution, i.e. la résolution la plus grossière de nos variables explicatives. Pour ces mêmes raisons, nous n'avons effectué des

prédictions que pour les mois de mars et avril, correspondant aux mois échantillonnés (période d'élevage des poussins). Les prédictions ont ensuite été interpolées pour créer une carte plus lisse et faciliter sa lecture. La probabilité de prédiction a été moyennée par mois (mars et avril) pour les années 2017, 2018 et 2019, ainsi que pour les 3 années ensemble. L'écart-type de la probabilité d'alimentation a également été calculé sur les mêmes périodes, et utilisé comme mesure de la stabilité temporelle des prédictions. Les écart-types faibles et élevés représentent des prédictions stables et instables dans le temps, respectivement.

VI.3.3. Résultats

VI.3.3.1 *Caractéristiques des trajets*

Au total, 72 trajets alimentaires de plus de 3 jours ont été collectés, totalisant 20 926 positions GPS (Fig. VI-2). La durée des trajets varie de 3.56 à 13.76 jours (moyenne : 6.78 ± 0.31 jours). Les individus équipés ont parcourus des trajets alimentaires allant de 500.2 à 3030.6 Km, (moyenne : 1334.9 ± 79.7 Km). Durant ces trajets alimentaires, les individus étudiés ont atteint des zones situées entre 88.2 et 745.4 Km de leur colonie (moyenne de 363.2 ± 19.4 Km). La distance maximale atteinte par les individus diffère significativement en fonction de leur colonie d'origine (test de Kruskal-Wallis : $\text{Chi}^2 = 21.9$, $P < 0.001$). Les individus de l'îlot Loop ont atteint des distances significativement moins élevées que les individus de l'îlot Mato, de l'îlot Canard et de la presqu'île de Pindaï (test de Dunn avec correction de Bonferroni : Loop-Mato : $P = 0.003$, Loop-Canard : $P = 0.011$, Loop-Pindaï : $P < 0.001$).

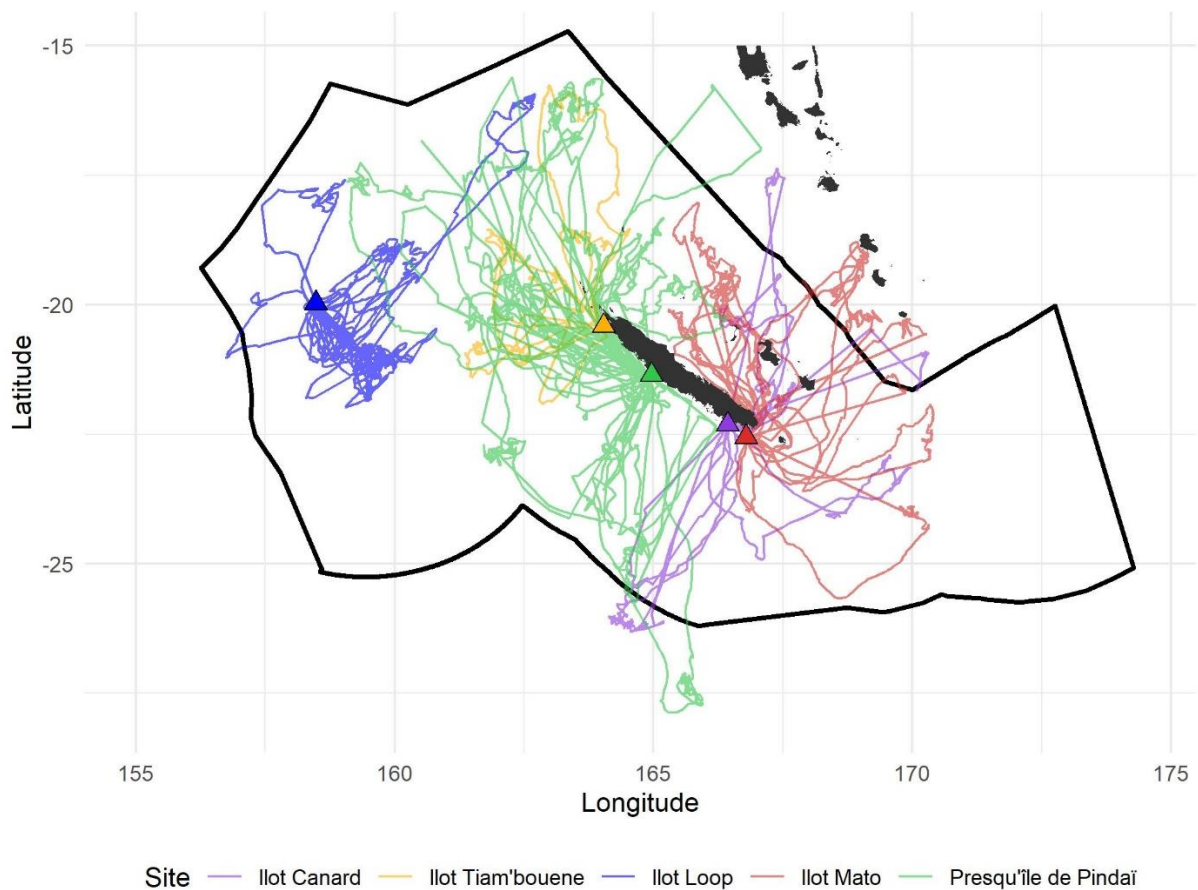


Figure VI-2: Carte illustrant les trajets alimentaires des puffins fouquet d'une durée strictement supérieure à 3 jours.

Parmi les positions GPS enregistrées, 6 391 ont été classés par l'EMbC comme un comportement de voyage, 7 328 comme recherche intensive de nourriture, 2 680 comme recherche extensive de nourriture, 4 469 comme des comportement de repos à la surface de l'eau, et 58 n'ont pas été classés car ils constituent le point de départ ou l'arrivée du trajet alimentaire. Parmi les 72 trajets analysés, quatre ne comprenaient pas trois positions GPS successives classées comme comportement d'alimentation (i.e. recherche intensive de nourriture ou recherche extensive) et ont été exclus des analyses. Les 68 trajets restant comprenaient entre 6 et 233 comportements d'alimentation chacun (moyenne de 87.7 ± 6.5). Le jeu de données final utilisé pour créer le modèle prédictif contient 7 178 pseudo-absences et 5 736 présences (Fig. VI-3).

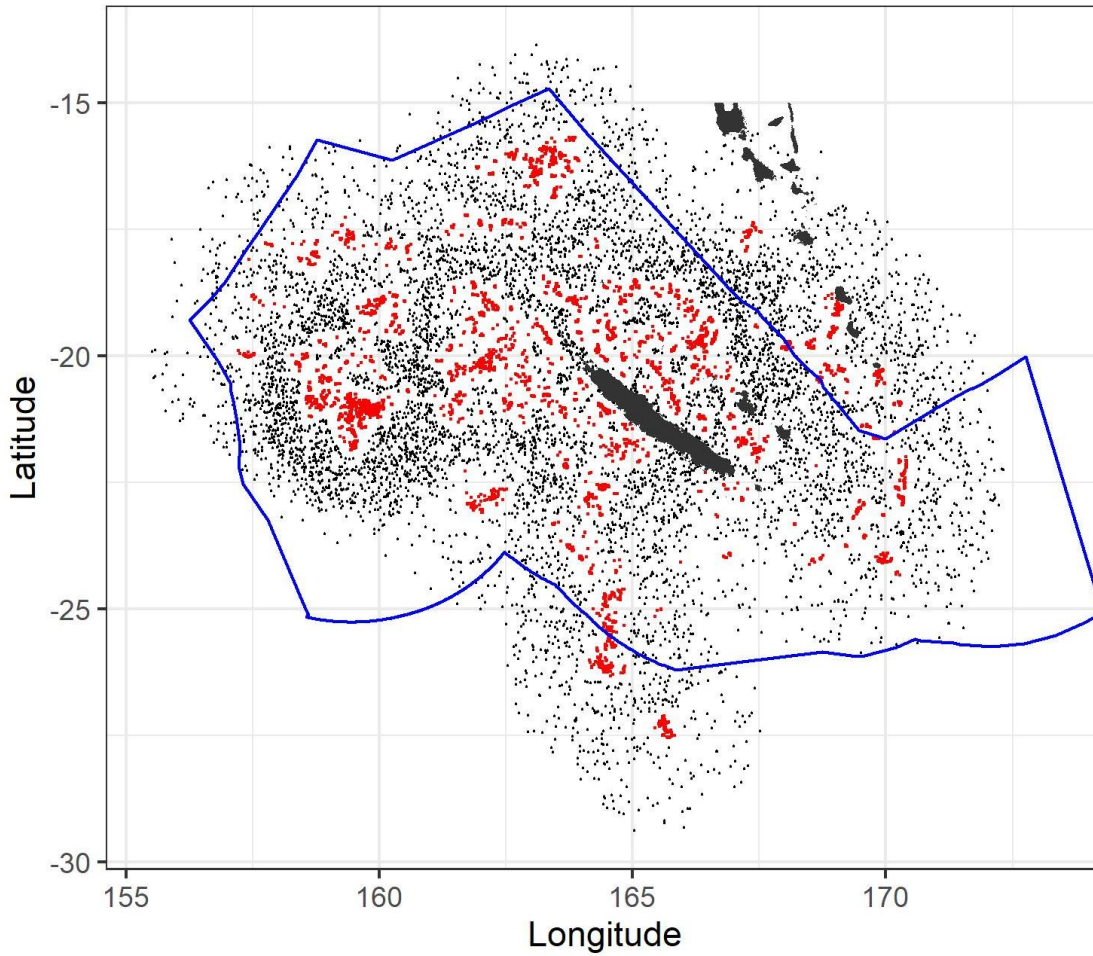


Figure VI-3: Carte représentant les points de présence correspondant à 3 comportements d'alimentation consécutifs (rouge) et les points de pseudo-absence associés (noir). La ligne bleue représente les limites de la ZEE calédonienne.

VI.3.3.2 Variables explicatives

La distance à la côte, les anomalies du niveau de la mer, la bathymétrie et la profondeur de l'isotherme 20°C furent les variables les plus importantes dans le SVM afin de prédire le comportement d'alimentation des puffins fouquet (Fig. VI-4).

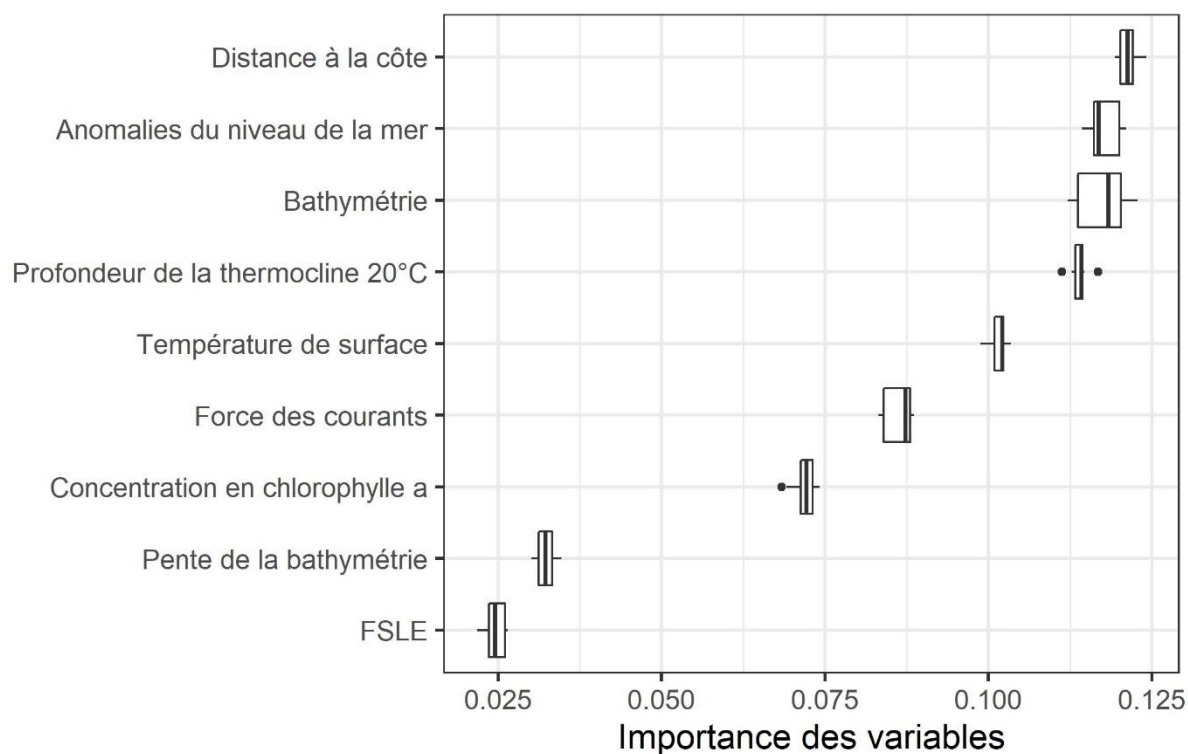


Figure VI-4: Importance relative moyenne de chaque variable explicative du SVM, déterminée par le package R 'vip' configuré avec 10 itérations.

La validation croisée par permutation indique une précision moyenne du modèle de 82.2 ± 0.6 %. La matrice de confusion des prédictions du modèle indique une sensibilité (i.e. pourcentage de points de présence correctement classés) de 0.86 et une spécificité (pourcentage de pseudo-absences correctement classées) de 0.81. L'AUC du modèle est de 0.84, ce qui indique une bonne précision de la classification, 1 indiquant une précision parfaite et 0.5 une précision aléatoire.

VI.3.3.3 Prédictions du modèle

Les modèles spatiaux de la probabilité d'alimentation des puffins fouquet sont représentés par mois sur les Figures VI-5, VI-6 et VI-7. Durant les périodes étudiées, correspondant à la période d'élevage des poussins des années 2017, 2018 et 2019, les zones de plus fortes probabilités d'alimentation se trouvent au niveau de la côte est de la Grande Terre de Nouvelle Calédonie, ainsi que sur la pente est de l'archipel Chesterfield-Bellona. Les eaux côtières de l'archipel du Vanuatu représentent également des zones de fortes probabilités d'alimentation durant cette période (Fig. VI-9).

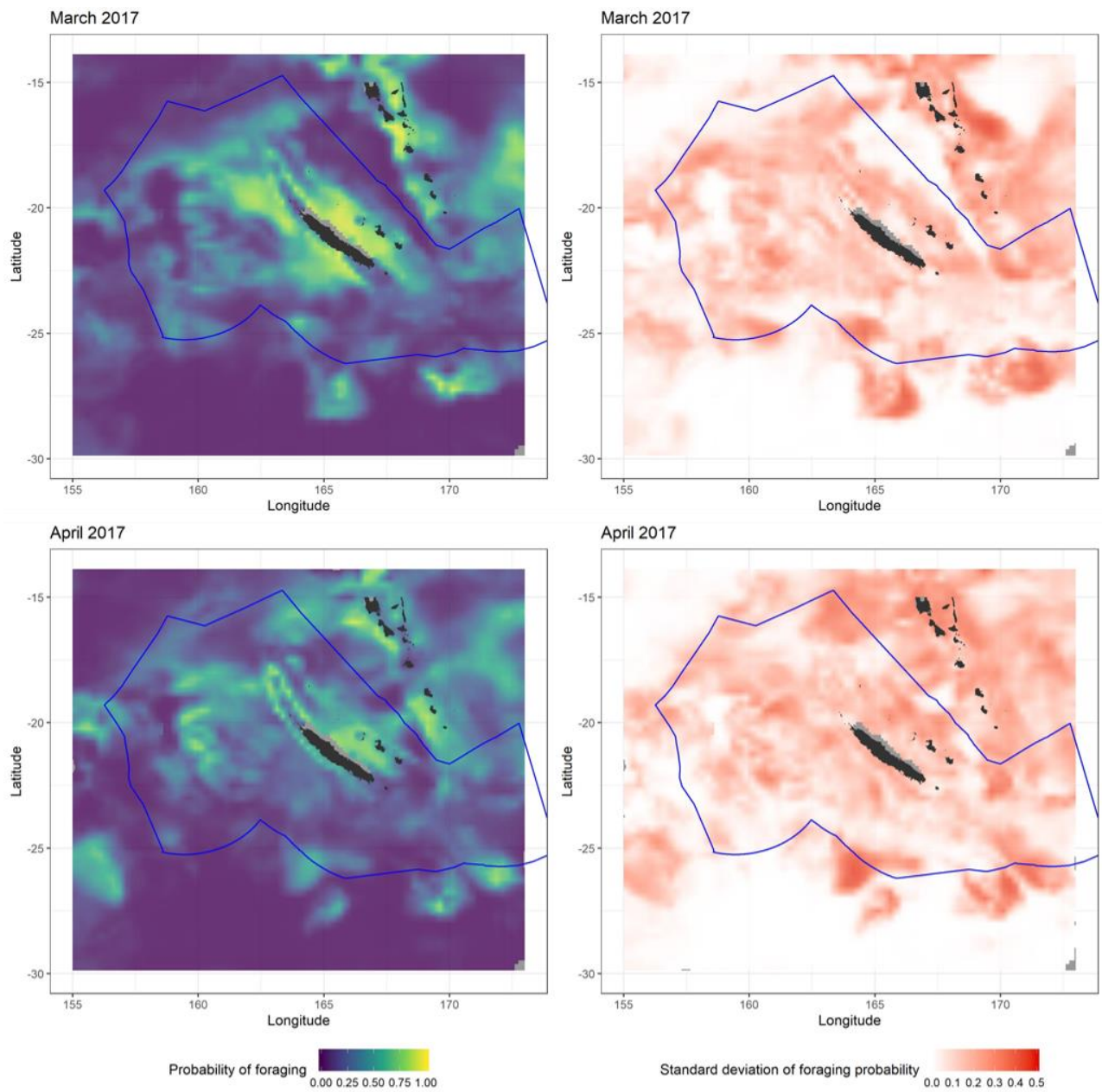


Figure VI-5: Prédications de la probabilité d'alimentation des puffins fouquet issues du modèle statistique dans la zone maritime entourant la Nouvelle Calédonie (gauche) et erreur standard de cette probabilité à l'échelle du mois (droite) pour les mois de mars (haut) et avril (bas) 2017. Le trait continu bleu indique les limites de la ZEE calédonienne.

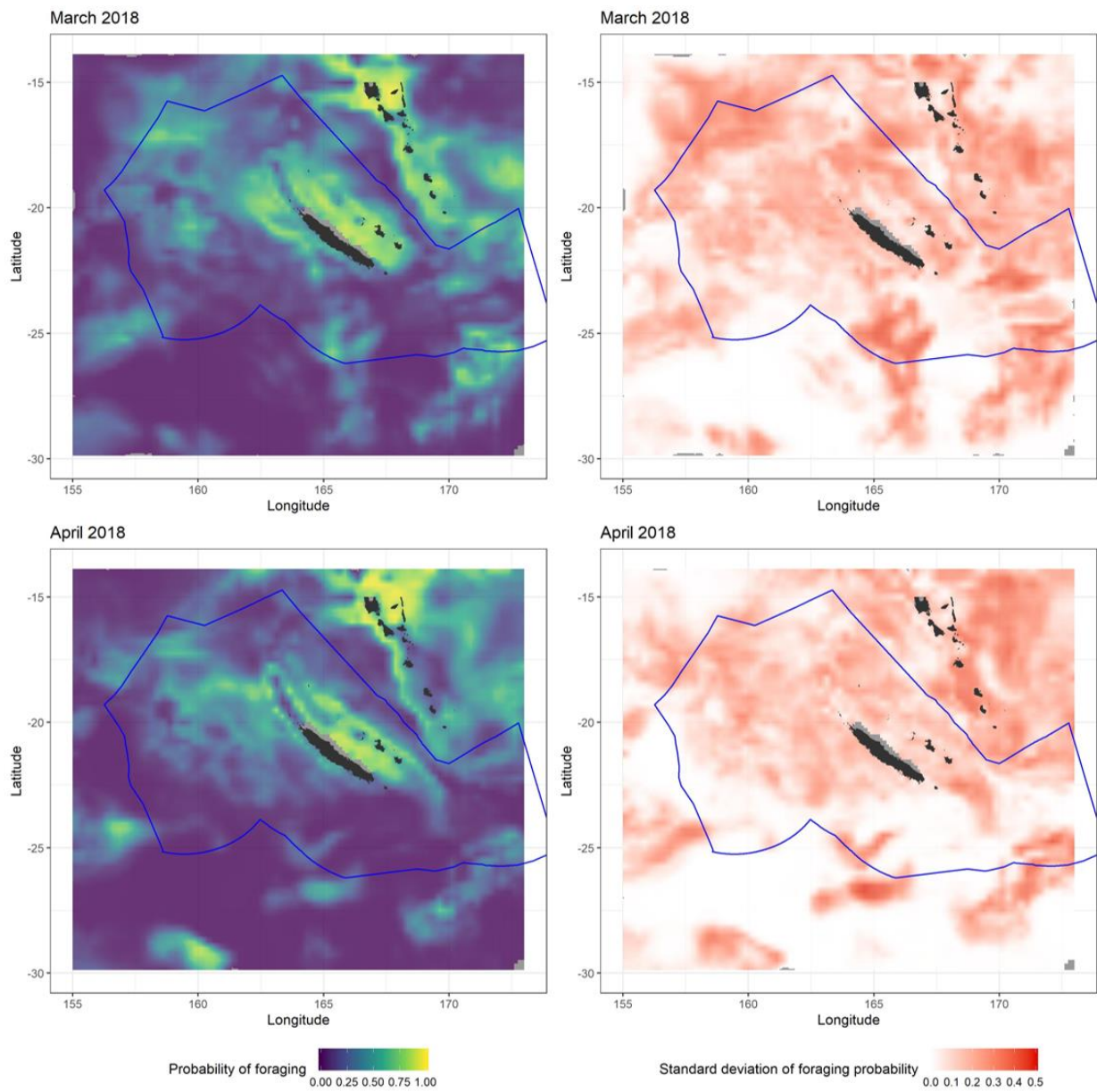


Figure VI-6: Prédications de la probabilité d'alimentation des puffins fouquet issues du modèle statistique dans la zone maritime entourant la Nouvelle Calédonie (gauche) et erreur standard de cette probabilité à l'échelle du mois (droite) pour les mois de mars (haut) et avril (bas) 2018. Le trait continu bleu indique les limites de la ZEE calédonienne.

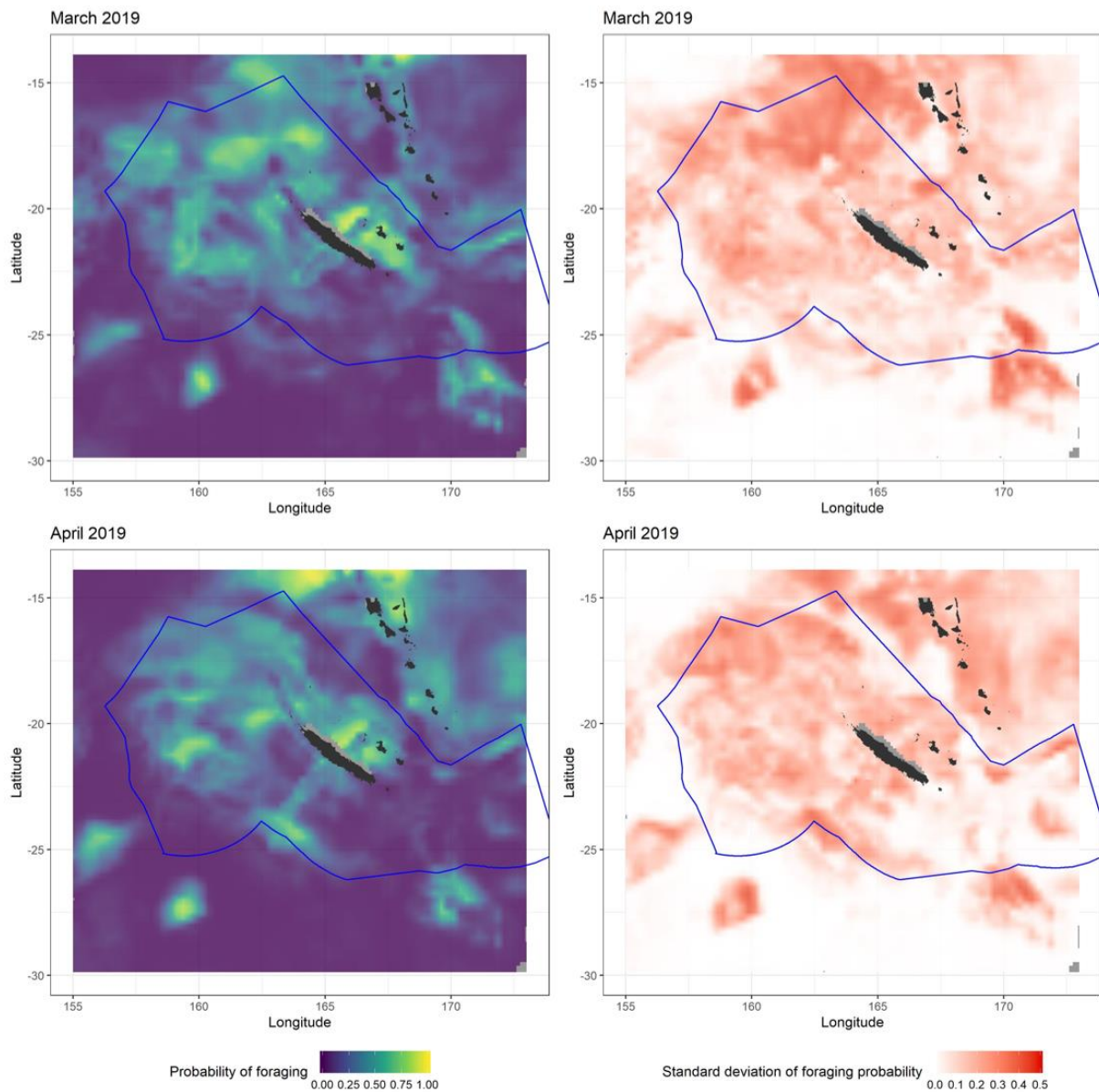


Figure VI-7 : Prédications de la probabilité d'alimentation des puffins fouquet issues du modèle statistique dans la zone maritime entourant la Nouvelle Calédonie (gauche) et erreur standard de cette probabilité à l'échelle du mois (droite) pour les mois de mars (haut) et avril (bas) 2019. Le trait continu bleu indique les limites de la ZEE calédonienne.

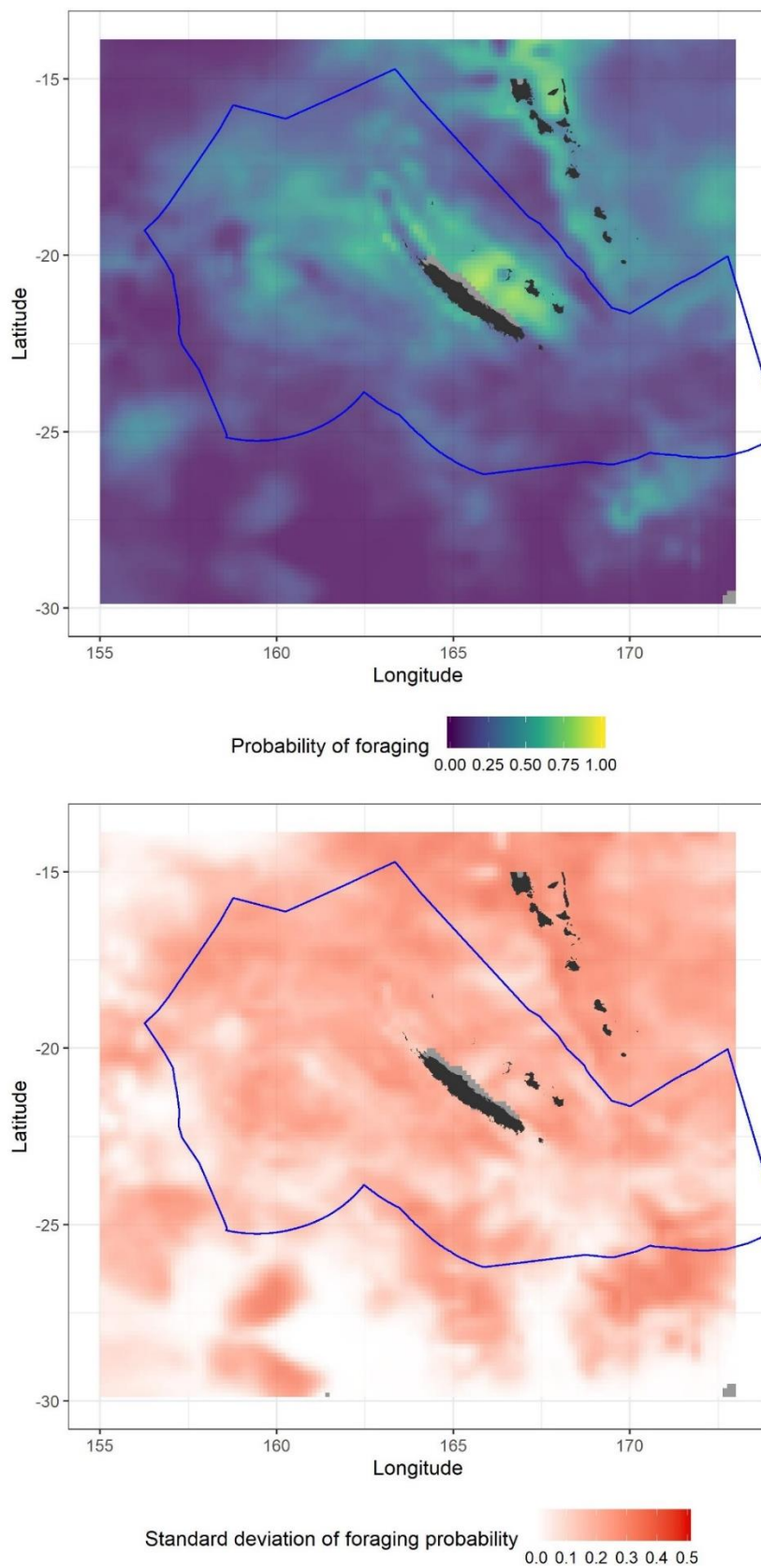


Figure VI-8: Prédiction de la probabilité d'alimentation des puffins fouquet issues du modèle statistique dans la zone maritime entourant la Nouvelle Calédonie (haut) et erreur standard de cette probabilité (bas) moyenné pour les mois de mars et avril 2017, 2018 et 2019. Le trait continu bleu indique les limites de la ZEE calédonienne.

L'écart-type de la probabilité de prédiction met en évidence l'instabilité temporelle des zones d'alimentation des puffins fouquet dans cette étude. Seule la zone côtière à l'Ouest de la Grande Terre apparaît relativement stable d'un mois à l'autre, et d'une année à l'autre, bien que cette zone soit plus ou moins étendue selon la période considérée. Les zones situées au Sud de la ZEE calédonienne apparaissent relativement stables, mais peu propices à l'alimentation des puffins fouquet sur la période étudiée.

VI.3.4. Discussion

En combinant des données de localisation GPS de plusieurs sites et plusieurs années, cette étude offre une analyse poussée de l'habitat marin utilisé par un prédateur supérieur marin. Ces résultats ont des implications fortes pour la protection et la conservation des puffins fouquet nichant en Nouvelle Calédonie, mais également pour une plus large gamme d'espèces dépendant des habitats pélagiques entourant la Nouvelle Calédonie.

L'identification des habitats clés des prédateurs marins a longtemps été réalisée par des analyses de Kernel (Worton 1989), qui permettent de déterminer des probabilités de densité autour des localisations où ces prédateurs s'alimentent ou sont simplement présents. Cependant, cette méthode reste limitée car elle combine des données échantillonnées dans des conditions environnementales qui peuvent varier dans le temps. Ainsi, nous avons préféré dans notre étude utiliser un modèle prédictif d'habitat permettant de prendre en compte les variations environnementales spatiales et temporelles, et de prédire la localisation des habitats clés même dans des périodes auxquelles des données ne sont pas disponibles, voire de prédire l'évolution de ces habitats dans le temps (e.g. Legrand et al. 2016). Cette approche est particulièrement utile pour étudier les milieux pélagiques qui sont généralement fortement dynamiques.

Le modèle prédictif d'habitat présenté coïncide avec les distributions observées des zones d'alimentation pélagiques des puffins fouquet suivis par GPS, suggérant sa performance. La validation croisée et l'AUC indiquent une bonne performance du modèle pour classer les présences et les pseudo-absences, et permet d'identifier certaines des variables océanographiques liées aux comportements d'alimentation des puffins fouquet nichant en Nouvelle Calédonie. Les variables étudiées les plus importantes dans les prédictions du modèle, et donc dans la détermination des zones d'alimentation, sont la distance à la côte, les anomalies du niveau de la mer, la bathymétrie et la profondeur de l'isotherme 20°C. Les effets

importants de la distance à la côte et de la bathymétrie sur la probabilité d'alimentation sont probablement liés au régime alimentaire des puffins, ainsi qu'aux effets de la compétition intra-spécifique. En effet, les puffins fouquet se nourrissent principalement de proies épi- et méso-pélagiques (Komura et al. 2018; Ravache et al. 2020b). Ces proies se retrouvent majoritairement dans les habitats semi-profonds des milieux hauturiers. De plus, les puffins fouquet se nourrissent en association avec des prédateurs sous-marins des milieux hauturiers (Jaquemet et al. 2004; Hebshi et al. 2008; Miller et al. 2018). Enfin, durant les trajets d'auto-provisionnement, les puffins fouquet se nourrissent à des distances plus importantes de leur colonie (McDuie et al. 2015), en partie car la compétition décroît avec la distance à la colonie (Ashmole 1963), ce qui explique l'effet de la distance à la côte. Les anomalies du niveau de la mer permettent d'identifier les tourbillons de méso-échelle, aux bords desquels la productivité primaire tend à augmenter (McGillicuddy et al. 1998; Oschlies & Garçon 1998; Lima et al. 2002). En effet, à méso-échelle dans l'hémisphère sud, les tourbillons cycloniques induisent des remontées d'eau au niveau de leur centre, entraînant des nutriments vers la surface et donc une plus grande concentration en chlorophylle-a (McGillicuddy et al. 1998). Les tourbillons anticycloniques sont à l'inverse plutôt liés à des eaux plus pauvres en nutriment. Il existe également d'autres phénomènes physico-chimiques liés à la présence de ces tourbillons de méso-échelle, tel que l'advection latérale de gradients de production primaire préexistants (Chelton et al. 2011) ou la concentration d'objets ou d'organismes flottants (Dandonneau & Gohin 1984) qui pourraient expliquer l'impact de ces tourbillons sur l'alimentation des puffins fouquet. De plus, des campagnes océanographiques menées dans la ZEE calédonienne ont montré un enrichissement de la productivité primaire sur les bords de nombreux tourbillons (Menkes et al. 2015). Des analyses acoustiques réalisées durant la même étude ont également montré une forte hétérogénéité de la répartition des proies, indiquant l'influence des variables de méso-échelle sur la distribution du micronecton. L'effet relativement plus important des anomalies du niveau de la mer (SLA) comparé à celui de la chlorophylle-a suggère que le lien entre les tourbillons et l'alimentation des puffins est plutôt lié à la concentration de petits organismes par advection qu'à la production primaire. Plusieurs études ont déjà montré l'impact de ces structures océaniques dynamiques sur la présence et le comportement d'alimentation d'oiseaux marins (Weimerskirch et al. 2004; Jacquemet et al. 2014). La profondeur de l'isotherme 20°C est une approximation de la localisation de la thermocline. La profondeur de cette thermocline influe sur le mélange vertical des couches

d'eaux et sur l'apport de nutriments vers la surface. Ainsi, une thermocline proche de la surface indique généralement une productivité primaire accrue en surface, ce qui peut impacter les niveaux trophiques supérieurs par effet « bottom-up » (Benoit-Bird & McManus 2012). De plus, l'isotherme 20°C est également liée à la présence de tourbillons cycloniques ou anticycloniques, responsables d'upwelling (remontée d'eaux profondes vers la surface) ou de downwelling (descente d'eaux superficielles vers le fond) respectivement. Ces phénomènes physiques et leurs implications biologiques peuvent expliquer l'importance de cette variable dans le modèle prédictif, et ont déjà été mis en évidence dans de précédentes études (e.g. Louzao et al. 2011). Enfin, les températures de surface, en partie corrélées avec la profondeur de l'isotherme 20°C (corrélation de 0.5), jouent également un rôle dans la distribution des zones d'alimentation des puffins fouquet. Cela suggère que les changements globaux pourraient affecter la distribution de ces zones, et donc indirectement le succès reproducteur des puffins (Legrand et al. 2016; Osborne et al. 2020).

La plupart des zones de forte probabilité d'alimentation montrent une forte instabilité (écart-type important), illustrant une forte variabilité dans le temps de la localisation des zones d'alimentation prédites. La nature dynamique de la plupart des variables intégrées dans le modèle pourrait expliquer cette importante variabilité spatio-temporelle. Ces résultats confirment la nécessité de prendre en compte la nature dynamique des habitats pélagiques lors de la mise en place de stratégies de conservation pour protéger des espèces très mobiles. Reproduire des projections sur une plus longue période pourrait permettre d'étudier plus en profondeur la stabilité des zones identifiées sur le long terme.

Certaines zones montrent cependant une certaine stabilité temporelle. La côte est de la Grande Terre de Nouvelle Calédonie jusqu'aux îles Loyautés, et l'est de l'archipel Chesterfield-Bellona semblent être des habitats propices à l'alimentation des puffins fouquet, avec une faible variabilité à l'échelle du mois. Ces zones sont également « stables » sur plusieurs mois et sur plusieurs années. Ces caractéristiques font de ces zones deux bonnes candidates pour être désignées comme aires marines à protéger. Les plateaux de Chesterfield et Bellona font déjà l'objet d'une protection dans le Parc Naturel de la Mer de Corail, et ont été placés en « réserve intégrale » et « réserve naturelle » depuis le mois d'Aout 2018, y interdisant tout type de pêche, et nécessitant une autorisation d'accès. Etendre cette protection à la zone hauturière à l'est de ces plateaux permettrait une protection visant également les habitats

pélagiques de cette zone particulièrement riche en biodiversité. En effet, il est actuellement nécessaire de désigner des zones de conservation prioritaires en milieu hauturier au sein du Parc Naturel de la Mer de Corail. Protéger les zones stables identifiées permettrait d'assurer une certaine permanence de la disponibilité de la ressource alimentaire et donc la conservation des puffins fouquet nichant en Nouvelle-Calédonie, mais également de protéger la biodiversité associée avec les habitats clés des prédateurs supérieurs (Louzao et al. 2006). Il est également envisageable de créer des aires marines protégées dynamiques dans l'espace et le temps à partir des variables identifiées (Hobday & Hartmann 2006; Maxwell et al. 2015), bien que leur implémentation soit plus compliquée qu'avec des AMPs classiques.

En conclusion, ce travail a permis de (i) mieux définir les caractéristiques environnementales de l'habitat en mer des puffins fouquet, (ii) d'identifier des zones stables dans le temps permettant de protéger la ressource alimentaire et l'habitat des puffins fouquet, ainsi que la biodiversité plus large qui y est associée, et (iii) de créer un modèle prédictif d'habitat qui permettra de suivre les changements de la distribution de l'espèce dans le temps.

Une des limites de cette étude repose sur l'utilisation de SVMs, qui permettent de réaliser de bonnes prédictions lorsqu'ils sont utilisés pour étudier la distribution spatiale des espèces, mais qui ne permettent pas une interprétation fine des effets de chaque variable (Derville et al. 2018). Ajouter de nouvelles variables dans le modèle comme les valeurs climatologiques de la température de surface, de la chlorophylle-a et de la thermocline permettrait de définir l'échelle spatiale à laquelle les zones d'alimentation sont structurées.

Enfin, il serait intéressant de pouvoir reproduire ce travail en intégrant les données de suivi GPS d'autres oiseaux marins ainsi que d'autres espèces marines afin de pouvoir en comparer les résultats, et valider le caractère bio-indicateur des puffins fouquet.

CHAPITRE VII. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES



VII.1. Acquisition de données sur les oiseaux marins

Cette thèse, précédée d'un stage de 6 mois au sein de la même équipe, a permis la collecte de nombreuses données sur les stratégies d'alimentation chez deux espèces de Procellariiformes nichant en Nouvelle Calédonie. Au total, **244 trajets alimentaires** de **puffins fouquet** provenant de récepteurs GPS ont été collectés pendant la période d'élevage des poussins. Ces trajets ont été récoltés à partir de **124 individus** provenant de **5 sites** différents répartis autour de la Nouvelle Calédonie et ses récifs, sur **3 années** consécutives. Ils représentent un total de **33 265 points GPS**. Durant les missions de terrain, **1082 échantillons** ont été prélevés sur les puffins fouquet afin de réaliser des analyses d'isotopes stables. Parmi ces échantillons, 426 ont déjà été analysés, dont 150 de sang total, 104 de globules rouges, 108 de plasma ainsi que 64 plumes. Des analyses de metabarcoding ADN ont également été réalisées pour cette espèce sur **32 régurgitations** spontanées, permettant d'identifier les proies consommées par cette espèce en Nouvelle-Calédonie. Enfin, la récupération de **27 géolocalisateurs** a permis d'étudier la dispersion et la distribution des populations néo-calédoniennes de puffins fouquet en dehors de la période de reproduction.

En parallèle, de gros efforts ont été déployés afin d'identifier des terriers de **pétrels de Tahiti**. En partant d'une quinzaine de **terriers** identifiés au début de cette thèse, les recherches ont permis d'en localiser plus de **130** supplémentaires. Cela a permis de récolter les toutes premières données de suivi GPS, d'isotopes stables et de metabarcoding de cette espèce dans le monde. Au total, **40 trajets alimentaires** ont été enregistrés à partir de **21 individus** répartis sur 2 sites, et collectés durant 3 années successives. Cela représente **6 335 points GPS** analysés dans cette thèse. Afin de conduire des analyses isotopiques apportant des informations sur le régime trophique du pétrel de Tahiti, **94 échantillons** ont été collectés, dont 25 ont été analysés dans cette thèse. **Six régurgitations spontanées** ont également été récoltées, dont 3 ont été analysées. Enfin, **3 géolocalisateurs** placés sur des pétrels de Tahiti reproducteurs et récupérés l'année suivante (sur les 8 déployés) ont permis de déterminer pour la première fois les mouvements inter-nuptiaux de la population de Nouvelle Calédonie. Par ailleurs, la découvertes de ces terriers ont permis de mener des études sur la phénologie de cette espèce, son succès reproducteur, ainsi que sur la caractérisation de son habitat. Ces derniers résultats ne sont pas présentés dans cette thèse, mais font l'objet d'une seconde thèse menée en parallèle, visant à étudier l'écologie terrestre du pétrel de Tahiti.

D'importants efforts ont également été mis en place pour collecter des données de déplacement du **pétrel de Gould** durant sa période de reproduction. Plusieurs missions ont été dédiées à la recherche de terriers dans la chaîne montagneuse centrale de la Grande Terre, ainsi que deux missions de 2 semaines afin d'équiper des individus de GPS. En raison du passage d'un cyclone, la première mission d'équipement a dû être abandonnée, et la seconde n'a permis de récolter que 4 trajets alimentaires, dont un était incomplet. Un total de 78 échantillons prévus à des analyses isotopiques ainsi que 3 régurgitations ont été collectés chez cette espèce et feront l'objet d'analyses postérieures. Nous avons donc choisi de ne pas présenter ces résultats préliminaires dans cette thèse. Ces travaux ont tout de même permis l'identification d'une cinquantaine de terriers, qui sont maintenant suivis par la Province Sud afin d'étudier la démographie de l'espèce et le succès de reproduction de l'espèce. Des appareils de capture de prédateurs introduits (chats et rats) ont également été mis en place afin de tenter de minimiser leur impact sur la population de pétrel de Gould de cette zone.

Les données récoltées qui n'ont pas encore été analysées feront l'objet d'autres études au sein de notre équipe. Celles-ci seront principalement orientées vers les résultats des analyses isotopiques de ces 3 espèces pendant et en dehors de la période de reproduction afin d'étudier leur régime trophique.

La collecte de données à partir de plusieurs sites contrastés et réalisée sur plusieurs années a permis d'étudier le comportement en mer et le régime trophique du pétrel de Tahiti et du puffin fouquet en prenant en compte la variabilité environnementale, et particulièrement la nature dynamique des variables océanographiques liées à leurs déplacements et leur alimentation (Chapitre III, IV, V & VI). En effet, les habitats utilisés par une même espèce peuvent différer dans le temps ou dans l'espace, même pour des colonies proches les unes des autres, et les études basées sur plusieurs années et plusieurs colonies offrent une meilleure compréhension de la réponse des organismes à la variabilité environnementale (e.g. Ramos et al. 2013; Dean et al. 2015; Ramos et al. 2015; Péron et al. 2018; Bolton et al. 2019). Ces données apportent des informations nouvelles sur les zones d'alimentation utilisées par ces espèces, et ont permis d'étudier la compétition intra- et interspécifique entre populations et entre espèces. Elles permettront de prendre des mesures de conservation adaptées aux espèces étudiées. Enfin, elles ont également servi, grâce à des travaux de modélisation, à prédire les zones favorables à l'alimentation des puffins à partir de plusieurs

variables océanographiques. L'étude de la distribution de ces zones et de leur stabilité temporelle pourrait aider les décisionnaires à mettre en place des zones de protection, en se servant de cette espèce comme bio-indicateur de diversité marine.

VII.2. Stratégies d'alimentation des puffins fouquet en Nouvelle Calédonie

Ces travaux ont permis de mettre en évidence la capacité de déplacement à grande échelle des puffins fouquet durant leur période de reproduction en Nouvelle Calédonie (Chapitre III). La plupart de ces trajets sont concentrés dans la ZEE néo-calédonienne. Bien que ces résultats soient liés à la distance maximale des trajets par rapport à la colonie, ils pourraient également être liés à la forte abondance de proies dans cette zone en lien avec le faible effort de pêche dans les eaux néo-calédoniennes (Allain et al. 2016). Les individus ont atteint des zones situées jusqu'à 819 km de leur colonie (Chapitre III). En comparaison, les distances maximales atteintes par des individus de la même espèce étaient de 670 km à Heron Island (grande barrière de corail, Australie), 495 km dans les eaux subtropicales bordant l'Australie (Miller et al. 2018), et seulement 200 km dans l'océan Indien (Cecere et al. 2013). Ces résultats confirment la bonne capacité des puffins fouquet néo-calédoniens à fournir des informations à grande échelle spatiale, ce qui en fait de bons outils pour être utilisés comme des bio-indicateurs du milieu hauturier néo-calédonien. Les trajets alimentaire visant des zones éloignées de la colonie sont généralement liés à un évitement de la compétition chez les Procellariiformes (e.g. McDuie et al. 2015). En effet, plus un individu se rend loin de sa colonie, plus la compétition pour les ressources avec les autres individus tend à diminuer (effet « halo » ; Ashmole 1963). Chez les espèces non tropicales, les longs trajets servent également à atteindre des zones plus productives (Weimerskirch 2007). Cependant, les zones d'alimentation des puffins fouquet néo-calédoniens ne semblent pas ou peu affectées par la productivité primaire (Chapitre III & VI), suggérant qu'ils cherchent plutôt à se nourrir en association avec d'autres espèces marines, ou que ces zones de forte abondance de proies dépendent d'autres facteurs environnementaux (Au & Pitman 1986; Jaquemet et al. 2004; Miller et al. 2018). Ainsi, les longues distances parcourues et la bi-modalité de la durée des trajets (« dual foraging ») suggèrent une forte compétition entre les individus en lien avec leur nombre très important en Nouvelle Calédonie ainsi que la nature oligotrophe des eaux néo-calédoniennes (Chapitre III; Pandolfi & Bretagnolle 2002; Menkes et al. 2015). Probablement en réponse à cette forte compétition intra-spécifique, les différentes colonies séparent

spatialement leurs zones d'alimentation lors des trajets d'auto-provisionnement (Chapitre III) qui visent généralement des habitats plus favorables afin de permettre aux individus de regagner une bonne condition physique (Weimerskirch et al. 1994; McDuie et al. 2015). Ces résultats, présentés dans le Chapitre III, ont permis de définir les trajets d'auto-provisionnement (i.e. définis comme les trajets > 3 jours), qui ont par la suite été utilisés afin de modéliser l'habitat favorable à leur alimentation.

Les analyses isotopiques réalisées sur les tissus de ces oiseaux ont également permis d'étudier leur niche isotopique et la constance de leur régime alimentaire. Elles ont révélé que la population néo-calédonienne était plutôt généraliste dans le niveau trophique des proies consommées, mais que les individus étaient plutôt spécialistes à court terme (≈ 1 mois ; Chapitre V). Ces différences entre individus pourraient représenter un autre mécanisme permettant de réduire la compétition au sein de la population (Bolnick et al. 2003). Les analyses de metabarcoding ont montré que la plupart des proies identifiées sont des poissons épipélagiques se déplaçant en banc (e.g. Engraulidae sp., Clupeidae sp.) ainsi que de poissons et céphalopodes méso-pélagiques (Chapitre V), ce qui renforce l'idée que les puffins fouquet se nourrissent en association avec des prédateurs sous-marins. Ces derniers rendent les proies accessibles aux puffins lorsqu'ils chassent et les font remonter vers la surface (Clua & Grosvalet 2001). Cependant, des proies méso pélagiques ont également été identifiées dans les contenus stomacaux des puffins fouquet. Certaines de ces proies sont connues pour effectuer une migration verticale vers la surface durant la nuit (e.g. *Thysanopoda* sp., *Enoploteuthis* sp.) et pourraient donc avoir été consommées durant la nuit. Ces résultats, mis en lien avec la proportion non négligeable de recherche de nourriture durant la nuit (Chapitre III), nous a amené à nous interroger sur la capacité des puffins fouquet à se nourrir également la nuit en lien avec la présence de la lune.

Le chapitre IV a permis d'élucider cette part d'alimentation nocturne, ainsi que la présence de proies méso-pélagiques dans les contenus stomacaux des puffins fouquet de Nouvelle Calédonie. L'alimentation nocturne des individus apparaît fortement liée à la présence de la lune durant la nuit, et les individus effectuent des voyages plus longs autour de la pleine lune (Chapitre IV). Ceux-ci pourraient servir à prendre avantage de l'illumination de la lune pour rester en mer et se nourrir également la nuit. Tandis que durant les phases où l'illumination ne permet pas de se nourrir en mer, les oiseaux rentreraient plus fréquemment à la colonie

pour nourrir leur poussin et se reposer sur la colonie. Les analyses isotopiques indiquent un changement des valeurs isotopiques des tissus en lien avec la proportion d'alimentation nocturne. Ces résultats suggèrent que les puffins tireraient avantage de l'illumination de la lune pour accéder à des proies différentes, notamment méso-pélagiques, effectuant une migration verticale durant la nuit. Cependant, du fait d'un échantillonnage des tissus sur plusieurs années et plusieurs colonies, cette relation reste encore incertaine. Ce comportement d'alimentation nocturne, peu observé chez la plupart des autres puffins (Shaffer et al. 2009; Raymond et al. 2010; Ronconi et al. 2010; Matsumoto et al. 2012), pourrait être une autre réponse des puffins fouquet de Nouvelle Calédonie à la forte compétition dans ces eaux oligotrophes durant la reproduction, leur permettant d'étendre leur fenêtre temporelle d'alimentation. Le comportement nocturne de ces oiseaux est à prendre en compte lors de la mise en place de mesures de mitigation des prises accessoires par les pêcheries telles que la mise en place de palangres de nuit. En effet, bien que cette mesure permette de réduire significativement le risque de captures accidentelles, elle est significativement moins efficace lorsque la lune est présente (Jiménez et al. 2020). Il est donc probable que cette mesure d'évitement soit beaucoup moins efficace chez les espèces capables de profiter de l'illumination de la lune pour se nourrir également la nuit.

VII.3. Stratégies d'alimentation du pétrel de Tahiti en Nouvelle Calédonie

Les données récoltées ont également apporté des informations inédites sur la phénologie, les déplacements et le comportement en mer des pétrels de Tahiti durant leur période de reproduction. La reproduction apparaît asynchrone chez cette espèce, ce qui signifie que les individus ne se reproduisent pas tous en même temps de façon saisonnière. Ce comportement asynchrone a déjà été mis en évidence dans de précédentes études (Villard et al. 2006), mais celles-ci se basaient sur le suivi de seulement quelques individus. Nos observations, basées sur un suivi de la phénologie d'une centaine de terriers actifs sur deux années consécutives ont permis de montrer que sur un site donné, les pétrels de Tahiti peuvent se reproduire toute l'année. Les pics de reproduction observés ne semblent pas correspondre à une période particulière puisqu'ils n'ont pas lieu le même mois d'une année à l'autre. La reproduction asynchrone chez les oiseaux marins est plus répandue en milieu tropical, où les saisons sont moins marquées qu'en milieu polaire ou tempéré (Brooke 2004).

Cette thèse a surtout permis de fournir les toutes premières informations sur les caractéristiques des trajets alimentaires des pétrels de Tahiti durant la reproduction. Contrairement aux puffins fouquet, on n'observe pas, contrairement au puffin fouquet, de bimodalité de la durée des trajets (« *dual foraging* ») chez les individus élevant leur poussin en Nouvelle Calédonie. La plupart des trajets durent 3 à 4 jours, et les individus parcourent de longues distances de plusieurs milliers de kilomètres par trajet. Leur vitesse moyenne de déplacement est plus élevée que les puffins, et leurs déplacements sont le plus souvent dépourvus de recherche en aire restreinte (Chapitre V). Ce comportement suggère une recherche opportuniste, basée sur des proies isolées. Les valeurs isotopiques retrouvées dans leurs tissus suggèrent par ailleurs la consommation de proies de haut niveau trophique, et/ou de proies mortes voire en décomposition (Keenan & DeBruyn 2019). Les données de metabarcoding ADN indiquent la présence de plusieurs espèces de proies généralement inféodées aux milieux bathypélagiques. Ensemble, ces résultats suggèrent la consommation de proies mortes trouvées à la surface (Chapitre V). Cela confirme les suppositions de Spear & Ainley (1998) qui suggéraient que le bec robuste du pétrel de Tahiti était probablement une adaptation évolutive leur permettant d'arracher la chair de proies trop grosses pour être avalées en entier. Ce comportement pourrait les amener à se nourrir de rejets de pêche. Il serait utile d'étudier les associations entre les bateaux de pêche et les comportements d'alimentation des pétrels de Tahiti, afin d'estimer le risque de captures accidentelles. Ces données de déplacement permettent d'estimer quelle est la taille des aires nécessaires à la protection de l'habitat marin de cette espèce (Oppel et al. 2018). Elles permettent également d'identifier des zones fréquemment visitées par les pétrels de Tahiti nichant en Nouvelle Calédonie. Par exemple, les individus de l'îlot Némou, qui représentent la plus importante colonie de pétrel de Tahiti connue à ce jour (130 terriers identifiés), semblent rechercher fréquemment de la nourriture au large des côtes des îles Loyautés. Protéger ces zones permettrait d'éviter les prises accidentelles de ces oiseaux, et protéger également leur habitat en mer.

Bien que la niche isotopique des pétrels de Tahiti étudiés soit étroite, la compétition intra-spécifique semble faible en Nouvelle Calédonie chez cette espèce, puisque les zones d'alimentation des colonies se recouvrent très peu (Chapitre V). Leur reproduction asynchrone induit une ségrégation temporelle de leur présence en Nouvelle Calédonie,

réduisant également la compétition intra-spécifique pour l'alimentation en mer. De plus, leur dispersion à large échelle permet de réduire la compétition entre individus d'une même colonie (Ashmole 1963).

VII.4. Compétition interspécifique entre les pétrels de Tahiti et les puffins fouquet nichant en Nouvelle Calédonie

Les différences comportementales et trophiques entre les espèces semblent induire une faible compétition entre ces deux espèces (Chapitre V). Leurs stratégies de recherche de proies sont différentes, les pétrels de Tahiti parcourant de longues distances à une vitesse plus élevée, et les puffins fouquet utilisant des aires de recherche restreintes le long de leurs trajets. Les analyses isotopiques et le metabarcoding indiquent que les deux espèces ciblent des proies différentes, situés à des niveaux trophiques distincts. De plus, la reproduction asynchrone du pétrel de Tahiti induit une réduction du chevauchement des périodes de reproduction. Cette faible compétition pourrait en partie expliquer les effectifs relativement nombreux de pétrels de Tahiti nichant en Nouvelle Calédonie, malgré la présence de très nombreux puffins fouquet (i.e. > 500 000 couples).

L'objectif premier de cette thèse était donc d'apporter des connaissances fondamentales sur les déplacements en mer et le régime alimentaire de ces deux espèces de Procellariidés nichant en Nouvelle Calédonie, sur les mécanismes de compétition intra- et interspécifique durant la période de reproduction et sur les facteurs extrinsèques influençant la recherche alimentaire. Le second objectif visait à utiliser les connaissances acquises sur le déplacement de ces espèces afin de pouvoir déterminer des aires marines pélagiques regroupant une forte biodiversité dans le Parc Naturel de la Mer de Corail.

VII.5. Détermination de zones de forte biodiversité dans le Parc Naturel de la Mer de Corail à partir des données de déplacement de puffins fouquet

De nombreuses espèces d'oiseaux marins, dont les puffins fouquet, sont connus pour se nourrir en groupes multi-spécifiques (Götmark et al. 1986; Ballance & Pitman 1999; Spear et al. 2007). Ils peuvent se servir de la présence d'autres oiseaux marins afin de détecter des proies, parfois à plusieurs dizaines de kilomètres de distance (Haney et al. 1992). En outre les attaques répétées par plusieurs cohortes de prédateurs sur les bancs de proies les désorganisent et permettent une meilleure efficacité de capture par les prédateurs (Götmark

et al. 1986; Thiebault et al. 2016). Ainsi, les zones d'alimentation principalement utilisées par les puffins fouquet sont potentiellement intéressantes pour d'autres espèces d'oiseaux nichant en Nouvelle Calédonie et se nourrissant en haute mer. Les oiseaux marins se nourrissent également en association avec d'autres espèces marines telles que les cétacés, les thons, et d'autres espèces de poissons prédateurs (Au & Pitman 1986, 1988; Hebshi et al. 2008; Thiebault et al. 2016). Cette association est particulièrement importante en milieu tropical, et chez les espèces plongeant peu profond telles que le puffin fouquet (Burger 2001; Jaquemet et al. 2004; Hebshi et al. 2008). Cette espèce se nourrissant majoritairement de proies se déplaçant en banc comme les anchois ou les sardines (Chapitre V), sa distribution en mer dépend de l'abondance, la distribution et la composition de la communauté de ces proies. De plus, parce qu'ils constituent 95 % de la biomasse des oiseaux marins dans le lagon sud de Nouvelle Calédonie (Pandolfi & Bretagnolle 2002), les puffins fouquet représentent une partie importante de la biodiversité néo-calédonienne et leur forte abondance leur confère un rôle écologique important, notamment pas le transport de nutriments (Graham et al. 2018). L'abondance et l'accessibilité aisée comparée aux autres espèces marines font du puffin fouquet bio-indicateur pour mettre en évidence des zones d'abondance élevée de proies et pour identifier l'habitat marin d'une large gamme d'espèces. Protéger ces zones permettrait ainsi de protéger cette espèce emblématique de Nouvelle Calédonie au rôle fonctionnel important, ainsi que les autres espèces d'oiseaux, de cétacés et de poissons se nourrissant en association avec elle.

Etant donnée la nature dynamique des écosystèmes pélagiques, particulièrement en milieu tropical, utiliser simplement les zones d'alimentation des oiseaux à un instant donné ne permet pas d'assurer que ces zones soient stables dans le temps (Weimerskirch 2007). De plus, ces zones dépendent de la distance à la colonie, puisque les individus doivent revenir à leur terrier pour nourrir leur poussin durant la période d'élevage. Des modèles statistiques prédictifs basés sur des variables océanographiques journalières ou hebdomadaires ont permis d'identifier l'habitat pélagique dynamique ciblé par les puffins fouquet durant les trajets d'auto-approvisionnement (Chapitre VI), qui visent les zones de plus forte abondances de proies (Weimerskirch et al. 1994; McDuie et al. 2015). L'apprentissage du modèle a été réalisé sur plusieurs années et plusieurs sites, ce qui permet d'obtenir une bonne représentation des conditions environnementales rencontrées par les oiseaux durant leurs

trajets alimentaires (Ramos et al. 2013, 2015; Péron et al. 2018). Le modèle statistique permet ensuite de projeter ces habitats favorables à une large échelle.

Ces travaux ont permis d'identifier des zones représentant des habitats marins favorables à l'alimentation des puffins fouquet, et représentant potentiellement une forte biodiversité marine (voir Chapitre VI). Ces zones sont caractérisées principalement par la distance aux côtes les plus proches, la bathymétrie, la profondeur de l'isotherme 20°C et les anomalies du niveau de la mer. Ces deux premières variables sont probablement liées au type de proies pélagiques ciblées par cette espèce (Chapitre V, Komura et al. 2018). Les deux dernières sont liées à des phénomènes de circulation océanographiques pouvant influencer sur la productivité primaire et la distribution des proies, et donc indirectement des oiseaux marins (McGillicuddy et al. 1998; Lima et al. 2002; Bost et al. 2009; Kai et al. 2009; Sabarros et al. 2009; Jaquemet et al. 2014; Bon et al. 2015; Menkes et al. 2015).

Les zones identifiées sont partiellement liées à des caractéristiques hydrographiques éphémères, ce qui les rend instables dans le temps, comme le démontre la forte variabilité temporelle des zones prédites par le modèle. L'utilisation de zones éphémères pour l'alimentation des oiseaux marins a déjà été démontrée (Hyrenbach et al. 2006; Vilchis et al. 2006; Kai et al. 2009). C'est particulièrement le cas en milieu tropical, où l'environnement et la distribution des ressources semblent moins prévisibles que dans les zones polaires ou tempérées (Weimerskirch 2007). La protection d'habitats aussi instables pose des problèmes en termes de détermination d'aires à protéger. Générer des prédictions sur un plus long terme, par exemple sur les 20 dernières années, permettrait de vérifier la stabilité des zones sur une plus large échelle temporelle. Cela pourrait éventuellement permettre d'identifier des zones instables à court terme, mais qui réapparaîtraient régulièrement.

Quelques zones restent cependant stables, et semblent être propices à l'alimentation durant les trois années modélisées dans cette thèse (2017 à 2019). Elles sont situées à l'Est de la Grande Terre, à proximité des îles Loyautés (Fig. VI-8). Ces zones sont également particulièrement utilisées par les pétrels de Tahiti pour se déplacer et se nourrir (Chapitre V). Leur protection permettrait de protéger à la fois l'habitat marin des puffins fouquet nichant en Nouvelle-Calédonie, ainsi que des nombreux autres oiseaux marins, cétacés et poissons se nourrissant des mêmes proies.

VII.6. Conclusion et perspectives

Un des défis majeur de cette thèse était d'arriver à désigner des aires marines présentant une forte biodiversité, à partir des déplacements d'un prédateur supérieur fortement mobile et indicateur de la présence d'autres espèces. La zone située entre la côte Est de la Grande Terre et les îles Loyautés semble être une bonne candidate puisqu'elle reste un habitat à peu près stable durant la période étudiée. Il apparaît cependant dans nos résultats que la distribution de la plupart des zones d'alimentation dépend de caractéristiques océanographiques éphémères qui persistent peu dans le temps à l'échelle considérée. Il est envisageable de déterminer des aires marines protégées dynamiques dans l'espace et dans le temps. Celles-ci pourraient être mise à jour régulièrement à partir de l'évolution des habitats identifiés (Hyrenbach et al. 2000; Game et al. 2009). Il serait également intéressant de vérifier la stabilité des habitats sur un plus long terme. Cela requiert de simuler sur plusieurs décennies les projections du modèle utilisé ici. Ces nouvelles prédictions seront ajoutées à la publication en cours de préparation (Chapitre VI), ainsi que les données de déplacement des puffins provenant du site de Temrock, étudié en 2014 (Chapitre III). Ces données n'ont pas encore été intégrées dans cette première version car leur analyse nécessite l'extraction des variables environnementales pour cette période. Cela représente une grande quantité de données, et les temps de téléchargement et de calcul associés sont particulièrement chronophages. La publication en cours de préparation (Chapitre VI) présentera également un aspect plus méthodologique. En effet, afin de modéliser l'habitat d'alimentation des puffins fouquet, nous avons commencé par utiliser des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) et des modèles additifs généralisés mixtes (GAMM), qui n'ont pas permis de définir avec précision les habitats d'alimentation. Les sorties et les performances des différents modèles seront calculés et discutés dans cette future publication (e.g. Derville et al. 2018).

Intégrer les données de distribution d'autres espèces d'oiseaux et d'autres groupes, comme les thons et les cétacés, permettrait également une meilleure définition des zones d'importance écologique dans le Parc Naturel de la Mer de Corail (Block et al. 2011; Nur et al. 2011; Arcos et al. 2012; Hindell et al. 2020). Il serait par exemple intéressant de reproduire ce travail en utilisant les données de déplacement du pétrel de Tahiti collectés durant cette thèse, ainsi que des données de fous bruns et fous à pieds rouges collectées en 2014 (Weimerskirch, données non publiées). Comme les pétrels de Tahiti sont présents toute

l'année en Nouvelle Calédonie, du fait de leur reproduction asynchrone (Chapitre V), ils pourraient servir d'indicateur de zones d'importance écologique tout au long de l'année, et pas seulement sur une période restreinte. De plus, comme les capacités de déplacement et l'alimentation des quatre espèces sont différentes (Chapitre V, Ballance & Pitman 1999; Weimerskirch et al. 2009; Mendez et al. 2017), elles permettraient d'identifier différents types d'habitat liés à différents types de proies. Utiliser des données de distribution ou d'alimentation d'autres espèces permettrait d'estimer l'habitat pélagique d'une plus grande partie de la communauté d'oiseaux marins de Nouvelle Calédonie (Montevecchi et al. 2012; Dias et al. 2017). Coupler ces prédictions avec l'habitat pélagique identifié chez d'autres espèces sous-marines comme les cétacés (e.g. données de la campagne REMMOA (Laran et al. 2016) ou les thons (e.g. données de captures des pêcheries), permettrait de déterminer les zones présentant un intérêt écologique majeur pour de nombreuses espèces (Lascelles et al. 2016; Hindell et al. 2020). Ainsi, cela permettrait de fournir des informations aux gestionnaires afin de déterminer des aires marines protégées basées sur des critères scientifiques visant à maximiser les bénéfices pour la biodiversité.

Etudier la relation entre les habitats d'alimentation prédits et la distribution de l'effort de pêche dans la ZEE calédonienne permettrait également d'estimer le risque de capture accidentelle par les bateaux de pêche (Le Corre et al. 2012), particulièrement si la Nouvelle Calédonie décide d'augmenter les effectifs de sa flotte. Il serait également possible de prédire l'évolution de la distribution des habitats potentiels des espèces suivies en utilisant les scénarios de projection climatique (RCPs ; Legrand et al. 2016; Krüger et al. 2018), afin de déterminer l'impact des changements globaux sur l'habitat marins des oiseaux marins. En effet, des températures de surface anormalement élevées peuvent impacter le comportement alimentaire des oiseaux marins et par conséquent diminuer leur succès de reproduction (Smithers et al. 2003; Peck et al. 2004). La population de puffin fouquet de la presqu'île de Pindaï a fait l'objet d'un suivi démographique et de succès reproducteur sur plusieurs années (données non publiées). Relier ces données avec la proximité des habitats estimés par notre modèle permettrait d'estimer l'impact des variations climatiques océanographiques sur le succès reproducteur des puffins nichant en Nouvelle Calédonie. Il serait particulièrement intéressant de comparer les habitats et le succès reproducteur de cette population durant des événements climatiques importants (e.g. la niña ou el niño).

RÉFÉRENCES

- Aarts G, MacKenzie M, McConnell B, Fedak M, Matthiopoulos J. 2008. Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* **31**:140–160.
- Adams J, Felis JJ, Czapanskiy M, Carle RD, Hodum PJ. 2019. Diving behavior of Pink-footed Shearwaters *Ardenna creatopus* rearing chicks on Isla Mocha, Chile. *Marine Ornithology* **47**:17–24.
- Agafonkin V, Thieurmel B. 2017. *suncalc*: Compute Sun Position, Sunlight Phases, Moon Position and Lunar Phase. R package version 0.4.
- Allain V, Pilling GM, Williams PG, Harley S, Nicol S, Hampton J. 2016. Overview of tuna fisheries, stock status and management framework in the Western and Central Pacific Ocean. Pages 19–48 *Fisheries in the Pacific: The Challenges of Governance and Sustainability*.
- Alonso H, Granadeiro JP, Waap S, Xavier J, Symondson WOC, Ramos JA, Catry P. 2014a. An holistic ecological analysis of the diet of Cory's shearwaters using prey morphological characters and DNA barcoding. *Molecular Ecology* **23**:3719–3733.
- Alonso H, Granadeiro JP, Waap S, Xavier J, Symondson WOC, Ramos JA, Catry P. 2014b. An holistic ecological analysis of the diet of Cory's shearwaters using prey morphological characters and DNA barcoding. *Molecular Ecology* **23**:3719–3733.
- Anderson DJ, Ricklefs R. 1987. Radio-tracking masked and blue-footed boobies (*Sula* spp.) in the Galapagos Islands. *National Geographic Research* **3**:152–163.
- Anderson ORJ, Small CJ, Croxall JP, Dunn EK, Sullivan BJ, Yates O, Black A. 2011. Global seabird bycatch in longline fisheries. *Endangered Species Research* **14**:91–106.
- Arcos JM, Bécares J, Villero D, Brotons L, Rodríguez B, Ruiz A. 2012. Assessing the location and stability of foraging hotspots for pelagic seabirds: An approach to identify marine Important Bird Areas (IBAs) in Spain. *Biological Conservation* **156**:30–42.
- Ashmole NP. 1963. The Regulation of Numbers of Tropical Oceanic Birds. *Ibis* **103** b:458–473.
- Ashmole NP. 1971. Seabird ecology and the marine environment. Pages 223–286 in D. Farner, D. King, and K. Parkes, editors. *Avian biology*, Vol 1. Academic Press, New York.
- Au DW, Pitman RL. 1988. Seabird relationships with tropical tunas and dolphins. Pages 174–209 *Seabirds and Other Marine Vertebrates*. Columbia University Press, New York.
- Au DW, Pitman RL. 1986. Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor* **88**:304–317.
- Baduini CL. 2002. Parental provisioning patterns of wedge-tailed shearwaters and their relation to chick body condition. *The Condor* **104**:823.

- Baduini CL, Hyrenbach KD. 2003. Biogeography of procellariiform foraging strategies: Does ocean productivity influence provisioning? *Marine Ornithology* **31**:101–112.
- Bakun A. 1996. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. Page Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics California. la Jolla, CA.
- Ballance LT, Pitman RL. 1999. Foraging ecology of tropical seabirds. Pages 2057–2071 in N. J. Adams and R. . Slotow, editors. Proc. 22 Int. Ornithol. Congr, Durban. Johannesburg.
- Ballance LT, Pitman RL, Fiedler PC. 2006. Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* **69**:360–390.
- Ballance LT, Pitman RL, Spear LB, Fiedler PC. 2002. Investigations into temporal patterns in distribution, abundance and habitat relationships within seabird communities of the eastern tropical Pacific. Page NOAA Administrative Report LJ-02-17 (79 pp.): Available from: Southwest Fisheries Science Center, 8604 La Jolla Shores Drive, La Jolla, CA 92037, and at http://swfsc.nmfs.noaa.gov/IDCPA/TunaDol_rep/.
- Bartumeus F, Da Luz MGE, Viswanathan GM, Catalan J. 2005. Animal search strategies: A quantitative random-walk analysis. *Ecology* **86**:3078–3087.
- Baudat-Franceschi J. 2012. Etat de conservation des oiseaux marins et des rapaces nicheurs du « Grand Lagon Sud ». Données non publiées, Société Calédonienne d'Ornithologie:125 pages.
- Baudat-Franceschi J, Spaggiari J, Barré N. 2013. Oiseaux Nicheurs d'Intérêt Pour la Conservation. Chapitre 6. Page Conservation International.
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, Macleod H. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* **73**:1007–10012.
- Bearhop S, Phillips RA, McGill R, Cherel Y, Dawson DA, Croxall JP. 2006. Stable isotopes indicate sex-specific and longer-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **311**:157–164.
- Behaviour A. 2020. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching **159**:I–XI.
- Bell JD, Reid C, Batty MJ, Lehodey P, Rodwell L, Hobday AJ, Johnson JE, Demmke A. 2013. Effects of climate change on oceanic fisheries in the tropical Pacific: Implications for economic development and food security. *Climatic Change* **119**:199–212.
- Benhamou S. 1992. Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology* **159**:67–81.
- Benhamou S, Collet J. 2015. Ultimate failure of the Lévy Foraging Hypothesis: Two-scale searching strategies outperform scale-free ones even when prey are scarce and cryptic. *Journal of Theoretical Biology* **387**:221–227.

- Bennison A, Bearhop S, Bodey TW, Votier SC, Grecian WJ, Wakefield ED, Hamer KC, Jessopp M. 2018. Search and foraging behaviors from movement data: A comparison of methods. *Ecology and Evolution* **8**:13–24.
- Benoit-Bird KJ, Au WWL, Wisdom DW. 2009. Nocturnal light and lunar cycle effects on diel migration of micronekton. *Limnology and Oceanography* **54**:1789–1800.
- Benoit-Bird KJ, McManus MA. 2012. Bottom-up regulation of a pelagic community through spatial aggregations. *Biology Letters* **8**:813–816.
- Berthold P. 2001. Bird migration: a general survey. Page (Demand OUP on, editor).
- BirdLife International. 2018. State of the world's birds: taking the pulse of the planet. Page BirdLife International.
- Bivand R, Rundel C. 2018. Interface to Geometry Engine - Open Source ('GEOS').
- Block BA et al. 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature* **475**:86–90. Nature Publishing Group.
- Boecklen WJ, Yarnes CT, Cook BA, James AC. 2011. On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**:411–440.
- Bolger AM, Lohse M, Usadel B. 2014. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics* **30**:2114–2120.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Araújo MS, Persson L. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:10075–10079.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* **161**:1–28.
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM, Svanback R. 2002. Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology* **83**:2936--2941.
- Bolton M. 1995. Experimental evidence for regulation of food delivery to storm petrel, *Hydrobates pelagicus*, nestlings: the role of chick body condition. *Animal Behaviour* **50**:231–236.
- Bolton M, Conolly G, Carroll M, Wakefield ED, Caldow R. 2019. A review of the occurrence of inter-colony segregation of seabird foraging areas and the implications for marine environmental impact assessment. *Ibis* **161**:241–259.
- Bon C, Della Penna A, d'Ovidio F, Y P Arnould J, Poupart T, Bost C-A. 2015. Influence of oceanographic structures on foraging strategies: Macaroni penguins at Crozet Islands. *Movement ecology* **3**:32. Movement Ecology.

- Bonnaud E, Berger G, Bourgeois K, Legrand J, Vidal E. 2012. Predation by cats could lead to the extinction of the mediterranean endemic Yelkouan Shearwater *Puffinus yelkouan* at a major breeding site. *Ibis* **154**:566–577.
- Borsa P, Pandolfi M, Andréfouët S, Bretagnolle V. 2010. Breeding Avifauna of the Chesterfield Islands, Coral Sea: Current Population Sizes, Trends, and Threats. *Pacific Science* **64**:297–314.
- Bost CA, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin JB, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H. 2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems* **78**:363–376. Elsevier B.V.
- Bourgeois K. 2020. Oiseaux marins, sentinelles des milieux terrestres et océaniques. ECOMBI **Rapport no:33p**.
- Bourgeois K, Dromzée S, Vidal É, Legrand J. 2008. Yelkouan shearwater *Puffinus yelkouan* presence and behaviour at colonies: not only a moonlight question. *Comptes Rendus Biologies* **331**:88–97.
- Boussarie G et al. 2018. Environmental DNA illuminates the dark diversity of sharks. *Science Advances* **4**.
- Boyer F, Mercier C, Bonin A, Le Bras Y, Taberlet P, Coissac E. 2016. obitools: A unix-inspired software package for DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources* **16**:176–182.
- Braley M, Goldsworthy SD, Page B, Steer M, Austin JJ. 2010. Assessing morphological and DNA-based diet analysis techniques in a generalist predator, the arrow squid *Nototodarus gouldi*. *Molecular Ecology Resources* **10**:466–474.
- Bretagnolle V. 1990. Effet de la lune sur l'activité des pétrels (classe Aves) aux îles Salvages (Portugal). *Canadian Journal of Zoology* **68**:1404–1409.
- Bretagnolle V. 2001. Le Pétrel de la Chaîne *Pterodroma (leucoptera) caledonica*: Statut et Menaces. Unpublished report for Province Sud, Nouméa, New Caledonia.
- Bretagnolle V, Attié C, Mougeot F. 2000. Audubon's Shearwaters *Puffinus Iherminieri* on Reunion Island, Indian Ocean: behaviour, census, distribution, biometrics and breeding biology. *Ibis* **142**:399–412.
- Bretagnolle V, Attié C, Pasquet E. 1998. CYTOCHROME-B EVIDENCE FOR VALIDITY AND PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF PSEUDOBULWERIA AND BULWERIA (PROCELLARIIDAE) THE GENUS PSEUDOBULWERIA, first proposed. *The Auk* **115**:188–195.
- Bridge ES et al. 2011. Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience* **61**:689–698.
- Bried J, Magalhães MC, Bolton M, Neves VC, Bell E, Pereira JC, Aguiar L, Monteiro LR, Santos RS. 2009. Seabird Habitat restoration on praia islet, Azores Archipelago. *Ecological Restoration* **27**:27–36.

- Brinton E. 1967. Vertical migration and avoidance capability of euphausiids in the California Current. *Limnology and Oceanography* **12**:451–483.
- Brodier S, Pisanu B, Villers A, Pettex E, Lioret M, Chapuis JL, Bretagnolle V. 2011. Responses of seabirds to the rabbit eradication on Ile Verte, sub-Antarctic Kerguelen Archipelago. *Animal Conservation* **14**:459–465.
- Brooke M. 2004. *Albatrosses and Petrels across the world*. Oxford University Press, Oxford.
- Brown R. 1828. A brief account of microscopical observations made in the months of June, July and August 1827, on the particles contained in the pollen of plants; and on the general existence of active molecules in organic. *New Series* **4**:161–173.
- Burger AE. 2001. Diving Depths of Shearwaters. *The Auk* **118**:755–759.
- Burger AE, Shaffer SA. 2008. Application of tracking and data-logging technology in research and conservation of seabirds. *The Auk* **125**:253–264.
- Byrd GV, Moriarty DI, Brady BG. 1983. Breeding biology of Wedge-tailed Shearwaters at Kilauea Point, Hawaii. *The Condor* **85**:292–296.
- Cairns DK. 1988. Seabirds as Indicators of Marine Food Supplies. *Biological Oceanography* **5**:261–271.
- Calenge C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* **197**:516–519.
- Calenge C. 2013. “Package adehabitatLT” Analysis of animal movements.
- Carey MJ, Phillips RA, Silk JRD, Shaffer SA. 2014. Trans-equatorial migration of Short-tailed Shearwaters revealed by geolocators. *Emu* **114**:352–359.
- Carreiro AR, Paiva VH, Medeiros R, Franklin KA, Oliveira N, Fagundes AI, Ramos JA. 2020. Metabarcoding, stable isotopes, and tracking: unraveling the trophic ecology of a winter-breeding storm petrel (*Hydrobates castro*) with a multimethod approach. *Marine Biology* **167**:1–13. Springer Berlin Heidelberg.
- Catry T, Ramos JA, Jaquemet S, Faulquier L, Berlincourt M, Hauselmann A, Pinet P, Corre M Le. 2009a. Comparative foraging ecology of a tropical seabird community of the Seychelles, western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **374**:259–272.
- Catry T, Ramos JA, Le Corre M, Phillips RA. 2009b. Movements, at-sea distribution and behaviour of a tropical pelagic seabird: The wedge-tailed shearwater in the western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **391**:231–242.
- Ceccarelli DM et al. 2013. *The Coral Sea. Physical Environment, Ecosystem Status and Biodiversity Assets*. Pages 213–290 *Advances in Marine Biology*. Academic Press.
- Ceccarelli DM. 2019. Chapter 31 - The Coral Sea. Page World Seas: an Environmental Evaluation (Second Edition).

- Cecere JG et al. 2018. Spatial segregation of home ranges between neighbouring colonies in a diurnal raptor. *Scientific Reports* **8**:11762.
- Cecere JG, Calabrese L, Rocamora G, Catoni C. 2013. Movement Patterns and Habitat Selection of Wedge-tailed Shearwaters (*Puffinus pacificus*) Breeding at Aride Island, Seychelles. *Waterbirds* **36**:432–437.
- Ceia FR, Paiva VH, Garthe S, Marques JC, Ramos JA. 2014. Can variations in the spatial distribution at sea and isotopic niche width be associated with consistency in the isotopic niche of a pelagic seabird species? *Marine Biology* **161**:1861–1872.
- Ceia FR, Phillips RA, Ramos JA, Cherel Y, Vieira RP, Richard P, Xavier JC. 2012. Short- and long-term consistency in the foraging niche of wandering albatrosses. *Marine Biology* **159**:1581–1591.
- Ceia FR, Ramos JA. 2015. Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. *Marine Biology* **162**:1923–1938. Springer Berlin Heidelberg.
- Charnov EL. 1976. Optimal foraging theory: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* **9**:129–136.
- Chelton DB, Schlax MG, Samelson RM. 2011. Global observations of nonlinear mesoscale eddies. *Progress in Oceanography* **91**:167–216. Elsevier Ltd.
- Cherel Y, Connan M, Jaeger A, Richard P. 2014. Seabird year-round and historical feeding ecology: Blood and feather $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values document foraging plasticity of small sympatric petrels. *Marine Ecology Progress Series* **505**:267–280.
- Cherel Y, Corre M Le, Jaquemet S, Ménard F, Richard P, Weimerskirch H. 2008. Resource partitioning within a tropical seabird community: New information from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* **366**:281–291.
- Cherel Y, Hobson KA. 2007. Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: A tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **329**:281–287.
- Cherel Y, Hobson KA, Weimerskirch H. 2000. Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia* **122**:155–162.
- Cherel Y, Quillfeldt P, Delord K, Weimerskirch H. 2016. Combination of at-sea activity, geolocation and feather stable isotopes documents where and when seabirds molt. *Frontiers in Ecology and Evolution* **4**:3.
- Choy CA, Popp BN, Hannides CCS, Drazen JC. 2015. Trophic structure and food resources of epipelagic and mesopelagic fishes in the north pacific subtropical Gyre ecosystem inferred from nitrogen isotopic compositions. *Limnology and Oceanography* **60**:1156–1171.
- Cianchetti-Benedetti M, Becciu P, Massa B, Dell’Omo G. 2018. Conflicts between touristic recreational activities and breeding shearwaters: short-term effect of artificial light and

- sound on chick weight. *European Journal of Wildlife Research* **64**. *European Journal of Wildlife Research*.
- Clay TA, Opper S, Lavers JL, Phillips RA, De M, Brooke L. 2019. Divergent foraging strategies during incubation of an unusually wide-ranging seabird, the Murphy's petrel. *Marine Biology* **166**. Springer Berlin Heidelberg.
- Clua É, Grosvalet F. 2001. Mixed-species feeding aggregation of dolphins, large tunas and seabirds in the Azores. *Aquatic Living Resources* **14**:11–18.
- Congdon BC, Krockenberger AK, Smithers B V. 2005. Dual-foraging and co-ordinated provisioning in a tropical Procellariiform, the wedge-tailed shearwater. *Marine Ecology Progress Series* **301**:293–301.
- Connors MG, Hazen EL, Costa DP, Shaffer SA. 2015. Shadowed by scale: subtle behavioral niche partitioning in two sympatric, tropical breeding albatross species. *Movement Ecology* **3**:28. *Movement Ecology*.
- Corman AM, Mendel B, Voigt CC, Garthe S. 2016. Varying foraging patterns in response to competition? A multicolony approach in a generalist seabird. *Ecology and Evolution* **6**:974–986.
- Cortes C, Vapnik V. 1995. Support-Vector Networks. *Machine learning* **20**:273–297.
- Croll DA, Maron JL, Estes JA, Danner EM, Byrd G V. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science* **307**:1959–1961.
- Croxall JP, Butchart SHM, Lascelles B, Stattersfield AJ, Sullivan B, Symes A, Taylor P. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International* **22**:1–34.
- Croxall JP, Silk JRD, Phillips RA, Afanasyev V, Briggs DR. 2005. Global Circumnavigations: Tracking Year-Round Ranges of Nonbreeding Albatrosses. *Science* **307**:249–250.
- Cruz-Flores M, Militão T, Ramos R, Gonzalez-Solis J. 2018. Using marine isoscapes to infer movements of oceanic migrants: The case of Bulwer's petrel, *Bulweria bulwerii*, in the Atlantic Ocean. *PLoS ONE* **13**:1–13.
- Cruz SM, Hooten M, Huyvaert KP, Proan CB, Anderson DJ, Afanasyev V, Wikelski M. 2013. At-Sea Behavior Varies with Lunar Phase in a Nocturnal Pelagic Seabird, the Swallow-Tailed Gull. *PLoS ONE* **8**:e56889.
- Cury PM et al. 2011. Global Seabird Response to Forage Fish Depletion—One-Third for the Birds. *Science* **334**:1703–1706.
- Cuthbert R, Fletcher D, Davis LS. 2001. A sensitivity analysis of Hutton's shearwater: Prioritizing conservation research and management. *Biological Conservation* **100**:163–172.
- d'Ovidio F, Fernández V, Hernández-García E, López C. 2004. Mixing structures in the

- Mediterranean Sea from finite-size Lyapunov exponents. *Geophysical Research Letters* **31**:1–4.
- Dandonneau Y, Gohin F. 1984. Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern tropical Pacific (14 to 32°S, 160 to 175°E). *Deep Sea Research Part A, Oceanographic Research Papers* **31**:1377–1393.
- De Barba M, Miquel C, Boyer F, Mercier C, Rioux D, Coissac E, Taberlet P. 2014. DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment: application to omnivorous diet. *Molecular Ecology Resources* **14**:306–323.
- de Grissac S, Bartumeus F, Cox SL, Weimerskirch H. 2017. Early-life foraging : Behavioral responses of newly fledged albatrosses to environmental conditions. *Ecology and Evolution* **7**:6766–6778.
- de Grissac S, Börger L, Guitteaud A, Weimerskirch H. 2016. Contrasting movement strategies among juvenile albatrosses and petrels. *Scientific Reports* **6**:26103. Nature Publishing Group.
- De Naurois R. 1978. Procellariidae reproducteurs en Nouvelle- Calédonie pendant l'été austral. *C. R. Acad. Sci. Paris* **287**:269–271.
- Dean B, Kirk H, Fayet A, Shoji A, Freeman R, Leonard K, Perrins CM, Guilford T. 2015. Simultaneous multi-colony tracking of a pelagic seabird reveals cross-colony utilization of a shared foraging area. *Marine Ecology Progress Series* **538**:239–248.
- Dehnhard N, Achurch H, Clarke J, Michel LN, Southwell C, Sumner MD, Eens M, Emmerson L. 2020. High inter- and intraspecific niche overlap among three sympatrically breeding, closely related seabird species: Generalist foraging as an adaptation to a highly variable environment? *Journal of Animal Ecology* **89**:104–119.
- del Hoyo J, Collar NJ, Christie DA, Elliott A, Fishpool LDC. 2014. *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Volume 1: Non-passerines*. Page Choice Reviews Online Lynx Edici. Barcelona, Spain and Cambridge, UK.
- del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. 1992. *Handbook of the Birds of the World. Vol.1. Ostrich to Ducks*. Page Lynx editions, Barcelona.
- DeNiro MJ, Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**:495–506.
- Derville S, Torres LG, Iovan C, Garrigue C. 2018. Finding the right fit: Comparative cetacean distribution models using multiple data sources and statistical approaches. *Diversity and Distributions*:1–17.
- Descamps S et al. 2016. At-sea distribution and prey selection of antarctic petrels and commercial krill fisheries. *PLoS ONE* **11**:1–18.
- Dias MP et al. 2017. Using globally threatened pelagic birds to identify priority sites for marine conservation in the South Atlantic Ocean. *Biological Conservation* **211**:76–84.

- Dias MP, Granadeiro JP, Catry P. 2012. Working the day or the night shift? Foraging schedules of Cory's shearwaters vary according to marine habitat. *Marine Ecology Progress Series* **467**:245–252.
- Dias MP, Martin R, Pearmain EJ, Burfield IJ, Small C, Phillips RA, Yates O, Lascelles B, Borboroglu PG, Croxall JP. 2019. Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation* **237**:525–537.
- Dias MP, Romero J, Granadeiro JP, Catry T, Pollet IL, Catry P. 2016. Distribution and at-sea activity of a nocturnal seabird, the Bulwer's petrel *Bulweria bulwerii*, during the incubation period. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **113**:49–56. Elsevier.
- Durant JM, Hjermmann D, Frederiksen M, Charrassin JB, Le Maho Y, Sabarros PS, Crawford RJM, Stenseth NC. 2009. Pros and cons of using seabirds as ecological indicators. *Climate Research* **39**:115–129.
- Fauchald P. 1999. Foraging in a Hierarchical Patch System. *The American Naturalist* **153**:603–613.
- Fauchald P, Tveraa T. 2003. Using First-Passage Time in the Analysis of Area-Restricted And Habitat Selection. *Ecology* **84**:282–288.
- Felicísimo ÁM, Muñoz J, González-Solis J. 2008. Ocean surface winds drive dynamics of transoceanic aerial movements. *PLoS ONE* **3**:e2928.
- Fieberg J, Kochanny CO. 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management* **69**:1346–1359.
- Fielding AH, Bell JF. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* **24**:38–49.
- Floyd RB, Swanson NM. 1983. Wedge-tailed shearwaters on muttonbird island: An estimate of the breeding success and the breeding population. *Emu* **82**:244–250.
- France RL, Peters RH. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**:1255–1258.
- Franks PJS. 1992. Sink or swim: Accumulation of biomass at fronts. *Marine Ecology Progress Series* **82**:1–12.
- Froese R, Pauly D. 2019. Fishbase. World Wide Web electronic publication.
- Fry B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Furness RW, Birkhead TR. 1984. Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* **311**:655–656.
- Furness RW, Camphuysen KCJ. 1997. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science* **54**:726–737.

- Game ET, Grantham HS, Hobday AJ, Pressey RL, Lombard AT, Beckley LE, Gjerde K, Bustamante R, Possingham HP, Richardson AJ. 2009. Pelagic protected areas: the missing dimension in ocean conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **24**:360–369.
- García-Díaz P, Hodum P, Colodro V, Hester M, Carle RD. 2020. Alien mammal assemblage effects on burrow occupancy and hatching success of the vulnerable pink-footed shearwater in Chile. *Environmental Conservation* **47**:149–157.
- Garriga J, Palmer JRB, Oltra A, Bartumeus F. 2016. Expectation-maximization binary clustering for behavioural annotation. *PLoS ONE* **11**:e0151984.
- Gaston AJ. 2004. *Seabirds: a natural history* Yale Unive.
- Germain P, Poidyalwane D. 2018a. Arrêté n°2018-639/GNC du 19 mars 2018 portant approbation du plan de gestion du parc naturel de la mer de corail. *Journal officiel de la Nouvelle-Calédonie* **9530**:3920–3929.
- Germain P, Poidyalwane D. 2018b. Arrêté n°2018-1989/GNC du 14 août 2018 encadrant les activités touristiques professionnelles dans le parc naturel de la mer de Corail. *Journal officiel de la Nouvelle-Calédonie* **9592**:11354–11357.
- Gliwicz MJ. 1986. A Lunar Cycle in Zooplankton. *Ecology* **67**:883–897.
- González-Solís J, Croxall JP, Oro D, Ruiz X. 2007. Trans-equatorial migration and mixing in the wintering areas of a pelagic seabird. *Frontiers in Ecology and the Environment* **5**:297–301.
- Götmark F, Winkler DW, Andersson M. 1986. Flock-feeding on fish schools increases individual success in gulls. *Nature* **319**:589–591.
- Gould PJ. 1967. Nocturnal Feeding of *Sterna fuscata* and *Puffinus pacificus*. *The Condor* **69**:529–529.
- Gourdeau L, Kessler WS, Davis RE, Sherman J, Maes C, Kestenare E. 2008. Zonal jets entering the coral sea. *Journal of Physical Oceanography* **38**:715–725.
- Graham NAJ, Wilson SK, Carr P, Hoey AS, Jennings S, MacNeil MA. 2018. Seabirds enhance coral reef productivity and functioning in the absence of invasive rats. *Nature* **559**:250–253.
- Granadeiro J, Nunes M, Silva M, Furness R. 1998. Flexible foraging strategy of Cory's shearwater, *Calonectris diomedea*, during the chick-rearing period. *Animal behaviour* **56**:1169–1176.
- Grant R, Halliday T, Chadwick E. 2013. Amphibians' response to the lunar synodic cycle—a review of current knowledge, recommendations, and implications for conservation. *Behavioral Ecology* **24**:53–62.
- Grecian WJ, Taylor GA, Loh G, McGill RAR, Miskelly CM, Phillips RA, Thompson DR, Furness RW. 2016. Contrasting migratory responses of two closely related seabirds to long-Term

- climate change. *Marine Ecology Progress Series* **559**:231–242.
- Grémillet D, Péron C, Pons JB, Ouni R, Authier M, Thévenet M, Fort J. 2014. Irreplaceable area extends marine conservation hotspot off Tunisia: insights from GPS-tracking Scopoli's shearwaters from the largest seabird colony in the Mediterranean. *Marine Biology* **161**:2669–2680.
- Grémillet D, Ponchon A, Paleczny M, Palomares MD, Karpouzi V, Pauly D. 2018. Persisting Worldwide Seabird-Fishery Competition Despite Seabird Community Decline. *Current Biology*:1–5.
- Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. 2020. *Animal Behaviour*.
- Guinehut S, Dhomps A-L, Larnicol G, Le Traon P-Y. 2012. High Resolution 3-D temperature and salinity fields derived from in situ and satellite observations. *Ocean Science Discussions* **9**:1313–1347.
- Gutow sky SE, Tremblay Y, Kappes MA, Flint EN, Klavitter J, Laniawe L, Costa DP, Naughton MB, Romano MD, Shaffer SA. 2014. Divergent post-breeding distribution and habitat associations of fledgling and adult Black-footed Albatrosses *Phoebastria nigripes* in the North Pacific. *Ibis* **156**:60–72.
- Halpern BS et al. 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* **319**:948–953.
- Hamer KC, Humphreys EM, Garthe S, Hennicke J, Peters G, Grémillet D, Phillips RA, Harris MP, 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.
- Haney JC, Frstrup KM, Lee DS. 1992. Geometry of Visual Recruitment by Seabirds to Ephemeral Foraging Flocks. *Nordic Society Oikos* **23**:49–62.
- Hannecart F, Létocart Y. 1980. Oiseaux de Nouvelle Calédonie et des Loyautés. Page (Cardinalis E, editor). Noumea.
- Harrison CS, Hida TS, Seki MP. 1983. Hawaiian seabird feeding ecology. *Wildlife Monographs* **85**:3–71.
- Harrison CS, Seki MP. 1987. *Seabirds Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems*. Page (P. ed. CJ, editor)Cambridge. Cambridge.
- Hatfield JS, Reynolds MH, Seavy NE, Krause CM. 2012. Population Dynamics of Hawaiian Seabird Colonies Vulnerable to Sea-Level Rise. *Conservation Biology* **26**:667–678.
- Hazen EL, Abrahms B, Brodie S, Carroll G, Jacox MG, Savoca MS, Scales KL, Sydeman WJ, Bograd SJ. 2019. Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Frontiers in Ecology and the Environment* **17**:565–574.

- Hebshi AJ, Duffy DC, Hyrenbach KD. 2008. Associations between seabirds and subsurface predators around Oahu, Hawaii. *Aquatic Biology* **4**:89–98.
- Hedd A et al. 2018. Foraging Areas, Offshore Habitat Use and Colony Overlap by Incubating Leach’s Storm-Petrels *Oceanodroma leucorhoa* in the Northwest Atlantic. *PLoS ONE* **13**:1–18.
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution* **23**:202–210.
- Hindell MA et al. 2020. Tracking of marine predators to protect Southern Ocean ecosystems. *Nature* **580**:87–92.
- Hobday AJ, Hartmann K. 2006. Near real-time spatial management based on habitat predictions for a longline bycatch species. *Fisheries Management and Ecology* **13**:365–380.
- Hobson KA, Clark RG. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ¹³C in tissues. *The Condor* **94**:181–188.
- Hobson KA, Clark RG. 1993. Turnover of ¹³ C in Cellular and Plasma Fractions of Blood: Implications for Nondestructive Sampling in Avian Dietary Studies. *The Auk* **110**:638–641.
- Holyoak DT, Thibault J-C. 1984. Contribution à l’Etude des Oiseaux de Polynésie Orientale. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Sér. A* **127**:1–209.
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* **93**:145–159.
- Hutchison L V., Wenzel BM. 1980. Olfactory Guidance in Foraging by Procellariiforms. *The Condor* **82**:314.
- Hyrenbach DK, Forney KA, Dayton PK. 2000. Marine protected areas and ocean basin management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **10**:437–458.
- Hyrenbach KD, Veit RR, Weimerskirch H, Hunt GL. 2006. Seabird associations with mesoscale eddies: The subtropical Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **324**:271–279.
- Inger R, Bearhop S. 2008. Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis* **150**:447–461.
- IUCN. 2002. IUCN.
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2.
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* **80**:595–602.
- Jaeger A, Lecomte VJ, Weimerskirch H, Richard P, Cherel Y. 2010. Seabird satellite tracking

- validates the use of latitudinal isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean. *Rapid communications in mass spectrometry* **24**:3456–3460.
- Jaquemet S, Le Corre M, Weimerskirch H. 2004. Seabird community structure in a coastal tropical environment: Importance of natural factors and fish aggregating devices (FADs). *Marine Ecology Progress Series* **268**:281–292.
- Jaquemet S, Ternon JF, Kaehler S, Thiebot JB, Dyer B, Bemanaja E, Marteau C, Le Corre M. 2014. Contrasted structuring effects of mesoscale features on the seabird community in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **100**:200–211.
- Jarman SN, Redd KS, Gales NJ. 2006. Group-specific primers for amplifying DNA sequences that identify Amphipoda, Cephalopoda, Echinodermata, Gastropoda, Isopoda, Ostracoda and Thoracica. *Molecular Ecology Notes* **6**:268–271.
- Jennings S, Pinnegar JK, Polunin NVC, Warr KJ. 2002. Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series* **226**:77–85.
- Jiménez S, Domingo A, Winker H, Parker D, Gianuca D, Neves T, Coelho R, Kerwath S. 2020. Towards mitigation of seabird bycatch : Large-scale effectiveness of night setting and Tori lines across multiple pelagic longline fleets. *Biological Conservation* **247**:108642. Elsevier.
- Jones AR, Wynn RB, Yésou P, Thébault L, Collins P, Suberg L, Lewis KM, Brereton TM. 2014. Using integrated land- and boat-based surveys to inform conservation of the critically Endangered balearic shearwater. *Endangered Species Research* **25**:1–18.
- Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES, Croll DA, Keitt BS, Finkelstein ME, Howald GR. 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. *Conservation Biology* **22**:16–26.
- Jouventin P, Weimerskirch H. 1990. Satellite tracking of Wandering albatrosses. *Nature* **343**:746–748.
- Kai ET, Rossi V, Sudre J, Weimerskirch H, Lopez C, Hernandez-Garcia E, Marsac F, Garçon V. 2009. Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**:8245–8250.
- Kareiva P, Odell G. 1987. Swarms of predators exhibit “preytaxis” if individual predators use area-restricted search. *The American Naturalist* **130**:233–270.
- Keenan SW, DeBruyn JM. 2019. Changes to vertebrate tissue stable isotope ($\delta^{15}\text{N}$) composition during decomposition. *Scientific Reports* **9**:1–12.
- Keitt BS, Tershy BR, Croll DA. 2004. Nocturnal behavior reduces predation pressure on Black-vented Shearwaters *Puffinus opisthomelas*. *Marine Ornithology* **32**:173–178.
- Keitt BS, Wilcox C, Tershy BR, Croll DA, Donlan CJ. 2002. The effect of feral cats on the population viability of black-vented shearwaters (*Puffinus opisthomelas*) on Natividad Island, Mexico. *Animal Conservation* **5**:217–223.

- Kelly JF. 2000. Stable isotopes of carbon and in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology* **78**:1–27.
- Klein P, Lapeyre G. 2009. The oceanic vertical pump induced by mesoscale and submesoscale turbulence. *Annual Review of Marine Science* **1**:351–375.
- Klomp N., Furness R. 1992. Patterns of Chick Feeding in Cory's Shearwaters and the Associations with Ambient Light. *Waterbirds* **15**:95–102.
- Komura T, Ando H, Horikoshi K, Suzuki H, Isagi Y. 2018. DNA barcoding reveals seasonal shifts in diet and consumption of deep-sea fishes in wedge-tailed shearwaters. *PLoS ONE* **13**:e0195385.
- Kotliar NB, Wiens JA. 1990. Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure : A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos* **59**:253–260.
- Kowalczyk ND, Reina RD, Preston TJ, Chiaradia A. 2015. Environmental variability drives shifts in the foraging behaviour and reproductive success of an inshore seabird. *Oecologia* **178**:967–979. Springer Berlin Heidelberg.
- Krüger L, Ramos JA, Xavier JC, Grémillet D, González-Solís J, Petry M V., Phillips RA, R. M. Wanless and V. H. Paiva. 2018. Projected distributions of Southern Ocean albatrosses, petrels and fisheries as a consequence of climatic change. *Ecography* **41**:195–208.
- Lambert K. 2004. Does the Tahiti Petrel *Pseudobulweria rostrata* visit the Western Indian Ocean? *Marine Ornithology* **32**:183–184.
- Laran S, Van Canneyt O, Dorémus G, Mannocci L, Ridoux V, Watremez P. 2016. Distribution et abondance de la mégafaune marine dans le sud-ouest du Pacifique. Campagne REMMOA - Nouvelle-Calédonie et Wallis et Futuna. Rapport final pour l'Agence des aires marines protégées.
- Lascelles BG et al. 2016. Applying global criteria to tracking data to define important areas for marine conservation. *Diversity and Distributions* **22**:422–431.
- Lavers JL, Bond AL, Hutton I. 2014. Plastic ingestion by flesh-footed shearwaters (*Puffinus carneipes*): Implications for fledgling body condition and the accumulation of plastic-derived chemicals. *Environmental Pollution* **187**:124–129. Elsevier Ltd.
- Lazaridis E. 2014. lunar: Lunar Phase & Distance, Seasons and Other Environmental Factors (Version 0.1-04).
- Le Corre M, Jaeger A, Pinet P, Kappes MA, Weimerskirch H, Catry T, Ramos JA, Russell JC, Shah N, Jaquemet S. 2012. Tracking seabirds to identify potential Marine Protected Areas in the tropical western Indian Ocean. *Biological Conservation* **156**:83–93.
- Lecren A, Martin H. 2014. Arrêté créant le parc naturel de la mer de corail. Page Journal officiel de la Nouvelle-Calédonie, Arrêté n° 2014-1063/GNC (23 avril 2014).
- Legrand B, Benneveau A, Jaeger A, Pinet P, Potin G, Jaquemet S, Le Corre M. 2016. Current

- wintering habitat of an endemic seabird of Réunion Island, Barau's petrel *Pterodroma baraui*, and predicted changes induced by global warming. *Marine Ecology Progress Series* **550**:235–248.
- Lescroel A, Mathevet R, Peron C, Authier M, Provost P, Takahashi A, Grémillet D. 2016. Seeing the ocean through the eyes of seabirds: A new path for marine conservation? *Marine Policy* **68**:212–220. Elsevier.
- Lewis S, Benvenuti S, Dall-Antonia L, Griffiths R, Money L, Sherratt TN, Wanless S, Hamer KC. 2002. Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **269**:1687–1693.
- Lewis S, Phillips RA, Burthe SJ, Wanless S, Daunt F. 2015. Contrasting responses of male and female foraging effort to year-round wind conditions. *Journal of Animal Ecology* **84**:1490–1496.
- Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* **412**:816–819.
- Lewison R et al. 2012. Research priorities for seabirds: Improving conservation and management in the 21st century. *Endangered Species Research* **17**:93–121.
- Lima ID, Olson DB, Doney SC. 2002. Biological response to frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments: Biological production and community structure. *Journal of Geophysical Research C: Oceans* **107**:25–1.
- Lipinski MR, Jackson S. 1989. Surface-feeding on cephalopods by procellariiform seabirds in the southern Benguela region, South Africa. *Journal of Zoology* **218**:549–563.
- Lisovski S, Hahn S. 2012. GeoLight - processing and analysing light-based geolocator data in R. *Methods in Ecology and Evolution* **3**:1055–1059.
- Longhurst AR, Pauly D. 1987. *Ecology of Tropical Oceans*. Academic Press, San Diego, CA.
- Louzao M, Hyrenbach KD, Arcos JM, Abelló P, Sola LG De, Oro D. 2006. Oceanographic habitat of an endangered Mediterranean procellariiform: implications for marine protected areas. *Ecological Applications* **16**:1683–1695.
- Louzao M, Pinaud D, Péron C, Delord K, Wiegand T, Weimerskirch H. 2011. Conserving pelagic habitats: Seascape modelling of an oceanic top predator. *Journal of Applied Ecology* **48**:121–132.
- Louzao M, Wiegand T, Bartumeus F, Weimerskirch H. 2014. Coupling instantaneous energy-budget models and behavioural mode analysis to estimate optimal foraging strategy: an example with wandering albatrosses. *Movement ecology* **2**:8.
- Lovejoy TE. 2006. Protected areas: a prism for a changing world. *Trends in Ecology and Evolution* **21**:329–333.
- Lund U, Agostinelli C, Arai H, Gagliardi A, Garcia Portuges E, Giunchi D, Irisson J-O, Pocernich

- M, Rotolo F. 2017. R package “circular”: Circular Statistics (version 0.4-93). R package.
- MacArthur RH, Pianka ER. 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist* **100**:603–609.
- Mallory ML, Braune BM. 2012. Tracking contaminants in seabirds of Arctic Canada: Temporal and spatial insights. *Marine Pollution Bulletin* **64**:1475–1484.
- Mancini PL, Bond AL, Hobson KA, Duarte LS, Bugoni L. 2013. Foraging segregation in tropical and polar seabirds: Testing the Intersexual Competition Hypothesis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **449**:186–193. Elsevier B.V.
- Marchant S, Higgins P. 1990. Part A, Ratites to petrels. Pages 263–264, 355–356, 432–435 *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic Birds* Oxford. University Press, Melbourne.
- Martin GR. 1990. *Birds by Night*. T. & A. D. Poyser, London.
- Matsumoto K, Oka N, Ochi D, Muto F, Satoh TP, Watanuki Y. 2012. Foraging behavior and diet of Streaked Shearwaters *Calonectris leucomelas* rearing chicks on Mikura Island. *Ornithological Science* **11**:9–19.
- Maxwell SM et al. 2015. Dynamic ocean management: Defining and conceptualizing real-time management of the ocean. *Marine Policy* **58**:42–50.
- McDuie F, Congdon BC. 2016. Trans-equatorial migration and non-breeding habitat of tropical shearwaters: Implications for modelling pelagic Important Bird Areas. *Marine Ecology Progress Series* **550**:219–234.
- McDuie F, Weeks SJ, Congdon BC. 2018. Oceanographic drivers of near-colony seabird foraging site use in tropical marine systems. *Marine Ecology Progress Series* **589**:209–225.
- McDuie F, Weeks SJ, Miller MGR, Congdon BC. 2015. Breeding tropical shearwaters use distant foraging sites when self-provisioning. *Marine Ornithology* **43**:123–129.
- McGillicuddy DJ et al. 2007. Eddy/Wind Interactions Stimulate Extraordinary Mid-Ocean Plankton Blooms. *Science* **316**:1021–1026.
- McGillicuddy DJ, Robinson AR, Siegel DA, Jannasch HW, Johnson R, Dickey TD, McNeil J, Michaels AF, Knap AH. 1998. Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature* **394**:263–266.
- Mckinnon AD et al. 2014. Tropical marginal seas: Priority regions for managing marine biodiversity and ecosystem function. *Annual Review of Marine Science* **6**:17.1-17.23.
- McNamara JM, Dall SRX. 2010. Information is a fitness enhancing resource. *Oikos* **119**:231–236.
- Ménard F, Lorrain A, Potier M, Marsac F. 2007. Isotopic evidence of distinct feeding ecologies

- and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. *Marine Biology* **153**:141–152.
- Mendez L, Borsa P, Cruz S, de Grissac S, Hennicke J, Lallemand J, Prudor A, Weimerskirch H. 2017a. Geographical variation in the foraging behaviour of the pantropical red-footed booby. *Marine Ecology Progress Series* **568**:217–230.
- Mendez L, Cotté C, Prudor A, Weimerskirch H. 2016. Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island. *Acta Oecologica* **72**:87–97.
- Mendez L, Prudor A, Weimerskirch H. 2017b. Ontogeny of foraging behaviour in juvenile red-footed boobies (*Sula sula*). *Scientific Reports* **7**:13886.
- Menkes CE et al. 2015. Seasonal oceanography from physics to micronekton in the south-west pacific. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **113**:125–144.
- Michael A, Sumner D, Luque S, Fischbach A. 2016. Trip : Tools for the Analysis of Animal Track Data. R package version 1.5.0.
- Miller MGR, Carlile N, Phillips JS, Mcdiue F, Congdon BC. 2018. Importance of tropical tuna for seabird foraging over a marine productivity gradient. *Marine Ecology Progress Series* **586**:233–249.
- Minagawa M, Wada E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **48**:1135–1140.
- Miya M et al. 2015. MiFish , a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes : detection of more than 230 subtropical marine species. *Royal Society Open Science* **2**:150088.
- Mizutani H, Fukuda M, Kabaya Y, Wada E. 1990. Carbon Isotope Ratio of Feathers Reveals Feeding Behavior of Cormorants. *The Auk* **107**:400–403.
- Montevecchi WA, Hedd A, McFarlane Tranquilla L, Fifield DA, Burke CM, Regular PM, Davoren GK, Garthe S, Robertson GJ, Phillips RA. 2012. Tracking seabirds to identify ecologically important and high risk marine areas in the western North Atlantic. *Biological Conservation* **156**:62–71. Elsevier Ltd.
- Montevecchi WA, Myers A. 1996. Dietary changes of seabirds indicate shifts in pelagic food webs. *Sarsia* **80**:313–322.
- Morrin P, Station M, Raupunga RD, Bay NH. 1989. A Tahiti Petrel (*Pseudobulweria rostrata*) from Gau Island, Fiji:149–150.
- Mott R, Clarke RH. 2018. Systematic review of geographic biases in the collection of at-sea distribution data for seabirds. *Emu* **118**:235–246.
- Mougeot F, Bretagnolle V. 2000. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology* **31**:376–386.

- Murphy R. 1951. The populations of the wedge-tailed shearwaters (*puffinus pacificus*). American Museum Of Natural History **1512**:1–22.
- Myers RA, Worm B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. Nature **423**:280–283.
- Navarro J, Votier SC, Aguzzi J, Chiesa JJ, Forero MG, Phillips RA. 2013. Ecological Segregation in Space, Time and Trophic Niche of Sympatric Planktivorous Petrels. PLoS ONE **8**:e622897.
- Nevitt GA, Veit RR, Kareiva P. 1995. Dimethyl sulphide as a foraging cue for antarctic procellariiform seabirds. Nature **376**:680–682.
- Newsome SD, Rio, Martinez del C, Bearhop S, Phillips DL. 2007. A Niche for Isotope Ecology. Frontiers in Ecology and the Environment **5**:429–436.
- Nur N et al. 2011. Where the wild things are: Predicting hotspots of seabird aggregations in the California Current System. Ecological Applications **21**:2241–2257.
- O’Leary BC et al. 2018. Addressing Criticisms of Large-Scale Marine Protected Areas. BioScience **68**:359–370.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB. 2013. Package vegan. R Packag ver.
- Olson DB, Backus RH. 1985. The concentrating of organisms at fronts: a cold-water fish and a warm-core Gulf Stream ring. Journal of Marine Research **43**:113–137.
- Oppel S et al. 2015. Foraging distribution of a tropical seabird supports Ashmole’s hypothesis of population regulation. Behavioral Ecology and Sociobiology **69**:915–926.
- Oppel S et al. 2018. Spatial scales of marine conservation management for breeding seabirds. Marine Policy **98**:37–46. Elsevier Ltd.
- Oppel S, Meirinho A, Ramírez I, Gardner B, O’Connell AF, Miller PI, Louzao M. 2012. Comparison of five modelling techniques to predict the spatial distribution and abundance of seabirds. Biological Conservation **156**:94–104. Elsevier Ltd.
- Orians GH, Pearson NE. 1979. On the theory of central place foraging. Pages 155–177 Analysis of ecological systems. Ohio State University Press.
- Osborne O, O’Hara P, Whelan S, Zandbergen P, Hatch S, Elliott K. 2020. Breeding seabirds increase foraging range in response to an extreme marine heatwave. Marine Ecology Progress Series **646**:161–173.
- Oschlies A, Garçon V. 1998. Eddy-influenced enhancement of primary production in a model of the North Atlantic Ocean. Nature **394**:266–269.
- Paleczny M, Hammill E, Karpouzi V, Pauly D. 2015. Population trend of the world’s monitored seabirds, 1950-2010. PLoS ONE **10**:e0129342.

- Palomares MLD, Pauly D. 2014. SeaLifeBase. World Wide Web electronic publication. www.sealifebase.org, version (11/2014).
- Pandolfi M, Bretagnolle V. 2002. Seabirds of the Southern Lagoon of New Caledonia; Distribution, Abundance and Threats. *Waterbirds* **25**:202–214.
- Pante E, Simon-Bouhet B. 2013. marmap: A Package for Importing, Plotting and Analyzing Bathymetric and Topographic Data in R. *PLoS ONE* **8**.
- Payri CE et al. 2018. New Caledonia. Pages 593–618 *World Seas: An Environmental Evaluation Volume II: The Indian Ocean to the Pacific*.
- Peck DR, Bancroft WJ, Congdon BC. 2008. Morphological and molecular variation within an ocean basin in wedge-tailed shearwaters (*Puffinus pacificus*). *Marine Biology* **153**:1113–1125.
- Peck DR, Congdon BC. 2005. Colony-specific foraging behaviour and co-ordinated divergence of chick development in the wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus*. *Marine Ecology Progress Series* **299**:289–296.
- Peck DR, Congdon BC. 2006. Sex-specific chick provisioning and diving behaviour in the wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus*. *Journal of Avian Biology* **37**:245–251.
- Peck DR, Smithers B V., Krockenberger AK, Congdon BC. 2004. Sea surface temperature constrains wedge-tailed shearwater foraging success within breeding seasons. *Marine Ecology Progress Series* **281**:259–266.
- Péron C, Authier M, Grémillet D. 2018. Testing the transferability of track-based habitat models for sound marine spatial planning. *Diversity and Distributions*:1–16.
- Phalan B, Phillips RA, Silk JRD, Afanasyev V, Fukuda A, Fox J, Catry P, Higuchi H, Croxall JP. 2007. Foraging behaviour of four albatross species by night and day. *Marine Ecology Progress Series* **340**:271–286.
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR. 2004. Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series* **266**:265–272.
- Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP. 2003. Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *The Auk* **120**:1082–1090.
- Pichegru L, Grémillet D, Crawford RJM, Ryan PG. 2010. Marine no-take zone rapidly benefits endangered penguin. *Biology Letters* **6**:498–501.
- Pinet P, Jaeger A, Cordier E, Potin G, Le Corre M. 2011. Celestial moderation of tropical seabird behavior. *PLoS ONE* **6**:e27663.
- Pitman RL, Ballance LT. 1992. Parkinson's Petrel Distribution and Foraging Ecology in the Eastern Pacific : Aspects of an Exclusive Feeding Relationship with Dolphins. *The condor* **94**:825–835.

- Pontón-Cevallos J, Dwyer R, Franklin C, Bunce A. 2017. Understanding resource partitioning in sympatric seabirds living in tropical marine environments. *Emu Austral Ornithology* **117**:31–39. Taylor & Francis.
- Pratt HD, Bruner PL, Berrett DG. 1987. *A Field Guide to the Birds of Hawaii and the Tropical Pacific*. Page Pratt, H. D., Bruner, P. L., Berrett, D. G. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Priddel D, Carlile N, Wheeler R. 2000. Eradication of European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) from Cabbage Tree Island, NSW, Australia, to protect the breeding habitat of Gould's petrel (*Pterodroma leucoptera leucoptera*). *Biological Conservation* **94**:115–125.
- Prugh LR, Golden CD. 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Journal of Animal Ecology* **83**:504–514.
- Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL. 1977. Optimal Foraging : a selective review of theory and tests. *The quarterly review of biology* **52**:137–154.
- QGIS Development Team. 2018. QGIS Geographic Information System.
- Qiu B, Chen S, Kessler WS. 2009. Source of the 70-day mesoscale Eddy variability in the coral sea and the North Fiji Basin. *Journal of Physical Oceanography* **39**:404–420.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.r-project.org/>.
- Ramos JA, Isabel Fagundes A, Xavier JC, Fidalgo V, Ceia FR, Medeiros R, Paiva VH. 2015. A switch in the Atlantic Oscillation correlates with inter-annual changes in foraging location and food habits of Macaronesian shearwaters (*Puffinus baroli*) nesting on two islands of the sub-tropical Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **104**:60–71.
- Ramos JA, Moniz Z, Solá E, Monteiro LR. 2003. Reproductive measures and chick provisioning of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* in the Azores. *Bird Study* **50**:47–54.
- Ramos R et al. 2013. Meta-population feeding grounds of cory's shearwater in the subtropical atlantic ocean: Implications for the definition of marine protected areas based on tracking studies. *Diversity and Distributions* **19**:1284–1298.
- Ramos R, Ramírez I, Paiva VH, Militão T, Biscoito M, Menezes D, Phillips RA, Zino F, González-Solís J. 2016. Global spatial ecology of three closely-related gadfly petrels that breed in Macaronesia. *Scientific Reports* **6**:23447. Nature Publishing Group.
- Ravache A et al. 2020a. Flying to the moon: Lunar cycle influences trip duration and nocturnal foraging behavior of the wedge-tailed shearwater *Ardenna pacifica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **525**:151322. Elsevier.
- Ravache A et al. 2020b. Behavioral and trophic segregations help the Tahiti petrel to cope with

- the abundance of wedge-tailed shearwater when foraging in oligotrophic tropical waters.pdf. *Scientific Reports* **10**:15129.
- Raymond B et al. 2010. Shearwater foraging in the Southern Ocean: The roles of prey availability and winds. *PLoS ONE* **5**:e10960.
- Raymond B et al. 2015. Important marine habitat off east Antarctica revealed by two decades of multi-species predator tracking. *Ecography* **38**:121–129.
- Rayner MJ, Carlile N, Priddel D, Bretagnolle V, Miller MGR, Phillips RA, Ranjard L, Bury SJ, Torres LG. 2016. Niche partitioning by three *Pterodroma* petrel species during non-breeding in the equatorial Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **549**:217–229.
- Rayner MJ, Taylor GA, Thompson DR, Torres LG, Sagar PM, Shaffer SA. 2011. Migration and diving activity in three non-breeding flesh-footed shearwaters *Puffinus carneipes*. *Journal of Avian Biology* **42**:266–270.
- Regular PM, Hedd A, Montevecchi WA. 2011. Fishing in the dark: A pursuit-diving seabird modifies foraging behaviour in response to nocturnal light levels. *PLoS ONE* **6**:e26763.
- Reynolds MH, Courtot KN, Berkowitz P, Storlazzi CD, Moore J, Flint E. 2015. Will the effects of sea-level rise create ecological traps for Pacific island seabirds? *PLoS ONE* **10**:1–23.
- Richoux NB, Jaquemet S, Bonnevie BT, Cherel Y, McQuaid CD. 2010. Trophic ecology of Grey-headed albatrosses from Marion Island, Southern Ocean: Insights from stomach contents and diet tracers. *Marine Biology* **157**:1755–1766.
- Ridgway KR, Dunn JR. 2003. Mesoscale structure of the mean East Australian Current System and its relationship with topography. *Progress in Oceanography*:189–222.
- Riou S, Hamer KC. 2008. Predation risk and reproductive effort: impacts of moonlight on food provisioning and chick growth in Manx shearwaters. *Animal Behaviour* **76**:1743–1748. Elsevier Ltd.
- Robinson RA, Grantham MJ, Clark JA. 2009. Declining rates of ring recovery in british birds. *Ringing and Migration* **24**:266–272.
- Rochette J, Gjerde K, Druel E, Ardron JA, Craw A, Halpin P, Pendleton L, Teleki K, Cleary J. 2014. Delivering the Aichi target 11: Challenges and opportunities for marine areas beyond national jurisdiction. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **24**:31–43.
- Rodríguez A et al. 2017. A global review of seabird mortality caused by land-based artificial lights. *Conservation Biology*.
- Rodríguez A et al. 2019. Future Directions in Conservation Research on Petrels and Shearwaters. *Frontiers in Marine Science* **6**:1–27.
- Rodríguez A, Rodríguez B. 2009. Attraction of petrels to artificial lights in the Canary Islands: effects of the moon phase and age class. *Ibis* **151**:299–310.

- Roger C. 1994. Relationships among yellowfin and skipjack tuna, their prey-fish and plankton. *Fisheries Oceanography* **3**:133–141.
- Ronconi RA, Ryan PG, Ropert-Coudert Y. 2010. Diving of great shearwaters (*Puffinus gravis*) in cold and warm water regions of the South Atlantic Ocean. *PLoS ONE* **5**:e15508.
- Rounick JS, Winterbourn MJ. 1986. Stable Carbon Isotopes and Carbon Flow in Ecosystems. *BioScience* **36**:171–177.
- Rubolini D, Maggini I, Ambrosini R, Imperio S, Paiva VH, Gaibani G, Saino N, Cecere JG. 2015. The Effect of Moonlight on Scopoli's Shearwater *Calonectris diomedea* Colony Attendance Patterns and Nocturnal Foraging: A Test of the Foraging Efficiency Hypothesis. *Ethology* **121**:284–299.
- Ryan PG. 2018. Entanglement of birds in plastics and other synthetic materials. *Marine Pollution Bulletin* **135**:159–164. Elsevier.
- Sabarros PS, Ménard F, Lévênez JJ, Tew-Kai E, Ternon JF. 2009. Mesoscale eddies influence distribution and aggregation patterns of micronekton in the Mozambique Channel. *Marine Ecology Progress Series* **395**:101–107.
- Schaefer KM, Fuller DW, Block BA. 2009. Vertical Movements and Habitat Utilization of Skipjack (*Katsuwonus pelamis*), Yellowfin (*Thunnus albacares*), and Bigeye (*Thunnus obesus*) Tunas in the Equatorial Eastern Pacific Ocean, Ascertained Through Archival Tag Data. Pages 121–144 *Tagging and tracking of marine animals with electronic devices*. Springer, Dodrecht.
- Schreiber EA, Burger J. 2001. Biology of marine birds. Page *Biology of Marine Birds*.
- Selander RK. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* **68**:113–151.
- Sergio F, Caro T, Brown D, Clucas B, Hunter J, Ketchum J, Mchugh K, Hiraldo F. 2008. Top Predators as Conservation Tools : Ecological Rationale, Assumptions, and Efficacy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **39**:1–19.
- Sergio F, Newton IAN, Marchesi L, Pedrini P. 2006. Ecologically justified charisma : preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *Journal of Applied Ecology* **43**:1049–1055.
- Shaffer A et al. 2009. Spatiotemporal habitat use by breeding sooty shearwaters *Puffinus Griseus*. *Marine Ecology Progress Series* **391**:209–220.
- Shaffer SA et al. 2006. Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **103**:12799–12802.
- Shaffer SA, Costa DP, Weimerskirch H. 2003. Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Functional Ecology*.

- Shatova O, Wing SR, Gault-Ringold M, Wing L, Hoffmann LJ. 2016. Seabird guano enhances phytoplankton production in the Southern Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **483**:74–87. Elsevier B.V.
- Shlesinger MF, Zaslavsky GM, Klafter J. 1993. Strange kinetics. *Nature* **363**:31–37.
- Siniff DB, Jessen CR. 1969. A Simulation Model of Animal Movement Patterns. *Advances in Ecological Research* **6**:185–219.
- Smithers B V., Peck DR, Krockenberger AK, Congdon BC. 2003. Elevated sea-surface temperature, reduced provisioning and reproductive failure of wedge-tailed shearwaters (*Puffinus pacificus*) in the southern Great Barrier Reef, Australia. *Marine and Freshwater Research* **54**:973–977.
- Spaggiari J, Barré N. 2005. Dénombrement des puffins fouquets (*Puffinus pacificus chlororhynchus*) nichant dans la colonie de la presqu'île de Pindaï. Données non publiées, Société Calédonienne d'Ornithologie:1–19.
- Spaggiari J, Barré N, Baudat-Franceschi J, Borsa P. 2007. New Caledonian Seabirds. Compendium of marine species of New Caledonia. Documents scientifiques et techniques **117**:415–428.
- Spear LB, Ainley DG. 1998. Morphological Differences Relative To Ecological Segregation In Petrels (Family: Procellariidae) Of The Southern Ocean And Tropical Pacific. *The Auk* **115**:1017–1033.
- Spear LB, Ainley DG, Walker WA. 2007. Foraging dynamics of seabirds in the eastern tropical Pacific Ocean. *Studies in Avian Biology* **35**:1–99.
- Sumner MD, Wotherspoon S. 2013. Metropolis sampler and supporting functions for estimating animal movement from archival tags and satellite fixes. **R package**.
- Sumner MD, Wotherspoon SJ, Hindell MA. 2009. Bayesian Estimation of Animal Movement from Archival and Satellite Tags. *PLoS ONE*.
- Surman CA, Nicholson LW, Phillips RA. 2018. Distribution and patterns of migration of a tropical seabird community in the Eastern Indian Ocean. *Journal of Ornithology* **159**:867–877.
- Symondson WOC. 2002. Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology* **11**:627–641.
- Takahashi A, Ochi D, Watanuki Y, Deguchi T, Oka N, Afanasyev V, Fox JW, Trathan PN. 2008. Post-breeding movement and activities of two streaked shearwaters in the north-western Pacific. *Ornithological Science* **7**:29–35.
- Tatenhove A Van, Fayet A, Watanuki Y, Yoda K, Shoji A. 2018. Streaked Shearwater *Calonectris leucomelas* moonlight avoidance in response to low aerial predation pressure, and effects of wind speed and direction on colony attendance. *Marine Ornithology* **46**:177–185.

- Thibault J-C, Bretagnolle V. 1999. Breeding Seabirds of Gambier Islands, Eastern Polynesia: Numbers and Changes during the 20th Century. *Emu* **99**:100.
- Thibault M, Houlbrèque F, Lorrain A, Vidal E. 2019. Seabirds: Sentinels beyond the oceans.
- Thiebault A, Semeria M, Lett C, Tremblay Y. 2016. How to capture fish in a school? Effect of successive predator attacks on seabird feeding success. *Journal of Animal Ecology* **85**:157–167.
- Thiebot J, Weimerskirch H. 2013. Contrasted associations between seabirds and marine mammals across four biomes of the southern Indian Ocean. *Journal of Ornithology* **154**:441–453.
- Vandenabeele SP, Grundy E, Friswell MI, Grogan A, Votier SC, Wilson RP. 2014. Excess baggage for birds: Inappropriate placement of tags on gannets changes flight patterns. *PLoS ONE* **9**:e92657.
- Veit R, Hunt G. 1991. Broadscale Density and Aggregation of Pelagic Birds from a Circumnavigational Survey of the Antarctic Ocean. *The Auk* **108**:190–800.
- Velarde E, Anderson DW, Ezcurra E. 2019. Seabird clues to ecosystem health. *Science* **365**:116–117.
- Verheyden C, Jouventin P. 1994. Olfactory Behavior of Foraging Procellariiforms. *The Auk* **111**:285–291.
- Vidal E, Medail F, Tatoni T. 1998. Is the yellow-legged gull a superabundant bird species in the Mediterranean? Impact on fauna and flora, conservation measures and research priorities. *Biodiversity and Conservation* **7**:1013–1026.
- Vilchis LI, Ballance LT, Fiedler PC. 2006. Pelagic habitat of seabirds in the eastern tropical Pacific: Effects of foraging ecology on habitat selection. *Marine Ecology Progress Series* **315**:279–292.
- Villard P, Dano S, Bretagnolle V. 2006. Morphometrics and the breeding biology of the Tahiti Petrel *Pseudobulweria rostrata*. *Ibis* **148**:285–291.
- Viswanathan GM, Buldyrev S V., Havlin S, Da Luz MGE, Raposo EP, Stanley HE. 1999. Optimizing the success of random searches. *Nature* **401**:911–914.
- Votier SC, Bearhop S, Witt MJ, Inger R, Thompson D, Newton J. 2010. Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology* **47**:487–497.
- Waap S, Symondson WOC, Granadeiro JP, Alonso H, Serra-Gonçalves C, Dias MP, Catry P. 2017. The diet of a nocturnal pelagic predator, the Bulwer's petrel, across the lunar cycle. *Scientific Reports* **7**:1384.
- Wada E, Ando T, Kumazawa K. 1995. Biodiversity of stable isotope ratios. Pages 7–14 *Stable Isotopes in the Biosphere*. Kyoto University Press, Kyoto, Japan.

- Wakefield ED et al. 2013. Space partitioning without territoriality in gannets. *Science* **341**:68–70.
- Wakefield ED, Phillips RA, Matthiopoulos J. 2009. Quantifying habitat use and preferences of pelagic seabirds using individual movement data: A review. *Marine Ecology Progress Series* **391**:165–182.
- Warham J. 1990. *The petrels: their ecology and breeding systems*. A&C Black.
- Warham J. 1996. *The Behaviour, Population Biology and Physiology of the Petrels*. Page The Behaviour, Population Biology and Physiology of the Petrels. Academic Press, London.
- Watanuki Y. 1986. Moonlight avoidance behavior in Leach's Storm-Petrels (*Oceanodroma leucorhoa*) as a defense against Slaty-backed Gulls. *Auk* **103**:14–22.
- Weimerskirch H. 1998. How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *Journal of Animal Ecology* **67**:99–109.
- Weimerskirch H. 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **54**:211–223.
- Weimerskirch H et al. 2020. At-sea movements of wedge-tailed shearwaters during and outside the breeding season from four colonies in New Caledonia. *Marine Ecology Progress Series* **663**:225–238.
- Weimerskirch H, Åkesson S, Pinaud D. 2006. Postnatal dispersal of wandering albatrosses *Diomedea exulans*: Implications for the conservation of the species. *Journal of Avian Biology* **37**:23–28.
- Weimerskirch H, Chastel O, Ackermann L, Chaurand T, Cuenot-Chaillet F, Hindermeier X, Judas J. 1994. Alternate long and short foraging trips in pelagic seabird parents. *Animal Behaviour* **47**:472–476.
- Weimerskirch H, Cherel Y. 1998. Feeding ecology of short-tailed shearwaters: breeding in Tasmania and foraging in the Antarctic? *Marine Ecology Progress Series* **167**:261–274.
- Weimerskirch H, Le Corre M, Jaquemet S, Potier M, Marsac F. 2004. Foraging strategy of a top predator in tropical waters : great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Marine Ecology Progress Series* **275**:297–308.
- Weimerskirch H, Pinaud D, Pawlowski F, Bost C-A. 2007. Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the wandering albatross. *The American naturalist* **170**:734–743.
- Weimerskirch H, Shaffer SA, Tremblay Y, Costa DP, Gadenne H, Kato A, Ropert-Coudert Y, Sato K, Aurioles D. 2009. Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* **391**:267–278.

- Weimerskirch H, Tarroux A, Chastel O, Delord K, Cherel Y, Descamps S. 2015. Population-specific wintering distributions of adult south polar skuas over three oceans. *Marine Ecology Progress Series* **538**:229–237.
- Whittow GC. 1997. Wedge-tailed Shearwater (*Puffinus pacificus*). *The Birds of North America Online*.
- Wickham H. 2016a. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wickham H. 2016b. tidyverse: Easily Install and Load “Tidyverse” Packages. Page R package version 1.0.0.
- Wiens JA. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* **3**:385–397.
- Williams HJ et al. 2019. Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *Journal of Animal Ecology*:186–206.
- Wilson RP, Ducamp JJ, Rees WG, Culik BM, Niekamp K. 1992. Estimation of location: global coverage using light intensity. Pages 131–134 *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals* (I. G. Priede and S. M. Swift, Eds.). Ellis Horwood, New York.
- Wilson RP, Grant WS, Duffy DC. 1986. Recording Devices on Free-Ranging Marine Animals: Does Measurement Affect Foraging Performance? *Ecology* **67**:1091–1093.
- Wilson RP, McMahon CR. 2006. Measuring devices on wild animals: What constitutes acceptable practice? *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**:147–154.
- Wood SN. 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman and Hall/CRC.
- Worm B, Lotze H, Myers R. 2003. Predator diversity hotspots in the blue ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**:9884–9888.
- Worm B, Sandow M, Oschlies A, Lotze HK, Myers RA. 2005. Global patterns of predator diversity in the open oceans. *Science* **309**:1365–1369.
- Worton BJ. 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecological Society of America* **70**:164–168.
- Yamamoto T, Takahashi A, Yoda K, Katsumata N, Watanabe S, Sato K, Trathan PN. 2008. The lunar cycle affects at-sea behaviour in a pelagic seabird, the streaked shearwater, *Calonectris leucomelas*. *Animal Behaviour* **76**:1647–1652.
- Yoder JA, Atkinson LP, Lee TN, Kim HH, McClain CR. 1981. Role of Gulf Stream frontal eddies in forming phytoplankton patches on the outer southeastern shelf. *Limnology and Oceanography* **26**:1103–1110.
- Young HS, McCauley DJ, Dirzo R, Dunbar RB, Shaffer SA. 2010. Niche partitioning among and within sympatric tropical seabirds revealed by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* **416**:285–294.

- Zacharias MA, Roff JC. 2001. Use of focal species in marine conservation and management : a review and critique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **11**:59–76.
- Zanden HBV, Bjorndal KA, Reich KJ, Bolten AB. 2010. Individual specialists in a generalist population: Results from a long-term stable isotope series. *Biology Letters* **6**:711–714.
- Zimecki M. 2006. The lunar cycle: effects on human and animal behavior and physiology. *Postepy Hig Med Dosw.* **60**:1–7.
- ZoNéCo. 2013. L'atlas bathymétrique de la Nouvelle-Calédonie. ZoNéCo.